

NiN 3 Systemdokumentasjon 1 (NiN3SD1)

NiN versjon 3.0 systemkjerne:
teori, generelle prinsipper og systemarkitektur
(Foreløpig utgave 16. november 2023)

Rune Halvorsen
Harald Bratli
Anders Bryn
Lars Erikstad
Olav Skarpaas
Anders K. Wollan

Innhold

Innhold	2
1 Innledning	5
1.1 Bakgrunn: Systematisering av naturvariasjon i historisk perspektiv	5
1.2 Motivasjon: Hvorfor vi trenger å systematisere naturvariasjonen.....	7
1.3 Motivasjon: Hvorfor det er så vanskelig å lage en "naturmangfoldsystematikk" og hvordan det likevel kan være mulig	9
1.4 Natur i Norge – bakgrunn og kortfattet historikk.....	9
1.5 Formålet med NiN versjon 3.0.....	13
1.6 Om denne publikasjonen og den vitenskapelige dokumentasjonen av NiN versjon 3	14
2 Naturegenskaper.....	15
2.1 Grunnleggende begreper: Natur, naturvariasjon, naturegenskap og naturfunksjon	15
2.2 Naturegenskapstreet og oppbyggingen av dette kapitlet	17
2.3 Romlig skala, tidsskala og naturvariasjonsbegrepet.....	17
2.4 Økodiversitetsbegrepet, naturmangfoldnivåene og naturegenskapstreets øverste nivå.....	21
2.4.1 Definisjoner av geodiversitet, biodiversitet og økodiversitet	21
2.4.2 Det øverste hierarkiske nivået i naturegenskapstreet	23
2.5 Naturgitte og menneskebetingete egenskaper	24
2.6 Primære og sekundære økodiversitetsnivåer.....	25
2.6.1 Inndelingen i primære og sekundære økodiversitetsnivåer.....	25
2.6.2 De to primære økodiversitetsnivåene	26
2.6.3 De sekundære økodiversitetsnivåene	27
2.6.4 Livsmedium.....	28
2.6.5 Sammenlikning mellom økodiversitetsnivåene i NiN 3 og naturmangfoldnivåene i tidligere NiN-versjoner.....	29
2.7 Miljøvariasjon, artssammensetningsvariasjon og økoklinal variasjon	32
2.7.1 Definisjoner.....	32
2.7.2 Inndeling av miljøvariabler på grunnlag av variasjon i rom og tid.....	34
2.7.3 Kategorisk og klinal miljøvariasjon	35
2.7.4 Enkle og komplekse miljøgradienter	36
2.7.5 Artssammensetningsvariasjon.....	39
2.7.6 Økoklinal variasjon.....	43
2.7.7 Miljødynamikk, artssammensetningsdynamikk og økosystemdynamikk	43
2.8 Landformvariasjon	45
2.9 Samlet blikk på naturegenskapstreet	47
2.9.1 Oversikt over kategorier av abiotisk variasjon	47
2.9.2 Oversikt over kategorier av biotisk variasjon	50
2.9.3 Oversikt over kategorier av økovariasjon	52
2.10 Sammenlikning mellom naturegenskapstreet og systematiseringen av kilder til naturvariasjon i tidligere NiN-versjoner	52
2.10.1 Kilder til variasjon i NiN 1	52
2.10.2 Kilder til variasjon i NiN 2	55

3	Naturfunksjon	59
3.1	Grunnleggende begreper: geologiske, biologiske og økologiske prosesser	59
3.2	Kategorisering av geomorfologiske prosesser	60
3.3	Hovedkategorier av økologisk strukturerende prosesser	61
3.4	Miljøstress og forstyrrelse	63
3.4.1	Variasjon i, og relasjoner mellom, miljøstress og forstyrrelse	63
3.4.2	Naturgitt og menneskebetinget forstyrrelse	68
3.4.3	Kategorier av menneskebetinget forstyrrelse på grunnlag av variasjon i intensitet	68
3.4.4	Hevd og jordbruksproduksjon som kategorier av menneskebetinget forstyrrelse	69
3.4.5	Betydningen av historisk hevd for dagens observerbare naturvariasjonen	71
3.5	Interspesifikke interaksjoner	73
3.5.1	Strukturerende artsgruppe	73
3.5.2	Skogsmarksbegrepet og trær som strukturerende artsgruppe	74
3.6	Økologiske prosesser som resulterer i artssammensetningsdynamikk	83
3.6.1	Begrepsapparat for suksesjoner	83
3.6.2	Suksesjonsforløp	84
3.6.3	Gjentatt menneskepåvirkning og økologisk restaurering	87
4	Økologisk teori med utgangspunkt i gradientanalyseperspektivet	89
4.1	Kontinuitet og diskontinuitet i naturen	89
4.2	Gradientanalyseperspektivet	90
4.3	Konseptuelle modeller for naturvariasjon	92
4.3.1	Den entoppete artsresponsmodellen	92
4.3.2	Det økologiske rommet	95
4.3.3	CURS-modellen	96
4.4	Den generelle økodiversitetsmodellen	97
4.5	Skalering av aksene i økodiversitetsrommet	99
4.6	Oppsummering av det teoretiske grunnlaget for NiN 3	102
5	Systemarkitektur	105
5.1	De fire hjørnesteinene som EcoSyst og NiN bygger på	105
5.2	Tematisk avgrensning av NiN versjon 3.0	107
5.3	Taksonomiske prinsipper, variabelsystem og typesystem	109
5.4	Variabelsystemet	111
5.4.1	Statistiske variabeltyper	111
5.4.2	Forenkling av variabler som uttrykker gradvis variasjon	113
5.4.3	Standardisering av komplekse miljøvariabler	114
5.5	Typesystemene	120
5.5.1	Oversikt over typesystemene og utdyping av typifiseringsprinsippene	120
5.5.2	Typesystemene for mark- og bunnsystemer og vannmassesystemer	127
5.5.3	Typesystemet for naturkomplekser	140
5.5.4	Typesystemet for livsmedier	144
5.5.5	Typeinndeling av landformvariasjon	147
5.5.6	Typeinndeling av marine vannmasser	151
6	Implementering	153
6.1	Operasjonalisering av variabler	153
6.1.1	Komplekse miljøvariabler	153
6.1.2	Enkle, ikke-ordnede faktorvariabler	154
6.1.3	Kontinuerlige variabler og forenklede operasjonaliseringer av disse	155

6.1.4 Tellevariabler og forenklete operasjonaliseringer av disse	158
6.2 Spesialtilpassete måleskalaer og metoder for å registrere utvalgte variabler	158
6.2.1 Metodikk for kvantifisering og forenkling av komplekse landskapsgradianter	158
6.2.2 Enkeltarters mengde	159
6.2.3 Artsgruppesammensetning og relativ del-artsgruppesammensetning.....	160
6.3 Kodeverk	162
6.3.1 Prinsipper og struktur	162
6.3.2 Kodeverk for variabelsystemet.....	163
6.3.3 Kodeverk for typesystemene.....	168
6.4 Navnsetting.....	170
6.4.1 Generelle retningslinjer for navnsetting.....	170
6.4.2 Navnsetting av typer og variabler.....	171
6.4.3 Begreper som knytter artsrespons til typer og variabler	173
Referanser	175
Stikkordliste	194

1 Innledning

1.1 Bakgrunn: Systematisering av naturvariasjon i historisk perspektiv

Fra tidenes morgen har menneskenes overlevelse vært avhengig av evnen til å forstå variasjonen i naturen, og å kunne formidle denne kunnskapen. Den samme naturen som på et tidspunkt har gitt mat og beskyttelse mot kulde, tørke og hete, har ved neste korsveg gitt sult og uår. Formidling av kunnskapen om naturvariasjonen innen menneskesamfunn, mellom samtidige og fra en generasjon til den neste, har vært (og er) en viktig forutsetning for at samfunnene skal overleve og utvikle seg.

Én av egenskapene som skiller mennesket klarest fra andre arter, er evnen til å kommunisere gjennom språk og skrift. Kommunikasjon, også om naturen, skjer ved bruk av begreper med meningsinnhold. Jo klarere begrepene er definert og forklart, desto større sjanse er det for at kommunikasjonen lykkes. Derfor er det grunn til å tro at utviklingen av et presist begrepsapparat for naturvariasjon har kjennetegnet menneskesamfunnene fra de tidligste tider. Det gjenspeiles i at urfolkspråk er rikt på ord for aspekter ved naturvariasjon som er viktig for folkenes levemåte. For eksempel er det påvist over 80 substantiver som beskriver snømengde, snølag og snøkvalitet i sørsamisk språk (Magga & Mattsson Magga 2013).

Systematisering og klargjøring av begreper for å beskrive naturvariasjon har vært sentrale temaer innen naturvitenskapen gjennom flere hundre år. Systematisering av arts mangfoldet har lange røtter tilbake i vitenskapshistorien, med Carl von Linnés (1707–1778) *Species plantarum* (von Linné 1753) som et viktig landemerke. Alexander von Humboldt (1769–1859) nevnes ofte som den første som utforsket sammenhenger mellom organismer og miljø med en moderne naturvitenskapelig tilnærming. I sitt arbeid *Essay on the geography of plants* (engelsk utgave i 2009; von Humboldt & Bonpland 2009), som først ble publisert på fransk i 1805 (de Humboldt & Bonpland 1805) skisserer von Humboldt hvordan jordas vegetasjon fordeler seg og peker på sammenhenger mellom vegetasjon og klima.

Utover på 1800-tallet deler det økologiske fagområdet, det vil si studier av sammenhenger mellom organismer og miljø, seg i flere distinkte disipliner, deriblant biogeografi (studier av artenes utbredelse), vegetasjonsøkologi (studier av sammenhenger mellom planteartssammensetning og miljøforhold, gjerne på en relativt fin romlig skala) og, etter hvert, landskapsøkologi (som ser på sammenhenger mellom landskapets utforming, eventuelt også artssammensetning, og miljøforhold, på grovere romlige skalaer).

Mens biogeografien har hatt et taksonomisk hovedfokus, det vil si å forklare hvordan mangfoldet av organismer har oppstått gjennom evolusjonen og hvorfor organismene finnes der de finnes i dag, har vegetasjonsøkologien hatt fokus på artssammensetningen, det vil si alle artene som finnes sammen på et sted. Vegetasjonen er den naturegenskapen som har vært mest brukt av folk flest til å karakterisere naturen, fordi de dominerende planteartene oftest er den mest iøynefallende egenskapen ved naturvariasjonen. Derfor har vegetasjonsøkologiens begreper fått en helt sentral rolle i beskrivelse og kommunikasjon om naturvariasjon.

Fram til slutten av 1800-tallet ble vegetasjonen ofte delt inn i "formasjoner", definert på grunnlag av dominerende livsformgruppe av planter (f.eks. Hult 1881). Begreper som skog (dominert av trær), hei (dominert av lyngvekster) og eng (dominert av grasvekster) er eksempler på "formasjoner". Når det nærmet seg århundreskiftet, eksploderte fagmiljøenes interesse for detaljert beskrivelse av vegetasjonen, og i femtiårsperioden fram mot andre verdenskrig utviklet det seg en rekke parallelle "skoler" eller tradisjoner innenfor fagområdet plantesosiologi, det vil si den greina av biologien som har hovedfokus på å beskrive typer av vegetasjon ("plantесamfunn") basert på artssammensetningen. Mangfoldet av plantesosiologiske skoler var dels et resultat av forskjeller i naturforhold, dels betinget av

kulturelle forskjeller og ulike fagtradisjoner i ulike deler av Europa og etter hvert i resten av verden (Whittaker 1962).

Fra starten og fram mot idag har den mellomeuropeiske "skolen" hatt en dominerende posisjon blant de plantesosiologiske tradisjonene. Den er del av arven etter von Humboldt og filosofen Immanuel Kant (1724–1804), og vektlegger presise beskrivelser av naturvariasjonen slik observatøren oppfatter den. van der Maarel (1975) redegjør for hvordan metodikken for å beskrive plantesamfunn utviklet seg fram mot forrige århundreskifte. Denne tradisjonen har blitt betegnet "Zürich-MontPELLIERSKOLEN" etter lærestedene der den oppsto omkring forrige århundreskifte (Zürich i Sveits og Montpellier i Frankrike) og "Braun-Blanquetskolen" etter Josias Braun-Blanquet (1884–1980), som utviklet skolens metodikk til et strengt formalisert hierarkisk system for å definere, beskrive og systematisere plantesamfunn (Braun-Blanquet 1921, 1928). Tradisjonen etter Braun-Blanquet har et sterkt fokus på subjektiv beskrivelse og typeinndeling av vegetasjon, og gir stort spillerom for plantesosiologens skjønn med hensyn til hvordan dokumentasjonen skal samles inn og hva typesystemet skal inneholde. Plantesosiologien har derfor (med rette) blitt kritisert for subjektivitet og for at det sterke fokuset på hierarkisk inndeling av plantesamfunn ikke yter den komplekse naturvariasjonen rettferdighet (Whittaker 1962, R. Økland 1990a). Den har også blitt kritisert for ikke å ta hensyn til variasjonen i miljøforholdene, som er hovedårsaken til at artssammensetningen varierer (R. Økland & Bendiksen 1985). På den andre siden er det ingen tvil om at plantesosiologien har bidratt med svært mye og svært detaljert kunnskap om variasjonen i naturen.

På 1910-tallet utviklet det seg en egen skandinavisk grein innenfor plantesosiologien, som har blitt betegnet "Uppsala-skolen" fordi den hadde sterk tilknytning til det planteøkologiske miljøet ved Växtbiologiska institutionen ved Uppsala universitet. I spissen for denne utviklingen sto Gustaf Einar Du Rietz (1895–1967), en nøkkelperson i svensk botanikk gjennom mange tiår. Mens de mellomeuropeiske plantesosiologene krevde at grunnenheten i typesystemet, assosiasjonen, skulle ha minst én såkalt karakterart, det vil si en art med klar preferanse for plantesamfunnet, mente Du Rietz og medarbeidere at en slik definisjon ikke var brukbar i den artsfattigere nordiske floraen, som var resultatet av innvandring etter siste istid og derfor ikke hadde utviklet økologiske spesialister i samme grad som floraen lengre sør. Uppsala-skolens assosiasjon var derfor en mye snevrere definert enhet. For eksempel beskrev Hugo Osvald (1892–1970) hele 164 assosiasjoner på ei myr, Komosse, i Sør-Sverige (Osvald 1923)! I perioden fra 1918 til 1935 foregikk en livlig diskusjon om begreper og definisjoner mellom Uppsala-skolens folk og tilhengerne av Braun-Blanquets lære (Du Rietz et al. 1918, Nordhagen 1920, 1924, Du Rietz 1921, 1932), som endte med en formell samordning av de to skolenes enheter og typehierarki på den internasjonale botaniske kongressen i 1935 (Du Rietz 1936).

Den plantesosiologiske forskningen, først på grunnlag av Uppsala-skolens metodikk og seinere med en metodikk som mer eller mindre sammenfalt med den mellomeuropeiske tradisjonen, framskaffet den grunnleggende kunnskapen om variasjonen i norsk natur. En vesentlig del av denne tradisjonen var grundig beskrivelse av vegetasjonen innen avgrensede studieområder. Høydepunkter i norsk plantesosiologisk forskning er Rolf Nordhagen (1894–1979) sine monumentale monografier over vegetasjonen i Sylene (Nordhagen 1928) og Sikkilsdalen (Nordhagen 1943), på henholdsvis 612 og 607 sider, Olav Gjærevoll (1916–1994) sin monografi over snøleier i skandinaviske fjell (Gjærevoll 1956) og Eilif Dahl (1916–1993) sin monografi over fjellvegetasjonen i Rondane (Dahl 1957).

Samtidig som plantesosiologien ble en dominerende retning innen norsk og svensk naturforskning, utviklet det seg en egen finsk retning innen vegetasjonsforskningen med utspring i skogforskningen. Mens plantesosiologene la hovedvekten på å beskrive plantesamfunn, altså repeterende mønstre av plantearter som forekommer sammen i naturen, la de finske forskerne hovedvekten på å beskrive sammenhenger mellom artssammensetningen og miljøforholdene. Deres enheter, som ble betegnet "voksestedstyper" (eng.: *site types*), omfattet alle skogbestander med mer eller mindre samme artssammensetning og samme "økologisk-biologiske natur", og inkluderte alle trinn

i suksesjonen etter hogst eller brann (Cajander 1909, 1926). Foregangsmannen for denne retningen var Aimo Kaarlo Cajander (1879–1943). Han var skogforsker av profesjon, men også tre ganger statsminister i Finland. Cajander vektla, i motsetning til plantesosiologene, observasjoner av gradvis variasjon i artssammensetningen.

"Naturvariasjonens natur" – om variasjonen i artssammensetning var trinnvis eller gradvis og om plantesamfunn eksisterer som objektive realiteter eller er menneskelige konstruksjoner, praktiske enheter som utgjør noder i et kontinuerlig variasjonsspektrum – ble etter hvert gjenstand for opphetete diskusjoner. Det er logisk, for dette temaet har fundamental betydning for hvordan naturvariasjonen bør systematiseres. Dette vil vi derfor komme tilbake til. Den finske skogtypetilnæringsmåten fikk også stor innflytelse på svensk og norsk vegetasjonsøkologi, blant annet gjennom det teoretiske arbeidet til Risto Tuomikoski (1911–1989), som i 1942 (Tuomikoski 1942) formulerte prinsippene for det som seinere har blitt til en gradientbasert metode for å typifisere natur. Tuomikoski hevdet at et flerdimensjonalt mønster av variasjon langs flere gradienter kan gjøres om til en ikke-hierarkisk typeinndeling ved å dele hver gradient i trinn eller segmenter, og videre til en hierarkisk typeinndeling ved å ordne gradientene etter et kriterium. Tuomikoskis ideer fant gjenklang i myrvitenskapen, og både fra Sverige (Sjörs 1948, Malmer 1962, Fransson 1972) og Norge (R. Økland 1989b, Moen 1990) finnes detaljerte beskrivelser av myrvegetasjon som tar utgangspunkt i variasjon langs økologiske gradienter. Denne tilnæringsmåten er også benyttet for å beskrive skog- og fjellvegetasjon, i Sverige (Arnborg 1942) og i Norge (R. Økland & Bendiksen 1985).

Etter hvert som kunnskapen om variasjonen i vår natur økte, ble det mulig å omsette denne kunnskapen i praksis i form av vegetasjonskart – kart over vegetasjonstypers fordeling innenfor et kartleggingsområde. Det første norske vegetasjonskartet ble publisert av Mork & Heiberg (1937), men det tok flere tiår før vegetasjonskart skulle bli produsert i stort omfang i Norge [se Bryn (2006) som gir en historisk oversikt over utviklingen av dette fagfeltet i Norge]. Vegetasjonskartlegging forutsetter tilrettelegging av de plantesosiologiske typesystemene for kartlegging i ønsket målestokk, og en metodikk for å utføre kartleggingen i praksis (Bryn 2006). Den første fullstendige oversikten over vegetasjonstyper i Norge tilrettelagt for kartlegging ble publisert i 1973 (Hesjedal 1973). Deretter har det blitt utviklet flere typesystemer med intensjon om bruk i vegetasjonskartlegging, f.eks. Fremstad & Elven (1987), Fremstad (1997) og Rekdal & Larsson (2005).

Etter ca. 1980 har vegetasjonsforskningen gradvis blitt integrert i det store mangfoldet av økologisk forskning. Fokuset på beskrivelse av naturvariasjon har gradvis avtatt, og subjektiv metodikk har blitt erstattet av mer observatøruavhengige metoder, både for innsamling og for analyse av data.

Parallelt med at vegetasjonsøkologien har beskjeftiget seg med mønstre i naturvariasjon på en relativt fin romlig skala, har også grovere mønstre i naturvariasjon blitt beskrevet; riktignok i langt mindre omfang. Disse faller innenfor ulike tradisjoner, men kan med et fellesbegrep beskrives som inndelinger av finere eller grovere definerte landskap. Sentrale arbeider er den nordiske naturgeografiske regioninndelingen (Abrahamsen et al. 1984) og "Nasjonalt referansesystem for landskap" (Puschmann 2005). Internasjonalt finnes et stort mangfold av tilnæringsmåter for å beskrive landskap (Simensen et al. 2018).

1.2 Motivasjon: Hvorfor vi trenger å systematisere naturvariasjonen

Presise begreper er en forutsetning for effektiv kommunikasjon. Språkernes utvikling gjenspeiler behovet for å presisere begrepene innhold, det vil si hvordan de er definert. Dette gjelder på naturområdet såvel som på andre områder. Som vist i bakgrunnskapitlet, finnes per dags dato mange parallelle systemer for å beskrive naturvariasjon. I noen grad har dette sin årsak i at ulike begrepsapparater kan

knyttet til ulike formål, men oftere er nok årsaken at vi har ulike preferanser for hvordan naturvariasjon skal beskrives eller hvilke naturegenskaper vi ønsker å beskrive.

Fra midten av 1700-tallet har man etter hvert lykkes å samle seg om felles navnsettingsregler for organismer (Ruggiero et al. 2015), rotfestet i evolusjonsteorien (Darwin 1859, Huxley 1942, Noble 2015). Dette har uten tvil vært viktig for naturvitenskapens utvikling (Anonym 2007a). Som vist i forrige kapittel, har økologer og landskapsforskere aldri på samme måte klart å samle seg om en universell, fullstendig systematikk for økosystemer eller landskap [se Halvorsen et al. (2020)], men det gjøres stadig framstøt for å få dette til, i hvert fall på avgrensede fagfelt. Eksempler på dette er oversikter over "essensielle variabler" for biodiversitet (Pereira et al. 2013, Pettorelli et al. 2016), geodiversitet (Schrodt et al. 2019), klima (Bojinski et al. 2014) og havøkosystemene (Constable et al. 2016). Likevel konkluderer Halvorsen et al. (2020) med "at de få eksemplene på systemer som adresserer flere sider ved naturvariasjonen på en gang (f.eks. artssammensetning og miljøforhold) har hatt en tendens til å være ufullstendige, pragmatiske, ekspertbaserte og tilpasset spesifikke formål" (oversatt fra engelsk). Samtidig er det et stort behov for et universelt system for de såkalte høyere økodiversitetsnivåer (f.eks. økosystem og landskap) som er helhetlig og basert på klare prinsipper som er rotfestet i økologisk teori.

Hvilke behov er det så som er så presserende? På global skala argumenterer Halvorsen et al. (2020) for at en systematikk for jordas naturvariasjon er av fundamental betydning for å sikre de økosystemtjenestene som menneskeheten er helt avhengig av for kommende generasjoner. Det finnes tallrike eksempler på sivilisasjoner som har kollapset på grunn av mangel på kunnskap om naturen, eller mangel på vilje til å ta hensyn til denne kunnskapen (Diamond 2005). Menneskehetens fotavtrykk på naturen har nått et omfang som etter manges oppfatning gir grunnlag for å regne vår tid som en egen, ny geologisk periode, Antropocen (Crutzen 2002, Ellis 2015). Handlingsplanene mot 2030 og 2050 for å oppfylle de 17 Aichi-målene for bærekraft (Anonym 2007b) inneholder blant annet drastiske tiltak for å redusere biodiversitetstap og forringelse av økosystemer (Anonym 2020), og det har blitt hevdet at halvparten av jordas land- og havområder må vernes for å nå disse målene (Locke 2013). Også dersom man vil sikre artsmangfoldet gjennom å ta vare på det geologiske mangfoldet slik Beier et al. (2015) har foreslått ("Conservation of Nature's Stage"), forutsettes systematisk kunnskap om økosystemer og landskap (Lawler et al. 2015).

På nasjonal og lokal skala er god kunnskap om naturmangfoldet en forutsetning for god arealplanlegging i videste forstand; det vil si for å bestemme hvilke områder som skal settes av til vern, hvor nye veier, bolig- og hyttefelt skal bygges, etc. Betydningen av kunnskap er nedfelt i §8 i naturmangfoldloven (Anonym 2009) som lyder: "Offentlige beslutninger som berører naturmangfoldet skal så langt det er rimelig bygge på vitenskapelig kunnskap om arters bestandssituasjon, naturtypers utbredelse og økologiske tilstand, samt effekten av påvirkninger." En rekke andre lover og forskrifter forutsetter også at det foreligger tilstrekkelig kunnskap før beslutninger tas. En systematisk oversikt over naturvariasjonen, med et felles begrepsapparat, er et viktig element i dette.

En systematisk, fullstendig oversikt over naturmangfoldet vil sette oss i stand til å besvare en rekke av økologiens fundamentale spørsmål (Sutherland et al. 2013): Hvor mange økosystemer og landskapstyper finnes det – på jorda, i Norge, i en kommune? Hvor finnes de ulike økosystemene, og hvorfor? Hva består de av og hvilke sammenhenger er det mellom dem? Hvilke økosystemer og landskapstyper er sjeldne og hvilke særmerker et område? Hva er det som gjør at noen økosystemer og landskapstyper er sjeldne mens andre er vanlige? Hvilke endringer i økosystemene kan vi forvente i framtida som følge av endret arealbruk og klimaendringer?

1.3 Motivasjon: Hvorfor det er så vanskelig å lage en "naturmangfoldsystematikk" og hvordan det likevel kan være mulig

Hvorfor har det vist seg så vanskelig å systematisere naturvariasjonen? Dette grunnleggende spørsmålet er nøkkelen til å forstå hvordan det likevel kan være mulig.

Et påfallende trekk ved den økologiske litteraturen er hvor få arbeider som drøfter naturmangfoldets grunnleggende egenskaper. Halvorsen et al. (2020) hevder at en hovedgrunn til at vi mangler en universell naturmangfoldsystematikk er mangel på velfunderte teoretiske prinsipper og modeller for å systematisere den enormt komplekse variasjonen i naturen på "nivåer" over organismer, f.eks. økosystemer og landskap. Allerede på 1980-tallet pekte O'Neill et al. (1986) på uklare definisjoner av grunnleggende begreper som et viktig hinder for framgang i teoretisk økologi. Det viktigste hinderet er nok likevel kompleksiteten i naturvariasjonen på disse "høyere nivåene". Mange forfattere har pekt på det enorme tilfanget av kompleksitet som tilføres når vi beveger oss fra organismer til økosystemer fordi økosystemer (og landskap) ikke bare omfatter organismene, men også miljøet og samspillet mellom organismene innbyrdes og mellom organismer og miljø og de prosessene og mekanismene som er årsaker til variasjon i mengde og fordeling av de elementene økosystemet består av (Tansley 1935, Swanson et al. 1988).

Likevel kan det være mulig å lage en naturmangfoldsystematikk dersom (i) lovmessigheten i naturvariasjonen kan 'kondenseres' i et fåtall grunnleggende teoretiske prinsipper, (ii) disse prinsippene legges til grunn for en prosedyre for systematisering ("taksonomiske prinsipper"), og (iii) det utarbeides en metode for å operasjonalisere de taksonomiske prinsippene.

1.4 Natur i Norge – bakgrunn og kortfattet historikk

Framlegget til naturmangfoldlov, som ble offentliggjort i 2004 (Anonym 2004), inneholdt et nytt virkemiddel, "utvalgt naturtype", som er hjemlet i §52 i loven som ble vedtatt i 2009. Denne paragrafen åpner for at "Kongen i statsråd [kan] fastsette forskrift som angir bestemte naturtyper som utvalgte i hele eller deler av landet." Dette virkemiddelet bygger på lovens definisjon av naturtype (naturmangfoldloven, §3), som lyder:

"Naturtype: ensartet type natur som omfatter alt plante- og dyreliv og de miljøfaktorene som virker der, eller spesielle typer naturforekomster som dammer, åkerholmer, geologiske forekomster eller lignende"

I erkjennelsen av at det ikke fantes noen systematisk oversikt over naturtyper i Norge som bygger på en definisjon av naturtype som både tar hensyn til artssammensetning og miljøforhold, vedtok den nystartete Artsdatabanken den 13. desember 2005 å etablere et prosjekt for "å utvikle en helhetlig og hierarkisk inndeling av norsk natur". Fra starten ble prosjektet kalt "Ny norsk naturtypeinndeling" (NNN), men navnet ble våren 2008 endret til "Naturtyper i Norge" (NiN). Prosjektets hovedformål var "... å produsere et teoretisk grunnlag for en ny norsk inndeling av naturtyper ... [og] utarbeide et faglig grunnlag som kan ligge til grunn for forvaltningens arbeid med utvelgelse av naturtyper ... [og] utarbeide et første utkast til naturtypeinndeling basert på en oppdatert kunnskapsstatus" (Halvorsen et al. 2009). Prosjektet, som ble organisert som en ekspertgruppe med 13 medlemmer med Rune Halvorsen som leder, ble avsluttet med publisering av Natur i Norge (NiN) versjon 1.0 30. september 2009 (Fig. 1).

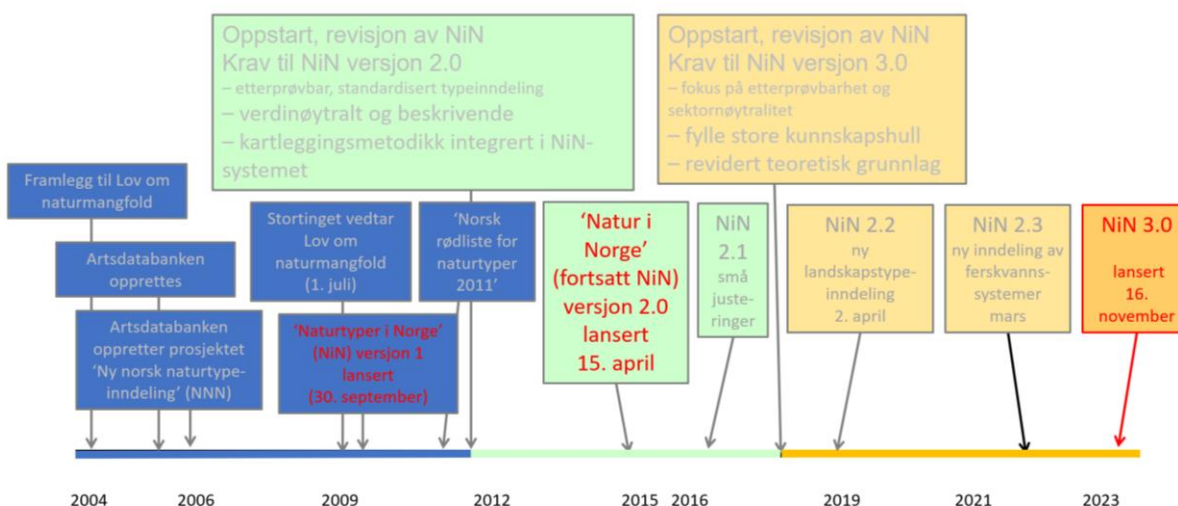


Fig. 1. Tidslinje for Natur i Norge fram mot versjon 3.0.

NiN 1 hadde, slik hovedformålet gir uttrykk for, et sterkt naturtypefokus, med naturmangfoldlovens definisjon av naturtype som utgangspunkt. Halvorsen et al. (2009) presiserer dette slik: "... ekspertgruppa [har] lagt til grunn for arbeidet med Naturtyper i Norge (NiN) versjon 1 at *hovedrettesnoren for arbeidet med Naturtyper i Norge skal være at naturtypeinndelingen så presist som mulig skal fange opp variasjonen i artssammensetning for flest mulig organismegrupper, og de miljøfaktorene som bestemmer denne variasjonen.*" Variasjon som ikke ble fanget opp i typesystemet, ble beskrevet med variabler i et såkalt beskrivelsessystem.

Erfaringene med utprøving av NiN versjon 1 som praktisk kartleggingssystem i 2010 (Halvorsen et al. 2011) viste at betydelig tilrettelegging av NiN-systemet ville være nødvendig før systemet eventuelt kunne tas i bruk til kartlegging i stort omfang. Med unntak for den første norske rødlista for naturtyper, som var basert på NiN versjon 1.0 (Lindgaard & Henriksen 2011), ble ikke NiN tatt aktivt i bruk. Det viste seg raskt at den første NiN-versjonen hadde forbedringspotensiale på mange områder. Høsten 2012 vedtok derfor Artsdatabanken å start en prosess fram mot NiN versjon 2. Også arbeidet med å utvikle NiN versjon 2 ble organisert som et prosjekt ved Naturhistorisk museum, Universitetet i Oslo med Rune Halvorsen som leder. Revisjonen av innholdet i NiN-systemet ble til dels gjennomført i tematiske faggrupper ("marin faggruppe", "limnisk faggruppe", etc.). Artsdatabanken opprettet et vitenskapelig råd ("Vitenskapsrådet") som møttes med ujevne mellomrom med mandat til å godkjenne framlegg til innhold i den nye NiN-versjonen.

Foruten å oppdatere innholdet i systemet, hadde prosessen fram mot NiN versjon 2.0 tre klare mål:

1. Systemet skulle bli mer verdinøytralt og sektoruavhengig gjennom utvikling av et sterkere teoretisk grunnlag.
2. Verdinøytralitetsprinsippet skulle operasjonaliseres ved å utvikle en metodikk for testing av hvorvidt naturtypekandidater tilfredsstiller et kriteriesett (Fig. 2).
3. En metodikk for naturtypekartlegging basert på NiN skulle utvikles som en integrert del av systemet uten å legge føringer på systemets innhold.

I dokumentasjonen for NiN 2.0 (Halvorsen et al. 2015a) beskrives formålet med arbeidet slik:

"Et overordnet mål for versjon 2 av Artsdatabankens naturbeskrivelsessystem Natur i Norge (tidligere 'Naturtyper i Norge') – NiN – er at systemet i så stor grad som mulig skal være basert på eksplisitte prinsipper og etterprøvbare kriterier, og at det skal finnes en standardisert metodikk for å anvende disse kriteriene. Dermed blir enhver versjon av NiN etter 2.0 en modell for naturvariasjon, en hypotese som kan testes og aksepteres eller forkastes. NiN består av et typesystem og et beskrivelsessystem, i prinsippet på flere nivåer av naturmangfold og på ulike romlige skalaer. Beskrivelsessystemet inneholder variabler som gjør det mulig å beskrive naturvariasjonen på en standardisert måte. Etterprøvbarkravet gjør at typesystemet i NiN versjon 2.0, og alle alternative forslag til typeinndelinger, kan testes. Dermed kan NiN-systemet utvikles videre i takt med at ny kunnskap om naturvariasjonen i Norge blir tilgjengelig."

Arbeidet med typeinndelingen på natursystemnivået avdekket behov for en rekke prinsipielle avklaringer. Gjentatte ganger i løpet av revisjonsprosessen ble derfor fokus flyttet vekk fra arbeidet med praktisk typeinndeling over på teoretiske og prinsipielle spørsmål, ofte knyttet til de grunnleggende geologiske og økologiske prosessene som skaper variasjon i observerbare naturegenskaper. Etter hvert ble det mer og mer klart at det teoretiske grunnlaget for NiN 1, systemkjernen, slik den var beskrevet av Halvorsen et al. (2009), måtte gjøres gjenstand for en fullstendig gjennomgang. Halvorsen et al. (2015a) uttrykker ambisjonene for det reviderte NiN-systemet slik:

"Et system så stabilt at framtidige revisjoner hovedsakelig vil bestå i implementering av ny kunnskap og påfyll av ny dokumentasjon, forutsetter en *kjerne av teori, prinsipper og inndelingskriterier* som er generelle, velfunderte og klart formulert samtidig som de er spesifikke nok til å dekke alle realistiske tilfeller. Ideelle mål må være at alle som benytter denne systemkjernen til naturtypeinndeling skal komme til samme resultat, og at systemkjernen er universell i den forstand at den danne grunnlag for typeinndeling av natur hvor som helst i verden.

Denne erkjennelsen innebar en revidert målsetting for arbeidet med NN-revisjonen: å utarbeide et system av prinsipper og kriterier som er så dypt forankret i en teoretisk forståelse av naturvariasjon, at det teoretiske grunnlaget for NiN sikrer at subjektive oppfatninger, personlige preferanser, ubevisste eller bevisste verdivalg og skjulte agendaer ikke styrer eller påvirker innholdet i NiN, slik tilfellet i stor grad var, i hvert fall på detaljnivå, i NiN versjon 1. En slik solid fundamentering av NiN-systemet er også den beste garantien for at den infrastrukturen og de beslutninger som blir bygd på NiN, f.eks. metodikk for praktisk naturkartlegging, naturovervåking, rødlisting av naturtyper, implementering av naturmangfoldloven etc., vil være så robuste at de blir gode investeringer med varig verdi."

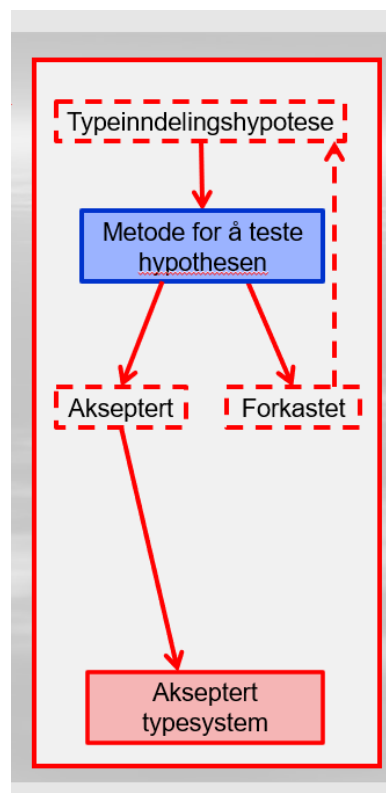


Fig. 2. Prinsipper for testing av naturtypehypotese i NiN 2.

Etter to og et halvt års arbeid ble NiN versjon 2.0 publisert 15. april 2015. Innholdet i typesystemene for natursystemer og landskapstyper var da revidert, beskrivelsessystemet omstrukturert og en metodikk for testing av naturtypeinndelingshypoteser (Halvorsen et al. 2015a: kap. B2) var utviklet. Dessuten var en veileder for kartlegging av naturtyper etter NiN versjon 2 (Bryn & Halvorsen 2015) på plass.

To måneder før lanseringen av NiN 2 fikk NiN en offisiell rolle. I juni 2014 leverte to stortingsrepresentanter et såkalt Dokument 8-forslag [Dok8: 89S (2013–14); Anonym 2014] "om tiltak for en kunnskapsbasert naturforvaltning". Ett av forslagene lyder: "Det stilles krav om at det blir trukket et konsekvent og klart skille mellom kunnskapsprodusenter og brukere av denne kunnskapen, og om at all offentlig finansiert kartlegging av naturmangfold skal utføres etter allmenne standarder for verdinøytralitet og kvalitet. Artsdatabankens standardiserte naturtype- og naturbeskrivelsessystem – naturtyper i Norge (NiN) – skal legges til grunn for all offentlig finansiert kartlegging av naturtyper." Stortingets energi- og miljøkomité behandlet dokument 8-forslaget og avga sin innstilling i januar/februar 2015 [Innst 144S (2014–15); Anonym 2015a]. Komiteen sluttet seg til forslaget om at NiN skal ha en sentral rolle i norsk naturtypekartlegging: "Komiteen mener kartleggingen av naturtyper i likhet med all annen forskning skal gjennomføres etter en mest mulig objektiv, verdinøytral og etterprøvbar metode, og med vekt på å få kartlagt de mest verdifulle naturtypene først. Komiteen mener Artsdatabankens typeinndeling og beskrivelsessystem for natur, «Naturtyper i Norge» (NiN), skal utgjøre kjernen i dette." Komiteens innstilling inneholder også Klima- og miljødepartementets tilsvar til Dok 8: 89S, der det blant annet står at "Artsdatabankens Naturtyper i Norge utgjør et felles klassifiseringssystem som skal ligge til grunn for kartlegging av natur». Regjeringens stortingsmelding "Natur for livet" [Meld. St. 14 (2015–16); Anonym 2015b], som ble oversendt Stortinget i desember 2015, stadfestet Stortingets vedtak: "Artsdatabanken har også utviklet type- og beskrivelsessystemet «Natur i Norge» (NiN), som skal legges til grunn for all kartlegging av naturtyper i offentlig regi" (s. 68) og "Natur i Norge skal utgjøre kjernen i offentlig naturkartlegging, i tråd med Stortingets vedtak om dette" (s. 133). Dermed hadde NiN 2 fått en offisiell rolle som nasjonens system for å beskrive naturvariasjon.

NiN versjon 2.0 ble umiddelbart (det vil si sommeren 2015) tatt i bruk til kartlegging av naturtyper i målestokk 1:5 000 i regi av Miljødirektoratet, på oppdrag fra Klima- og miljødepartementet. Fra 2016 er også Landbruksdirektoratets MiS-kartlegging lagt om på NiN-plattform. De første par årene etter lansering av NiN 2.0 var det et sterkt fokus på tilrettelegging av systemet for bruk i praktisk kartlegging, med utvikling av nye versjoner av kartleggingsveiledere (f.eks. Bryn et al. 2018, 2020) og dokumentasjon tilrettelagt for kartlegging (Bratli et al. 2019, Halvorsen & Bratli 2019). En revidert rødliste for naturtyper basert på NiN 2 ble publisert i 2018 (Anonym 2018a). I april 2019 ble arbeidet med en ny landskapstypeinndeling, som hadde pågått som en prosess på siden av arbeidet med NiN versjon 2.0 siden 2011 basert på tilsvarende prinsipper og metodikk som natursysteminndelingen, lansert som versjon 2.2 av systemet (Simensen et al. 2021, 2022); versjon 2.1 som kom i 2016 inneholdt bare mindre justeringer av innholdet i NiN 2.0. I 2017 ble det igangsatt et arbeid med internasjonal publisering av det teoretiske grunnlaget for NiN, som kulminerte i desember 2020 i lanseringen av EcoSyst-rammeverket (Halvorsen et al. 2020). EcoSyst er beskrevet som et universelt rammeverk for systematisering av naturvariasjon, som i prinsippet skal kunne anvendes hvor som helst i verden. I artikkelen presenteres NiN 2 som en operasjonalisering av EcoSyst-rammeverket, dvs. som et *proof of concept*.

Tilbakemeldinger fra det stadig økende antallet brukere av NiN til naturkartlegging og i forskning, viste etter hvert at det var behov for nok en revisjon av innholdet i NiN-systemet. Norsk Arktis (Svalbard og de andre arktiske øyene under norsk suverenitet) og limniske systemer pekte seg først ut som temaer med særlig sterkt behov for revisjon (se f.eks. Eidesen et al. 2018, Arnesen et al. 2018), men endringsbehov ble meldt inn for mange deler av systemet. Arbeidet med EcoSyst-rammeverket

avdekket dessuten behov for endringer også i det teoretiske grunnlaget for NiN. Artsdatabanken initierte derfor i 2018 en ny revisjonsprosess, organisert på samme vis som prosessen fram mot NiN 2.0. Ansvar for revisjon av systeminnholdet er organisert som et prosjekt ved Naturhistorisk museum, ledet av en forskergruppe med Rune Halvorsen som prosjektleder og Harald Bratli, Anders Bryn og Olav Skarpaas, etter hvert også Anders K. Wollan, som sentrale medarbeidere. Artsdatabanken oppnevnte et nytt vitenskapelig råd for NiN med samme mandat som tidligere. En rekke faggrupper har vært i arbeid med tematisk gjennomgang av deler av NiN-systemet; ei limnisk faggruppe, ei marin faggruppe, ei arktisk faggruppe og ei gruppe for hevdbetingete systemer. Landformvariasjonen (i vid forstand) har blitt gjenstand for særlig grundig gjennomgang, i egne faggrupper for landformer i fast fjell og løsmasser, torvmarksformer og elveløp. Alle større relevante norske fagmiljøer har bidratt til revisjonen gjennom medvirkning i faggruppene og ved delegering av delansvar for ulike, mer spesifikke temaer. I 2022 ble det også nedsatt en egen faggruppe for naturtypekartlegging basert på NiN.

Da revisjonsarbeidet startet opp i 2018, var målet at det skulle lanseres en ny versjon 2.3 av NiN i 2021. Arbeidet med EcoSyst-rammeverket avdekket imidlertid, nok en gang, at behovet for endringer i systemet var større enn først antatt og at det også denne gangen var behov for en ny, grundig gjennomgang av flere sider ved NiNs teoretiske grunnlag. I slutfasen av arbeidet med publisering av EcoSyst-rammeverket, ble det for eksempel klart at systemet av variabler (beskrivelsessystemet i NiN 2) burde få en selvstendig rolle i systematiseringen av naturvariasjonen og ikke bare tjene som et middel til å beskrive variasjon som ikke typesystemet fanget opp (Halvorsen et al. 2020). Denne erkjennelsen sprang blant annet ut av at lokale komplekse miljøvariabler (LKM), som i NiN 2 kun ble benyttet til inndeling i natursystemtyper, ble tatt i bruk som selvstendige kartleggingstemaer, f.eks. i MiS (Anonym 2019). I løpet av 2019 ble det dessuten klart at også fordelingen av naturvariasjonen på ulike *kilder til variasjon*, sjølve grunnlaget for å systematisere naturvariasjon i NiN 1 og NiN 2, måtte revurderes. Da målet for revisjonsprosessen og timeplanen for denne endret. Den foreliggende versjonen av NiN, som ble lansert 16. november 2023 som Natur i Norge (NiN) versjon 3.0, er bygd på et nytt teoretisk grunnlag. En betaversjon av typeinndelingen av ferskvannssystemer, fortsatt basert på terminologi og prinsipper fra NiN 2, ble publisert som NiN versjon 2.3 våren 2022 (Dervo et al. 2022).

1.5 Formålet med NiN versjon 3.0

Formålet med NiN ligger fast og kan formuleres slik:

Natur i Norge (NiN) versjon 3.0 skal være et fullstendig system av variabler og typer for å beskrive naturvariasjonen i områder under norsk suverenitet. NiN skal være solid fundamentert på økologisk teori. Arbeidet med NiN skal ha verdinøytralitet og sektoruavhengighet som mål, slik at hele samfunnet kan ha tillit til beskrivelser (inkludert kartlegging) av naturvariasjonen som er basert på NiN. Typeinndelinger i NiN skal, så langt som mulig, være etterprøvbare, det vil si prinsipp- og kriteriebaserte, og skal kunne testes ved hjelp av standardiserte metoder.

NiN versjon 3.0 er ingen endelig NiN-versjon, men må ses på som et skritt på vegen mot økt innsikt i naturens mangfoldige variasjonsbredde. Det er derfor et mål for arbeidet med NiN 3.0 at denne nye versjonen vil inspirere til nye erkjennelser og ny faktisk kunnskap om variasjonen i norsk natur, og på sikt utløse behov for nye versjoner av NiN-systemet.

1.6 Om denne publikasjonen og den vitenskapelige dokumentasjonen av NiN versjon 3

NiN versjon 3.0 vil bli publisert på flere ulike plattformer. En fullstendig oversikt over alt innhold i systemet, tilrettelagt for alminnelige brukere (offentlig og privat forvaltning, kartleggere, den interesserte allmennhet), finnes på Artsdatabankens nettsider (<https://www.artsdatabanken.no/naturtyper>). En lærebok om naturvariasjon i Norge basert på NiN vil bli publisert våren 2024 (Edvardsen et al. *i trykk*). Deler av systemet vil bli vitenskapelig dokumentert i publikasjoner i vitenskapelige tidsskrifter. Hovedkanalen for vitenskapelig publisering av NiN-systemet er den norskspråklige serien "NiN 3 Systemdokumentasjon" som utgis av Artsdatabanken. Målsettingen med denne er ikke å produsere en fullstendig NiN-dokumentasjon; deler av systemet (inkludert det teoretiske grunnlaget systemet bygger på) som blir publisert i vitenskapelige tidsskrifter (f.eks. Halvorsen et al. 2020) skal ikke nødvendigvis også publiseres på norsk i systemdokumentasjonsserien. Landskapstypeinndelingen i NiN 3.0, som er videreført fra NiN 2.2, er et eksempel på dette. Den er i sin helhet dokumentert i Simensen et al. (2021, 2022).

Den vitenskapelige dokumentasjonen av NiN versjon 2 besto av tre omfattende publikasjoner; ett systemkjernedokument ("Artikkel 1"; Halvorsen et al. 2015a, 2019a), ett dokument med beskrivelser av typer og variabler ("Artikkel 3"; Halvorsen et al. 2015b, 2019b) og dokumentasjonen av analysene av generaliserte artslistedatasett ("Artikkel 2"; Halvorsen 2015). Nøkkeldokumentene "Artikkel 1" og "Artikkel 3" er store og komplekse, og blir ikke videreført i samme form i NiN 3. I stedet er intensjonen at materialet skal fordeles på flere publikasjoner med avgrenset tematisk innhold etter mønster av de 14 artiklene i serien "Naturtyper i Norge Bakgrunnsdokument" (versjon 0.1 eller 0.2) som ble publisert av Artsdatabanken i 2008 og 2009, men som aldri ble oppdatert til versjon 1 slik planen opprinnelig var.

Den foreliggende publikasjonen inneholder det teoretiske grunnlaget for NiN versjon 3.0, det vil si (i) hva naturvariasjon er, forklaring av sentrale begreper, og hvordan naturvariasjonen kan fordeles på ulike kilder til variasjon; (ii) grunnleggende økologisk teori oppsummert i gradientanalyseperspektivet; og (iii) hvordan naturvariasjonen systematiseres i NiN basert på EcoSyst-rammeverket. Variabler og/eller typer og sentrale begreper som benyttes til å systematisere variasjon innenfor hver av kildene til variasjon skal etter planen beskrives i separate, tematiske dokumenter.

Sjøl om mange elementer i NiNs systemkjerne er endret fra NiN 2 til NiN versjon 3.0, er størstedelen av det teoretiske grunnlaget uendret. Framstillingen av NiNs systemkjerne i dette dokumentet gjenbruker uten henvisning materiale fra dokumentasjonen av tidligere NiN-versjoner (Halvorsen et al. 2009, 2015a).

2 Naturegenskaper

2.1 Grunnleggende begreper: Natur, naturvariasjon, naturegenskap og naturfunksjon

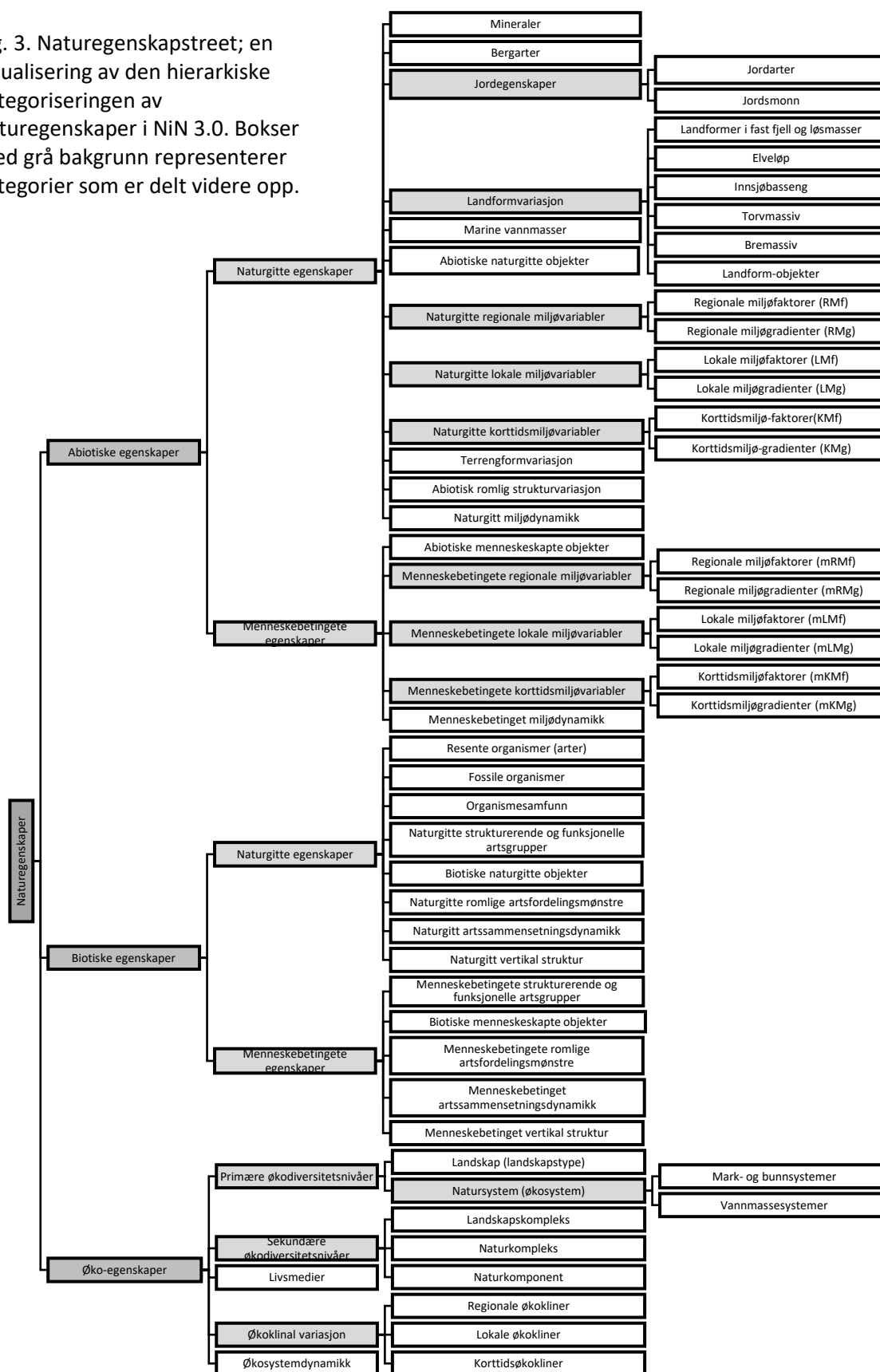
I NiN er **natur** "et generelt og skalauavhengig begrep som henspiller på et avgrenset areal med de artene som lever der og det miljøet som omgir dem, eller på miljøet alene". Denne definisjonen av natur er altomfattende; den omfatter både organismene og det abiotiske miljøet. Dermed passer den godt til intensjonen om at all variasjon i norsk natur skal kunne beskrives med NiN-termer. Begrepet naturvariasjon defineres ofte, også i NiN 2, som "variasjon i naturens sammensetning, struktur og funksjon". Vi skal seinere drøfte begrepene natursammensetning og naturstruktur og vise at denne todelingen er problematisk å bruke til å systematisere naturvariasjon. I stedet definerer vi i NiN 3 **naturvariasjon** som "variasjon i naturegenskaper og naturfunksjon". Begrepet **naturegenskap** er i sin tur et samlebegrep for "**kategorisk naturegenskap** (fysisk avgrenset objekt eller element i naturen) og **klinale naturegenskap** (gradvis varierende aspekt ved naturvariasjonen)". I henhold til denne definisjonen er alt i naturen som er observerbart (det vil si som kan registreres, eventuelt telles eller måles) naturegenskaper. Eksempler på kategoriske (eller **naturlig klassedelte**) naturegenskaper er flyttblokk, liggende dødvedenhet (læger, dvs. en trestamme som ligger på bakken i skogen) og bygning. Eksempler på klinale (eller **gradvis varierende**) naturegenskaper er markas helning og pH i jorda. Sistnevnte er et eksempel på en naturegenskap som ikke kan ses, men som må måles. Like fullt er det en naturegenskap.

Et typisk naturobjekt representerer kategorisk naturvariasjon når det er klart fysisk avgrenset, men det er ofte mulig (og hensiktsmessig) å knytte klinale egenskaper til naturobjekter, f.eks. tettheten av læger innenfor et område (antallet stokker per dekar). Det er altså mulig å knytte flere ulike egenskaper til ett og samme naturobjekt. Det gjør naturegenskap til et nesten altomfattende begrep, som adresserer alle mulige aspekter ved variasjon i naturen.

Begrepet naturfunksjon (se kapittel 3.1) omfatter prosessene i rom og tid som gir og/eller har gitt opphav til variasjon i naturegenskaper, inkludert berggrunnsgeologiske, geomorfologiske, biologiske og økologiske prosesser. Mens naturegenskaper er mer eller mindre konkrete, i hvert fall målbare, er naturfunksjon abstrakt og adresserer bakenforliggende prosesser. Eksempler på naturprosesser er fjellkjededannelse (geologisk prosess), breenes erosjon av landskapet (geomorfologisk prosess), artsdannelse (biologisk prosess) og vindens erosjon i sanddyner eller på rabber (geomorfologisk og økologisk strukturerende prosess). Geomorfologiske og økologisk strukturerende prosesser har sentrale roller i NiN 3 fordi de er nøkler til å forstå hvorfor naturen ser ut slik den gjør.

Begrepet **variasjon** brukes i dagligtalen for å uttrykke at en egenskap ikke finnes alle steder, eller at den ikke forekommer i samme mengde alle steder. Variasjonsbegrepet er helt sentralt i NiN fordi hovedmålsettingen med systemet er å systematisere naturvariasjonen. Den presise definisjonen av variasjon er "*forskjell i en egenskap mellom to ulike steder eller på to ulike tidspunkter*". I praksis er variasjonsbegrepet knyttet til observasjoner av en **variabel**, altså en "*attributt ved en egenskap, uttrykt på en måleskala*". Hver enkeltobservasjon av variabelen betegnes variabelverdi. Variasjon innebærer altså at en variabel antar ulike variabelverdier på ulike steder. F.eks. er det variasjon i variabelen jord-pH mellom to steder i skogbunnen når pH blir målt til henholdsvis 3,8 og 4,7 og det er variasjon i forekomsten av blåveis når arten finnes i én skogteig og ikke i naboteigen. I et seinere kapittel (se kapittel 5.4.3) vil vi beskrive de ulike måleskalaene som brukes til å angi variabelverdier for ulike variabler.

Fig. 3. Naturegenskapstreet; en visualisering av den hierarkiske kategoriseringen av naturegenskaper i NiN 3.0. Bokser med grå bakgrunn representerer kategorier som er delt videre opp.



Naturtypebegrepet i naturmangfoldloven er så vidt, og omfatter så mange ulike egenskaper, at det ikke er mulig å ordne dem i ett og samme typesystem. NiN 3 forholder seg til naturmangfoldloven ved å inneholde typesystemer for de naturegenskapene som nevnes i lovens naturtypedefinisjon, det vil for eksempel si "ensartet type natur som omfatter alle levende organismer og de miljøfaktorene som virker der" (natursystem), "spesielle typer naturforekomster som dammer" (innsjøbasseng) og "spesielle typer geologiske forekomster" (landformer i fast fjell og løsmasser). Hvert av typesystemene i NiN 3 tar utgangspunkt i følgende definisjon av begrepet **naturtype**: "*kategori i et system som ordner variasjon innenfor et naturtema; definert som et abstrakt ideal og eventuelt eksemplifisert ved konkrete typeeksempler*".

2.2 Naturegenskapstreet og oppbyggingen av dette kapitlet

Systematiseringen av naturegenskaper i NiN versjon 3 er koblet til en figur vi har kalt **naturegenskapstreet** (Fig. 3), som er en "*visualisering av den hierarkiske kategoriseringen av naturegenskaper i form av en trestruktur*". De grå boksene er overordnede kategorier som er delt videre opp. De 52 hvite boksene i figuren representerer ulike kategorier av naturvariasjon ("kilder til naturvariasjon" i tidligere NiN-versjoner). Noen av disse er, som vi vil komme tilbake til, delt videre opp. Begrepet **basal egebskapskategori** brukes om "*en enhet i naturegenskapstreet som ikke er delt videre opp*", det vil si boksene lengst til høyre i Fig. 3 eller resultatet av ytterligere oppdeling. I alt inneholder naturegenskapstreet 64 basale egebskapskategorier (se kapittel 2.10.2). Boksene er forbundet med linjer som viser hvordan de ulike kategoriene av naturegenskaper er sortert hierarkisk, dvs. i en trestruktur.

Valgene som ledet fram til treet i Fig. 3 er, så langt det har vært mulig, basert på naturvitenskapelig (økologisk, geologisk) teori. Det er imidlertid mulig å gi en teoretisk begrunnelse for mange ulike måter å systematisere naturegenskaper. Mange av kategoriene (de hvite boksene) kunne ha vært definert annerledes, og boksene kunne vært sortert annerledes i treet. I figuren er for eksempel naturgitt og menneskebetinget variasjon underkategorier under abiotisk og biotisk variasjon, men det finnes ikke teoretiske argumenter for det motsatte, dvs. at abiotisk og biotisk variasjon var underkategorier under naturgitt og menneskebetinget variasjon.

Naturegenskapstreet skal vise de grunnleggende forskjellene mellom naturegenskapskategoriene og er "skjelettet" som naturegenskapene er sortert etter i NiN 3. Hovedmålet er at treet skal være til hjelp for brukerne av systemet. Treets endelige utforming er et kompromiss, der formidlingshensyn har blitt vektlagt når ikke tungtveiende grunner har vært til hinder for det. Treet representerer derfor en pragmatisk, men samtidig mest mulig logisk og teoretisk fundert systematisering av naturegenskaper. Dette kapitlet er bygd opp rundt naturegenskapstreet, med underkapitler som forklarer sentrale begreper og begrunner hvorfor treet ser ut som det gjør. Til sist i kapitlet (se kapittel 2.10) sammenliknes naturegenskapstreet med inndelingen i kilder til variasjon i NiN 1 og NiN 2.

2.3 Romlig skala, tidsskala og naturvariasjonsbegrepet

All observerbar naturvariasjon kan knyttes til rom og/eller tid. Vi sier at det er variasjon på fin skala eller at variasjonen er finmasket når variabelverdiene endrer seg over korte avstander, og at det er variasjon på grov skala (grovmasket variasjon) når det er lengre mellom steder som skiller seg med hensyn til verdier for variabelen. Begrepet skala har blitt mye diskutert i den økologiske litteraturen (se f.eks. Openshaw & Taylor 1979, Wiens 1989, Jelinski & Wu 1996, Halvorsen 2012), både fordi det er en så

Tabell 1. Begreper for karakteristisk romlig skala i NiN 3.

Begrep	Lineær utstrekning		
	m eller km	$\log_{10} (m)$	$\log_2 (m)$
global skala	> 10 000 km	> 7	> 23,25
kontinental skala	1000 – 10 000 km	6 – 7	19,93 – 23,25
grov regional skala	100 – 1000 km	5 – 6	16,61 – 19,93
mellomgrov regional skala	10 – 100 km	4 – 5	13,29 – 16,61
fin regional skala	1 – 10 km	3 – 4	9,97 – 13,29
grov lokal skala	100 – 1000 m	2 – 3	6,64 – 9,97
mellomgrov lokal skala	10 – 100 m	1 – 2	3,32 – 6,64
fin lokal skala	1 – 10 m	0 – 1	0 – 3,32
mikroskala	< 1 m	< 0	< 0

viktig egenskap ved naturvariasjonen og fordi det kan forstås på så mange ulike måter. For at vi skal kunne beskrive hvilken romlig skala eller tidsskala en naturegenskap varierer, trengs derfor presise begreper. I NiN bruker vi begrepet **karakteristisk romlig skala** (for variasjon langs en variabel) når vi skal beskrive romlige mønstre. Dette begrepet forutsetter at variabelen er kategorisk eller, om den er klinal, at den er delt inn i trinn (f.eks. gruppering av pH-observasjoner til 10 intervaller der hvert intervall har en utstrekning på 0,5 pH-enheter; 3,0–3,5; 3,5–4,0 ... 7,5–8,0). Med karakteristisk romlig skala mener vi *"median lineær utstrekning av et område som tilhører samme klasse eller trinn langs en variabel"*. For å bestemme karakteristisk romlig skala for en variabel, må vi altså beregne den mediane *lineære* utstrekningen av et geografisk område (en kartfigur) som avgrenser én klasse eller ett variabeltrinn, det vil si utstrekningen i én dimensjon. Medianen er den midterste verdien i ei rekke av variabelverdier som er ordnet i stigende rekkefølge. Dersom den egenskapen vi ønsker å karakterisere med hensyn til romlig skala er lineær, som f.eks. en bergvegg, kan vi måle lengden av alle bergvegger i området og finne medianen. Dersom vi ønsker å karakterisere romlig skalavariasjon langs ei linje, f.eks. bredden av 6 bioklimatiske soner langs ei transektlinje fra fjord til fjell, kan vi måle lengden av hvert soneintervall langs transektlinja og finne medianen av disse lengdene. De aller fleste naturegenskaper har imidlertid utstrekning i to eller tre dimensjoner; en kartfigur er todimensjonal mens et vannmassevolum er tredimensjonalt. Med **lineær utstrekning** mener vi i NiN *"for todimensjonale figurer diameteren av en sirkel med samme flateinnhold som figuren og for tredimensjonale figurer diameteren av ei kule med samme volum som figuren"*. For en todimensjonal figur med areal A er derfor den lineære dimensjonen d gitt av

$$d2 = \sqrt{\frac{4A}{\pi}},$$

og for en tredimensjonal figur med volum V er den lineære dimensjonen d gitt av

$$d3 = \sqrt[3]{\frac{6V}{\pi}}.$$

Disse uttrykkene kan f.eks. brukes til å bestemme den karakteristiske romlige skalaen for naturtypepolygoner i et naturtypekart for natursystemtypebaserte kartleggingsenheter etter NiN (Bryn et al. 2020). Naturtypekartet for et 4 km² stort område omkring Veia (Eiker, Buskerud) i målestokk 1:5 000 (Halvorsen et al. 2021) inneholder 965 polygoner som i sin helhet ligger innenfor

kartleggingsområdet, med medianareal ca. 900 m² (Halvorsen et al. 2021: Fig. 17). Dette tilsvarer en gjennomsnittlig karakteristisk romlig skala på ca. 34 m. Dersom vi hadde lagt gjennomsnittsverdien (2 731 m²) til grunn, ville vi fått verdien $d_2 \approx 59$ m. Det tilsvarende naturtypekartet for et 0,25 km² stort område omkring Unsetsætra (Biri, Gjøvik, Oppland) inneholder 48 helt innesluttete polygoner med gjennomsnittlig areal 2 281 m², som gir $d_2 \approx 54$ m. På grunn av den store variasjonen i polygonstørrelse (i Eiker-kartet fra kilder på ca. 1 m² utfiguret som punkter til bærlyngskogsmarkspolygoner som er over 200 000 m²) og fordi sannsynligheten for ikke å falle innenfor kartleggingsområdet i sin helhet øker med økende polygonstørrelse, vil ikke karakteristisk romlig skala beregnet på grunnlag av størrelsen på innesluttete polygoner gi et eksakt estimat, men antyde et skalaintervall.

Definisjonen av lineær utstrekning avviker litt fra den som ble benyttet i NiN 2 (Halvorsen et al. 2019a), der det for lange og smale figurer finnes en egen regel for å bestemme lineær utstrekning (og dermed også karakteristisk romlig variasjon): For en avlang figur, det vil si en figur som er mer enn fem ganger så lang som brei, ble den lineære dimensjonen satt lik figurens mediane bredde. Tallet 5 var vilkårlig valgt. I NiN 3 vil heller median bredde (eller et annet mål) bli oppgitt separat i tilfeller der ikke lineær utstrekning etter definisjonen anses dekkende.

Karakteristisk tidsskala kan beregnes på samme måte som karakteristisk romlig skala i én dimensjon.

Karakteristisk romlig skala og karakteristisk tidsskala er viktige egenskaper ved naturvariasjonen som vi ofte har behov for å beskrive med enkle begreper. Tabell 1 viser begrepene som brukes for karakteristisk romlig skala i NiN versjon 3. Naturtypepolygonene i eksemplene over uttrykker f.eks. variasjon på mellomgrov lokal skala.

Begrepet variasjon er nært knyttet til det statistiske begrepet varians, som er definert som det gjennomsnittlige kvadrerte avviket av observerte verdier for en variabel omkring variabelens middelværdi. La oss kalle vår variabel x og la x_i (i er et løpenummer fra 1 til n) betegne den i -te observerte verdien av x i et utvalg med n observasjoner. Variansen til x , som ofte betegnes σ^2 , er:

$$\sigma^2 = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2$$

La x være en art hvis forekomst eller fravær er observert i et antall (her $n = 10$) rutenett-ruter. Variabelen x har verdien 1 for ruter der arten forekommer og verdien 0 der den mangler. Hvis arten ble funnet i 5 av de 10 rutene, er variansen

$$\sigma^2 = \frac{1}{10} \sum_{i=1}^{10} (x_i - 0,5)^2 = 0,1 \cdot \sum_{i=1}^{10} 0,5^2 = 0,1 \cdot 10 \cdot 0,25 = 0,25$$

Her er tallverdien av differansen $|x_i - 0,5| = 0,5$ for alle i (enten $x_i = 1$ eller $x_i = 0$). Kvadratet av 0,5 er i begge tilfeller lik 0,25. Kvadratsummen i variansuttrykket (det vil si variansen multiplisert med n) blir ofte kalt den totale variasjonen til x . I eksemplet er kvadratsummen lik 2,5. I et materiale av 10 observasjoner av forekomst eller fravær er 0,25 den største verdien variansen kan ha. Dersom alle observasjonene er like (arten finnes i alle observasjonspunktene eller mangler i alle) er variansen 0 – materialet er uten variasjon. Dersom arten finnes i ett observasjonspunkt er middelværdien 0,1, variansen 0,09 og den totale variasjonen 0,9. Dersom arten finnes i to punkter er middelværdien 0,2, variansen 0,16 og den totale variasjonen 1,6.

Den totale variasjonen, målt som kvadratsummen, har noen svært fordelaktige statistiske egenskaper som gjør det mulig på en enkel måte å *fordele* variasjon på ulike kilder til variasjon, for eksempel variasjon som kan forklares av et sett av prediktorvariabler (forklaringsvariabler, for eksempel målte miljøvariabler) i en statistisk modell og uforklart restvariasjon (residualvariasjon). Summen av forklart og uforklart variasjon er lik totalvariasjonen for variabelen. Den totale variasjonen kan også

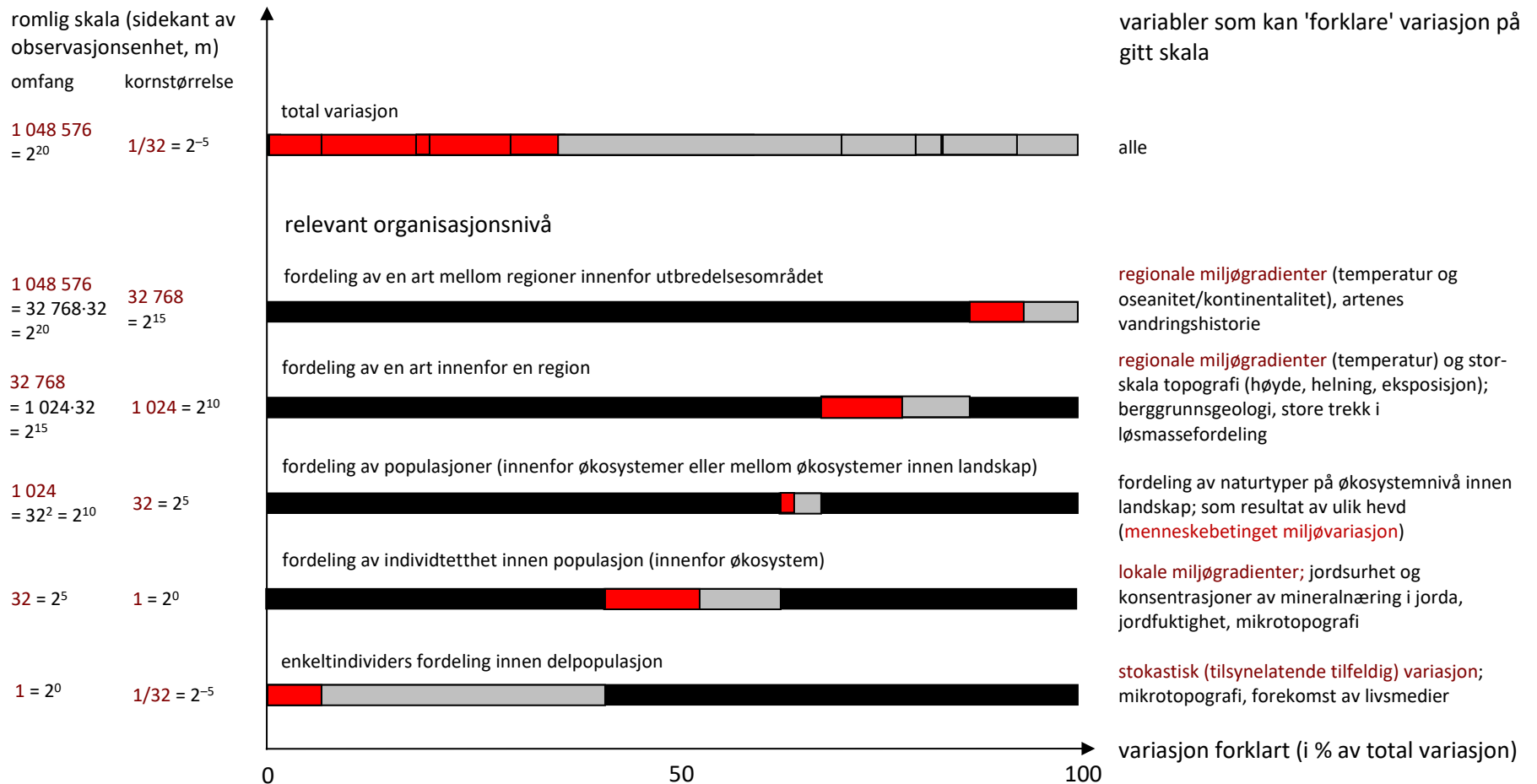


Fig. 4. Variasjon i en variabel, f.eks. forekomsten av en tenkt, liten karplanteart på fem romlige skalaer. Datamaterialet består av observasjonsenheter ("korn") med sidekantlengde $2^{-5} = 1/32$ m (3,125 cm) innenfor et område med utstrekning ("omfang") 2^{20} m = 1048,576 km, det vil si et romlig skalaspenn fra individstørrelse på mikroskala til artens utbredelsesområde på kontinentalskala. De fem skalanivåene er bestemt slik at omfanget (utstrekningen) på et skalanivå utgjør kornstørrelsen på neste (større) skalanivå, og slik at såvel kornstørrelse som omfang øker med en lineær faktor (sidekantlengde) på 32 (2^5) mellom hvert skalanivå. Variasjon mellom observasjonsenheter innen et undersøkelsesområde på et gitt skalanivå er fordelt på forklart variasjon (rød linje) og uforklart variasjon (grå linje), mens svart linje angir variasjon på andre skalaer. Se teksten for ytterligere forklaring.

Tabell 2. Begreper for karakteristisk tidsskala, slik de anvendes på endringsforløp i NiN 3.

Begrep	Varighet (år)	
	på land	i vann og luft
geologisk tidsskala	> 20 000	< 20 000
langtidsvariasjon (svært langsom endring; geomorfologisk tidsskala)	1000 – 20 000	1000 – 20000
langtidsvariasjon (langsom endring, langvarig endringsforløp)	(75–)100(–200) – 1000	(20–)25 – 1000
korttidsvariasjon (rask endring, kortvarig endringsforløp)	6 – 100(–200)	2 – (20–)25
kortfaser	1 – 6	1 – 2
sesongvariasjon	0,2 – 1	0,2 – 1

fordeles på ulike romlige skalaer slik at summen av variasjon mellom observasjonssenheter på hvert romlige skalanivå (beskrevet ved hjelp av nøstete observasjonssenheter, det vil si 'observasjonssenheter inni observasjonssenheter') er lik den totale variasjonen. Fig. 4 viser et eksempel på slik 'variasjonsoppdeling', med fem ulike skalanivåer. Summen av variasjonen mellom observasjonssenheter på hvert av de fem skalanivåene er lik den totale variasjonen (det vil si variasjonen på det fineste skalanivået). I tillegg er det mulig å fordele variasjonen på hvert skalanivå på variasjon som kan forklares av et sett forklaringsvariabler og uforklart variasjon. På den måten er det mulig å fordele den totale variasjonen både på ulike romlige skalaer og på forklart og uforklart variasjon innenfor hvert skalanivå.

Begrepet **karakteristisk tidsskala** benyttes i NiN 3 for å beskrive hvor lang tid det tar før et endringsforløp (en suksesjon) avsluttes (begreper som beskriver endringsforløp er definert og diskutert i kapittel 3.6), det vil si lengden av hele tidsintervallet der endringer finner sted. Tabell 2 viser begreper for karakteristisk tidsskala som benyttes i NiN 3. Grenseverdiene mellom korttidsvariasjon og langtidsvariasjon er trukket ved tidsintervaller som typisk er nødvendige for å fullføre vanlig forekommende endringsforløp i henholdsvis landøkosystemer og vannsystemer. Typiske eksempler i landsystemer er gjengroing av en åker med skog eller utviklingen av et 'modent' trebestand etter hogst; det vil si et trebestand som har nådd et stadium der naturlig avgang begynner å gjøre seg gjeldende. Typiske eksempler i vann er utvikling av en typisk artssammensetning av alger og insekter på steiner i rennende vann. Endringsforløp går raskere i vann enn på land på våre breddegrader fordi organismene spres mye lettere til nye steder i vann enn på land. Hovedgrunnen til det er at vannsirkulasjonen (eller vannstrømmen i elver) forårsaker konstant omfordeling av spredningssenheter.

2.4 Økodiversitetsbegrepet, naturmangfoldnivåene og naturegenskapstreets øverste nivå

2.4.1 Definisjoner av geodiversitet, biodiversitet og økodiversitet

Halvorsen et al. (2020) sorterer naturmangfoldet på tre **hovedkomponenter** (engelsk: *main aspects of natural diversity*): geodiversitet, biodiversitet og økodiversitet (Fig. 5). **Geodiversitet**, eller **geologisk mangfold**, omfatter "abiotiske aspekter ved naturvariasjon, inkludert litosfæren, atmosfæren, hydrosfæren og kryosfæren, med organisasjonsnivåer som for eksempel mineraler, bergarter og landformer, og prosesser som gir opphav til variasjon i deres sammensetning og struktur" (Zarnetske et al. 2019), mens **biodiversitet**, eller **biologisk mangfold**, omfatter "biotiske aspekter ved naturvariasjon, på organisasjonsnivåer fra biotiske samfunn via arter og populasjoner til gener, og prosesser som gir

opphav til variasjon i deres sammensetning og struktur" (Zarnetske et al. 2019).

Geodiversitetsbegrepet omfatter hele "miljøet" og inkluderer også jordsmonn og klima. Begrepene geodiversitet og biodiversitet er særlig relevante for det tynne vertikalintervallet omkring jordoverflata som på engelsk betegnes *Earth's critical zone* (Jordan et al. 2001, Richter et al. 2018, Zarnetske et al. 2019), det vil si den delen av jordas overflate der det kan eksistere liv. Den strekker seg fra lavere luftlag som utveksler energi, vann, partikler og gasser med vegetasjon og jord ned gjennom marka og havbunnen og inkluderer de dypeste forvittringshorizontene i berggrunnen. Geodiversitetsbegrepet oppsto på 1990-tallet, men kom først i allmenn bruk på 2000-tallet [Gray (2004); se Gray (2008) for begrepshistorikk].

Økodiversitet eller **økologisk mangfold** omfatter "mangfoldet av enheter som kombinerer biotiske og abiotiske aspekter ved naturvariasjonen og interaksjoner mellom disse, samt prosesser som gir opphav til variasjon i disse enhetenes sammensetning og struktur" (Halvorsen et al. 2020). Nøkkelordet i denne definisjonen er "kombinerer" fordi økodiversitet adresserer *samvirkningen* mellom geo- og biodiversitet, det vil si mellom biotiske og abiotiske naturegenskaper. Fig. 5, "økodiversitetstrekanten", viser hvordan økodiversitetsbegrepet får mening som en kombinasjon av geo- og biodiversitet.

Begrepet **diversitet** som inngår i definisjonene av geo-, bio- og økodiversitet betyr mangfold, og kan teknisk sett defineres som "antall objekter av ulike kategorier som forekommer innenfor en arealenhet (α -diversitet) og/eller variasjonen i en naturegenskap som er registrert i et utvalg arealenheter omkring middelveien for utvalget (β -diversitet)". Det er imidlertid lang tradisjon for å bruke diversitetsbegrepet i en videre betydning som også inkluderer "immaterielle egenskaper", f.eks. historisk bruk, kontinuitet i tresjiktet i skog og klinale egenskaper som f.eks. jord-pH. Brukt i denne vide betydningen uttrykker diversitetsbegrepet stort sett det samme som begrepet variasjon. Økodiversitetsbegrepet, slik det er definert her, har en historie som går tilbake til 1990-tallet. Naveh (1994) var kanskje den første som brukte det, om enn i en litt annen betydning. Tidligere og til dels også seinere, f.eks. i forarbeidene til naturmangfoldloven (Anonym 2004), ble økodiversitet slik vi definerer det inkludert i et bredt biodiversitetsbegrep (f.eks. Noss 1990, Anonym 1992).

En av hensiktene med økodiversitetstrekanten er å vise den fundamentale forskjellen mellom økodiversitet på den ene siden og geo- og biodiversitet (i streng betydning) på den andre siden. Økodiversitet representerer naturkompleksitet som er kvalitativt forskjellig fra, og som strekker seg langt utover, biodiversitet (Allen & Starr 1982, Harper & Hawksworth 1994). Økodiversitet representerer et annet og høyere **naturmangfoldnivå** enn geo- og biodiversitet. Med naturmangfoldnivå mener vi "et nivå for naturvariasjon, med gitt kompleksitet". Ideen om et hierarki av naturmangfoldnivåer, der høyere nivåer (her: økodiversitet) ikke bare inkluderer variasjonen på lavere nivåer (geo- og biodiversitet), men får et vesentlig tillegg av kompleksitet på grunn av samspillet mellom de abiotiske og de biotiske hovedkomponentene, er et gjennomgangstema i den økologiske litteraturen de siste 100 årene (Tansley 1935, Swanson et al. 1988). Ved å plassere disse høyere nivåene i en egen kategori,

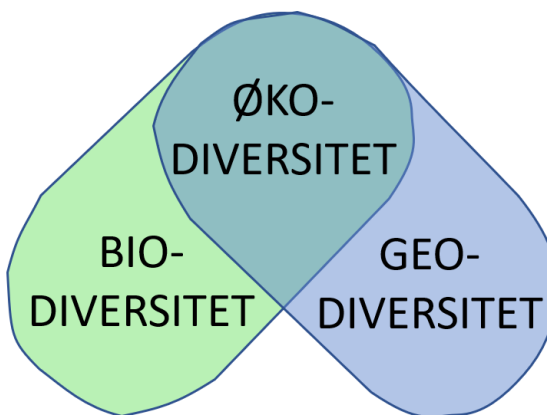


Fig. 5. "Økodiversitetstrekanten"; et visuelt uttrykk for relasjoner mellom økodiversitet, biodiversitet og geodiversitet (etter Halvorsen et al. 2020).

økodiversitet, understrekes den vesentlige forskjellen mellom de høyere naturmangfoldnivåene og de basale naturmangfoldnivåene som de høyere nivåene omfatter.

2.4.2 Det øverste hierarkiske nivået i naturegenskapstreet

Tredelingen av naturvariasjon i abiotisk variasjon, biotisk variasjon og økovariasjon utgjør første (øverste) nivå i naturegenskapstreet (Fig. 3, 6). Plasseringen av de tre hovedkomponentene som sidestilte "noder" bygger på ideene til Harper & Hawksworth (1994), som konseptualiserer naturmangfold som en helhet som kan fordeles på disse tre hovedkomponentene, men uten at de sorteres etter kompleksitetsnivå.

Begrepsbruken i naturegenskapstreet avviker fra begrepsbruken i økodiversitetstrekanten; geodiversitet (geologisk mangfold) er erstattet med abiotiske egenskaper og biodiversitet (biologisk mangfold) er erstattet med biotiske egenskaper. I prinsippet er det ingen forskjell mellom geodiversitet og abiotisk variasjon eller mellom biodiversitet og biotisk variasjon; abiotisk variasjon inngår i definisjonen av geodiversitet, og biotisk variasjon inngår i definisjonen av biomangfold. Årsaken til at de enklere begrepene abiotisk og biotisk er valgt i naturegenskapstreet er at vi tror de er mer umiddelbart forståelige og dessuten gjensidig utelukkende; "biotisk" kontra "ikke-biotisk".

Det er imidlertid ikke noe skarpt skille mellom abiotisk og biotisk variasjon (eller mellom geo- og biodiversitet); mange naturegenskaper står i en mellomstilling (Gray 2004, Parks & Mulligan 2010). Eksempler på egenskaper som verken er klart abiotiske eller klart biotiske, er fossiler og naturegenskaper som på observasjonstidspunktet ikke omfatter levende organismer, men som er resultatet av levende organismers virksomhet, som f.eks. korallrev, skjellsand, torv, humus og trebygninger. Hvor grensa mellom abiotiske og biotiske egenskaper skal trekkes, er lite diskutert i litteraturen; de fleste som har hatt behov for disse begrepene har hatt en pragmatisk og/eller anvendt tilnærming og enten latt være å ta stilling til definisjonsmessig avgrensning mellom dem eller unnlatt å begrunne sine valg.

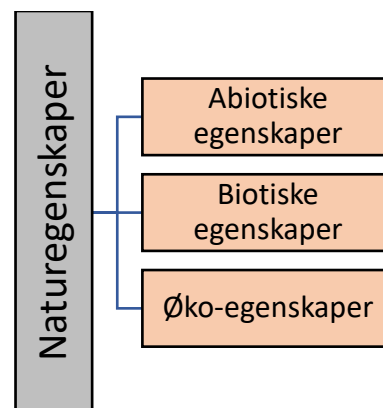


Fig. 6. Naturegenskapstreet's øverste hierarkiske nivå, vist med oransjefargete bokser.

Boks 1. Avgrensning mellom abiotiske og biotiske egenskaper i NiN 3 trekkes på grunnlag av følgende kriterier:

1. Dødt materiale med biologisk opphav inngår i biotisk egenskap
 - a. når fokus er på materialets spesifikke identitet (f.eks. fossiler)
 - b. materialets taksonomiske opphav har betydning for dets økologiske funksjon (f.eks. død ved) eller
 - c. når materialets opphav er resultatet av menneskeaktivitet (f.eks. organiske avfallsdeponier)
2. Landformenheter regnes som abiotiske egenskaper også når de hovedsakelig består av dødt organisk materiale (f.eks. torvmarksformer)
3. Uorganiske rester etter døde organismer danner abiotiske egenskaper (f.eks. skjellbanker, korallrev, etc.)
4. Uorganiske spor etter menneskers virksomhet gir opphav til abiotiske egenskaper
5. Alle egenskaper ved det fysiske og kjemiske miljøet, inkludert klima, regnes til abiotiske egenskaper

Overgangen fra biotisk egenskap til abiotisk egenskap skjer over tid.

Organisk materiale fra døde organismer kan under spesielle forhold brytes svært langsomt ned slik tilfellet er med torv (se Tabell 2 for definisjon av begreper for tidsskala). Resultatet kan bli landformer (torvmassiv) med varighet på titusener av år (Joosten et al. 2017). Uorganiske strukturer, som f.eks. muslingenes kalkskjelett, kan imidlertid ha mye lengre varighet. Når organismene dør og restene sedimenteres og etter hvert forsteines, kan materialet få en varighet på flere hundre millioner år. Grensa mellom abiotisk og biotisk variasjon kan i

prinsippet plasseres hvor som helst i denne overgangsperioden. Ekstremposisjonene er at bare levende organismer regnes til biodiversitet eller, på den andre siden, at alle egenskaper med biologisk opphav inkluderes i biodiversitet. Det er brei enighet om at jordsmonnets egenskaper tilhører geodiversitet (Gray 2008a, 2008b, Parks & Mulligan 2010, Zarnetske et al. 2019). Også fossiler, korallrev (Gray 2008a) og torvmassiv (Johansson et al. 2001) regnes vanligvis til geodiversitet. Kriteriene som benyttes i NiN 3 for å trekke et pragmatisk skille mellom abiotiske og biotiske egenskaper er vist i Boks 1. Disse kriteriene følger i hovedtrekk de vage skillelinjene som trekkes opp i litteraturen, men med en presisering som gjør at fossiler og andre naturobjekter inkluderes i biotisk variasjon når opphavsorganismenes spesifikke identitet (dvs. arten som var opphav til objektene) adresseres og i abiotisk variasjon ellers. En fossilforekomst eller en kalksteinsforekomst regnes altså som abiotisk variasjon.

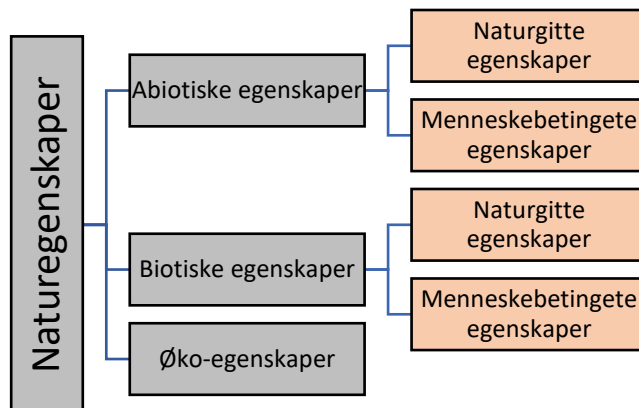


Fig. 7. Det andre hierarkiske nivået i naturegenskapstreet for abiotisk og biotisk variasjon, vist med oransjefargete bokser.

2.5 Naturgitte og menneskebetingete egenskaper

Neste sorteringskriterium innenfor hver av hovedkategoriene for abiotiske og biotiske egenskaper er hvorvidt naturegenskapen er naturgitt eller menneskebetinget. Motivasjonen for dette valget er at de fleste naturegenskaper som er resultatet av menneskeaktivitet skiller seg kvalitativt fra naturgitte egenskaper; for eksempel er menneskeskapte objekter oftest skarpt avgrenset, mens naturgitte objekter ofte har uskarp avgrensning. Eksempler på menneskeskapte objekter med skarp avgrensning er konstruksjoner som f.eks. veger og bygninger; eksempler på naturgitte objekter med mindre skarp avgrensning er U-daler, dødisgroper og raviner. Også når menneskeaktivitet påvirker, men ikke fullstendig endrer, naturegenskapene er det mulig å trekke et klart skille mellom naturgitte og menneskebetingete egenskaper. Et grustak er et lett identifiserbart menneskebetinget objekt i en endemorene.

Det relativt skarpe skillet mellom de to kategoriene skyldes at menneskesamfunnet påvirker naturen gjennom prosesser som er prinsipielt forskjellig fra de naturlige prosessene. Fordi det er et viktig formål med NiN å vise hvordan ulike økologiske prosesser gir opphav til ulike naturegenskaper, legges betydelig vekt på forskjellen mellom naturgitte og menneskebetingete egenskaper. Naturgitte og menneskebetingete prosesser drøftes i kapitlet om økologiske prosesser (se kapittel 3.4.2). Indirekte er de grunnleggende forskjellene mellom naturgitt og menneskebetinget variasjon, og det store omfanget

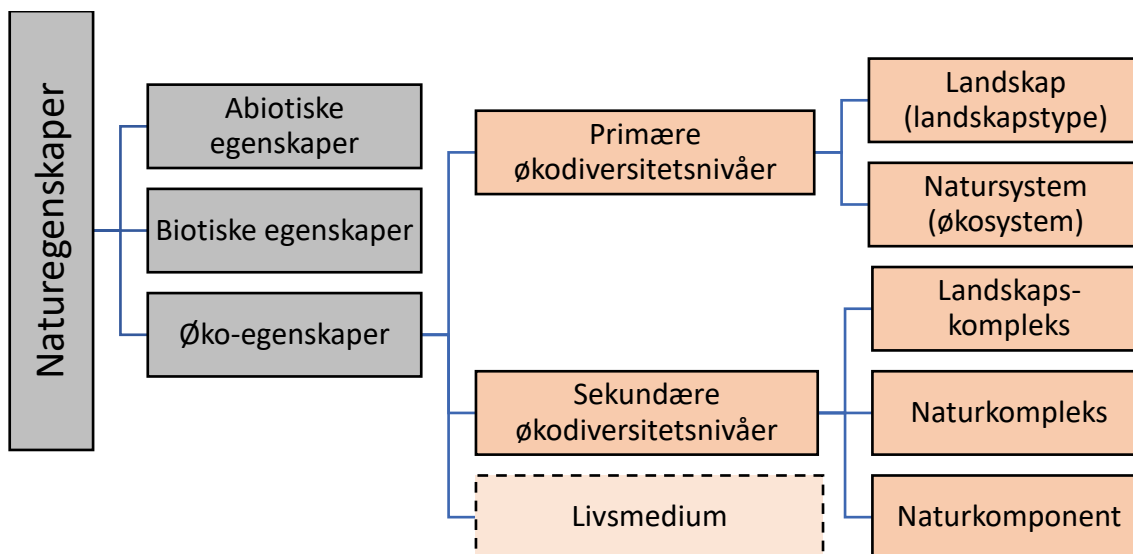


Fig. 8. Økodiversitetsnivåene – andre hierarkiske nivå i naturegenskapstreet for økoegenskaper – og hvordan de deles videre inn (oransjefargete bokser). Kategorien 'livsmedium', som blir inkludert som en 'spesialkategori', er også markert.

av spor etter menneskenes virksomheter som nå finnes på jordkloden, årsak til at vår tid vurderes som egen geologisk periode, antropocen (se kapittel 1.2).

2.6 Primære og sekundære økodiversitetsnivåer

2.6.1 Inndelingen i primære og sekundære økodiversitetsnivåer

Innenfor hver av de tre hovedkomponentene geodiversitet (abiotiske egenskaper), biodiversitet (biotiske egenskaper) og økodiversitet (økoegenskaper; se Fig. 5) kan naturmangfoldet sorteres i et hierarki av veldefinerte mangfoldnivåer (Halvorsen et al. 2020). Eksempler på nivåer i et mangfoldhierarki for biodiversitet er organismer og plantesamfunn (*phytocoenoses*; Westhoff & van der Maarel 1978). Mineraler og bergarter er fundamentale nivåer i mangfoldhierarkiet for geodiversitet (f.eks. Gray 2013). Innenfor hvert nivå i hvert av disse mangfoldhierarkiene kan egenskapsvariasjonen beskrives ved hjelp av variabler (se kapittel 2.1) eller organiseres i systemer av abstrakte idealer, **typer**. En type er "en kategori i et system som er etablert for å systematisere variasjon, definert som et abstrakt ideal og eventuelt eksemplifisert ved konkrete typeeksempler." Artene er typer i det taksonomiske organismehierarkiet. Artene som sådan er abstrakte idealer som defineres av morfologiske, kjemiske, genetiske og fylogenetiske egenskaper. Innholdet i typebegrepene konkretiseres ved å knytte typeeksemplar(er) til beskrivelsen av hver art. Relasjoner mellom typene kan vises ved å organisere dem i et hierarki eller i en nettverksstruktur (Allen & Starr 1982). Graden av likhet i alle relevante egenskaper, tolket med referanse til evolusjonsteori, underbygger den veletablerte hierarkiske systematiseringen av organismer (Ruggiero et al. 2015). På tilsvarende måte er det etablert hierarkiske taksonomier for mineraler og bergarter basert på observerbare egenskaper og kunnskap om geologiske prosesser (Streckeisen 1976, Mills et al. 2009). Ny kunnskap kan gi grunnlag for gjennomgripende revisjon av tidligere vel innarbeidete taksonomier (f.eks. Hazen et al. 2022).

Systematiseringen av naturegenskaper i NiN 3 legger til grunn at det er mulig å definere ulike naturmangfoldnivåer eller økodiversitetsnivåer (Halvorsen et al. 2020) innenfor økodiversitet (Fig. 8)

akkurat som det er mulig å definere mange hierarkiske nivåer for biodiversitet i tillegg til art og plantesamfunn (f.eks. populasjon; alle individer av samme art innenfor et område). Halvorsen et al. (2020) argumenterer for at det bør skilles mellom primære og sekundære økodiversitetsnivåer [primære og sekundære naturmangfoldnivåer i NiN 2 (Halvorsen et al. (2019a))]. Med **primært økodiversitetsnivå** menes "*fundamentalt økodiversitetsnivå som ligger spesielt godt til rette for å konstruere et arealdekkende typehierarki*". EcoSyst-rammeverket (og NiN 3) opererer med to primære økodiversitetsnivåer – økosystem og landskap (se kapittel 2.6.2) – som peker seg ut som primære økodiversitetsnivåer fordi disse, slik de er definert i NiN, er relevante for hele jordoverflata [*all of Earth's critical zone* (Halvorsen et al. 2020)], dvs. for alle jordas terrestre, limniske og marine deler. Alle andre økodiversitetsnivåer betegnes **sekundært økodiversitetsnivå**, dvs. "*annet økodiversitetsnivå enn de primære, som kan gjøres gjenstand for systematisering av naturegenskaper*". Eksempler på sekundære økodiversitetsnivåer som det er åpning for å inkludere i NiN 3.0, er landskapskompleks, naturkompleks og naturkomponent (Fig. 8).

2.6.2 De to primære økodiversitetsnivåene

De to primære økodiversitetsnivåene i NiN 3 er økosystem og landskap.

Det finnes utallige definisjoner av begrepet "økosystem". Felles for alle disse er at de vektlegger samspillet mellom organismene, relasjoner mellom organismene og miljøet de lever i, samt prosessene som regulerer disse samspillene og relasjonene (Tansley 1935, Anonym 1992). Definisjonen av begrepet **økosystem** i NiN følger naturmangfoldlovens definisjon (Anonym 2009, §3t); "*et mer eller mindre avgrenset og ensartet natursystem der samfunn av planter, dyr, sopp og mikroorganismer fungerer i samspill innbyrdes og med det ikke-levende miljøet, det vil si et selvorganiserende system bestående av alle organismer innenfor et mer eller mindre vel avgrenset område, det totale miljøet de lever i og er tilpasset til, og de prosesser som regulerer relasjoner organismene imellom og mellom organismer og miljø (herunder menneskelig aktivitet)*". Økosystembegrepet er fleksibelt med hensyn til romlig skala, varighet i tid og grad av kompleksitet. Eksempler på typeenheter som tilfredsstillende definisjonen spenner fra et lite hulrom i ei eik og et læger (en liggende dødvedenhet) i skogbunnen på fin romlig skala; via ei åpen jordvannsmyr, ei kalkfattig semi-naturlig eng og et område med lavrik furuskog på grov romlig skala til en stor innsjø og et stort havområde (f.eks. 'økosystem Barentshavet'; Sakshaug et al. 1994) på regional romlig skala. Denne fleksibiliteten gjør at de fleste økosystemer inneholder komponenter (deler) som i sin tur også tilfredsstillende økosystemdefinisjonen. Hulrommet i eika, eiketreet hulrommet er del av og lægeret på skogbunnen er eksempler på økosystemkomponenter innenfor et skogsmarksområde.

For å kunne brukes til å systematisere naturvariasjon, må økosystembegrepet presiseres med hensyn til skala i rom og tid. I alle NiN-versjoner brukes derfor et relatert begrep, **natursystem**, som er avledet fra "økosystem", men som har en mer presis definisjon, som grunnlag for systematisering av variasjon på det primære økodiversitetsnivået økosystem (Fig. 8). Et natursystem omfatter "*alle organismer innen et mer eller mindre enhetlig, avgrensbart område, det totale miljøet de lever i og er tilpasset til, og de prosesser som regulerer relasjoner organismene imellom og mellom organismer og miljø (herunder menneskelig aktivitet); avgrenset med hensyn til romlig skala til å omfatte variasjon som typisk kommer til uttrykk på lokal romlig skala som har varighet mer enn (75–)100 (–200) år i landsystemer og (20–)25 år i vannsystemer*".

Begrepet 'landskap' er ofte brukt i litteraturen om et økodiversitetsnivå høyere enn økosystemnivået (f.eks. Noss 1990, Phillips 2007). Liksom for økosystem finnes et utall definisjoner av landskap, som er koblet til ulike oppfatninger av hva som skal oppfattes som landskap (f.eks. Forman & Godron 1986, Matless 2002, Simensen et al. 2018). Unntaksvis har begrepet landskap blitt brukt om mønstre i naturvariasjon sett fra et organismesentrert perspektiv, dvs. mønstre på en romlig skala som

er relevant for en gitt organisme (Wiens et al. 2007). De fleste beskrivelser og kart som eksplisitt adresserer landskapsnivået forholder seg imidlertid til landskapet slik det oppfattes av et observerende menneske, det vil si på romlige skalaer som er grovere enn de som tradisjonelt adresseres av økologer (Anonym 2000, Erikstad et al. 2015, Simensen et al. 2018). Eksempler på relevante typeenheter er nedskåret dallandskap, klippekyst og elveslette.

Den vanlige oppfatningen av landskapsbegrepet, som også er lagt til grunn i NiN, er at landskapsnivået adresserer variasjon på fin regional romlig skala. Definisjonen av **landskap** i NiN 3 følger Den europeiske landskapskonvensjonen (Anonym 2000); *"et område, slik folk oppfatter det, hvis særpreg er et resultat av påvirkning fra og samspill mellom naturlige og/ eller menneskelige faktorer"*. Akkurat som økosystemdefinisjonen er landskapsdefinisjonen svært fleksibel med hensyn til innhold, relevant romlig skala og hvilke egenskaper som skal vektlegges ved karakterisering av landskap. Simensen et al. (2018) analyserte hvordan landskapsbegrepet ble operasjonalisert i 54 studier og identifiserte en gradient fra et biofysisk til et "holistisk" landskapskonsept. Det biofysiske landskapskonseptet vektlegger sammensetning og fordeling av observerbare **landskapselementer** (*"naturlig eller menneskeskapt objekt, enhet eller egenskap, inkludert arealenheter på natursystem- og naturkompleksnivåene, som lar seg identifisere og observere på en landskapsrelevant romlig skala"*), mens det "holistiske" konseptet vektlegger immaterielle egenskaper som hvordan landskapet oppfattes (*"det visuelle landskapet"*) og sosiokulturelle sider ved landskapet (tradisjonell bruk, historier som knytter seg til bestemte steder, etc.). For bruk til systematisering av naturvariasjon må derfor også landskapsbegrepet operasjonaliseres. Liksom for økosystem, er den presiserte definisjonen knyttet til et avledet begrep, **landskapstype**, definert som et *"større geografisk område med enhetlig visuelt preg, skapt av enhetlig dominans av store landformer og kjennetegnet ved karakteristisk fordeling av landformer, naturkomplekser, natursystemer og andre landskapselementer"*. Fra NiN 2 er landskapstypebegrepet knyttet til fin regional romlig skala, operasjonalisert i form av en typeinndeling som resulterer i et landskapstypekart med polygoner med flateinnhold mellom 2 og 20 km² (Simensen et al. 2021). I praksis blir imidlertid oftest det enklere begrepet "landskap" brukt som synonym til "landskapstype"

På økodiversitetsnivået øker kompleksiteten på en intrikat og ikke-lineær måte mot grovere romlige skalaer og lengre tidsskalaer (Allen & Starr 1982, Loreau et al. 2003, McGill 2010, Halvorsen 2012). Mønstre på landskaps(type)nivået er resultatet av prosesser som virker over lengre tidsrom og gir seg utslag på grovere romlige skalaer enn økosystemer (natursystemer). Fordi landskap omfatter kompleksitet i tillegg til, og som er kvalitativt forskjellig fra, økosystemer, er typer av natursystemer ikke nøstet (med "nøstet" menes at en gitt landskapstype inneholder spesifikke natursystemtyper) inni typer på landskapstypenivået (Allen & Hoekstra 1990). Som eksempel på at de to nivåene er uavhengige, bruker Halvorsen et al. (2020) bakkemyr. Ei bakkemyr kan sno seg nedover ei lise i en lengde på over en kilometer, og være dominert av én og samme natursystemtype (åpen jordvannsmyr). Bakkemyra, og dermed også natursystemtypen, kan krysse grensa mellom to landskapstyper, f.eks. mellom et bølgende ås- og fjellandskap over og et åpent dallandskap under vendepunktet i dalsiden, som brukes for å skille de to landskapstypene.

2.6.3 De sekundære økodiversitetsnivåene

Fra versjon 2 av NiN opereres med tre sekundære økodiversitetsnivåer. Definisjonene av disse tar utgangspunkt i, og forholder seg skalamessig til, de presiserte definisjonene av de to primære økodiversitetsnivåene; natursystem og landskapstype.

Naturkomponent ("natursystemkomponent") omfatter *"geografisk avgrenset, funksjonell økologisk enhet som tilfredsstiller definisjonen av økosystem, men som utgjør én (vanligvis blant flere) komponenter i et natursystem"*. Kategorier av "miniøkosystemer" som kan adresseres som sekundære

økosystemnivåer, er f.eks. dødvedenheter i skog og trestammer, som huser henholdsvis vedboende (epixyle) og barkboende (epifyttiske) samfunn. Spesifikasjonen av at naturkomponenten skal være én blant flere naturkomponenter innenfor et natursystem medfører at naturkomponenter er "økosystemer i økosystemer" som, til tross for liten arealmessig utstrekning, fungerer som mer eller mindre autonome enheter innenfor natursystemet de er del av (Halvorsen et al. 2019a).

Naturkompleks ("natursystemkompleks") omfatter "*kompleks av natursystemer som i naturen utgjør en funksjonell økologisk, eventuelt også geomorfologisk, enhet, og som forekommer innenfor et avgrenset geografisk område*". Definert på denne måten utgjør naturkomplekser "metaøkosystemer" som karakteriseres ved at alle natursystemene innenfor komplekset betinges eller preges av samme økologiske prosess (eller samme prosesser). Denne prosessen er "limet" som knytter natursystemene sammen. Typiske eksempler på komplekser som tilfredsstiller denne definisjonen er flommarkskompleks som omfatter bunnsystemene i elveløpet og den tilgrensende flommarka, og fossesprutkompleks som omfatter fossen og alle natursystemene som er preget av fossesprut, dvs. fosseberg, åpne fosseenger og den tilgrensende fossestøvpåvirkete skogsmarka. Innskuddet "eventuelt også geomorfologisk enhet" i definisjonen viser til at komplekser av natursystemer som holdes sammen av en økologisk prosess kan, men ikke nødvendigvis må, være knyttet til en geomorfologisk enhet, f.eks. en åpen U-dal (flommarkskompleks) eller en nedskåret V-dal (fossesprutkompleks). Landformer som det ikke knytter seg økologiske prosesser til, er ikke kandidater til typer på naturkompleksnivå.

I NiN 1 ble begrepet "landskapsdel" brukt om variasjon på den romlige skalaen som tilsvarer naturkomplekset, og med tilsvarende innhold. Begrepet "landskapsdel" er imidlertid misvisende fordi dette sekundære økodiversitetsnivået er definert som et kompleks av natursystemer, ikke som en del (komponent) av enheter på landskapstypenivået.

Landskapskompleks ("landskapstypekompleks") omfatter "*kompleks av landskapstyper som i naturen utgjør en større geomorfologisk enhet og som forekommer innenfor et avgrenset geografisk område*" og er således en parallell til naturkompleks, dvs. "meta-landskap" som består av landskapstyper som hører naturlig sammen. "Fjordlandskap av vestnorsk type" kan eksemplifisere en mulig typeenhet på landskapskompleksnivået. De lange vestlandsfjordene, f.eks. Hardangerfjorden og Sognefjorden, utgjør større, sammenhengende geomorfologiske enheter som hver inneholder mange landskapstypeenheter, slik det primære landskapstypenivået er presisert i NiN med hensyn til romlig skala (Simensen et al. 2021).

Naturkomponent, naturkompleks og landskapskompleks er tre eksempler på sekundære økodiversitetsnivåer. Akkurat som det er mulig å presisere de to primære økodiversitetsnivåene annerledes enn det er gjort i NiN, er det også mulig å definere andre sekundære økodiversitetsnivåer (Halvorsen et al. 2020).

2.6.4 Livsmedium

Livsmedium, den tredje kategorien på nivå 2 i hierarkiet av økoegenskaper (Fig. 8), er en parallell til primære og sekundære økodiversitetsnivåer. I NiN 3 defineres **livsmedium** som "*organismenes levested, det vil si stedet organismene lever på eller i*". Denne definisjonen av livsmedium har den enkelte organismen som utgangspunkt. Motivasjonen for å beholde livsmedium som naturegenskap i NiN 3, og grunnen til at livsmedium har vært inkludert i alle tidligere NiN-versjoner, er behovet for å kunne beskrive enkeltartenes levesteder ('habitatene') i større detalj enn de primære økodiversitetsnivåene (og også det sekundære økodiversitetsnivået naturkomponent) gir mulighet for. Livsmedium omfatter hele skalaspennet fra mikroskala, eksemplifisert med ei planterot som livsmedium for bakterier og sopp (Thoen et al. 2019) og et insekt som levested for egg av parasittiske insekter som utvikler seg inni verten (Rotherham 1967); via fin lokal skala eksemplifisert med bark, ved og kongler som kvalitativt forskjellige livsmedier på levende trær og sandsubstrat i skogsmark og på havbunnen; og grov lokal skala

eksemplifisert med en høy klippevegg; til livsmedier på kontinental skala eksemplifisert med de store havvannmassene som levested for plante- og dyreplankton som transporteres med de store havstrømmene.

Eksempelene illustrerer den store variasjonsbredden innenfor livsmedium, som omfatter både abiotiske og biotiske egenskaper, og innenfor hver av disse både naturgitte og menneskeskapte eller menneskebetingete egenskaper. Livsmedium er derfor ikke en enkel kategori av naturegenskaper, men en heterogen samling som langt på veg dupliserer flere andre kategorier. Et alternativ til å opprettholde livsmedium som en egen kategori av naturvariasjon ville derfor være å beskrive organismenes levesteder ved bruk av inndelingene av naturegenskaper innenfor hver enkelt kategori av abiotiske og biotiske egenskaper. Grunnen til at NiN likevel inneholder livsmedium som en kategori innenfor økoegenskaper når det er organismenes levested og ikke økosystemet dette levestedet inngår i som adresseres, er at det ikke er mulig å systematisere artenes levesteder uten å ta hensyn til hvilke steder som oppfattes som forskjellige av organismene, det vil si som huser ulike arter. Straks vi setter artssammensetning og miljø i sammenheng, adresserer vi økodiversitet. Livsmedium er derfor inkludert som en spesialkategori under økoegenskaper i naturegenskapstreet.

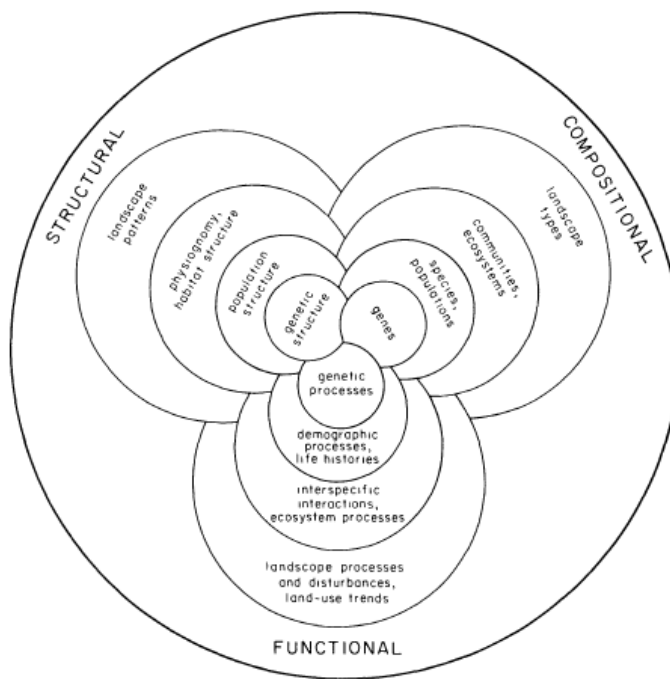


Fig. 9. Faksimile av den ikoniske Fig. 1 i Noss (1990), som har dannet grunnlaget for mange forsøk på å systematisere naturvariasjon, også i NiN versjon 1 og 2. Naturmangfoldnivåene kommer til uttrykk som konsentriske sirkler innenfor hver av kategoriene natursammensetning, naturstruktur og naturfunksjon. Natursammensetning og naturstruktur utgjør til sammen det som i NiN 3 betegnes naturegenskaper. Den originale figurteksten lyder: *"Compositional, structural and functional biodiversity, shown as interconnected spheres, each encompassing multiple levels of organization. This conceptual framework may facilitate selection of indicators that represent the many aspects of biodiversity that warrant attention in environmental monitoring and assessment programs."*

2.6.5 Sammenlikning mellom økodiversitetsnivåene i NiN 3 og naturmangfoldnivåene i tidligere NiN-versjoner

Det er en sterk og etter hvert nokså lang tradisjon for å betrakte økosystem og landskap som 'hovednivåer' av mangfold innenfor et vidt biodiversitetskonsept. I denne tradisjonen refereres ofte til Noss (1990): Fig. 1, som er gjengitt som Fig. 9. Figuren visualiserer relasjonen mellom økosystem og landskap som to ringer, der ringen for økosystem er innesluttet i ringen for landskap for å vise at

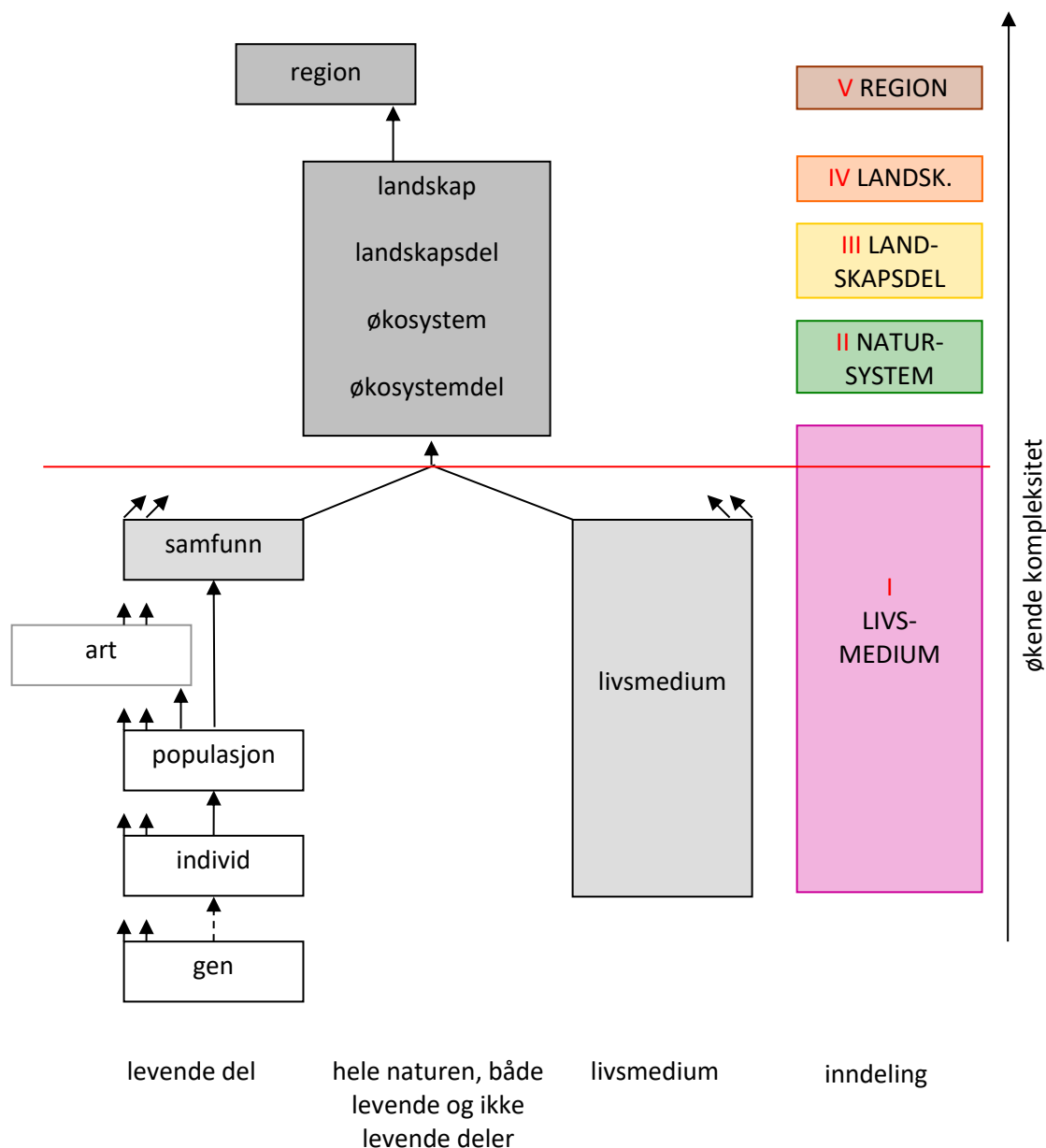


Fig. 10. Naturmangfoldhierarkiet ("organisasjonsnivåer for biologisk mangfold med ulik kompleksitet") og de fem naturmangfoldnivåene som ble gjort gjenstand for typeinndeling for i NiN 1 (I–V; høyre kolonne), fra Halvorsen et al. (2009: Fig. 58), med revidert tekst. Naturmangfoldnivåene der artssammensetningen og miljøfaktorene ses samlet (økonivåene) er plassert over den røde streken. Naturmangfoldnivåene økosystem og landskap er vist som én grå boks fordi det trengs flere nivåer enn to for å beskrive all variasjonen innenfor dette skalertintervallet. Nivåene samfunn og livsmedium, som sammen med økonivåene er aktuelle for naturtypeinndeling, er markert med lys grå farge. Den brutte streken i pila mellom gen og individ markerer at det kan skilles ut flere mellomnivåer.

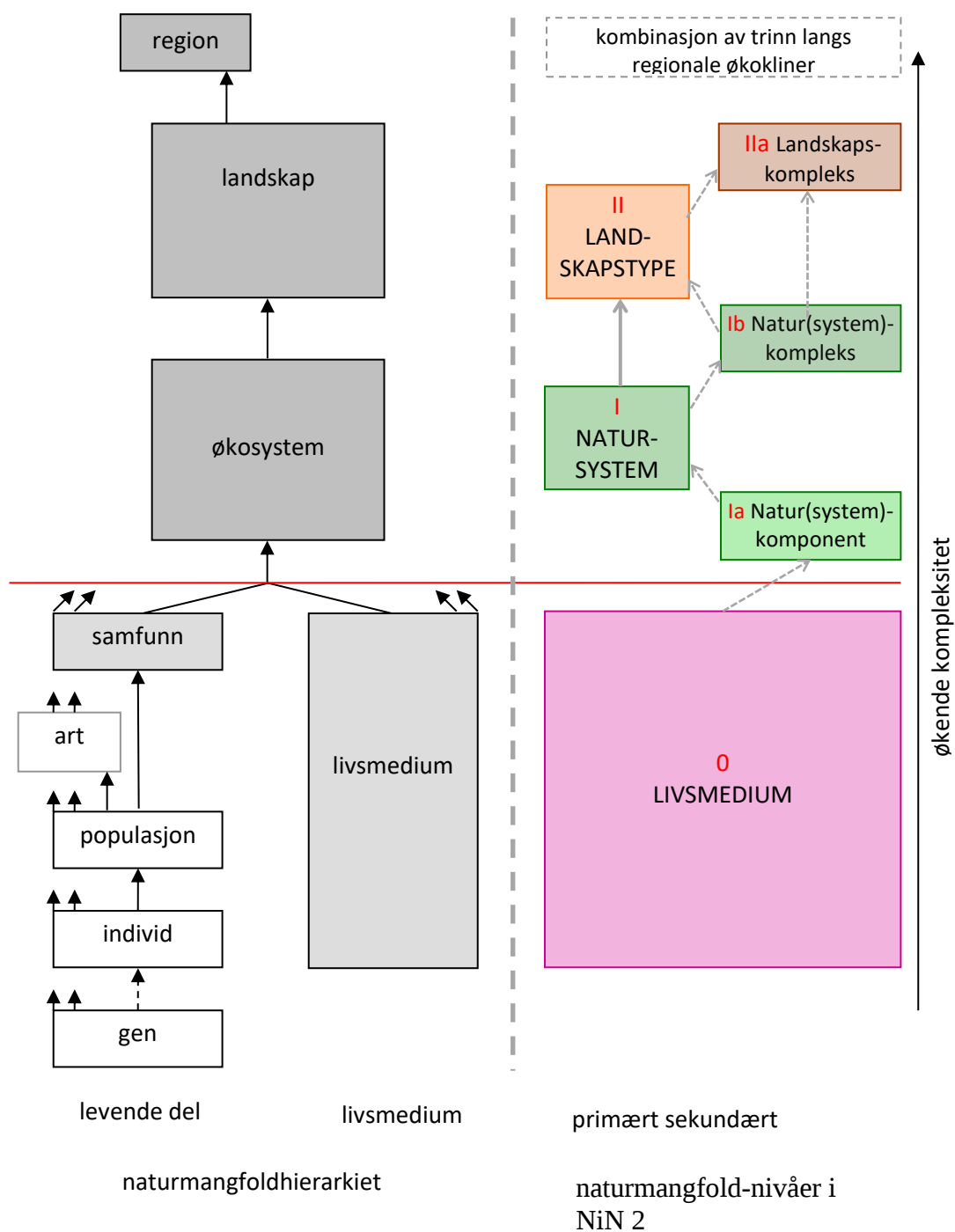


Fig. 11. Naturmangfoldhierarkiet i NiN 2. Høyre kolonne viser de fem primære og sekundære naturmangfoldnivåene som potensielt kunne typeinndeles. Det påpekes i den originale figurteksten at livsmediumnivået står i en særstilling. Med unntak for innholdet i høyre kolonne og plassering av livsmedium under den røde streken, er det ingen forskjell mellom Fig. 10 og Fig. 11. Det vises til teksten til Fig. 10 for ytterligere forklaring.

økosystem og landskap er to nivåer i et hierarki av organisasjonsnivåer innenfor *compositional biodiversity*.

Systematiseringen av naturmangfoldet i den første NiN-versjonen (Halvorsen et al. 2009) tok utgangspunkt i Noss' Fig. 1 og den tilhørende forklaringen av figuren i Noss (1990). Det ble imidlertid gjort flere viktige endringer. For det første ble begrepet "organisasjonsnivå" forkastet fordi det er så generelt at det kan brukes om nesten hva som helst. I stedet ble begrepet naturmangfoldnivå introdusert, definert som "nivå for naturvariasjon med en gitt naturkompleksitet". For det andre ble også Noss' vide biodiversitetsbegrep forkastet. Ideen om ett hierarki av naturvariasjon ordnet etter økende kompleksitet (Noss' "biodiversitet") ble bare delvis videreført. Det ble skilt mellom lavere (levende og ikke-levende deler av naturmangfoldet) og høyere naturmangfoldnivåer ("økonivåer") der levende og ikke-levende deler ses i sammenheng. I "naturmangfoldfiguren" [Fig. 10; se Halvorsen et al. (2009)] er dette skillet vist som en rød horisontal strek. Forskjellen mellom levende og ikke-levende deler av naturmangfoldet ble illustrert ved parallelle mangfoldhierarkier. Fig. 10 viderefører likevel Noss' idé om ett naturmangfoldhierarki ved at det i NiN 1 opereres med fem naturmangfoldnivåer som gjøres gjenstand for inndeling i typer, på tvers av den røde streken. I NiN 2 (Halvorsen et al. 2019a: Fig. A2–2; her vist som Fig. 11) ble det gjort en viktig endring i naturmangfoldhierarkiet ved at naturmangfoldet ble fordelt på primære og sekundære naturmangfoldnivåer. Denne distinksjonen var imidlertid først og fremst praktisk motivert; primært naturmangfoldnivå ble definert som "naturmangfoldnivå som i NiN er gjort gjenstand for fullstendig arealdekkende naturtypeinndeling".

Nytt i NiN 3 sammenliknet med NiN 2 er at økodiversitetsnivåene økosystem og landskap ikke lengre ses på som nivåer i *ett* hierarki som starter med art eller livsmedium og ender med landskap, men at det i stedet trekkes et fundamentalt skille mellom økodiversitet og økodiversitetens komponenter, de abiotiske (geodiversitet) og de biotiske (biodiversitet) naturegenskapene. I NiN 3 trekkes heller ikke 'økonivåene' og typeinndelingene av dem fram som fundamentet for systematisering av naturegenskaper; i naturegenskapstreet (Fig. 3) sidestilles økodiversitet med andre naturegenskaper.

2.7 Miljøvariasjon, artssammensetningsvariasjon og økoklinal variasjon

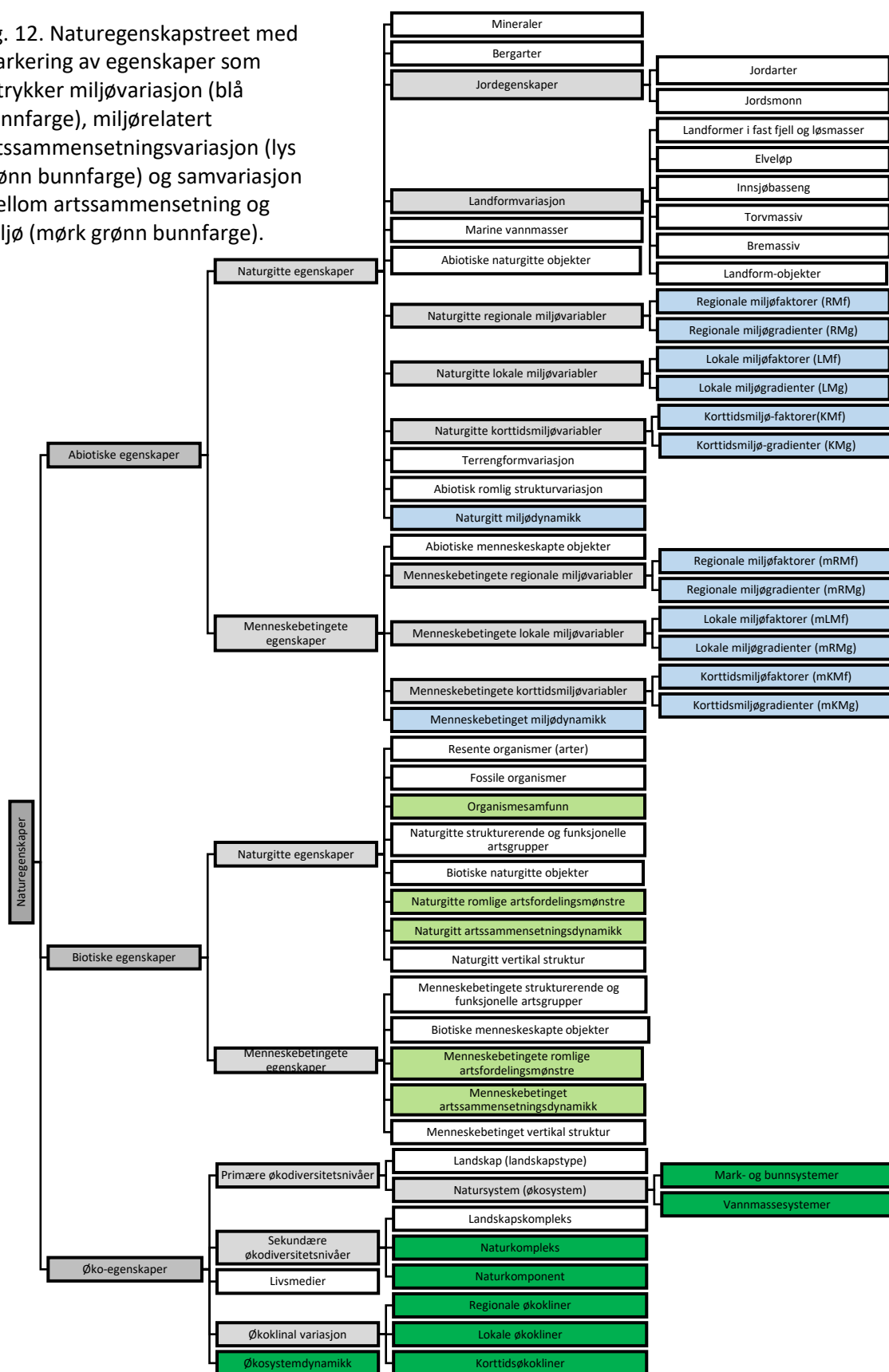
2.7.1 Definisjoner

Artssammensetningen, det vil si "*de artene som lever sammen innenfor et gitt område, tallfestet ved hjelp av et egnet artsmengdemål*", bestemmes av miljøforholdene. En god forståelse av miljøvariasjonens natur og en hensiktsmessig systematisering av ulike aspekter ved miljøvariasjonen er helt nødvendig både for å forstå variasjonen i artssammensetning og for å systematisere økosystemer og landskapstyper, som er resultatet av samspillet mellom artene og miljøet. Dette kapitlet inneholder definisjoner av begrepene som benyttes i NiN 3 for å beskrive miljøvariasjon og variasjon i artssammensetning som er relatert til miljøvariasjonen. Prosessene som regulerer sammenhenger mellom artssammensetning og miljø blir drøftet i kapittel 3.

Begrepet **miljøvariasjon** defineres som "*variasjon i egenskaper som i større eller mindre grad omgir og/eller på annen måte påvirker organismenes forekomst og mengde; inkluderer (komplekse) miljøgradienter og (komplekse) miljøfaktorer og egenskaper som verken viser klart gradvis eller klart klassesdelt variasjonsmønster*". For å poengtere at NiN har hovedfokus på variasjon i egenskaper som forårsaker variasjon i artssammensetning, vektlegger definisjonen egenskapenes betydning for artssammensetningen.

Miljøvariasjon, slik begrepet er definert i NiN, adresserer abiotiske naturegenskaper som enten kan være naturgitte eller menneskebetingete. Miljøvariasjonen gir opphav til variasjon i

Fig. 12. Naturegenskapstreet med markering av egenskaper som uttrykker miljøvariasjon (blå bunnfarge), miljørelatert artssammensetningsvariasjon (lys grønn bunnfarge) og samvariasjon mellom artssammensetning og miljø (mørk grønn bunnfarge).



artssammensetning, som er en biotisk naturegenskap, mens miljøvariasjonen og variasjonen i artssammensetning sammen gir opphav til økodiversitetsvariasjon. Det knytter seg spesifikke begreper til mange ulike aspekter ved miljøvariasjonen og til de relaterte biotiske og økoegenskapene. Disse begrepene og naturvariasjon de gir opphav til (jf. naturegenskapstreet, Fig. 3) vil bli forklart i de neste kapitlene. Fig. 12 viser hvilke av kategoriene i naturegenskapstreet som adresserer miljøvariasjon og relaterte egenskaper.

2.7.2 Inndeling av miljøvariabler på grunnlag av variasjon i rom og tid

Miljøvariabler som gir seg utslag i variasjon på grov romlig skala har en tendens til også å gi seg utslag i variasjon på lang tidsskala; det vil si at variasjonen på romlige skalaer og tidsskalaer i noen grad er korrelert (Birks 1993, men se Allen & Hoekstra 1990). Uten menneskets påvirkning vil for eksempel klimaegenskaper som temperatur og nedbør, som hovedsakelig gir seg utslag i variasjon på mellomgrov regional og grovere romlige skalaer, endre seg langsomt eller svært langsomt (se Tabell 1–2 for begreper), mens miljøegenskaper som f.eks. lysforholdene nær bakken, som er resultatet av gjengroingssuksjoner etter opphør av bruk av jordbruksmark, skjer raskt [i løpet av under (75–)100(–200) år] og gir seg utslag i variasjon på lokal skala. NiN har et spesielt fokus på å beskrive naturens grunnleggende egenskaper. Med dette mener vi variasjon som er stabil over lengre tidsrom enn 100(–200) år i landsystemer og (20–)25 år i vannsystemer. Mønstre som er stabile på disse lengre tidsskalaene har spesiell betydning for å forstå grunnleggende økosystemprosesser og dermed også artenes fordeling (Noss 1990, Halvorsen 2012). Det er også, ikke minst i praktisk naturkartleggingssammenheng (Bryn et al. 2020), viktig å skille mellom variasjon som gir seg utslag i mønstre på ulike romlige skalaer. Undersøkelser av variasjon i artenes utbredelse [utbredelsesmodellering, vegetasjonsøkologiske studier; se f.eks. Økland et al. (2006) og Halvorsen (2012)] peker særlig på to romlige skaintervaller der det ofte er mulig å forklare mye variasjon; mellomgrov lokal skala (karakteristisk romlig skala 10–100 m) og mellomgrov regional skala (10–100 km). I NiN definerer vi derfor **lokal miljøvariasjon** som "*variasjon i miljøforhold på lokal romlig skala (typisk 1–100 m) og som er stabile over relativt lang tid [typisk mer enn (75–)100(–200) år i landsystemer og (20–)25 år i vannsystemer]*", mens **regional miljøvariasjon** omfatter "*variasjon i makroklimatiske og/eller andre miljøforhold på regional romlig skala (typisk > 1 km)*". Merk at disse begrepene ikke bare sier noe om den karakteristiske romlige skalaen, men også implisitt forteller at det er tale om lang tidsskala. Denne begrepsbruken viderefører begrepsbruken fra tidligere NiN-versjoner (Halvorsen et al. 2009, 2015a). Den viderefører også en lang tradisjon i vegetasjonsøkologisk og biogeografisk litteratur, med å skille mellom regional og lokal, eller klimatisk og edafisk, eller sonal og asonal, variasjon (Schimper 1898, Cajander 1921, Kalela 1954. Økland & Bendiksen 1985).

Begrepet **korttidsmiljøvariasjon**, definert som "*variasjon i miljøforhold som er stabile over relativt kort tid [typisk mindre enn (75–)100(–200) år i landsystemer og (20–)25 år i vannsystemer]*", spesifiserer en karakteristisk tidsskala uten å ta hensyn til karakteristisk romlig skala for variasjonen (Fig. 13). Det er i de fleste tilfeller tale om variasjon på lokal romlig skala, men unntak finnes, f.eks. menneskebetinget variasjon i langtransportert luftforurensning over Norge som økte sterkt gjennom 1900-tallet fram til ca. 1980, men som deretter har avtatt betydelig (Aas et al. 2011). Det upresise begrepet "tilstandsvariasjon" i NiN-versjonene 1 og 2, er i NiN 3 delvis erstattet av begrepet korttidsmiljøvariasjon, som kommer med en presisert definisjon. Begrepet "tilstand" er vurdert som uhensiktsmessig fordi det benyttes i mange andre betydninger (Nybø et al. 2017).

Merk at begrepet korttidsmiljøvariasjon adresserer miljøforhold som har en tendens til å endre seg raskt, men at det *ikke* beskriver *hvordan* miljøet endrer seg. Mønstre i endringer i miljøforhold over tid sorteres under begrepet miljødynamikk (se kapittel 2.7.7).

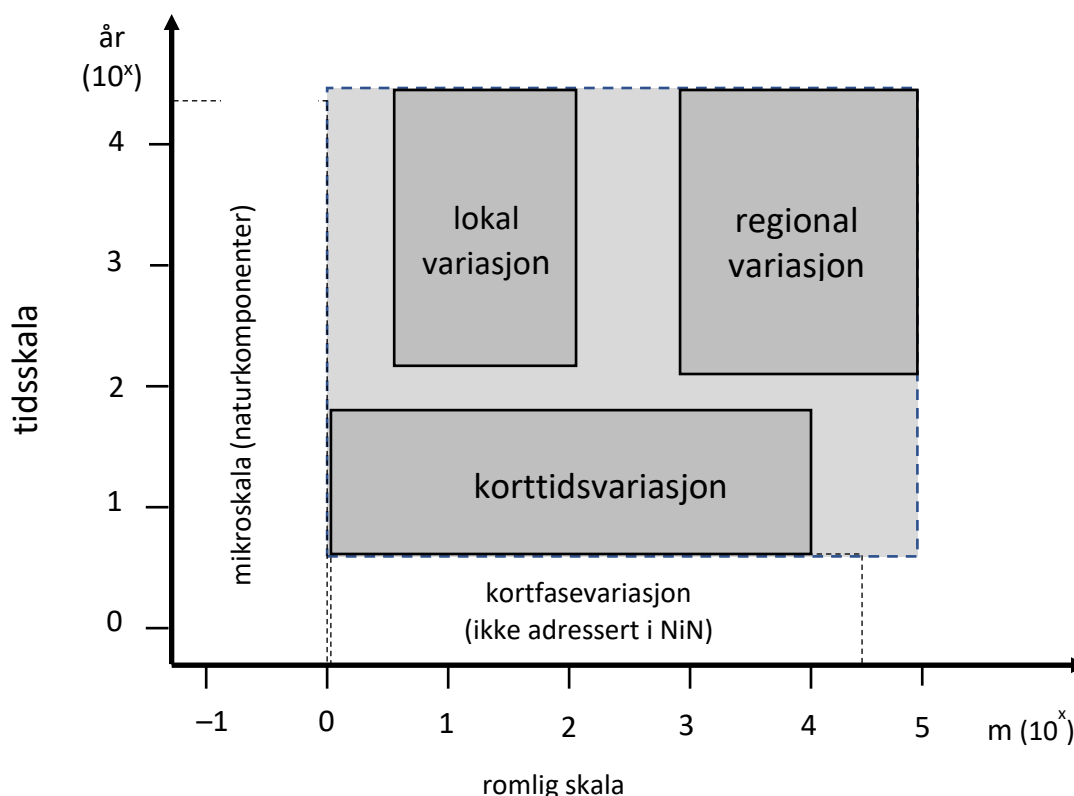


Fig. 13. Begreper for ulike kombinasjoner av karakteristisk romlig skala og karakteristisk tidsskala som blir benyttet for miljøvariasjon i landsystemer i NiN 3. I vannsystemer trekkes grensa mellom korttidsvariasjon og langtidsvariasjon ved (20–)25 år.

Begrepene lokal miljøvariabel, regional miljøvariabel og korttidsmiljøvariabel benyttes for konkrete variabler som uttrykker de ulike aspektene ved miljøvariasjonen.

2.7.3 Kategorisk og klinal miljøvariasjon

I naturen finner vi både gradvis (klinal) miljøvariasjon og naturlig klassesdelt (kategorisk) miljøvariasjon. Eksempler på klinal variasjon er jorddybdevariasjonen fra en naken bergknaus til den tilstøtende skogsmarka, og variasjonen i tørrleggingsvarighet i fjærebeltet fra sublittoralen (under laveste fjæremål) til supralittoralen (over øverste flomål). Eksempler på kategorisk miljøvariasjon er skillet mellom en loddrett bergvegg og rasmarka som ligger under vegg, der det finnes et jordsmonn som består av finmateriale, og skillet mellom en skjellsandbank og den tilstøtende rullesteinstranda. Én og samme miljøvariabel har imidlertid oftest samme variasjonsmønster på ulike steder; variasjonen i jorddybde og tørrleggingsvarighet er gradvis, mens skjellsandbanker oftest forekommer adskilt fra naturen omkring. I NiN trekkes det derfor et praktisk skille mellom **miljøgradient**, "*mer eller mindre gradvis miljøvariasjon*" og **miljøfaktor**, "*mer eller mindre naturlig klassesdelt miljøvariasjon*".

For å kunne beskrive variasjon langs en miljøgradient, må det knyttes begreper til de ulike delene av den gradvise variasjonen, det vil si til ulike intervaller eller **trinn** ("*intervall langs en variabel som uttrykker gradvis variasjon*"). For eksempel brukes begrepet hydrolittoralbeltet (vannstrandbeltet)

om den nedre delen av fjærebeltet (som er vanndekt mer enn 50 % av tida), mens geolittoralbeltet (landstrandbeltet) brukes om den øvre delen (som er vanndekt 0–50 % av tida). Trinndeling innebærer en oppdeling av gradienten i diskrete enheter, men disse er ikke *naturlige* og endrer derfor ikke på det faktum at det fortsatt er tale om gradvis variasjon. For naturlig klassesdelt miljøvariasjon benyttes betegnelsen **klasse** om "*kategori innenfor en variabel som uttrykker klassesdelt variasjon*". Eksempler på klasser er myrtorv, skjellsand og svampspikelbunn som representanter for ulike substrattyper.

Det finnes ingen skarp grense mellom miljøgradienter og miljøfaktorer, men de aller fleste lokale miljøvariabler kan nokså enkelt fordeles på de to kategoriene. Mens miljøgradienter ved behov må deles i trinn gjennom en mer eller mindre subjektiv prosess, er miljøfaktorer naturlig klassesdelt. Miljøgradientene kan trinndes på mange ulike måter, i få eller mange trinn, helt subjektivt eller basert på en kriteriebasert metode, mens klasseinndelingen av miljøfaktorene oftest er gitt. Disse fundamentale forskjellene mellom miljøgradienter og miljøfaktorer er grunnen til at de 12 kombinasjonene av naturgitte og menneskebetingete egenskaper; lokal, regional eller korttidsmiljøvariasjon; og om variasjonen er kategorisk eller klinal (faktor eller gradient) utgjør egne egenskapskategorier i NiN 3 (Fig. 3 og 12). Hvor den operasjonelle grensa mellom kategorisk og klinal naturvariasjon skal trekkes, er drøftet i større detalj i kapittel 5.4.1.

2.7.4 Enkle og komplekse miljøgradienter

Antallet enkeltmiljøvariabler som kan måles, telles eller på annen måte registreres for å karakterisere et sted, er nesten uuttømmelig. Mengden *uavhengig variasjon* som disse miljøvariablene beskriver, er likevel begrenset på grunn av utstrakt samvariasjon mellom enkeltmiljøvariabler i naturen. En annen måte å formulere dette, er at når verdien for én variabel er kjent, kan verdiene for mange andre miljøvariabler predikeres med god presisjon. Begrepet **kompleks miljøgradient** eller, ganske enkelt, kompleksgradient, definert som "*gradvis endring langs enkle miljøgradienter som samvarierer i mer eller mindre sterk grad*", er derfor sentralt når naturegenskaper skal systematiseres. Kompleksgradientbegrepet (*environmental complex-gradient*), som går tilbake til Whittaker (1954), har en lang historie i den økologisk litteraturen.

To eksempler illustrerer kompleksgradientbegrepet. De aller fleste undersøkelser av kjemisk innhold i jorda viser at pH er korrelert med konsentrasjonene av kalsium, magnesium, nitrogen og mange mikronæringsstoffer, med jordprofiltype og med en rekke biotiske egenskaper (f.eks. om sopp eller bakterier er de viktigste nedbryterne). Det gir grunnlag for å se på "kalkinnhold" som en kompleks miljøgradient som uttrykker samvariasjonen mellom alle disse variablene. Et annet eksempel er den komplekse miljøgradienten "avstand fra torvoverflata til grunnvannsspeilet i ei myr", som uttrykker variasjon fra mykmatter nær "normalt" grunnvannsnivå til høye tuer med stor avstand til grunnvannsspeilet. Langs denne kompleksgradienten samvarierer en rekke enkeltmiljøgradienter; lengden av sammenhengende oversvømt periode, torvas gjennomluftingsgrad, oksidasjonsgrad og omdanningsgrad, og dermed også torvas surhet samt konsentrasjoner av, og kjemisk tilstand for, ulike mineralnæringsstoffer.

Det er en viktig prinsipiell forskjell mellom enkle og komplekse miljøgradienter. Enkle miljøgradienter er konkret observerbare egenskaper som vi kan måle eller registrere, f.eks. ved å analysere en jordprøve i laboratoriet med hensyn på kalsiumkonsentrasjonen eller på grunnlag av gjentatte målinger av avstanden fra torvoverflata til grunnvannsnivået i ei myr. De observerte egenskapene kan deretter brukes til å konstruere avledete variabler, f.eks. en varighetskurve for grunnvannsstandsvekslinger som kan brukes til å beregne median avstand til grunnvannsspeilet i myra (R. Økland 1989b). Komplekse miljøgradienter kan derimot ikke måles eller observeres direkte, men må 'konstrueres' ved bruk av statistiske metoder. Den vanligst brukte metoden er prinsipal komponentanalyse (*principal component analysis*; PCA; Pearson 1901, ter Braak 1985) som finner en

"latent variabel", det vil si en variabel som fanger opp så mye av variasjonen i settet av alle enkeltvariabler som inngår i kompleksvariabelen som mulig, og som kan representere kompleksgradienten.

Den ideelle kompleksgradienten består av ett sett av miljøgradienter med sterk innbyrdes samvariasjon, der samvariasjonsmønstrene ikke endrer seg sjøl over store avstander og som er stabile over lang tid. I den virkelige verden finnes imidlertid knapt noen komplekse miljøgradienter med slike ideelle egenskaper. Det finnes ikke to steder på jordkloden som er fullstendig like i alle mulige målbare egenskaper, og resultatet av målinger foretatt på samme sted, men til ulike tider, varierer ikke bare på grunn av målefeil, men også fordi miljøforholdene i naturen dels fluktuerer og dels endrer seg på flere tidsskalaer. Disse forholdene, som kan betegnes "kompleksgradientenes inkonsistens i rom og tid", er belyst med flere eksempler i dokumentasjonen for NiN 1 (Halvorsen et al. 2009: D3a). Hovedeksemplet, fra en undersøkelse av sammenhenger mellom vegetasjon og miljøforhold i 10 vegetasjonsovervåkingsområder i barskog i Norge, fra Vennesla (Vest-Agder) i sør til Rana (Nordland) i nord (T. Økland 1996), er gjengitt her. Over en femårsperiode, fra overvåkingsundersøkelsen startet i 1988 og fram til og med 1992, ble to overvåkingsområder etablert årlig. Det er 50 permanente prøveflater i hvert område. I etableringsåret ble 32 miljøvariabler registrert i tilknytning til hver prøveflate. Miljøvariabeldatasettet omfattet topografiske variabler (helning, eksposisjonsgunstighet), tresjiktvariabler (tresjiktet er en viktig bestemmende faktor for mikroklimaet, beregnet strøfall til bakken), jordfysiske variabler (jorddybde og jordfuktighet) og jordkjemiske variabler (pH og konsentrasjoner av en rekke kjemiske elementer). Hovedstrukturen i hver av de ti miljøvariabelmatrisene, én fra hvert område, med observasjoner av hver av de 32 variablene i hver av de 50 prøveflatene, ble undersøkt ved hjelp av PCA-ordinasjon. Den første PCA-aksen i de ti ordinasjonene forklarte mellom 21,6 og 35,3 % av den totale variasjonen i miljøvariabelmatrisa. I nesten alle områdene var jordas surhetsgrad sterkt relatert til den første PCA-aksen (det vil si at vektorpila for pH var lang og hadde retning mer eller mindre parallelt med den første ordinasjonsaksen). I de fleste PCA-ordinasjonsdiagrammene pekte pila for jordas (humuslagets) innhold av nitrogen i samme retning som pila for pH. Den økologiske forklaringen på dette er at nedbrytningsprosessene går langsommere i sterkt sur enn i mindre sur jord. Disse relasjonene kommer tydelig fram i Tabell 3, som viser at pH og nitrogenkonsentrasjonen alltid er positivt korrelert, om enn ikke like sterkt i alle områder. I de fleste områdene er korrelasjonskoeffisienten r mellom 0,3 og 0,5. Sjøl om pH og nitrogenkonsentrasjonen følger hverandre systematisk, finnes også mye ukoordinert variasjon (det vil si variasjon i den ene variabelen som ikke "forklares" av den andre variabelen). Dette kan for eksempel skyldes fin-skala variasjon i rom og tid og målefeil, men uansett årsak illustrerer dette at det er mye "tilsynelatende tilfeldig variasjon" (R. Økland 1990a) på fin romlig skala i naturen; variasjon som ikke umiddelbart kan forklares, men som må ha en historisk eller annen årsak. Troedsson & Lyford (1973) viser for eksempel at jordas sjiktning i skog varierer mye innenfor avstander langt under en meter, som følge av (tidligere) rotvelter, gjenfylling av hulrom som oppstår når røtter av døde trær råtner, variasjon på fin skala i forekomsten av trekull etter tidligere skogbranner, meitemark- og mauraktivitet, etc. Skyllberg (1991) viser at det også er betydelig variasjon i pH i skogsjord på samme sted gjennom året, som følge blant annet av vekslinger i været. Pilen for glødetap pekte i motsatt retning av pilene for pH og nitrogenkonsentrasjonen, og viser at humuslagets innhold av organisk materiale avtar når joda blir surere.

Relasjonene som kommer til uttrykk i Tabell 3 utfordrer en oppfatning som har stått sterkt gjennom mange årtier (f.eks. R. Økland & Eilertsen 1993, T. Økland 1996, Fremstad 1997) og som har blitt lagt til grunn for NiN 1 og NiN 2, at 'kalkinnhold' er en veldefinert kompleksgradient i skog. Denne oppfatningen er basert på antakelsen om at det er betydelig samvariasjon mellom pH, kalsiumkonsentrasjonen og nitrogenkonsentrasjonen i jorda. Det store datasettet av målinger i skoghumus fra skogovervåkingsområdene viser imidlertid et klart regionalt mønster i relasjonen mellom

Tabell 3. Kompleksgradientbegrepet illustrert ved korrelasjonen mellom pH i humus (i vannekstrakt av en jordprøve) og åtte andre målte miljøvariabler i 10 referanseområder for vegetasjonsøkologisk overvåking i granskog i Norge (T. Økland 1996). Korrelasjon, beregnet som Kendall's korrelasjonskoeffisient τ , er angitt som: +++: > 0,50, ++: mellom 0,30 og 0,50; +: mellom 0,20 og 0,30; 0: mellom -0,20 og 0,20; -: mellom -0,30 og -0,20; --: mellom -0,50 og -0,30; ---: < -0,50. To variabler med perfekt negativ samvariasjon har $\tau = -1$ og to variabler med perfekt positiv samvariasjon har $\tau = +1$. $\tau = 0$ når det ikke er noen samvariasjon mellom variablene. Miljøvariabler: Eksposisjonsugunstighet: eksposisjon omgjort til en skala med minste verdi ved eksposisjon SSV (mest gunstig) og største verdi ved eksposisjon NNØ (mest ugunstig). Strøindeks: indeks som angir relativ trekronemasse direkte over prøveflata; har verdien 0 for flater i åpning mellom trær og høye verdier for ruter nær stammen av store trær. Jorddybde: medianverdi for åtte jorddybdemålinger på faste posisjoner rundt prøveflata. Jordfuktighet: volumprosent fuktighet i jordprøver tatt fra humuslagets øvre 5 cm under antatt 'normale' fuktighetsforhold, noen dager etter siste regnfall. Glødetap (mål på organisk innhold): vekttap i % i jordprøve fra humuslagets øvre 5 cm, glødet ved 550°C. Ca, Mg og Total N: konsentrasjoner av kalsium, magnesium og totalt nitrogeninnhold i jordprøver tatt fra humuslagets øvre 5 cm, regnet om til andel av glødetapet (for å bedre sammenliknbarheten mellom jordprøver med forskjellig organisk innhold fordi det meste av plantetilgjengelig næring finnes i det organiske materialet). Områder: PA: Paulen (Vennesla, Vest-Agder); LU: Lundsneset (Aremark, Østfold); GR: Grytdalen (Drangedal, Telemark); RA: Rausjømarka (Enebakk, Akershus); BR: Bringen (Flå, Buskerud); OT: Otterstadstølen (Modalen, Hordaland); GU: Gutulia (Engerdal, Hedmark); UR: Urvatnet (Meldal, Sør-Trøndelag); ØY: Øyenskavlen (Namdalseid, Nord-Trøndelag); GN: Granneset (Rana, Nordland).

	PA	LU	GR	RA	BR	OT	GU	UR	ØY	GN
Eksposisjonsugunstighet	0	0	--	-	0	+	0	0	0	0
Strøindeks	-	0	-	0	0	-	0	0	0	0
Jorddybde	0	0	--	+	0	0	0	0	0	-
Jordfuktighet	++	0	0	0	+	0	0	0	0	-
Glødetap	-	-	--	--	--	--	--	--	0	--
Ca	--	0	++	++	+	0	+++	+++	-	+++
Mg	--	0	0	+	++	0	++	+	--	++
Total N	+++	+++	+++	++	++	++	++	++	+	++

kalsiumkonsentrasjon og pH i humuslaget, fra negativ korrelasjon eller ingen sammenheng i de mest oseaniske områdene (PA, OT og ØY) til positiv korrelasjon i de mer kontinentale områdene. Mulige økologiske årsaker til at kalsiumkonsentrasjonen (og i noen grad magnesiumkonsentrasjonen, som følger kalsiumkonsentrasjonen) i oseaniske områder ikke inngår i en kompleksgradient sammen med pH og nitrogenkonsentrasjonen, er diskutert av T. Økland (1996). Andre variabler, som for eksempel topografi og tresjiktsegenskaper, følger pH i noen områder, men ikke i andre. Det kan være betydelig lokal variasjon med hensyn til hvilke enkeltvariabler som inngår i en gitt kompleksgradient, noe som illustreres av området PA der steder med mindre surt jordsmonn også er fuktige (korrelasjonen mellom jordfuktighet og pH er positiv), mens flekker med mindre surt jordsmonn i naboområdet GR er knyttet til tørre, sørvendte lier med grunt jordsmonn.

Kompleksgradientenes sammensetning av enkeltvariabler varierer ikke bare romlig, men også over tid. Gjennom samvirkning mellom flere jordsmonndannende prosesser har det utviklet seg et jordsmonn på størstedelen av det norske landarealet i løpet av de ca. 10 600 årene som har gått etter siste istid. Faktorer som styrer jordsmonnsutviklingen er blant annet opphavsmaterialets egenskaper (berggrunn og løsmasser), klima, lokale forhold (topografi og hydrologi) og vegetasjonen. Store deler av

Norge har et fuktig klima som gjør at vannstrømmen i marka overveiende er nedadgående og at mineralnæringsstoffer i jorda (basekationer) vaskes ut. Jordsmonnet har derfor over tid gradvis blitt både surere og fattigere på viktige mineralnæringsstoffer. Ifølge den biologiske teorien for humusdannelse (Romell 1935) har også strøfallets egenskaper stor betydning for hvordan jordsmonnets egenskaper utvikler seg. Endringer i jordegenskaper finner sted på ulike tidsskalaer. Tamm & Hallbäck (1986) sammenliknet pH i svensk skogjord mellom 1920-tallet og 1980-tallet, og fant en betydelig forsurning som de tilskrev naturlig bestandsutvikling. Men menneskets aktiviteter bidrar også til endring i kompleksgradientenes sammensetning i rom og tid. I Tamm & Hallbäckens undersøkelse gjensto en betydelig komponent av endring i jordsurhet som ikke kunne forklares av bestandsutvikling, og som forfatterne mente måtte skyldes tilførsler av langtransporterte luftforurensninger.

2.7.5 Artssammensetningsvariasjon

Som nevnt flere ganger allerede, er miljøvariasjon opphavet til variasjon i artssammensetning. Artssammensetningsbegrepet har, liksom kompleksgradientbegrepet, en lang historie i den økologiske litteraturen. Mange vegetasjonsundersøkelser fra begynnelsen av det forrige århundret inneholder beskrivelser av artssammensetningsgradienter uten at dette begrepet eksplisitt blir brukt (f.eks. Cajander 1909, Sjörs 1948). Det engelske begrepet *coenocline*, som betyr samfunnsgradient og er synonymt med artssammensetningsbegrepet i NiN, kan føres tilbake til Whittaker (1960, 1967).

Akkurat som miljøvariasjonen, kan artssammensetningsvariasjonen være naturgitt eller menneskebetinget. Den kan manifestere seg i mønstre på lokal eller regional romlig skala eller i mønstre som endrer seg raskt, og den kan være klinal eller kategorisk (komme til uttrykk som en gradient eller som en faktor). Alle begrepene for variasjon i miljøegenskaper har derfor, i prinsippet, en parallell i artssammensetningsvariasjonen, f.eks. artssammensetningsgradient og artssammensetningsfaktor. Artssammensetningsgradienten er kompleks i den forstand at den uttrykker samvariasjon mellom mange arters forekomst og mengde, men dette er en annen form for kompleksitet enn den som kommer til uttrykk langs en kompleks miljøgradient, som er satt sammen av uavhengige enkeltvariabler. Artssammensetningen er derimot et uttrykk for alle artenes respons på samme komplekse miljøgradient.

Artssammensetningsvariasjon kan beskrives med egne artssammensetningsvariabler, som kan fordeles på kombinasjoner av naturgitt og menneskebetinget variasjon (Fig. 3 og 12) og som i sin tur kan fordeles på kombinasjoner av lokale, regionale og korttidsegenskaper og videre på klinale og kategoriske egenskaper. I NiN 3 adresseres den samlede artssammensetningsvariasjonen som eget tema bare i de spesielle tilfellene hvor den ikke kan settes i sammenheng med miljøvariasjon. Kategorien for artssammensetningsvariasjon i naturegenskapstreet inkluderer to 'samlebokser'; én for naturgitt ('naturgitte romlige artsfordelingsmønstre') og én for menneskebetinget ('menneskebetingete romlige artsfordelingsmønstre') variasjon, samt to kategorier for artssammensetningsdynamikk (se kapittel 2.7.7). I NiN 3 benyttes kategoriene for romlige artsfordelingsmønstre for variabler som operasjonaliserer egenskaper ved fordelingen av de enkeltartene som artssammensetningen består av, f.eks. enkeltartenes smårutefrekvens og dekning (se eksempel i kapittel 2.10.2).

På samme vis som den komplekse miljøgradienten, er artssammensetningsgradienten en abstraksjon. Den kan ikke måles eller registreres, men må konstrueres ved bruk av statistiske ordinasjonsmetoder (se Halvorsen et al. 2009: Boks 3 for et eksempel). Sjøl om artssammensetningen på et gitt sted gjenspeiler miljøforholdene på stedet, bidrar variasjonen innenfor én og samme kompleksgradient med hensyn til sammensetning av og relasjoner mellom enkeltmiljøgradienter i tid og rom uvegerlig til uforutsigbarhet i variasjonen i artssammensetning langs en kompleks miljøgradient. Denne uforutsigbarheten gir seg utslag i romlige mønstre over tid og forskjeller mellom artsgrupper (Halvorsen et al. 2009: kapittel D3b).

Romlig variasjon. Artstilfanget (artspoolen), det vil si "*alle arter som potensielt kan forekomme på et gitt sted fordi deres levestedskrav er oppfylt*" (Eriksson 1993) kan inneholde hundrevis av arter fra en rekke ulike organismegrupper, mens et mindre, avgrenset område på et gitt tidspunkt vanligvis bare inneholder en liten brøkdel av disse artene. Til tross for at mange titalls mosearter *kan* vokse på bakken i blåbærdominert granskog, finnes vanligvis bare 5–15 arter i ei prøveflate på 1 m² (R. Økland & Eilertsen 1993). To viktige kategorier av årsaker til at de fleste arter mangler på steder der de *kunne* levd, er beskrevet som "tilsynelatende tilfeldigheter i lokal spredning, fødsel, død eller andre populasjonsprosesser" og "negative interaksjoner med andre arter" (Halvorsen 2012). Arter som i utgangspunktet ikke inngår i artstilfanget på et gitt sted kan dessuten få utvidet sitt opprinnelige forekomstområde til steder som gjennom menneskers aktivitet forandres slik at de kommer innenfor artens toleranseområde med hensyn på de viktige faktorene, eventuelt også ved at menneskeaktiviteten hindrer negative interaksjoner med andre arter. En art kan dessuten forekomme på et sted som i dag ikke tilfredsstiller dens krav for å etablere seg fordi etableringen fant sted i en tid da kravene var oppfylt. Slike etablerte populasjoner utgjør idag restpopulasjoner (*sink populations*; Pulliam 1988). Slåttebetingete arter som for eksempel bakkesøte *Gentianella campestris* (Lennartsson & Svensson 1996) i gjengroende kulturmark eller kulturmark der slått har blitt erstattet med beiting, er eksempler på dette. Kontinuerlig tilførsel av spredningsenheter fra livskraftige kjernepopulasjoner (*source populations*) kan føre til mer eller mindre kontinuerlig forekomst av *sink populations* utenfor en arts egentlige toleranseområde. Dette er beskrevet som 'masseeffekten' (*spatial mass effect*; Shmida & Wilson 1985). Den kan stedvis gi et betydelig bidrag til et områdes artsrikdom.

Alle de nevnte faktorene bidrar til uforutsigbarhet med hensyn til hvilke arter som finnes på et gitt sted (det vil si under gitte livsbetingelser; for gitte verdier for målbare miljøegenskaper) til et gitt tidspunkt. Disse faktorene bidrar også til romlig variasjon i artssammensetningen mellom steder som har likartete miljøforhold. Prinsippet om "*distance decay of floristic similarity*" (Nekola & White 1999), det vil si at likheten i artssammensetning mellom økologisk likartete steder avtar når den geografiske avstanden mellom stedene øker, gjelder når finskala romlige populasjonsprosesser (spredning, etablering og lokal utdøing som følge av finskala forstyrrelser, etc.) er viktige årsaker til variasjon i arters lokale mengde. Det er imidlertid ikke alltid tilfellet. R. Økland et al. (2003) fant at likheten i planteartssammensetning mellom økologisk likartete sumpskogslokaliteter i Sørøst-Norge ikke var relatert til geografisk avstand. Dette ble forklart med at sumpskogene vanligvis er "mettet med arter" og at nyetablering først og fremst finner sted i forbindelse med sjeldne forstyrrelsesbegivenheter som skogbrann, rotvelter eller liknende, som resulterer i blottlegging av åpen mark. Hvilke arter som etablerer seg ved slike anledninger er i stor grad styrt av tilfeldigheter, men arter som lykkes i å etablere seg kan forbli på stedet i svært lang tid. De fleste arter som lever i torvmark har god evne til å gi opphav til nye individer ved klonal vekst. En slik situasjon der sjeldne begivenheter med stort element av tilfeldighet er viktigere for artssammensetningen enn populasjonsprosesser, kan beskrives med metaforen "*closed doors and windows of opportunity*" (R. Økland et al. 2003). Et tilsvarende eksempel fra dyreverdenen er naturlig fisketomme vann, det vil si innsjøer som er fisketomme på grunn av en kombinasjon av geografisk plassering (isolasjon) og tilsynelatende tilfeldigheter i (mangel på) spredning.

Artssammensetningen består av alle arter som lever på et gitt sted. Et viktig aspekt ved romlig variasjon i biologisk mangfold er genetisk differensiering innenfor hver enkelt art, som respons på lokale (edafiske) eller regionale (klimatiske) miljøgradienter (økotypisk variasjon; Turesson 1925). Også innenfor arter som det ikke er grunn til å anta at er genetisk differensierte, forekommer geografisk variasjon i voksestedkrav ("autøkologiske skift"). Klassiske eksempler på autøkologiske skift er arter som stiller strengere krav til voksestedet nær sin utbredelsesgrense. R. Økland (1989a) viser for eksempel hvordan både de vestlige planteartene klokkelyg *Erica tetralix* og brunmyrak *Rhynchospora fusca* mot sine østlige utbredelsesgrenser i Østfold, og den nordlige arten dvergbjørk *Betula nana* mot sin sydgrense, skyr de mest næringsfattige myrene. Det finnes også mange eksempler på at karplantearter

med sørlig utbredelse har nordlige utposter i mer eller mindre kalkrike berg og i urer med rikelig varmeinnstråling og sparsom vegetasjon ("sydvekstberg"; Du Rietz 1954); se for eksempel Gjærevoll (1966) og Lundqvist (1968).

Et spesielt tilfelle av regional variasjon i arters relasjon til lokale gradienter kommer til uttrykk i den såkalte "geo-økologiske utbredelsesloven" (Boyko 1947). Ifølge "Boykos lov" skifter arter med spesifikke toleransekrav overfor lokale komplekse miljøgradienter (for eksempel jordfuktighet) amplitude langs lokale topografigradienter (dvs. kolle–dalbunn-gradienter) når man går fra den ene enden av en klimagradient til den andre. Typiske eksempler er lavarter som i kontinentale innlandsstrøk østafjells dominerer skogbunnen over store områder, også der topografien er konkav, mens de i oseaniske områder bare forekommer på grunnlendte og særlig tørkeutsatte koller (R. Økland & Eiletrtsen 1985). Boyko (1947) formulerer dette prinsippet slik (oversatt): "Den spesifikke topografiske utbredelsen (mikroutbredelsen) til en ... planteart ... er en parallell funksjon av dennes generelle geografiske utbredelse, fordi begge er bestemt av de samme økologiske amplituder."

Kategorien romlige artsfordelingsmønstre inkluderer variasjon over hele spennet av romlige skalaer, fra mikroskala til global skala. Ulike deler av biologifaget har tradisjonelt vært opptatt av ulike deler av dette store skalaspennet. Artenes fordelingsmønstre på mikroskala er tema for spesialstudier, f.eks. undersøkelsen av endofyttiske sopp i rotsystemet til ett individ av harerug *Bistorta vivipara* (Thoen et al. 2019) og populasjonsbiologiske detaljstudier, f.eks. studien av fordelingen av hann- og hunnplanter av etasjemose *Hylocomium splendens* innenfor småruter á 10 × 10 cm på toppen av en stein (Rydgren et al. 2006). Mange studier adresserer arters fordeling på fin og mellomgrov lokal skala. Utbredelseskart for enkeltarter er vanlig i detaljerte undersøkelser av vegetasjonen innenfor enkeltområder, f.eks. de fennoskandiske myrmonografiene (Sjörs 1948, Malmer 1962, R. Økland 1989b, Moen 1990). Romlige artsfordelingsmønstre omfatter også mønstre i artssammensetningens utbredelse, f.eks. utbredelsen av plantesamfunn som vist i vegetasjonskart over små områder (se Rekdal & Larsson 2005) og spesialstudier som f.eks. studiene av vegetasjonsutviklingen i Storbreens breforland (Matthews 1979a, 1979b). Fagområdet biogeografi adresserer enkeltarters utbredelsesmønstre på grov regional og grovere skalaer, det vil si innenfor land eller artenes totalutbredelse. Atlas over plantearters utbredelse finnes f.eks. for landområder på størrelse fra kirkesogn (Nilsson & Nilsson 2004) via kommuner (Mathiesen 1987, Galten 2008) og land (Norge: Fægri 1960, Gjærevoll 1990) til områder som omfatter flere land, f.eks. Fennoskandia (Hultén & Fries 1986). På grunnlag av utbredelsesmønstre grupperes arter i biogeografiske elementer, f.eks. inndelingen av norsk flora i sørlige, vestlige, østlige, nordøstlige og nordlige/alpine arter (R. Økland 1989a).

Variasjon over tid. Variasjon i artssammensetning på ett og samme sted over tid finner sted på alle tidsskalaer. Populasjonsprosesser (etablering og død av enkeltindivider) er viktige som årsak til romlig variasjon til fra år til år. På tidsskalaer over tusener av år utvikler artene seg gjennom evolusjon og deres utbredelse endrer seg på grunn av vandringer betinget av storskala endringer i miljøforholdene (f.eks. klimaendringer).

Korttidsvariasjon i artssammensetning (over tiår; Tabell 2) drives av miljøforhold som kan endre seg raskt, f.eks. tråkkslitasje og, kanskje overraskende, langtransporterte luftforurensninger. Gjennom 1980- og 1990-tallet avtok mengden av flere litt kalkkrevende karplanterarter i barskog i de sørøstligste delene av Norge, for eksempel gaukesyre *Oxalis acetosella* (T. Økland et al. 2004, 2023). Fra 2003 avtok imidlertid tendensen til utarming av den svakt kalkkrevende floraen (R. Økland & Nordbakken 2004, Halvorsen et al. 2019c). Dette eksemplet illustrerer at det kan være (og ofte er) et gap mellom tidspunktet da en endring i miljøforholdene inntraff og tidspunktet når artssammensetningen igjen er i dynamisk balanse med de nye miljøbetingelsene (og artssammensetningen igjen gjenspeiler de aktuelle miljøforholdene på stedet). Forutsigbare endringer i artssammensetningen (suksesjoner) som følge av (tidligere) endringer i miljøforholdene, systematiseres i kategoriene for artssammensetningsdynamikk (se kapittel 2.7.7).

Variasjon mellom artsgrupper. Arter som lever sammen på et gitt sted kan grupperes på ulike måter; f.eks. på grunnlag av slektskap i taksonomiske grupper (*taxocenes*; Whittaker 1972) eller fylogenetiske grupper (f.eks. Gerhold et al. 2018), på grunnlag av likhet i miljøkrav i *guilds*, dvs. "grupper av arter som utnytter samme klasse av miljøvariabler på likartet måte" (Root 1967)]; eller på grunnlag av livsform (livsformtyper defineres på grunnlag av hvordan arten overlever den ugunstige årstiden; Raunkiær 1918). I dag brukes ofte *functional type* som en fellesbetegnelse på artsgrupper med likartet funksjon i et økosystem (f.eks. Diaz & Cabido 1997).

Operasjonalisering av artssammensetningsgradientbegrepet vanskeliggjøres noen ganger av at ulike taksonomiske og/eller funksjonelle artsgrupper har forskjellige relasjoner til miljøet. Et eksempel er arter som lever sammen og varierer i mengde langs én og samme komplekse miljøgradient, men egentlig ikke responderer på de samme enkeltmiljøfaktorene. Planteartssammensetningen i myr er et godt eksempel. De fleste torvmoseartene har optima langs kalkinnholdsgradienten i ombrogene eller fattige minerogene miljøer og erstattes gradvis av bladmoser når torva blir mer kalkrik. Som gruppe er torvmoser tilpasset et miljø som er fattig på viktige næringsstoffer som nitrogen og kalsium, og som inneholder lite uorganisk materiale i torva (Malmer 1962). Torvmosene har stor evne til å ta opp, resirkulere og for lengre tid binde nitrogen og viktige basekationer i organisk materiale (Svensson 1995). Basekationer som er immobilisert i torvmosematta er ikke tilgjengelig for karplantene. Torvmosene begrenser derfor karplantenes nitrogentilgang og gjør at karplanter som vokser i torvmosematter har dårligere tilgang på nitrogen enn torvas nitrogeninnhold skulle tilsa. Enkelte karplanter har tilpasset seg et liv i nitrogenfattig miljø ved å nyttiggjøre seg andre nitrogenkilder, for eksempel soldoggartene (*Drosera* spp.), som fanger og fordøyer insekter. Dette myreksemplet viser at ulike funksjonelle artsgrupper kan forholde seg til én og samme komplekse miljøgradient på så ulike måter at det vil kunne være vanskelig å finne en felles måte å beskrive posisjon langs kompleksgradienten. I tillegg vil arter som lever sammen kunne utnytte ulike vertikale lag i et økosystem, for eksempel ved å ha rotsystemer på ulike dybdenivåer. Arter som lever sammen kan derfor leve under ulike miljøforhold. Et klassisk eksempel, også fra myr, er flaskestarr *Carex rostrata* som er avhengig av minerogent vann og som kan finnes på steder med ombrogen overflatetorv og en moseartssammensetning som indikerer ombrogene forhold. Årsaken er at flaskestarr-røttene kan nå ned til minerogent vann på 1 meters torvdyp (Metsävainio 1931, R. Økland 1989b). Ofte er slike forekomster relikter etter en tidligere fase i myras utvikling der overflatetorva ble tilført minerogent vann.

Et annet eksempel på artsgrupper med ulik funksjon fordi de 'oppfatter' miljøvariasjon på forskjellige måter, er ekto- og endohydriske moser. Ektohydriske moser tar opp vann og næringsstoffer gjennom overflata, mens endohydriske moser (som for eksempel bjørnemoser, *Polytrichum* spp.) tar opp vann og næringsstoffer fra jorda (Buch 1947). Langt de fleste moseartene som finnes i Norge er ektohydriske. Dominans av ektohydriske mosearter er typisk i klima preget av høy nedbør og nedadgående vannstrøm. Observasjoner viser at også ektohydriske mosearter varierer i forekomst og mengde langs en gradient i kalkinnhold i jorda. Det kan synes som et paradoks ettersom disse moseartene tar opp vann og næringsstoffer fra nedbør og luft, men skyldes sannsynligvis at vannstrømmen snur i tørre perioder slik at tilførselen da skjer fra jorda i stedet for fra lufta (T. Økland et al. 1999).

Jo tettere en organismegruppe er knyttet til sitt miljø, desto mer relevant er, i prinsippet, denne gruppa som indikatorer på variasjon langs en kompleks miljøgradient, gitt at artene er praktisk observerbare. Således viste Flensburg & Malmer (1970) at fordelingen av desmidiaceer og nærstående grønnalgegrupper på ei myr gjenspeiler samme komplekse miljøgradienter som Malmer (1962) fant for mose- og karplantevegetasjonen. Mitchell et al. (2000) fant ved undersøkelse av fem europeiske myrer at skallamøbeartene fordelte seg på fin skala på en måte som gjenspeilte finskala miljøforhold (for eksempel variasjon i myrvannets kjemiske innhold) bedre enn de fleste andre artsgrupper (inkludert karplanter).

Forekomsten av avhengige organismer, det vil si organismer som er knyttet til spesifikke vertsorganismer (parasitter eller mutualister), er ofte ikke direkte relatert til variasjon langs komplekse miljøgradienter. Slike organismer er imidlertid ofte indirekte relatert til kompleksgradienter som vertsorganismene responderer på. Vertens identitet eller egenskaper kan utgjøre ekstra bestemmende faktor(er) eller gradienter som forklarer avhengige arters forekomstmønster (Mathiassen & Økland 2007). En rekke arter står i en mellomstilling mellom uavhengige og avhengige arter. Ett eksempel er levermosearten sveltflak *Calypogeia sphagnicola* hvis små skudd vokser over torvmosehoder på steder i kalkfattig myr der torvmosene flekkvis vokser langsomt nok til at levermosen kan unngå å bli begravd i torvmosemattene (R. Økland 1990c).

Ofte består ulike vegetasjonssjikt av arter som skiller seg med hensyn til størrelse og som varierer ganske uavhengig av hverandre. Sjørs (1948) hevdet at mosesjiktet og karplantesjiktet i myr i stor grad var uavhengig av hverandre, og R. Økland (1990c) viste dette analytisk.

2.7.6 Økoklinal variasjon

Økoegenskaper er resultatet av samvirkning mellom abiotiske og biotiske egenskaper (Fig. 4). Et sentralt begrep for systematisering av naturegenskaper, er derfor **økoklin** (*ecocline*; Whittaker 1967), dvs. *"parallel, mer eller mindre gradvis samvariasjon mellom artssammensetning, det vil si en artssammensetningsgradient, og variasjon langs en kompleks miljøgradient"*. Fordi økoklinen kombinerer en kompleks miljøgradient og den tilhørende artssammensetningsgradienten, kan økokliner deles inn i menneskebetingete og naturgitte, og i regionale, lokale og korttidsøkokliner. I naturegenskapstreet (Fig. 3, 12) opererer vi bare med tre samlekategorier av økokliner fordi økokliner, liksom artssammensetningsgradienter, ikke eksplisitt blir adressert i NiN 3. I NiN 3 fanges variasjon langs økokliner opp i typesystemet for natursystemer (se kapittel 5.5.2).

Økoklinbegrepet er, liksom gradientbegrepene som det er basert på (den økologiske kompleksgradienten og artssammensetningsgradienten), abstrakte idealer som bare kan identifiseres ved statistisk analyse. Identifikasjon av økokliner kan gjøres gjennom en såkalt generell økologisk analyse (R. Økland 1996) som inkluderer observasjon av artssammensetningen på utvalgte, representative observasjonssteder innenfor et undersøkelsesområde; ordinasjonsanalyse av ei matrise med artsmengdedata; og bruk av miljøvariabeldata samlet inn på de samme observasjonsstedene til å *tolke* sammenhenger mellom artssammensetningsgradienter og miljøvariabler (R. Økland 1990a); se Halvorsen et al. (2009: Boks 3–4 for eksempel).

I de to foregående kapitlene har vi gitt mange eksempler på hvor komplekst samvariasjonsmønsteret mellom artssammensetningen og miljøvariasjonen kan være. Økoklinbegrepet 'arver' all denne kompleksiteten, f.eks. i form av romlig og temporær inkonsistens mellom variasjon i artssammensetning og miljø. Økokliner kan være relativt uavhengige av hverandre, som f.eks. kalkinnhold og avstand til grunnvannsspeilet i sumpskoger i Sørøst-Norge undersøkt av R. Økland et al. (2001), eller de kan være så sterkt relaterte at det ikke er opplagt hvorvidt de bør anses for én eller to (eller flere) økokliner. Økoklinene som er relatert til vanntilgang og uttørkingsfare i skogsmark i NiN 2 er et eksempel på dette. I NiN skilles mellom vannmetning, uttørkingsfare, uttørkingseksponering og kildevannspåvirkning sjøl om ingen av disse er helt uavhengig av de andre. Hva som skal oppfattes som en egen, selvstendig økoklin og hva som skal oppfattes som variasjon innenfor samme økoklin finnes det ikke noe eksakt svar på.

2.7.7 Miljødynamikk, artssammensetningsdynamikk og økosystemdynamikk

Begrepet miljøvariasjon omfatter i tillegg til miljøgradienter og miljøfaktorer også "egenskaper som verken viser klart gradvis eller klart klassesdelt variasjonsmønster". Denne formuleringen kan tolkes på to måter. Enkelte variabler uttrykker variasjon som ikke entydig er klinal eller kategorisk. Det er tilfellet for mange spesielle bunnsstrater, både i saltvann og i ferskvann, f.eks. skjellsand. Ofte forekommer store skjellansamlinger (skjellbanker) som er klart avgrenset fra omgivelsene, men varierende mengder av skjell kan også finnes innblandet i mineralsstrater dominert av sand eller grus. I sånne tilfeller er det et definisjonsspørsmål, som ofte koker ned til et spørsmål om hva som er hensiktsmessig eller om innblandingen setter et tydelig avtrykk på artssammensetningen, hvorvidt egenskapen skal beskrives ved hjelp av en klinal eller kategorisk variabel.

Mens de basale egenskapskategoriene for miljøvariasjon primært adresserer variasjon i rommet, fanger kategorien **miljødynamikk** opp "*variasjon i en miljøegenskap over tid*". Slik variasjon kan være forutsigbar og mer eller mindre lineær, fra et kjent utgangspunkt mot et antatt endepunkt, eller den kan være forutsigbar og syklisk. Den kan også bestå i mer eller mindre kaotiske og uforutsigbare fluktuasjoner, der det eneste som er forutsigbart er at det vil finne sted endringer.

Miljødynamikk kan fordeles på naturgitt miljødynamikk og menneskebetinget miljødynamikk. Et eksempel på naturgitt, uforutsigbar miljødynamikk er variasjonen i lysforhold, strøfall og gjennomfallende nedbør nær bakken i en skog med naturlig dynamikk (Hytteborn et al. 1987, Hofgaard 1993) som følge av finskala dynamikk i tresjiktet; dvs. at enkeltrær eller små grupper av trær dør av alderdomssvekkelse, insekt- eller soppangrep og etter en periode som stående død ved (gadd) eller spontant, mens treet fortsatt lever, faller overende på grunn av stormfelling (stammeknekk eller opprotting). Denne variasjonen på fin lokal skala er uforutsigbar i et langt tidsperspektiv (> 100 år) og bare i mindre grad forutsigbar i et kortere tidsperspektiv. Et eksempel på mer eller mindre uforutsigbar menneskebetinget miljødynamikk er korttidsvariasjonen i bruken av et jordbruksareal til beitemark, grasproduksjon og grønnsak- og bærproduksjon i tråd med skiftende landbrukspolitiske insentiver.

Miljødynamikk, slik begrepet er definert i NiN 3, resulterer oftest i **artssammensetningsdynamikk**, det vil si "*variasjon i artssammensetning over tid*". Men artssammensetningsdynamikk kan også finne sted uten at det finnes noen klar miljøårsak. Et eksempel på fin-skala artssammensetningvariasjon uten klar kobling til miljøvariasjon finnes på nedbørsmyr, mellom arter med liten torvproduserende evne (levermoser og lav, f.eks. reinlaver *Cladonia* spp.) og arter med større torvproduserende evne (torvmosearter som kjøtt-torvmose *Sphagnum medium*, rødtorvmose *Sphagnum rubellum* og rusttorvmose *Sphagnum fuscum*). Veksling mellom flekker dominert av ulike artsgrupper finnes både i fastmatter og i tuer på steder med samme variabelverdi for alle målbare miljøvariabler (Malmer 1962, R. Økland 1989b, 1990b, 1990c), og gir opphav til stor variasjon i torvakkumuleringsrater på mikroskala (Ohlson & R. Økland 1998). De bakenforliggende årsakene til denne finskalavariasjonen i artssammensetning er ikke helt klarlagt, men det finnes flere teorier. Tidlig i forrige århundre framsatte von Post & Sernander (1910) en "syklisk regenerasjonsteori" som predikerer systematisk veksling mellom tuer og høljær (høljær er de våtere partiene på myra, med fastmatter, mykmatter og vassfylte gjøler) over tid. Ifølge denne teorien vokser tuer opp av matter på grunn av aktiv torvmosevekst. Når tuene blir tørre nok, koloniseres de av lav som ikke produserer torv. Over tid synker de lavdominerte tuene relativt til de torvmosedominerte, tilgrensende flekkene. Når de lavdominerte flekkene har nådd mattenivå, dør lavene fordi de ikke tåler langvarig oversvømmelse. Dermed åpnes naken torv for rekolonisering av torvmoser og syklusen fullføres. Det er godt dokumentert, blant annet ved stratigrafiske undersøkelser (Tolonen 1971, Barber 1981), studier av torvtilvekstrater (Ohlson & R. Økland 1998) og reanalysestudier (Backéus 1972), at dominansforholdene på et gitt sted på ei nedbørsmyr endrer seg over tid. Disse undersøkelsene gir imidlertid ikke støtte til teorien om en *regelmessig* og *syklisk* regenerering av tuer og høljær, og den sykliske regenerasjonsteorien er nå forlenget forlatt (Malmer 1962, Wallén et al. 1988). Mest sannsynlig er det en fin balanse mellom

torvmoser, levermoser og lav på myra som gir opphav til en finskala dynamikk som i liten grad er forutsigbar og blant annet påvirkes av variasjon i værforholdene fra år til år (R. Økland 1989b).

Variasjon i artssammensetning over tid kan være resultatet av naturlige fluktuasjoner, mer eller mindre påvirket av menneskeaktivitet. Ofte er det vanskelig å avgjøre hva som er den underliggende økologiske årsaken. Dette gjelder for eksempel dynamikken i tareskog; økosystemer dominert av sukkertare *Saccharina latissima* og/eller stortare *Laminaria hyperborea*, langs norskekysten fra Møre til grensa mot Russland i nord. Mange steder i dette området har tareskogene siden 1970-tallet blitt nedbeitet av kråkeboller (den grønne kråkebollen *Strongylocentrotus droebachiensis* og rød kråkebolle *Echinus esculentus*); se Norderhaug & Christie (2009). Overfiske av torsk har vært lansert som mulig forklaring på nedbeitingen av tareskogen (Steneck et al. 2002, 2004), men mange steder har nedbeitet tareskog regenerert (Norderhaug & Christie 2007). Det åpner for naturlig fluktusjon som mulig årsak til denne artssammensetningsdynamikken, som i NiN 2 er beskrevet som "ubalanse mellom trofiske nivåer" (Halvorsen et al. 2019b) og i NiN 3 blir fanget opp av artssammensetningsfaktoren "balanseforhold mellom trofiske nivåer". I andre tilfeller er det åpenbart at variasjon i artssammensetning er resultatet av overbeskatning av høstbare populasjoner, f.eks. av enkelte fiskeslag og ferskvannskreps.

Menneskepåvirkning kan også resultere i forutsigbar artssammensetningsdynamikk, f.eks. dynamikken i kystlynghei etter brenning. Menneskepåvirkning kan også utøves som en plutselig endring av miljøbetingelsene (for eksempel et inngrep; se kapittel 3.4.2). Et eksempel på inngrep er at bruken av jordbruksmark opphører og det initieres en forutsigbar endring i artssammensetning (suksesjon; se kapittel 3.6.1) som fortsetter til et ettersuksjonsstadium blir nådd. Et tilsvarende eksempel er gjengroingen i seterregionen (øvre del av nordboreal og nedre del av lavalpin bioklimatisk sone; Moen 1998) i Sør-Norge som er resultatet av at den tidligere avskogete marka ikke lenger ryddes for gjenveksttrær og beites (Bryn 2001, Bryn & Potthoff 2018). Menneskepåvirkningen kan altså være gradvis eller skje plutselig, og den kan resultere i en forutsigbar eller mer uforutsigbar artssammensetningsdynamikk. Et eksempel på et mindre forutsigbart endringsforløp er høydegrensene for en rekke karplantearter i Jotunheimen som er hevet mellom 1930/31 og 1998 som et direkte resultat av at klimaforholdene har endret seg (Klanderud & Birks 2003). Artenes respons på en regional temperaturgradient har ligget fast, men artenes faktiske utbredelse har forskjøvet seg mot høyden når klimaet har blitt mildere. Populasjonsprosesser (spredning og etablering) er imidlertid oftest for langsomme til at artenes utbredelse endrer seg i samme takt som endringene i miljøet, og en rekke tilfeldigheter i spredning, spiring og etablering avgjør hvilket forløp de enkelte artenes vandringsmønstre vil følge. Grana har for eksempel vandret mot vest i Fennoskandia gjennom flere tusen år uten ennå å ha fylt sitt potensielle utbredelsesområde (Hafsten 1992, Giesecke & Bennett 2004). Begrepsapparatet for beskrivelse av artssammensetningsdynamikk og suksesjoner i NiN 3 blir forklart i sin helhet i (se kapittel 3.6.1).

På samme vis som økoklinal variasjon er resultatet av samvariasjon mellom en artssammensetningsgradient og en miljøgradient, kan **økosystemdynamikk** defineres som "artssammensetningsdynamikk som er resultatet av miljødynamikk".

2.8 Landformvariasjon

Landformvariasjon, som er en underkategori av abiotiske naturgitte egenskaper, omfatter "mer eller mindre distinkt terrengform (overflateform på land eller utforming av bunnen i marine eller limniske systemer) som kan gis en felles karakteristikk på grunnlag av egenskaper som ofte er forårsaket av én enkelt eller en kombinasjon av distinkte landformdannende (geomorfologiske) prosesser". I henhold til

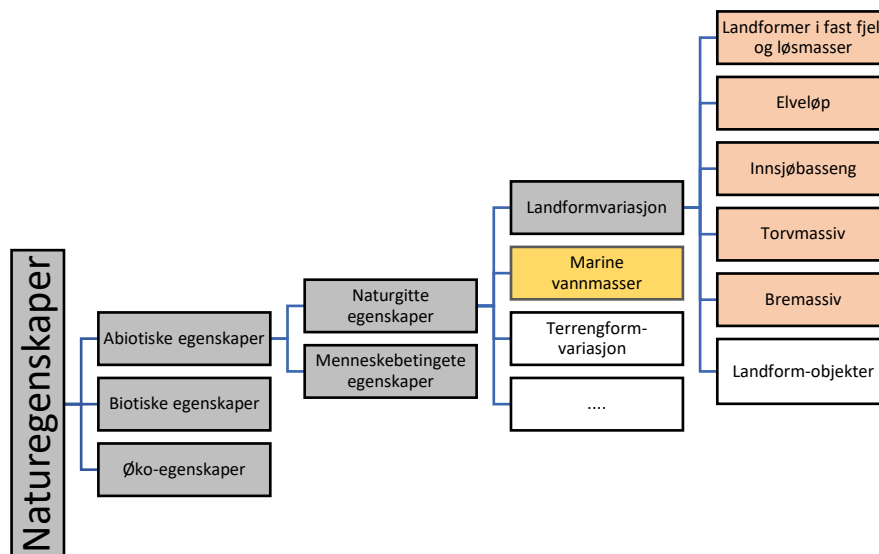


Fig. 14. Inndeling av landformvariasjon på fjerde hierarkiske nivå for abiotiske egenskaper i naturegenskapstreet, vist med oransjefargete bokser. Den gule boksen viser plasseringen av kategorien marine vannmasser, som er en parallell i havet til landformvariasjon på land.

denne definisjonen adresserer landformvariasjonsbegrepet i NiN 3 kategorisk geomorfologisk variasjon ("distinkte terrengformer"), mens begrepet (og kategorien) **terrengformvariasjon** omfatter klinal geomorfologisk variasjon; "variasjon i terrengets overflateformer som kan beskrives ved kontinuerlige variabler som for eksempel relativt relieff og terrengujevnhet".

Landformvariasjon ble inkludert i NiN 1 først og fremst fordi landformer kan knyttes til, og i noen grad forklare, forekomsten av spesifikke økosystemer. Siden 2009 har interessen for systematisering av landformvariasjon økt betraktelig. I NiN 3 blir landformvariasjon inkludert som en samling naturegenskaper som kan systematiseres på flere måter. Dels skyldes dette erkjennelsen av at geomorfologisk variasjon er et selvstendig naturmangfoldtema, f.eks. i naturmangfoldloven (Anonym 2009), dels skyldes det endringen i fokus i NiN 3 fra hovedfokus på typesystemer for økosystemer og landskap til et balansert fokus på alle et større mangfold av naturegenskaper.

I NiN 3 er landformvariasjon delt videre inn i seks basale egenskapskategorier (Fig. 14). Fire av disse representerer distinkte landformkategorier som kan knyttes til spesifikke geomorfologiske prosesser og som også kan kobles til spesifikke romlige skalertintervaller. **Elveløp** er "del av et vassdrag som for det meste (det vil si mer enn 50 % av tida) fører elvevannmasser, avgrenset mot sidene ved breddfullt elveleie, og inkluderer eventuelle banker og øyrer som har et substrat av sediment (dvs. ikke består av synlig fast fjell)". Det knytter seg stor forvaltningsmessig interesse til elveløp, og en rekke ulike forslag til systematisering av variasjonen i elveløp foreligger (f.eks. Buffington & Montgomery 2013, Fryirs & Brierley 2013, Gurnell et al. 2014, Kling 2016). Eksempler på typer av elveløp er "elveløp i fast fjell med foss", "fluvialt elveløp med jevn, grus- og steindominert bunn" og "glasifluvialt elveløp med kulp–strykmorfologi". **Innsjøbasseng** er "avgrenset forsenkning i terrenget med en terrengterskel og/eller et ugjennomtrengelig bunnsbunnsstrat som gjør at bassenget er vannfylt mesteparten, det vil si mer enn 50 %, av tida." Mens interessen for elveløp som landform har økt, kulminerte interessen for systematisering av innsjøbasseng etter at George Evelyn Hutchinson (1903–1991) publiserte en monografi over temaet (Hutchinson 1957a). Denne monografien har blitt stående som et stabdardverk om dette temaet. **Torvmassiv**, dvs. "torvdekt våtmarksområde med en hydrologi og overflateformer (hydromorfologi) som gjenspeiler samspillet mellom undergrunnens topografi, vanntilførselen og torvdannende prosesser, og som utgjør en hydrologisk enhet", utgjør en særegen kategori av landformer

som er bygd opp av dødt organisk materiale, produsert på stedet av torvdannende planter. Norge er, i likhet med de øvrige skandinaviske landene, rikt på torvmarker og har en lang, ubrutt tradisjon for systematisering av variasjon innenfor denne landformkategorien (Moen 1973, 1995, Joosten et al. 2017, Lyngstad et al. 2023). Et **bremassiv** er "*et sammenhengende område dekket av varig is, formet av én og samme bredannende prosess*". Breenes overflateformer varierer fra svakt til sterkt knyttet til undergrunnens topografi. Systematisering av bremassiv basert på overflatemorfologi følger en tradisjon tilbake til Ahlmann (1919); se bl.a. Sulebak (2007).

De første av de to gjenstående kategoriene, **landformer i fast fjell og løsmasser**, er en "*samlekategori for mer eller mindre distinkte overflateformer som er resultatet av et stort mangfold av landformdannende prosesser og som gir seg utslag i variasjon over hele bredden av romlige skalaer*" (Tabell 1). Eksempler på landformdannende prosesser er vind, jordas indre prosesser og kystprosesser. Det romlige skalaspennet strekker seg fra skuringsstriper på mikroskala til fjorder på grov regional skala. Landformer i fast fjell og løsmasser er beskrevet i en rekke artikler og lærebøker (f.eks. Trømborg 2006, Sulebak 2007). Kategorien **landformobjekter** inneholder "*variabler som er tilrettelagt for å beskrive innholdet av finskala landformobjekter i andre landformkategorier*", f.eks. slukhull i torvmassiv.

2.9 Samlet blick på naturegenskapstreet

2.9.1 Oversikt over kategorier av abiotisk variasjon

Abiotiske naturegenskaper utgjør den største gruppa på nivå 1 i naturegenskapstreet. I tillegg til miljøvariasjon og landformvariasjon (i vid forstand, inkludert terrengformvariasjon), som er omtalt i kapitlene 2.7 og 2.8, omfatter den abiotiske variasjonen åtte kategorier (Fig. 15).

Mineraler og bergarter er grunnenheter for geodiversitet, med samme fundamentale rolle i systematiseringen av naturvariasjon som arten og artssammensetningen har for biodiversitet. Mineraler er homogene, naturlig forekommende, faste, uorganiske (med få unntak) stoffer med en definert krystallstruktur som holder atomene i bestemte posisjoner, mer eller mindre konstant kjemisk sammensetning og veldefinerte fysiske egenskaper. Antallet mineraler (*mineral species*) som er godkjent av *International Mineralogical Association* oppgis av Hazen & Morrison (2022) til 5 659, hvorav 871 var kjent fra Norge per 1. desember 2016 (Kvamsdal 2017). Mineralene har tradisjonelt blitt systematisert på grunnlag av sin kjemiske sammensetning og krystallstruktur. Det mest benyttete systemet er James Dwight Dana's (1813–1895) system som først ble publisert i 1837 og som nå foreligger i 8. utgave (Gaines et al. 1997). I dette systemet fordeles mineralene på åtte kjemiske hovedgrupper (grunnstoffer, sulfider, oksider, halider, karbonater, sulfater, fosfater og silikater). Karl Hugo Strunz (1910–2006) publiserte en alternativ mineralsystematikk i 1941, som nå foreligger i 9. utgave (Strunz & Nickel 2001). Strunz fordeler mineralene på 10 klasser som videre deles inn i divisjoner, familier og grupper. Den 10. klassen i Strunz' system omfatter organiske mineraler. The internasjonale mineralogiske navnekomiteen [*Commission on New Minerals, Nomenclature and Classification (CNMNC) of the International Mineralogical Association (IMA)*] – IMA/CNMNC viderefører Strunz' system i revidert versjon (Mills et al. 2009). Denne inndelingen følges av Selbekk (2010, 2017) for Norge. Kvamsdal (2017) inneholder ei alfabetisk liste over mineraler kjent fra Norge. Ny kunnskap om mineralenes evolusjon (Hazen & Morrison 2022) har nylig gitt grunnlag for et framlegg til en helt ny mineralsystematikk (Hazen et al. 2022).

En bergart er en mer eller mindre veldefinert blanding av mineraler. Mens mineralene er relativt velavgrensede enheter, består bergartene av et mer eller mindre kontinuerlig spekter av variasjon i mineralsammensetning. Derfor er det (liksom for plantesamfunn) ikke mulig å angi noe antall for

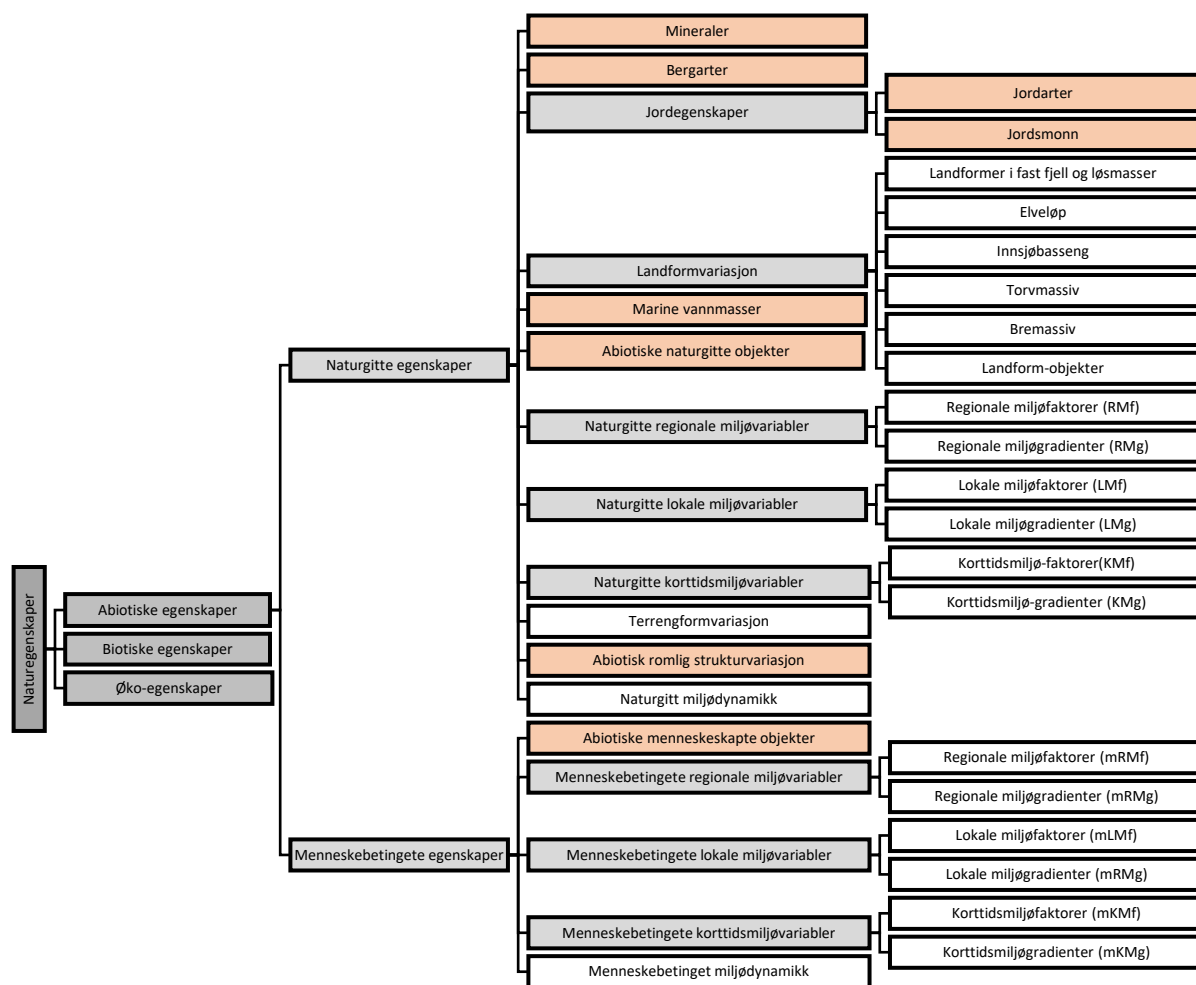


Fig. 15. Kategorisering av abiotiske naturegenskaper i naturegenskapstreet. Bokser med grå bakgrunn representerer kategorier som er delt videre opp. Egenskapskategorier som ikke er omtalt i tidligere kapitler er vist med oransjefargete bokser.

bergarter i verden eller Norge. Bergartene deles i tre hovedgrupper på grunnlag av dannelsesprosess; størkningsbergarter (magmatiske, eruptive), omdannede (metamorfe) bergarter og avsetningsbergarter (sedimentære bergarter). Størkningsbergartene deles igjen i dagbergarter (vulkanske) og dypbergarter (plutoniske). Størkningsbergarter og omdannede bergarter dekker til sammen mer enn 90 % av jordoverflaten. Begrepene som er i vanlig bruk for kategorisering av bergarter er dels avhengig av romlig skala, dels forskjellige mellom ulike kartserier (fra ulike epoker). Ulike kartleggere har også brukt forskjellige begreper. En SOSI-standard, BERG for berggrunn fra 1994, inneholdt ei liste over 39 bergartsnavn som med betegnelsen Hovedbergkode. Denne standarden ble trukket i 2020. Norges Geologiske Undersøkelse (NGU) utarbeidet ei ny liste over bergarter med 107 navn for NiN 2 (Halvorsen et al. 2019b). Store deler av Norge er dekket av berggrunnskart i målestokk 1:50 000, og hele landet dekkes av berggrunnskart i målestokken 1:250 000 (https://geo.ngu.no/kart/berggrunn_mobil/).

Blant flere systemer for inndeling av bergarter er Streckeisens system for inndeling av magmatiske bergarter (Streckeisen 1976) mye brukt (jf. Ramberg et al. 2007).

Jordegenskaper fordeler seg på to kategorier; **jordart**, "kategorisering av sedimenter basert på dannelses måte", og **jordsmonn**, "lag av løsmateriale på marka i landsystemer; dannet og modifisert ved geologiske prosesser". Jordartene omfatter ulike løsmassetyper, f.eks. morenemateriale (glasiale

avsetninger), breelvavsetninger (glasifluviale avsetninger) og havavsetninger (marine avsetninger). Det finnes arealdekkende løsmassekart for Norge ([https://geo.ngu.no/kart/losmasse mobil/](https://geo.ngu.no/kart/losmasse_mobil/)), som dekker temaet jordart. Det finnes to norske SOSI-standarder med kategoriinndeling og navnsetting av jordarter (med tilhørende koder); den mer generiske JORDSMONN som skiller mellom 15 kategorier (som samsvarer med NGUs løsmassekart) og den mer omfattende LØSMASSEGEOLOGI som bl.a. inneholder mer spesifiserte inndelinger av marine sedimenter og ras/skredsedimenter. Jørgensen et al. (2013) gir en populær innføring i jordartstemaet.

Egenskapen jordsmonn adresserer jordprofiltype, med vekt på de øverste sjiktene egenskaper, f.eks. innhold av organisk materiale. SOSI-standard JORDSMONN omfatter 15 hovedgrupper med undergrupper, og er basert på Jones et al. (2010). NIBIO drifter et omfattende kartleggingsprogram for jordsmonn på dyrka mark som har til hensikt å dokumentere matjordas egenskaper som ressurs og sikre framtidig matproduksjon (Olsen et al. 2012).

NiN 3 inneholder **marine vannmasser**, det vil si "*vannvolum med havtilknytning, med relativt enhetlige fysiske og kjemiske egenskaper*", som egen kategori av abiotiske naturgitte egenskaper. Saltvann, både i det åpne havet og i fjordene, består av vannlag (vannmasser) med relativt enhetlige kjemiske (saltholdighet) og fysiske (temperatur) egenskaper som bare i mindre grad blandes med hverandre. Vannmassene i det åpne havet danner vertikale lag. Innenfor hvert lag strømmer vannet horisontalt, f.eks. atlantehavstrømmen som frakter varmere vann nordover langs norskekysten og motstrømmen sørover i det kalde dyphavsvannet. Langs kysten finnes en distinkt kystvannmasse som starter som en vannstrøm ut av Østersjøen og følger kysten av Sør-, Vest- og Nord-Norge. Fjordene inneholder også til dels distinkte vannmasser. Marine vannmasser er opprettet som egen egenskapskategori i NiN 3 fordi vannmassene er relativt distinkte og derfor observerbare naturobjekter som det knytter seg selvstendig interesse til, til tross for at artssammensetningen bare i begrenset grad forholder seg til dem.

Kategorien for abiotiske naturgitte naturkomponentobjekter omfatter distinkte, observerbare naturobjekter som alternativt kan betraktes som "miniøkosystemer" (økosystemer i økosystemer), altså naturkomponenter (se kapittel 2.6.3). Med **objekt** menes "*fysisk observerbar naturegenskap som kan måles og/eller telles*". Som eksempler på abiotiske naturgitte naturkomponentobjekter kan nevnes steiner, små skrenter med eksponert bart berg og rotveltgroper i skogsmark og på andre steder dominert av jorddekt mark, når disse dekker for små arealer til å komme i betraktning som egne natursystemer i mosaikk med skogsmarka. Også dødvedobjekter – stående død ved (gadder) og liggende død ved (læger) i skogsmark og stokker i et elveleie – er kategorisert som biotiske objekter, sammen med levende trær. Abiotiske naturkomponentobjekter blir beskrevet på grunnlag av fysiske, kjemiske og fysiognomiske egenskaper (utseendepreg); deres eventuelle artssammensetning trekkes ikke inn. Men fordi mange abiotiske naturgitte naturkomponentobjekter har stor betydning for det totale artsmangfoldet – dødvedobjekter i skogsmark er kanskje det beste eksemplet (cf. Stokland et al. 2012) – blir det tatt hensyn til kjent variasjon i artssammensetning ved valget av fysiske og kjemiske egenskaper som brukes til å beskrive naturkomponentobjektene.

Kategorien for **romlig abiotisk strukturvariasjon** gir mulighet for å kunne beskrive distinkte fordelingsmønstre for spesifikke objektkategorier, regelmessige mønstre i miljøvariasjon og fordeling av landformer, etc. Eksempler er 'dødislandskap', som beskriver et fossilt breelvdelta med mange dødisgroper, 'strukturmark', som beskriver et større, sammenhengende område med frostopolygoner, og 'flark–strengsegment', som beskriver en del av et torvmassiv med regelmessig alternans mellom lave strenger og vassfylte flarkgjøler, orientert med lengste utstrekning på tvers av myras helningsretning. Variasjon innenfor denne kategorien kan også beskrives ved hjelp av fragmenteringsindekser og andre indekser for landskapsøkologisk karakterisering (McGrigal & Marks 1995, Uuemaa et al. 2009, Hesselbarth et al. 2019). Det er imidlertid ikke opplagt hvorvidt slike sekundærvariabler, som

framkommer ved analyse av primære observasjonsdata, bør inkluderes i en systematikk for naturegenskaper.

Et **menneskeskapt objekt** er en *"fysisk observerbar gjenstand som helt eller for det meste består av sterkt modifiserte eller syntetiske livsmedier og som er resultatet av menneskers virksomhet"*. **Sterkt modifiserte livsmedier** omfatter *"sterkt bearbejdede livsmedier eller livsmedier som gjennom flytting til andre omgivelser har fått sin karakter betydelig endret"* og **syntetiske livsmedier** omfatter *"livsmedier dannet gjennom vesentlig endring av de opprinnelige livsmedienes kjemiske sammensetning og/eller grunnleggende struktur"*. De fleste objekter, av alle størrelser, som er resultatet av menneskers virksomhet – bygninger, faste installasjoner (mobilmaster, vindmøller), infrastruktur (veger, flystriper) og hensatte store og små gjenstander (henholdsvis skipsvrak og bilvrak, og plastsøppel) – består av syntetiske livsmedier. I NiN 1 (Halvorsen et al. 2009) utgjør sterkt modifiserte og syntetiske livsmedier trinn 4 og 5 på en femtrinnskala for "modifiseringsgrad". Trinn 1 er **umodifiserte livsmedier**. Trinn 2 er **svakt modifiserte livsmedier**, kjennetegnet ved å være *"svakt påvirket eller bearbejdet av mennesker og verken flyttet bort fra sitt opprinnelsessted eller endret på annen måte"*, mens trinn 3, **moderat modifiserte livsmedier**, omfatter *"bearbejdede livsmedier som kan være flyttet bort fra sin opprinnelige natursystemtype, men som har sine basale egenskaper intakt"* i den grad at de kan beskrives ved samme økokliner som et tilsvarende umodifisert livsmedium. Et eksempel på svakt modifisert livsmedium er styvete trær, mens all bearbejdet og flyttet stein som for eksempel gravstøtter, skifertak og murer, og ubehandlet treverk som befinner seg utendørs, som for eksempel tømmerlunner, tregjerder og portstolper, er eksempler på moderat modifiserte livsmedier.

I NiN 2 er kategorien 'menneskeskapt objekter' definert svært vidt. I tillegg til objekter slik det er definert i NiN, inkluderer kategorien arealbeskrivende variabler (SOSI-standard AREALBRUK, som benyttes i offentlige kartverk og kartdatabaser), bygninger fordelt på bygningstyper (SOSI-standard BYGNINGSTYPE, som gjenspeiler bygningenes funksjon og bruksområder heller enn deres fysiske egenskaper) og kulturminner [kategorier benyttet i Riksantikvarens kulturminneregistrering 'Askeladden' (Anonym 2018b) og kategorier av gamle bygninger i SEFRAK-registeret. SEFRAK (SEkretariatet For Registrering Av faste Kulturminne i Norge) er et landsdekkende register over eldre bygninger og andre kulturminner (<http://www.riksantikvaren.no/Veiledning/SEFRAK>).

I NiN 3 reindyrkes 'naturegenskaper' til å omfatte fysisk observerbare egenskaper, først og fremst gjenstander ('objekter'), mens disse objektenes funksjon, historie, verdi (som kulturhistoriske objekter) eller andre immaterielle egenskaper *ikke* anses innenfor rammen av det NiN skal omfatte.

2.9.2 Oversikt over kategorier av biotisk variasjon

Biotiske naturegenskaper utgjør en stor gruppe naturegenskaper med til sammen 13 basale egenskapskategorier. 8 av disse representerer naturgitte egenskaper, mens 5 representerer menneskebetingete egenskaper (Fig. 16). Fire kategorier av biotisk variasjon, romlige artsfordelingsmønstre og artssammensetningsdynamikk, er omtalt henholdsvis i kapittelene 2.7.5 og 2.7.7.

Arten er grunnenheten for biodiversitet, liksom mineralet (og bergarten) er det for geodiversitet. Sjøl om artsbegrepet slett ikke er uproblematisk (f.eks. Mayr 1988, Hey 2006) og oppfatningene om slektskap mellom ulike taksonomiske grupper er i stadig endring, står den universelle, systematiske inndelingen av organismer i et hierarki av inntil 12 formaliserte mangfoldnivåer (rekke, klasse, orden, slekt, art, etc.; Linnæi 1753, Ruggiero et al. 2015) fjellstøtt. Det er imidlertid høyst uvisst hvor mange arter som faktisk finnes på jorda. Så langt er det beskrevet omkring 1,7 millioner arter (Osborn 2022) hvorav over halvparten er insekter. Estimerer for det totale artsmangfoldet spriker voldsomt, fra ca. 8 millioner til 1 milliard. Per 2020 er 46 891 arter er påvist i Norge, mens antall uoppdagede arter anslås til 25 299 (Elven & Søli 2021). Dette tallet er imidlertid svært usikkert.

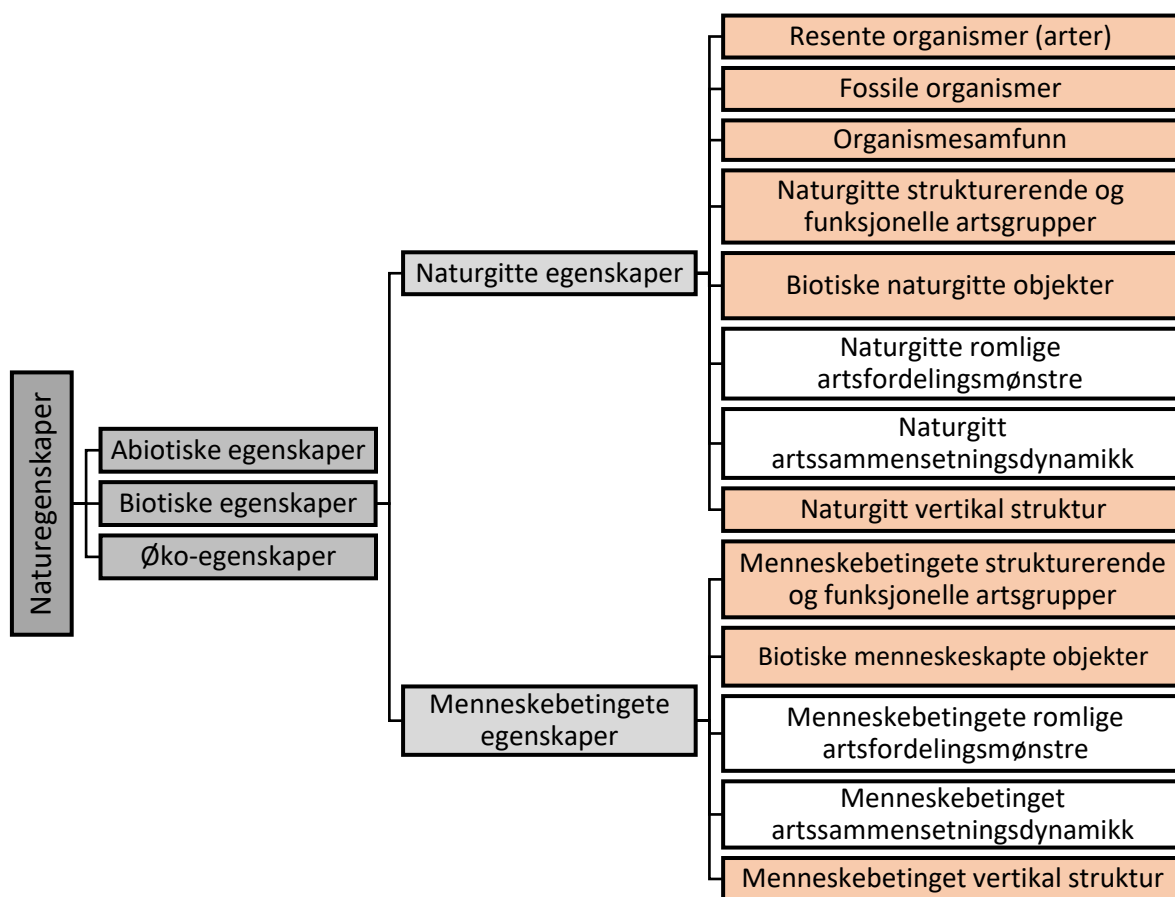


Fig. 16. Kategorisering av biotiske naturegenskaper i naturegenskapstreet. Bokser med grå bakgrunn representerer kategorier som er delt videre opp. Egenskapskategorier som ikke er omtalt i tidligere kapitler er vist med oransjefargete bokser.

Artsnavnebase, som publiseres av Artsdatabanken

(<http://www2.artsdatabanken.no/artsnavn/Contentpages/Sok.aspx>), inneholder løpende oppdaterte lister over arter kjent fra Norge.

Artsmangfoldet fordeles på to kategorier i treet, "resente organismer (arter)" og fossile organismer. Fossile organismer står i en mellomstilling mellom biodiversitet og geodiversitet. Mangfoldet av organismer i "dyp tid", der fokus er på fossilenes spesifikke identitet, inngår som biotisk egenskapskategori i NiN 3 (se kapittel 2.4.2, Boks 1).

Organismesamfunn, det vil si "organismer (av samme og ulike arter) som forekommer sammen (på samme tid) innenfor et avgrenset område", har vært og er fortsatt gjenstand for omfattende systematisering. Særlig gjelder dette plantesamfunn, som omtalt i kapittel 1.1. Organismesamfunn er inkludert i naturegenskapstreet fordi de er gjenstand for omfattende systematiseringsinitiativer (f.eks. Jennings et al. 2009, Faber-Langendoen et al. 2014, Mucina et al. 2016), men blir ikke eksplisitt adressert i NiN 3.

Grupper av arter med fellesskap i taksonomi og/eller funksjon i økosystemene, er naturlige enheter for bruk ved beskrivelse av naturvariasjon. Med **strukturerende artsgruppe** menes "gruppe arter med så stor betydning for et økosystems struktur og/eller funksjon at typiske systemer dominert av disse artene er vesentlig forskjellig fra andre, sammenliknbare systemer". Kriteriene for å identifisere strukturerende artsgrupper blir drøftet i kapittel 3.5.1, begrepet "vesentlig forskjellig" blir definert i

kapittel 5.5 om typeinndeling av natursystemer. Også andre artsgrupper enn de få som tilfredsstiller den strenge definisjonen av strukturerende artsgruppe er aktuelle for bruk ved beskrivelse av naturvariasjon. Begrepet **funksjonell artsgruppe** brukes i NiN 3 som et generelt begrep for "*gruppe av arter som er relevante å oppfatte som en enhet ved registrering av naturegenskaper på grunn av fellesskap i økologisk funksjon*". Strukturerende og funksjonelle artsgrupper fordeles på naturgitt og menneskebetingete artsgrupper på grunnlag av om deres funksjon er knyttet til naturlige eller menneskebetingete prosesser. Fremmedartsinnslag er et eksempel på en menneskebetinget funksjonell artsgruppe.

Kategoriene for **biotiske objekter** er paralleller til de tilsvarende kategoriene for abiotiske objekter, og omfatter først og fremst levende trær med spesielle egenskaper med kjent betydning for mangfoldet av tilknyttede organismer, f.eks. hule lauvtrær (Sverdrup-Thygeson et al. 2011), hengelavstrær (Gunnarsson et al. 2004) og rikbarkstrær (Du Rietz 1945). Liksom for abiotiske objekter, er det objektenes fysiske og kjemiske egenskaper som benyttes for å beskrive objektene, mens utvalget av objekter skal fange opp egenskaper ved slike objekter som er kjent for å ha betydning for artssammensetning og artsrikdom. Kategorien "biotiske menneskeskapte objekter" er inkludert i naturegenskapstreet blant annet for å fange opp høstingstrær, det vil si trær med spor etter høsting av tresjiktet (styving eller stubbelauving; Austad & Hauge 1999).

De to siste kategoriene, **naturgitt vertikal struktur** og **menneskebetinget vertikal struktur**, inneholder variabler for å beskrive økosystemenes vertikale strukturegenskaper, for eksempel hvor mange distinkte vertikale sjikt som finnes. Betydningen av flere sjikt for mangfoldet av nisjer og dermed for artsmangfoldet i skogøkosystemer er godt kjent (Hamberg et al. 2009), men vertikal variasjon bidrar også til mangfoldet i andre systemer, f.eks. tareskog (Steneck et al. 2002). Kategorien for menneskebetinget vertikal struktur adresserer menneskeskapte eller sterkt menneskepåvirkete økosystemers vertikale strukturegenskaper, f.eks. sjiktningen i en produksjonsskog og forekomsten av overstandere i en tresatt semi-naturlig eng ("hagemark").

2.9.3 Oversikt over kategorier av økovariasjon

Alle kategorier innenfor økoegenskaper i naturegenskapstreet (Fig. 3) er gjort rede for i tidligere kapitler; se kapittel 2.6 for primære og sekundære økodiversitetsnivåer, kapittel 2.7.6 for økoklinal variasjon og kapittel 2.7.7 for økosystemdynamikk.

2.10 Sammenlikning mellom naturegenskapstreet og systematiseringen av kilder til naturvariasjon i tidligere NiN-versjoner

2.10.1 Kilder til variasjon i NiN 1

Hovedformålet med NiN 1 var å utvikle et system for å typeinndeles norsk natur (se kapittel 1.4). Første punkt i mandatet for ekspertgruppa som utviklet NiN 1 (Halvorsen et al. 2009), lød: "Prosjektet har som mål å presentere en ny naturtypeinndeling for Norge." Arbeidet med NiN 1 viste at formålet krevde utvikling av typesystemer for flere, til slutt fem, naturmangfoldnivåer (Fig. 10) og at det i tillegg var behov for et beskrivelsessystem der variasjon som ikke ble dekket opp av typesystemene kunne fanges opp og beskrives (Fig. 17). Naturmangfoldnivåene, et hierarki av generaliseringsnivåer innenfor hvert naturmangfoldnivå og et ikke-hierarkisk beskrivelsessystem med seks kilder til variasjon, var 'ryggraden' i NiN-systemet (Fig. 17).

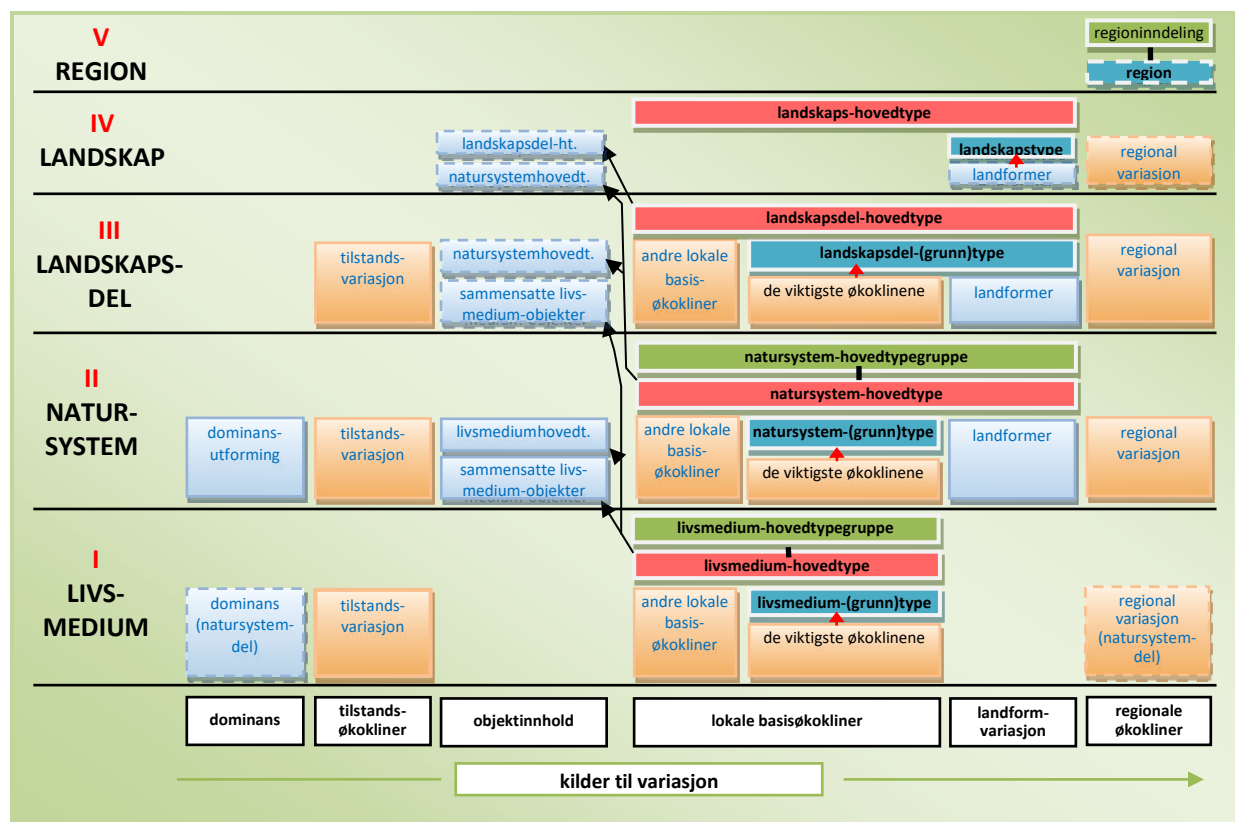


Fig. 17. Systematisering av naturvariasjon i NiN versjon 1 langs tre 'hoveddimensjoner', slik den er framstilt i Halvorsen et al. (2009: Fig. 68): naturmangfoldnivåene, generaliseringsnivåene innenfor hvert naturmangfoldnivå, og inndelingen i seks kilder til variasjon. Den originale figurteksten lyder: 'Naturtypeinndeling på fem naturtypenivåer (skilt av horisontale linjer), hvert med inntil tre generaliseringsnivåer (som er plassert over hverandre mellom de horisontale linjene som avgrenser hvert naturtypenivå). Hovedtypegruppenivået er vist som grønne bokser og hovedtypenivået som røde bokser. Variasjon på generaliseringsnivået under hovedtype fanges opp av et beskrivelsessystem som er basert på et standardisert begrepsapparat for seks kilder til variasjon. Dette beskrivelsessystemet har (inntil) tre elementer: (1) inndeling i grunntyper (mørk blå bokser) basert på trinndeling av de viktigste lokale basisøkolinene (oransje bokser med svart skrift); (2) variasjon langs andre økolinene (oransje bokser); og (3) andre kilder til variasjon (lys blå bokser). Kategorien objektinnhold omfatter enheter som er definert ved forekomst av naturtyper på et lavere naturtypenivå (og/eller 'spesielle naturforekomster'), som vist med svarte piler. Bokser omgitt av stiplet linje blir ikke beskrevet eksplisitt i NiN versjon 1, men er i prinsippet relevant for å beskrive variasjon på det aktuelle naturtypenivået.'

NiN 1 hadde et mindre altomfattende siktemål enn seinere NiN-versjoner, og mange av kildene til variasjon (kategoriene i naturegenskapstreet i Fig. 3) ble ikke adressert i NiN versjon 1 (hvite bokser i Fig. 18). Begrepet 'kilde til variasjon' ble oppfattet mye breiere i NiN 1 enn begrepet (basal) egenskapskategori i NiN 3. Kilde-til-variasjonskategoriene i NiN 1 er fordelt på flere, til dels mange, egenskapskategorier i naturegenskapstreet. I NiN 1 ble begrepet 'økolin' i realiteten brukt om all miljørelatert variasjon, inkludert miljøvariasjon, artssammensetningsvariasjon og egentlig økolinvariasjon, det vil si all samvariasjon mellom artssammensetning og miljø.

Fig. 18. Korrespondanse mellom de seks kildene til variasjon i NiN 1 og kategorier i naturegenskapstreet. rød = dominans; brun = tilstands-økoklinier; oransje = objektinnhold; grønn = lokale basisøkoklinier; blå = landformvariasjon; blågrønn = regionale økoklinier. Hvite bokser er ikke adressert i NiN 1.

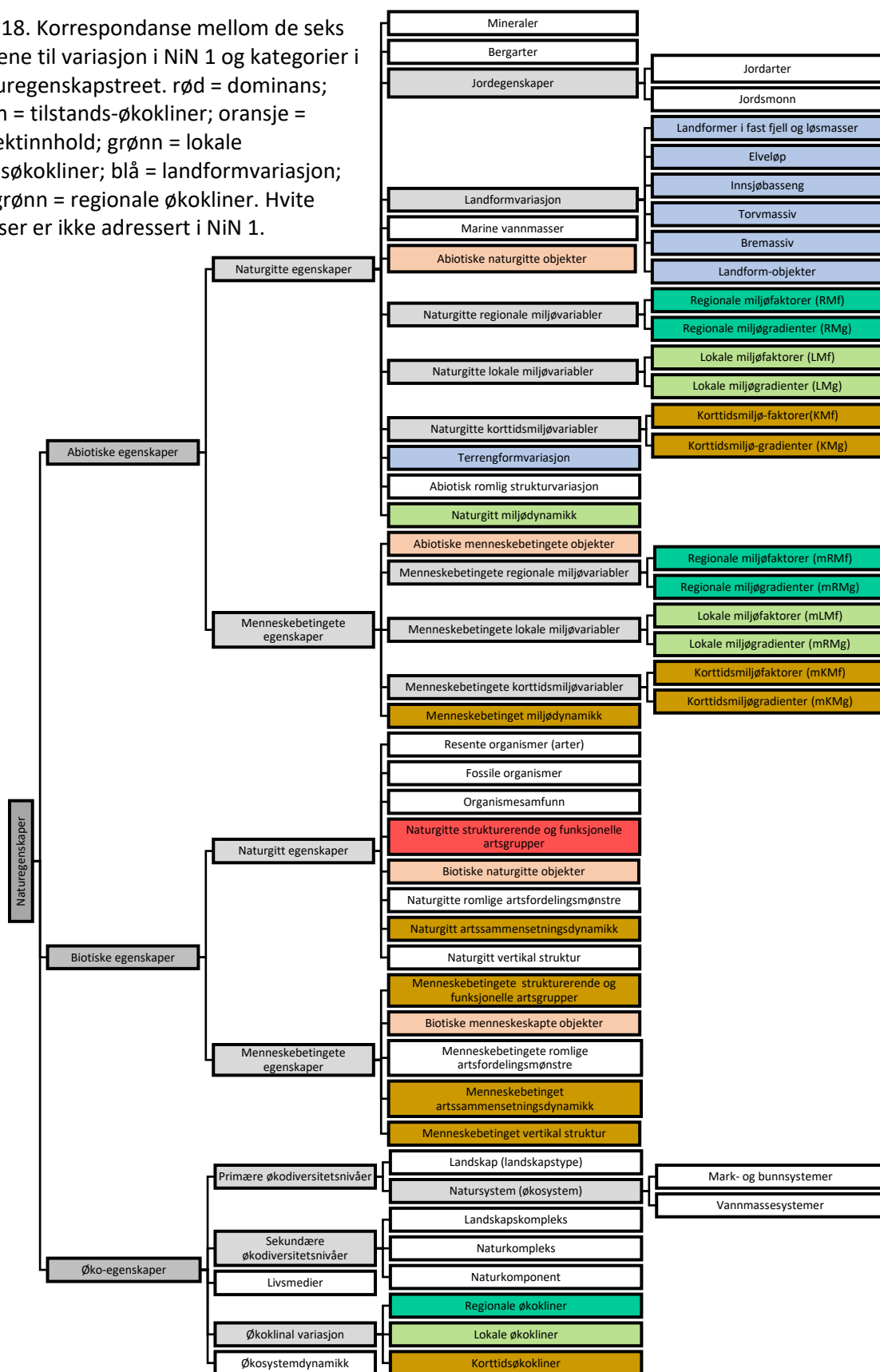




Fig. 19. Utsnitt av flybilde fra innmarka på gården Mo i Nordherad, Vågå, Oppland (fra Bratli & Halvorsen 2014). Bildet viser ei semi-naturlig tørreng som er i ferd med å gro igjen med einer, som koloniserer enga ved at enkeltskudd av utbrer seg og danner velavgrensete einerkratt som synes på bildet som mørkegrønne flekker. Relasjonen mellom begrepene sammensetning og struktur illustreres ved avgrensning av en polygon i enga (omgitt av rød stiplet linje), 'oppruting' av enga i småruter á 2×2 m (røde kvadrater) og avgrensning av en delpolygon med særlig høy frekvens av einer (grønn polygon). Bildet er ment som et eksempel, og linjestykket med angitt lengde 4 m er i realiteten ca. 8 m.

2.10.2 Kilder til variasjon i NiN 2

Systematiseringen av naturvariasjon i NiN 2 hadde samme utgangspunkt som NiN 1; den vide definisjonen av natur som også ligger til grunn for NiN 3 (se kapittel 2.1). Men mens den videre systematiseringen av naturvariasjon i NiN 3 tar utgangspunkt i skillet mellom naturegenskaper og naturfunksjon og fordeler naturegenskaper på de tre hovedkomponentene geodiversitet, biodiversitet og økodiversitet (Fig. 5) basert på Halvorsen et al. (2020), ligger Noss' tredeling av naturvariasjon i natursammensetning, naturstruktur og naturfunksjon (Noss 1990; se Fig. 9) til grunn for å dele naturegenskapene i **natursammensetning** og **naturstruktur** i NiN 2. De sentrale begrepene natursammensetning og naturstruktur ble definert henholdsvis som "*kategorier av fysisk observerbare elementer som finnes innenfor et areal og disse elementenes relative mengde/hyppighet*" og "*fordeling (i rom og tid) av observerbare elementer eller egenskaper innenfor et areal*". Natursammensetning adresserer hvilke "observerbare elementer" som finnes på et sted, dvs. innenfor et avgrenset areal, mens naturstruktur adresserer den fysiske organiseringen av disse elementene, deres fordelingsmønstre, på dette stedet. Natursammensetning omfatter fem, naturstruktur sju kilder til variasjon. Av disse er fem i hver kategori operasjonalisert i NiN 2 (Tabell 4).

Fordelingen av egenskaper på sammensetning og struktur ble knapt problematisert i NiN 2 (Halvorsen et al. 2019b); det ble tatt for gitt at todelingen var hensiktsmessig. Et nærmere, kritisk blikk på definisjonene av nøkkelbegrepene viser imidlertid at skillet mellom sammensetning og struktur er uklart. Et enkelt eksempel illustrerer dette. Kilde til variasjon 'artssammensetningsvariasjon' i NiN 2

omfatter blant annet variabler for å beskrive enkeltarters frekvens innenfor et område. Fig. 19 viser et utsnitt av et flybilde av ei semi-naturlig eng i gjengroing med einer *Juniperus communis*. Eineren danner tydelig avgrensede flekker i en matriks av åpen, gras- og urtedominert tørreng (Bratli & Halvorsen 2014). Metodikken for å angi enkeltartsmengder i NiN versjon 2 innebærer angivelse av frekvens i tenkte småruter á 2 × 2 m innenfor et gitt område, f.eks. en polygon. De to øverste trinnene på måleskalaen S6 for smårute frekvens er 5 for forekomst i > 80 % av smårutene, og 4, for forekomst i 37,5–80 % (Halvorsen et al. 2019b). Einer finnes i 71 av 85 småruter i den røde polygonen. Det svarer til en smårute frekvens på $71/85 = 83,5\%$, som gir verdien 5 for variabelen 'smårute frekvens av einer'. Brukt på denne måten til å angi mengden av einer innenfor polygonen, beskriver variabelen sammensetning ("mengde innenfor et område"). Flybildet viser imidlertid at eineren er ujevnt fordelt innenfor polygonen, med en frekvens på 100 % i den grønne delpolygonen og en frekvens på $38/51 = 74,5\%$ utenfor. Hvis variabelen "smårute frekvens av einer" brukes til kartlegge fordelingsmønsteret for einer innenfor den røde polygonen etter at denne først er delt i to egenskapsområder for ulike frekvenser av einer som vist i Fig. 19, beskriver den samme variabelen struktur! Tilsvarende eksempler kan lages for alle naturegenskaper som kan oppfattes som diskrete objekter, f.eks. landformer (jettegryter) og naturgitte objekter (hule lauvtrær).

Eksemplet viser at et konsekvent skille mellom sammensetning og struktur vil kreve duplisering av alle variabler som adresserer diskrete objekter; én variabel (med egen kode) trengs for å angi *mengden* av objektet innenfor en naturtypefigur (sammensetning) og en annen variabel er nødvendig for å kartlegge *variasjonen* i mengde innenfor et område (struktur). Fordi slik duplisering er svært uhensiktsmessig, er det ikke skilt mellom sammensetning og struktur i naturegenskapstreet i NiN 3. Eksemplet illustrerer også at "sammensetning" er en egenskap ved fysiske objekter (arter, landformer, etc.), mens både kategoriske og klinale egenskaper kan ha "struktur". I NiN 3 skilles derfor mellom kategorisk og klinal (gradvis) variasjon (se kapittel 2.7.3) i stedet for mellom sammensetning og struktur.

Et kritisk blikk på Noss (1990) og originallitteraturen som Noss refererer til, kan indikere at artikkelen i ettertid har blitt tolket mer bokstavelig enn den amerikanske bevaringsbiologen Reed Noss (1952–) hadde intensjon om. Noss (1990) refererer til Franklin et al. (1981), som introduserer begrepene sammensetning og struktur på s. 2 i en beskrivende rapport om et gammelskogsøkosystem i USA: "*Composition refers primarily to the array of plant and animal species present in an ecosystem. We also considered dominance an element of composition; that is, shifts in abundance as well as presence or absence of species.*" Begrepet sammensetning i NiN 2 inkluderte derfor tresjiktsdominans. Franklin et al. (1981) skriver bare kort om struktur: "*Structure refers to the spatial arrangement of various components*

Tabell 4. Oversikt over kilder til variasjon i NiN 2, deres fordeling på hovedkomponentene natursammensetning og naturstruktur, og kategorinummer (Knr; 0–9) i beskrivelsessystemet. Knr = NA viser til kilder til variasjon som er nevnt, men ikke operasjonalisert i NiN 2.

Knr	Kilde til variasjon
	NATURSAMMENSETNING
1	Artssammensetning (arters forekomst og mengde)
2	Geologisk sammensetning (bergarter, mineraler, jordarter, jordsmonn, fossiler)
3	Landformer
4	Naturgitte objekter
5	Menneskeskapte objekter
	NATURSTRUKTUR
NA	Biologisk struktur (arters utbredelse)
6	Miljørelatert struktur: regional naturvariasjon
0	Miljørelatert struktur: lokal naturvariasjon
7	Miljørelatert struktur: tilstandsrelatert naturvariasjon
8	Terrengformvariasjon
9	Romlig strukturvariasjon
NA	Avledete strukturegenskaper

Tabell 5. Kobling mellom kilder til variasjon med underkategorier i NiN 2 og egenskapskategorier i NiN 3. Kkode2 = kategorikode i NiN 2, satt sammen av kategorinummer 0–9 og tobokstavskode for underkategori i beskrivelsessystemet. Begreper for egenskapskategorier i NiN 3 følger naturegenskapstreet, men er forenklet ved at enkeltbokstaver er brukt for å skille mellom abiotiske (A) og biotiske (B) egenskaper, naturgitte (N) og menneskebetingete (M) egenskaper, og kategoriske (F for Faktor) og klinale (G for Gradient) egenskaper. p.p. i kommentarkolonna angir at denne kilden til variasjon i NiN 2 bare utgjør en del av den angitte egenskapskategorien i NiN 3; p.p. i kolonna "kilde til variasjon" under NiN 2 angir at en større del (men langt fra hele) innholdet i NiN 2-kategorien kan kobles til den angitte kategorien i NiN 3.

NiN 2		NiN 3	Kommentar
Kkode2	Kilde til variasjon	egenskapskategori	
1AE	Enkeltartssammensetning	BN Romlige artsfordelingsmønstre	
1AG p.p.	Artsgruppesammensetning	BN,BM Strukturerende og funksjonelle artsgrupper	Forekomst av overstandere og gjenveksttrær i semi-naturlige og sterkt endrete systemer
1AR	Relativ del-artsgruppesammensetning		tilordnes BM Vertikal struktur
2BE	Bergartsforekomst	AN Bergarter	
2FO	Fossilforekomst	BN Fossile organismer	Tilordnes BN dersom det er fossilenes spesifikke identitet som adresseres, AN ellers
2JA	Jordarter	AN Jordarter	
2JM	Jordsmonn	AN Jordsmonn	
2MI	Mineralforekomst	AN Mineraler	
3	Landformer	AN Landformvariasjon	Delt i seks underkategorier i NiN 3
4DG,DL,RV	Naturgitte objekter: liggende og stående død ved	AN Naturgitte objekter	p.p.
4TG,TL,TS	Naturgitte objekter: levende trær	BN Naturgitte objekter	
5	Menneskeskapte objekter	AM Menneskebetingete objekter	En del av innholdet i NiN 2 (arealbruk, kulturminner etc.) ikke inkludert i NiN 3
0	Lokale komplekse miljøvariabler	A,NM,FG Lokale miljøvariabler	LKM fiskesamfunnskompleksitet (FS) i NiN 2.3 tilordnes BN Strukturerende og funksjonelle artsgrupper
6	Regionale komplekse miljøvariabler	A,NM,FG Regionale miljøvariabler	LKM torvproduserende evne (TE) tilordnes BN Artssammensetningsdynamikk
7 p.p.	Tilstandsvariabler	A,NM,FG Korttidsmiljøvariabler	De fleste variabelgruppene på øverste nivå i NiN 2-kategori 7 plasserer seg enten i NiN 3-kategoriene AM Korttidsmiljøvariasjon eller i BM Artssammensetningsdynamikk (suksesjoner etter inngrep)
7JB–BD	Beitedyr	BM Strukturerende og funksjonelle artsgrupper	
7JB–HT	Høsting av tresjiktet	BM Menneskebetingete objekter	
7SD–NU	Skogbestandsdynamikk; naturskogens utviklingsfaser	BN Artssammensetningsdynamikk	
7SB	Naturlig bestandsreduksjon på tresatt areal	BN Artssammensetningsdynamikk	
8	Terrengformvariasjon	AN Terrengformvariasjon	
9 p.p.	Romlig strukturvariasjon	AN Romlig strukturvariasjon	
9TS	Tresjiktstruktur	BM Vertikal struktur	

of the ecosystem, such as heights of various canopy levels and spacing of trees." I rapporten brukes "struktur" stort sett bare om vertikal struktur i skogen. I Noss' figur 1 ("compositional, structural and

functional biodiversity, shown as interconnected spheres ..."; gjengitt som Fig. 9), nevnes arter, samfunn, økosystemer og landskapstyper som eksempler på "*compositional diversity*", mens fysiognomi, habitatstruktur og landskapsmønstre nevnes som eksempler på "*structural diversity*". Dette gir grunn til å konkludere at strukturbegrepet i NiN 2 ble brukt i en mer omfattende betydning enn Noss' intensjon, og i en langt videre betydning enn i Franklin et al. (1981), som Noss refererer til.

Naturegenskapstreet som ligger til grunn for systematiseringen av naturegenskaper i NiN 3 inneholder 52 kategorier (hvorav kategoriene for miljøvariasjon kan deles ytterligere opp slik at det totale antallet basale egenskapskategorier blir 64), mens naturegenskapene fordeles på 12 kilder til variasjon i NiN 2. De to hovedårsakene til 'inflasjonen' i naturegenskapskategorier i NiN 3 er (i) at begrepet 'kilde til variasjon' er 'devaluert' under arbeidet med NiN 3; det vil si at mange underkategorier under de enkelte NiN 2-kategoriene i Tabell 4 er akseptert som egne egenskapskategorier i NiN 3 (jf. Fig. 3); og (ii) at forskjellene mellom abiotiske (A) og biotiske (B) egenskaper, mellom naturgitte (N) og menneskebetingete (M) egenskaper, og mellom kategoriske (F for Faktor) og klinale (G for Gradient) egenskaper, er ansett for så grunnleggende at disse forskjellene burde gir opphav til egenskapskategorier. Tabell 5 viser koblingene mellom kilder til variasjon med underkategorier i NiN 2 og (basale) egenskapskategorier i NiN 3.

3 Naturfunksjon

3.1 Grunnleggende begreper: geologiske, biologiske og økologiske prosesser

Begrepet **naturfunksjon** omfatter "geologiske (inkludert geomorfologiske), biologiske (inkludert evolusjonære) og økologiske prosesser som gir og/eller har gitt opphav til variasjon i naturegenskaper i rom og tid". Naturfunksjon ble ikke eksplisitt adressert i NiN 1, men ble inkludert som en ny overordnet kategori av kilder til variasjon på linje med natursammensetning og naturfunksjon i NiN 2 (Halvorsen et al. 2019a). Naturfunksjon omfatter fem kategorier fordelt på to geologiske, to økologiske og én biologisk prosess.

Geologiske prosesser kan fordeles på **basal geologisk prosess**; "naturlig prosess som fører til dannelse av mineraler og/eller bergarter og/eller forandringer i mineralenes og/eller bergartenes egenskaper", og **geomorfologisk prosess**, "naturlig prosess som fører til dannelse og/eller forandring av landformer og terrengformer". Mens basale geologiske prosesser først og fremst virker på lange geologiske tidsskalaer (millioner av år), opererer geomorfologiske prosesser over et stort tidsskalaspenn; fra hundretusener av år gjennom flere istider (isbreenes forming av U-daler på Vestlandet) til noen hundre år (dannelse og kollaps av jordpyramider) eller kortere (breavsmelting som resultat av klimaendringer). Eksempler på basale geologiske prosesser er fjellkjededannelse, kontinentaldrift og vulkanisme, mens geomorfologiske prosesser er operative landformdannende prosesser som kan kategoriseres etter landformdannende agens; vind (aeoliske prosesser), breer (glasiale prosesser), breelver (glasifluviale prosesser), elver (fluviale prosesser), mekanisk forvitring og massetransport i skråninger (denudasjon) og kjemisk forvitring (f.eks. karstifisering). Vulkanisme er et eksempel på en basal geologisk prosess som også spontant kan gi opphav til nye landformenheter, og dermed også er en geomorfologisk prosess.

Den basale biologiske prosessen er **evolusjon**; "endring i egenskapene til en populasjon av en art som går i arv til seinere generasjoner; resultatet av en samvirkning mellom organismene og miljøet som omgir dem". Evolusjonens fundamentale betydning for alle aspekter ved økodiversitet, i fortid og nåtid,

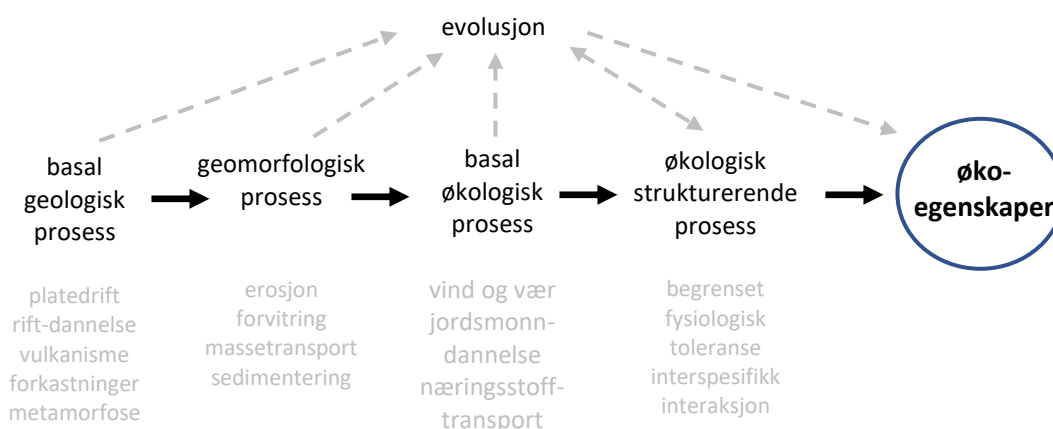


Fig. 20. Relasjoner mellom ulike naturprosesser og naturprosessenes betydning for observerbare øko-egenskaper. Pilene mellom evolusjon og de andre prosessene angir hovedretningen for hvordan prosessene påvirker hverandre. Eksempler på hver av naturprosessene er angitt med grå skrift. Modifisert fra Halvorsen et al. (2019a: Fig. A1–2).

kan knapt overvurderes [se Murphy et al. (2008) og Franklin (2010)]. Betydningen av evolusjonsprosessene illustreres av den positive sammenhengen mellom artsmangfold på grov regional skala (den regionale artspoolen; Taylor et al. 1990, Eriksson 1993) og hvor langt tidsrom evolusjonsprosessene har fått virke uten avbrudd under gunstige miljøforhold (Zobel 1992, Eriksson 1993, Nekola & White 1999). Øyeblikksbilder av artsfordelingsmønstre er i ytterste konsekvens resultatet av en lang evolusjonsprosess, sterkt influert av de rådende miljøforholdene. På den andre siden signaliserer definisjonen av evolusjon at artsdannelse gjennom evolusjon kan ses på som en økologisk prosess.

På samme vis som geologiske prosesser kan deles inn i basale og operative prosesser, deles økologiske prosesser i **basal økologisk prosess**; "*prosess som forårsaker variasjon langs enkeltmiljøvariabler og/eller spesifikke samvariasjonsmønstre mellom miljøvariabler*" og **økologisk strukturerende prosess**; "*prosess som direkte former arters respons på enkeltmiljøvariabler og viktige komplekse miljøvariabler; den umiddelbare økologiske årsaken til variasjon i artssammensetning*". Basale økologiske prosesser er de konkrete mekanismene som gir opphav til observerbar miljøvariasjon, f.eks. utvasking av basekationer og langsiktig forsuring av jordsmonnet på mark som blottlegges når breer smelter. Begrepet økologisk strukturerende prosess brukes om generelle kategorier av mekanismer for hvordan enkeltmiljøvariabler og/eller komplekse miljøvariabler forårsaker variasjon i artssammensetning, f.eks. forstyrrelse og miljøstress. Økologisk strukturerende prosesser har en nøkkelrolle i NiN, og den videre inndelingen av disse blir drøftet i kapittel 3.3.

De geologiske prosessene er grunnlaget for de økologiske prosessene, som er direkte foranledning til variasjonen i økoegenskaper på natursystem- og landskapsnivåene og på sekundære økodiversitetsnivåer (se Fig. 20).

3.2 Kategorisering av geomorfologiske prosesser

Det er lang tradisjon i geomorfologien for å kategorisere geomorfologiske prosesser på grunnlag av hvilke drivkrefter som bidrar med energi og hvilke agenser, det vil si "utøvende krefter", som fører til endring i jordas overflatetopografi og dermed utvikling av distinkte landformer (f.eks. Sulebak 2007). Liksom for all annen naturvariasjon, er det mulig å foreta en grovere eller mer finmasket inndeling av geomorfologiske prosesser. I NiN 3 har vi valgt en mellomløsning, som vist i Tabell 6. Det er vanlig å foreta en første inndeling av geomorfologiske prosesser i indre og ytre prosesser, indre prosesser med energi fra jordas indre og ytre prosesser med energi fra sola og/eller tyngdekraften. Det er imidlertid ingen skarp grense mellom disse. Dypforvitringen som gir opphav til det karakteristiske fennoskandiske sprekkedalslandskapet (Lidmar-Bergström 2020) foregår i jordas indre, men ikke uavhengig av ytre krefter. Forvitring med ulik hastighet i ulike lag av sedimentære bergarter, som kan resultere i et egenartet benkelandskap, er i utgangspunktet en ytre prosess, men forutsetningen for at den skal resultere i en distinkt landform er de indre prosessene som førte til dannelsen av den sedimentære bergarten.

Breelv- og bresjøprosesser er eksempler på prosesser som representerer en relativt fin oppdeling og som med god grunn alternativt kan fordeles på fluviale og glasiale prosesser. Innenfor bre- og elveprosesser finnes et stort mangfold av variasjon, både med hensyn til mekanisme og resultat (landformer). I en del sammenhenger kan det for eksempel være hensiktsmessig å skille mellom erosjonsformer og avsetningsformer.

Tabell 6. Kategorisering av geomorfologiske prosesser i NiN versjon 3.

Prosess	Mekanisme/agens	Vitenskapelig begrep
INDRE PROSESSER		
Vulkanske prosesser	Utstrømming av vulkansk materiale fra jordas indre	
Utstrømmingsprosesser	Utstrømming av gass og/eller væske fra jordas indre	
Forkastning	Oppsprekking av jordskorpa fulgt av forskyving av sprekkesidene i forhold til hverandre	Tektoniske jordskorpebevegelser
Skyve/foldeprosesser	Spenninger i jordskorpa som utløser folding eller overskyving av berglag	Tektoniske jordskorpebevegelser
Dypforvitring	Sprekkedannelse som følge av kjemisk dypforvitring	
Strukturbestemt differensiert forvitring	Sedimentære berggrunnslag med ulike forvitringsegenskaper, som brytes ned med ulik hastighet	
YTRE PROSESSER		
Skredprosesser	Tyngdekraftbettinget massetransport nedover skråninger	Kolluviale prosesser
Kyst- og strandprosesser	Erosjon eller akkumulasjon av materiale forårsaket av bølger langs en strand- eller kystlinje	
Breprosesser	Erosjon og sedimentasjon som følge av isbreers bevegelse	Glasiale prosesser
Bresjøprosesser	Erosjon og sedimentasjon av materiale i eller i tilknytning til bresjøer	Glasilakustrine prosesser
Breelvprosesser	Erosjon eller sedimentasjon av materiale forårsaket av smeltevann fra isbreer	Glasifluviale prosesser
Elveprosesser	Erosjon eller sedimentasjon av materiale forårsaket av ellevann	Fluviale eller alluviale prosesser
Kjemiske forvitningsprosesser	Erosjon (sjelden sedimentasjon) som følge av kjemisk oppløsning av berggrunnen	Karstprosesser
Frostprosesser	Erosjon eller omfordeling av materiale forårsaket av gjentatt frysing og tining	Periglasiale prosesser
Vindprosesser	Erosjon eller akkumulasjon av materiale forårsaket av vind	Eoliske prosesser
Biogene prosesser	Oppbygning av landformer betinget av levende organismers aktivitet	

3.3 Hovedkategorier av økologisk strukturerende prosesser

Basale økologiske prosesser er de konkrete mekanismene som forårsaker observerbar variasjon i miljøegenskaper, mens økologisk strukturerende prosesser generaliserer mekanismene som utløser variasjon i artssammensetning som respons på miljøvariasjon og som manifesterer seg i variasjon i øko

Boks 2. Økologisk strukturerende prosesser i NiN 3: Kategorisering, begreper og definisjoner

1. Begrenset (fysiologisk) toleranse overfor påvirkninger utenfra
 - a. **Miljøstress**; "situasjon der produksjonen konstant begrenses av (underskudd på) én eller flere ressurser"
 - b. **Forstyrrelse**; "hendelse som reduserer biomassen innenfor et område ved å forårsake hel eller delvis ødeleggelse av levende organismer"
 - i. **Regulerende forstyrrelse**; "forstyrrelse som ved middels intensitet preger artssammensetningen gjennom relativt hyppige påvirkninger og på en slik måte at hver påvirkning verken forårsaker store endringer i artssammensetningen eller initierer en langvarig suksesjon (med flere års varighet)"
 - ii. **Destabiliserende forstyrrelse**; "forstyrrelse som ved middels intensitet preger artssammensetningen gjennom relativt sjeldne påvirkninger og på en slik måte at hver påvirkning forårsaker betydelige endringer i artssammensetningen og initierer en suksesjon som, dersom den fikk pågå uhindret, ville vare over lang tid (mange år)"
2. **Interspesifikk interaksjon**; "ensidig eller gjensidig påvirkning (interaksjon) mellom individer av ulike arter som resulterer i endring i forekomst og/eller mengde av én eller begge arter sammenliknet med deres fysiologiske potensial" [deles i underkategorier på grunnlag av utfallet av interaksjonen [angitt som (a, b) der a angir effekten på forekomst eller mengden av den ene arten og b angir effekten på den andre arten. + angir et positivt utfall] (mengdeøkning), 0 angir at interaksjonen er nøytral og – angir et negativt utfall:
 - a. **Konkurranse**; "(–,–)-interaksjon, med negativt utfall for begge organismene"
 - b. **Amensalisme**; "(0,–)-interaksjon, med nøytralt utfall for den ene og negativt utfall for den andre organismen"
 - c. **Kommensalisme** (= fasilitering); "(0,+)-interaksjon, med nøytralt utfall for den ene og positivt utfall for den andre organismen"
 - d. **Mutualisme**; "(+,+)-interaksjon, med positivt utfall for begge organismene"
 - e. (+,–)-interaksjoner, med flere underkategorier, f.eks.
 - i. **Parasittisme**; "symbiotisk (+,–)-interaksjon der den ene organismen (parasitten) er avhengig av den andre (verten) for næringstilførsel, og utfallet for verten er negativt, men ikke dødelig"
 - ii. **Kontramensalisme**, "(+,–)-interaksjon som ikke innebærer direkte avhengighet mellom organismene"; sistnevnte kan involvere **allelapati**, "kjemisk påvirkning av en plante ved utslipp av kjemiske stoffer fra en annen plante".
3. **Demografisk prosess** (= populasjonsprosess); "prosess, ofte med et sterkt element av tilfeldighet, som forårsaker variasjon i en arts forekomst og/eller mengde som ikke kan forklares som respons på variasjon langs komplekse miljøvariabler eller som utfall av interaksjoner med andre organismer"
 - a. **Spredning til nye levesteder**; "transport av spredningsenheter til, og vellykket etablering på, et sted der en aktuell art tidligere ikke forekom"
 - b. **Demografisk prosess innen populasjoner**; "prosess som bestemmer enkeltindividers skjebne og som resulterer i forekomstmønstre på romlige skalaer finere enn vanlig utstrekning av en populasjon av den aktuelle arten"
 - c. **Plassmangel**; "tilfeldigheter i arters forekomstmønstre som resultat av begrensinger i antallet individer, av samme art eller ulike arter, som kan forekomme sammen innenfor en gitt, liten, observasjonsenhet"

egenskaper. Økologisk strukturerende prosesser (R. Økland 1990a) er derfor nøkkelen til å forstå og systematisere økodiversitet. Kategoriseringen av økologisk strukturerende prosesser i NiN 3 (som i det

videre refereres til som **strukturerende prosess**) er uendret fra NiN 2, og følger Halvorsen (2012); se Boks 2 for oversikt over kategorier, begreper og definisjoner.

Begrepet **påvirkninger utenfra (som arter har begrenset toleranse overfor)** benyttes som "samlebegrep for prosesser som forårsaker miljøstress og/eller forstyrrelse". Definisjonene av nøkkelbegrepene miljøstress og forstyrrelse i NiN 3 er norske oversettelser av de originale definisjonene til Grime (1979). Miljøstress innebærer reduksjon i produktivitet (produksjon per tidsenhet) sammenliknet med en situasjon der alle andre miljøforhold holdes konstante og den aktuelle påvirkningen ikke er produktivitetsbegrensende. Bruken av begrepet "produksjon" i definisjonen poengterer at den essensielle økologiske effekten av miljøstress er at redusert produktivitet over tid fører til redusert produksjon (biomasse). Begrepet "ressurs" skal oppfattes i vid betydning, og inkluderer temperatur og alle andre betingelser for vekst (jf. Austin 1980). Eksempler på miljøstress er redusert temperatur mot høyfjellet og Arktis som gjør at vekstsesongen reduseres og variasjonen fra høyt til lavt mineralnæringsinnhold i jorda ("kalkinnhold") som reduserer mange arters produksjon.

Begrepet forstyrrelse omfatter alle ytre påvirkninger som fører til tap av biomasse, f.eks. snøras, vinderosjon og langvarig oversvømmelse. Todelingen i regulerende og destabiliserende forstyrrelser på grunnlag av balansen mellom frekvens og grad følger Halvorsen et al. (2019a), og er drøftet i kapittel 3.4.1. Begrepene "stress" og "forstyrrelse" brukes i dagligtalen om tilstander som oppfattes som negativt verdiladet. Brukt i naturvariasjonssammenheng i NiN 3 skal disse begrepene oppfattes som reint deskriptive, uten å tillegges noen form for verdi.

Femdelingen av interspesifikke interaksjoner er basert på Goldberg (1990), mens tredelingen av demografiske prosesser tar utgangspunkt i van Groenendaal et al. (2000).

3.4 Miljøstress og forstyrrelse

3.4.1 Variasjon i, og relasjoner mellom, miljøstress og forstyrrelse

Definisjonen av begrepet miljøstress ("*konstant begrensning av biomasseproduksjon*") kan ved første øyekast synes fundamentalt forskjellig fra definisjonen av begrepet forstyrrelse ("*reduksjon av biomasse ved ødeleggelse av organismer*"). Begge prosessene virker imidlertid på organismene gjennom begrensninger i deres (fysiologiske) toleranse. Nedenfor vil vi vise at miljøstress og forstyrrelse utgjør ytterpunkter langs én dimensjon (variasjon i grad og frekvens) i den store, kontinuerlige variasjonsbredde av prosesser arter har begrenset toleranse overfor. Dette kapitlet inneholder en systematisk gjennomgang av variasjonen i slike prosesser.

Variasjon i intensitet. Med **påvirkningsintensitet** menes "*påvirkningens samlede omfang*". Dette samlede omfanget har ulikt innhold for forstyrrelser og miljøstress. Begrepet **forstyrrelsesintensitet** defineres som "*forstyrrelsens omfang; først og fremst vurdert på grunnlag av fire "dimensjoner": romlig utstrekning (spatial extent), grad (severity), frekvens (recurrence) og forutsigbarhet (predictability; variansen til gjennomsnittlig tidsrom mellom påfølgende forstyrrelseshendelser)*" (Sousa 1984). Forstyrrelser med stor intensitet har nesten uten unntak også stor romlig utstrekning, og resulterer oftest i et naturlig, mer eller mindre velavgrenset område med forstyrrelsespreg. Et stort leirskred er et typisk eksempel på en forstyrrelse med stor intensitet. Leirskredet er oftest skarpt avgrenset fra tilgrensende områder, som kan være helt uberørt. Innenfor den forstyrrelsespregete arealenheten blir forstyrrelsesintensiteten bestemt av forstyrrelsens grad og frekvens.

Mens forstyrrelse er en mangefasettert prosess, har **miljøstressintensitet**, som defineres som "*omfanget, eller graden (severity), av biomassereduksjon som følge av miljøstress*", bare én dimensjon,

graden. Dét følger av definisjonen av miljøstress som en som er mer eller mindre kontinuerlig påvirkning av et større område, dvs. med betydelig utstrekning, høy frekvens og stor forutsigbarhet.

Miljøstress- og forstyrrelsesintensiteten kan være så stor at marka eller bunnen blottlegges. Dersom den høye intensiteten vedvarer, forblir marka/bunnen naken. Situasjoner med vedvarende intenst miljøstress eller forstyrrelse betegnes henholdsvis **disruptivt miljøstress**, "*miljøstress med høy nok intensitet til å forhindre etablering og opprettholdelse av permanente populasjoner av stedstilknyttete organismer*" og **disruptiv forstyrrelse**, det vil si "*forstyrrelse med høy nok intensitet (kombinasjon av sterk forstyrrelsesgrad og høy forstyrrelsesfrekvens) til å forhindre etablering og opprettholdelse av permanente populasjoner av stedstilknyttete organismer*". Eksempler på dette er henholdsvis så langvarig snødekke i fjellet at verken karplanter eller moser kan leve der (områder som bare smelter fram et og annet år) og rasutsatthet i et omfang som opprettholder ei permanent, helt naken flomskredrenne.

Én og samme miljøstress- eller forstyrrelsesprosess forekommer i naturen med intensiteter som varierer i rom og tid, og gir seg derfor utslag i observerbar variasjon langs miljøgradienter. Et eksempel på en miljøstressgradient er variasjonen i vekstsesonglengde langs den regionale komplekse miljøgradienten bioklimatiske soner, fra sør til nord og fra lavt til høyt over havet, og variasjonen i (snø)rasutsatthet. Snørasintensitet eksemplifiserer variasjonen i forstyrrelsesintensitet. Innenfor samme dalføre kan det finnes variasjon i intensitet fra ingen (områder som ikke utsatt for snøras) til områder med høy snørasintensitet (skredrenner som utsettes for mange ras per år og som er helt uten vegetasjon). Det er samme prosess, snøras, som virker, men prosessens intensitet varierer.

Både miljøstress og forstyrrelse kan ha stor effekt på artssammensetningen. Steder preget av miljøstress domineres av arter med en stresstoleratorstrategi (S-strateger; Grime 1979), mens steder preget av forstyrrelse typisk har stor evne til spredning og reetablering (R-strateger; Grime 1979). Mens S-strategene typisk vokser langsomt, blir gamle og har stor toleranse overfor mange miljøstressfaktorer, har typiske R-strateger stor produksjon av spredningsenheter og stor regenererings- og/eller rekoloniseringsevne.

Bakgrunnsvariasjon eller gradientavhengig variasjon. Halvorsen (2012) skiller mellom **bakgrunnsmiljøstress**, definert som '*påvirkning (miljøstress) som reduserer produktiviteten i et område uten å variere vesentlig i intensitet langs en gitt, annen kompleks miljøgradient*' og **gradientavhengig miljøstress**, definert som '*gradient i intensiteten av miljøstress*'. Begrepene bakgrunnsmiljøstress og gradientavhengig miljøstress adresserer ikke egenskaper ved påvirkningen som sådan, men sammenhengen der påvirkningen finner sted. Variasjon langs den bioklimatiske sonegradienten representerer bakgrunnsstress når den brukes til å forklare hvorfor karplanteproduktiviteten generelt er lav på alle trinn langs alle lokale komplekse miljøgradienter i lavalpin bioklimatisk sone, fordi produksjonen mer eller mindre konstant begrenses av at temperaturene er suboptimale for plantevekst. Variasjon langs den bioklimatiske sonegradienten representerer imidlertid gradientavhengig miljøstress når fokus er på variasjon langs *denne* gradienten, f.eks. fra boreonemoral blåbærskog via blåbærskog i de boreale sonene til lavalpin blåbærdominert lesidehei.

Tilsvarende begreper for forstyrrelser er **bakgrunnsforstyrrelse**, "*påvirkning (forstyrrelse) som reduserer biomassen i et område uten å variere vesentlig i intensitet langs en annen, gitt kompleks miljøgradient*" og **gradientavhengig forstyrrelse**, "*gradient i intensiteten av forstyrrelse*".

Variasjon i grad og frekvens, og relasjonen mellom miljøstress og forstyrrelse. Grad og frekvens er to egenskaper ved påvirkninger som i stor grad varierer uavhengig av hverandre; det vil si at et diagram med grad og frekvens på aksene fylles opp av realiserte miljøstress/forstyrrelsesregimer (Fig. 21). På grunnlag av kombinasjonen av grad og frekvens kan forstyrrelser deles i to: regulerende og destabiliserende forstyrrelser (se Boks 2 for definisjoner). Et typisk eksempel på regulerende forstyrrelse er intensiteten av vannsprut fra foss ("vannsprutintensitet"); se f.eks. Bratli et al. (2021), som har en forstyrrelseeffekt på vedvekster (trær og busker) som ikke beskyttes av snø om vinteren. I vintre med

høy vannføring og lengre perioder med temperaturer under frysepunktet, som inntreffer med noen års mellomrom (frekvens mellom ca. 1 og 10 år, avhengig av avstand fra fossen) vil vannsprut fra fossen, "fosseyr", ha en middels intens forstyrrelseseffekt. Virkningsmekanismen synes å være at den høye luftfuktigheten og den stadige tilførselen av små vandrdåper fører til at stamme og greiner fryser inn i is, barken sprekker og treet skades eller dør. Derfor mangler vedplanter i fosseregnbeltet nærmest fossen, der påvirkningsintensiteten er størst. I det mellomliggende fosseyrbeltet er det en dynamisk vekslning mellom faser der nye individer etableres og faser der etablerte vedvekster dør tilbake. Forstyrrelseseffekten av flommende elvevann er et typisk eksempel på destabiliserende forstyrrelse.

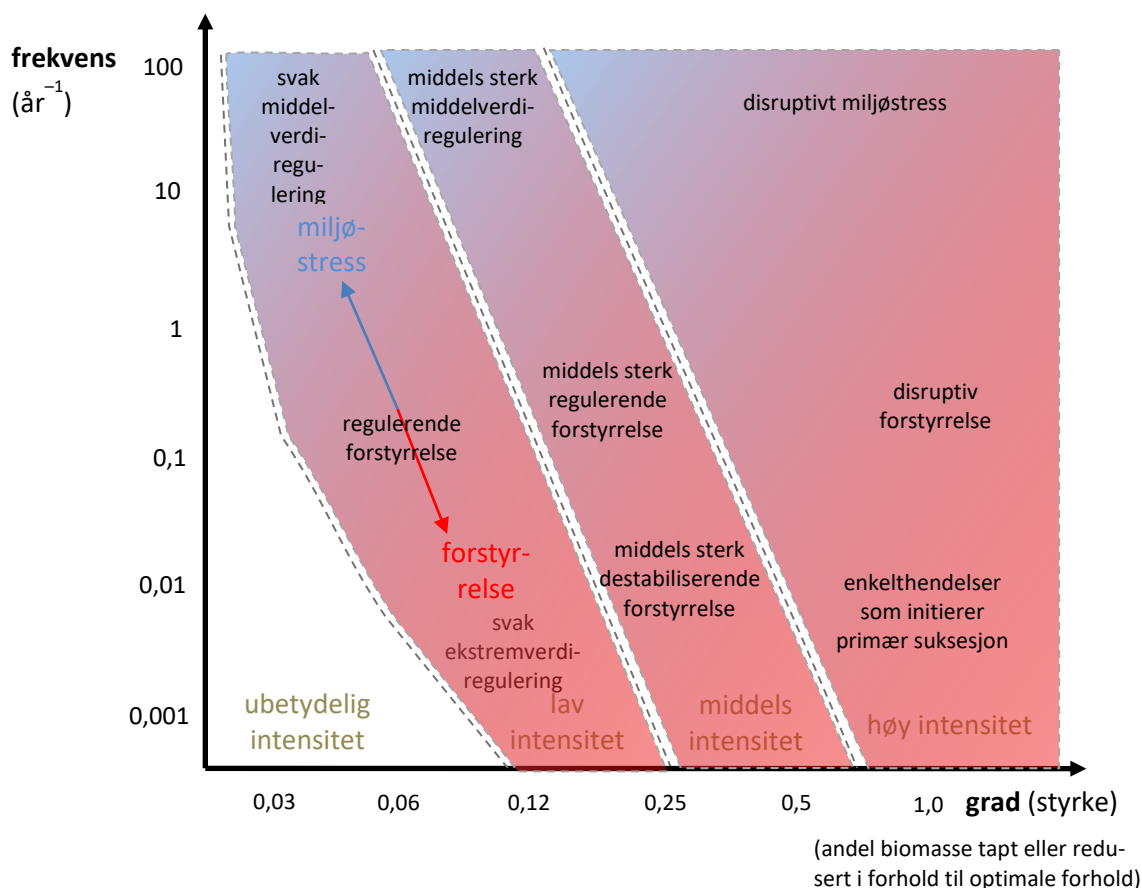


Fig. 21. Sammenheng mellom grad (styrke) av påvirkninger utenfra som artene har begrenset toleranse overfor og disse påvirkningenes frekvens. Kombinasjonen av grad og frekvens er uttrykk for den samlede påvirkningsintensiteten på et sted. Grad er angitt som andelen av den totale biomassen som går tapt i en forstyrrelsesbegivenhet eller reduksjonen i produktivitet sammenliknet med optimale forhold på grunn av miljøstress, når alle andre miljøforhold enn den aktuelle påvirkningen holdes konstant. Brutte linjer skiller fire nivåer av total påvirkningsintensitet (ubetydelig, lav, moderat og høy intensitet). Påvirkningsintensiteten øker mot øvre høyre hjørne i figuren. Gradienten i dominerende prosess fra destabiliserende forstyrrelse (ekstremverdiregulering) via regulerende forstyrrelse til miljøstress (middelverdiregulering) er vist som en gradient fra rød til blå bakgrunnsfarge i figuren.

Andre eksempler på påvirkninger som gir opphav til destabiliserende forstyrrelse, er vindpåvirkning i sanddyneområder og snøras. Destabiliserende naturlig forstyrrelse er ofte et resultat av aktive geomorfologiske prosesser. Disse kan variere i intensitet fra ingen (f.eks. mark som aldri utsettes for snøras) til systemer preget av så omfattende snørasbetinget forstyrrelse (så høy snørasfrekvens, gjerne mange ganger pr. år) at ingen organismer kan leve der. Et annet eksempel på destabiliserende forstyrrelse er uttørkingsfare i skogmark, som gir seg utslag i variasjon fra blåbærskog til lavskog. Mekanismen som antas å forårsake variasjon i artssammensetning i skogsmark langs denne komplekse miljøgradienten er at arter som prefererer frisk mark i perioder mellom ekstremtørkeepisoder etablerer *sink*-populasjoner på tørkeutsatt mark, som elimineres når neste ekstremtørkeepisode inntreffer (Erkamo 1958, Økland & Eilertsen 1993).

Destabiliserende forstyrrelse og miljøstress utgjør endepunkter langs en gradient i forstyrrelsesfrekvens og -grad, med regulerende forstyrrelse plassert et sted imellom. Endepunktene langs denne gradienten kan karakteriseres ved de to begrepene **ekstremverdiregulering**, som er typisk for destabiliserende forstyrrelse og som defineres som "*økologisk strukturerende prosess som preger artssammensetningen gjennom sjeldne, men gjentatte forstyrrelsesepisoder*", og **middelverdiregulering**, som er typisk for miljøstress og som omfatter "*økologisk strukturerende prosess som preger artssammensetningen gjennom å gi opphav til mer eller mindre konstant, produksjonsbegrensende miljøforhold*".

Innholdet i definisjonen av middelverdiregulering er identisk med innholdet i definisjonen av miljøstress. Miljøstress er altså ytterpunktet i en kontinuerlig variasjon i frekvensen av forstyrrelser i vid forstand (Fig. 21). Denne viktige observasjonen er konsistent med at frekvens ikke er en viktig bestemmende faktor for miljøstressintensiteten: miljøstress er en prosess som innebærer (mer eller mindre) kontinuerlig påvirkning utenfra, og kan alternativt oppfattes som kontinuerlig fjerning av potensiell biomasse (ekstremt høyfrekvent forstyrrelse). I det mest ekstreme tilfellet, det vil si situasjoner med kontinuerlig forstyrrelse, blir altså intensiteten bestemt av graden alene (Fig. 21). Det ligger i miljøstressdefinisjonen at det skjer en kontinuerlig (høyfrekvent) påvirkning utenfra. Et eksempel som viser relasjonen mellom middelverdiregulering (miljøstress) og ekstremverdiregulering (destabiliserende forstyrrelse) er den relativt uavhengige variasjonen i skogsmark mellom faren for ekstremtørke (uttørkingsfare) og "normale" (mediane) fuktighetsforhold (vannmetning). Mens det kan gå tiår mellom hver gang artene utsettes for ekstrem tørke, påvirker de normale fuktighetsforholdene produktivitet og artssammensetning mer eller mindre konstant. Her gir én og samme miljøegenskap, markas vanninnhold, opphav til to uavhengige økokliner, betinget henholdsvis av middelverdiregulering og ekstremverdiregulering.

Jo oftere en forstyrrelse forekommer, desto mindre alvorlig må hver enkelt forstyrrelsesbegivenhet være dersom samfunn av levende organismer skal kunne opprettholdes. Natur med persistente populasjoner av fastsittende organismer forutsetter at forstyrrelsesintensiteten ikke er altfor høy. Når påvirkningen som forårsaker forstyrrelse har begrenset potensiell energi, er forstyrrelsens grad og frekvens negativt korrelert fordi den begrensede energien kan enten utløse én stor forstyrrelsesbegivenhet eller porsjoneres ut som flere, mindre forstyrrelser. Fjell- og leirskred er typiske eksempler på dette. Omfattende forstyrrelser med høy frekvens (f.eks. årvisse, store snø- og jordskred) forekommer på steder der geologiske prosesser (nedbør, vind) konstant eller regelmessig "fyller opp" lageret av potensiell energi i form av ustabile snøskavler og jordmasser.

Variasjon i forutsigbarhet. Forstyrrelser kan deles i **forutsigbar forstyrrelse** (= fluktuasjon; R. Økland 1990a), definert som "*mer eller mindre forutsigbar (for eksempel årvisse) hendelse som forårsaker hel eller delvis ødeleggelse av et område, inkludert fjerning av organismer og/eller deres livsmedier*", og **uforutsigbar forstyrrelse**; "*plutselig, mer eller mindre uforutsigbar hendelse som forårsaker hel eller delvis fjerning eller ødeleggelse av et område med dets organismer og/eller deres livsmedier*" (R. Økland 1990a, Halvorsen 2012). Naturlige forstyrrelser som forekommer med høy frekvens (f.eks. årvisse

snørashendelser) er gjerne forutsigbare, mens omfattende destabiliserende forstyrrelser (f.eks. fjellskred) oftest er engangshendelser i et langt tidsperspektiv (mange hundre år eller flere tusen år). Jo høyere frekvens, desto mer forutsigbar vil en forstyrrelse være, og mindre omfattende effekt kan hver enkelt forstyrrelsesbegivenhet ha dersom stedet skal huse permanente organismesamfunn.

Historisk ("fossil") eller aktiv prosess. Forstyrrelsesfrekvensen kan variere over tid, f.eks. som følge av endringer i de bakenforliggende geologiske og geomorfologiske prosessene. Én intens destabiliserende forstyrrelsesbegivenhet kan imidlertid prege naturen i lang tid, som en **historisk forstyrrelsesbegivenhet** (= fortidig forstyrrelse, "fossil" forstyrrelse), det vil si "*tidligere omfattende forstyrrelse som det ikke er forventet at vil finne sted igjen, men som fortsatt preger artssammensetningen på stedet*". Alternativet er natur preget av **aktiv forstyrrelse**, det vil si "*forstyrrelse med forventet frekvens større enn null og en forventet karakteristisk, stedegen variasjonsbredde i forstyrrelsesgrad*". Sporene etter historiske forstyrrelser, i miljøforhold og artssammensetning, forsvinner vanligvis etter hvert og har til slutt ikke lenger direkte betydning for dagens artssammensetning og økologiske funksjon.

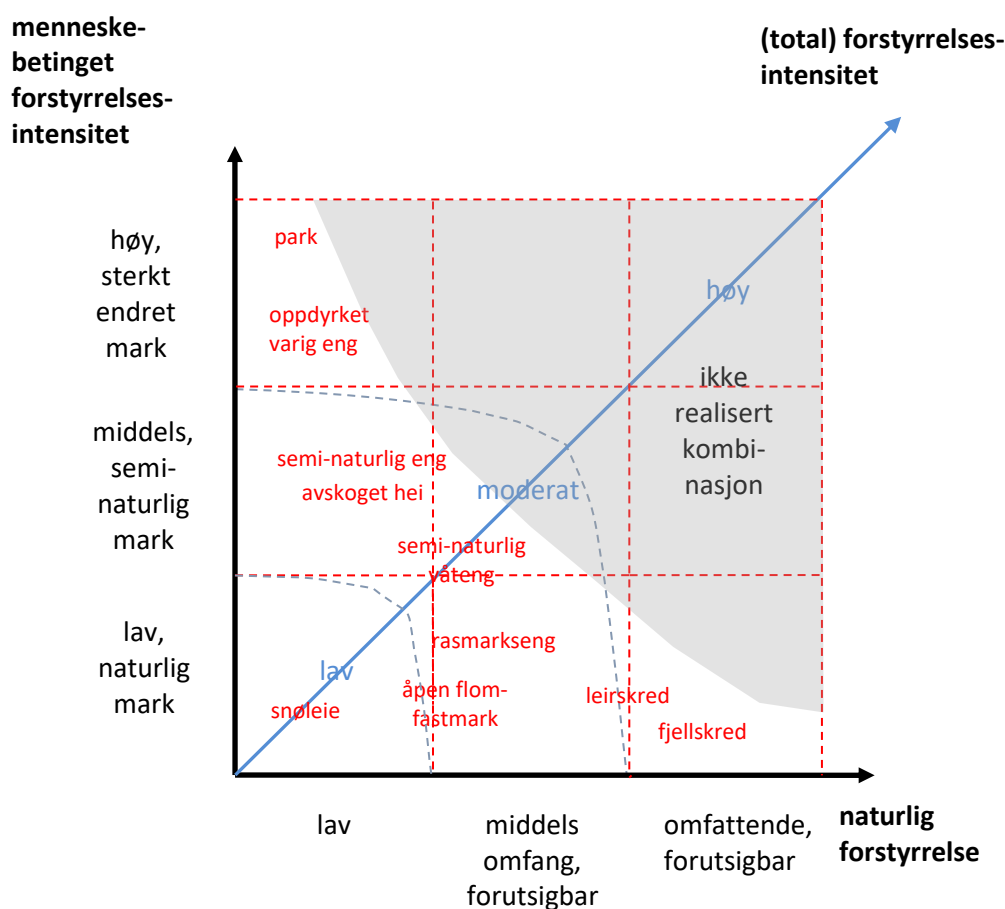


Fig. 22. Relasjon mellom naturgitt og menneskebetinget forstyrrelse. Begge akser viser variasjon fra lav til høy forstyrrelsesintensitet. Omtrentlig plassering av naturtypebegreper i rødt; begreper knyttet til variasjon i total forstyrrelsesintensitet i blått. Det grå området viser ikke-realiserter kombinasjoner av naturlig og menneskebetinget forstyrrelse.

3.4.2 Naturgitt og menneskebetinget forstyrrelse

Mens miljøstress hovedsakelig er koblet til naturlige påvirkninger, kan forstyrrelser deles i **naturgitt forstyrrelse**, "*forstyrrelse (uforutsett eller forutsigbar) som oppstår som følge av prosesser som ikke utløses av menneskets aktiviteter*" og **menneskebetinget forstyrrelse**, "*forstyrrelse (uforutsett eller forutsigbar) som utløses av menneskets aktiviteter*". Menneskebetinget forstyrrelse finner ofte sted i form av et **inngrep**, det vil si en "*kortvarig, målrettet menneskepåvirkning som forårsaker endringsgjeld, det vil si skaper ubalanse mellom artssammensetningen og de rådende miljøforholdene*" (se kapittel 3.6 for definisjoner og drøfting av endringsgjeld og relaterte begreper). Relasjonen mellom naturgitt og menneskebetinget forstyrrelse blir drøftet i dette kapitlet.

Historisk har det meste av landarealene, i Norge og ellers i verden, blitt påvirket av menneskers aktivitet. Tradisjonell høsting innebar et komplekst, menneskebetinget forstyrrelsesregime og ofte omfattende interaksjoner mellom menneskebetinget og naturlig forstyrrelse, f.eks. brenning og drenering (Emanuelsson 2009). Derfor kan det være vanskelig, til tider nesten umulig uten inngående kjennskap til historien til hvert enkelt areal, å skille mellom effekter av naturlig og menneskebetinget forstyrrelse. Likevel er det gode grunner til å fordele den totale forstyrrelsesintensiteten på to komponenter – naturlig forstyrrelsesintensitet og menneskebetinget forstyrrelsesintensitet – som vist i Fig. 22. Figuren viser at det realiserte utfallsrommet begrenser seg til kombinasjoner der ingen eller bare den ene av de to komponentene har høy intensitet, eller, sagt på en annen måte, at naturen enten preges av naturlig forstyrrelse eller av menneskebetinget forstyrrelse. Natur med preg av begge forstyrrelseskategorier finnes, men kjennetegnes gjerne ved at begge har lav eller moderat intensitet. Eksempler er strandenger som beites av gjess og husdyr, og snørasenger som utsettes for snøras om vinteren og blir beitet (i tidligere tider også slått) om sommeren (Tandstad 2018). I begge disse tilfellene har den naturlige og den menneskebetingete forstyrrelsen likartet effekt på artssammensetningen. Også "gammelskog", som av mange oppfattes som naturmark upåvirket av mennesker, har i noen tilfeller vist seg å ha klare spor etter tidligere tiders bruk (Bele & Norderhaug 2013).

Dagens intensive menneskebetingete forstyrrelsesbegivenheter er vanligvis mindre forutsigbare enn naturlige forstyrrelsesbegivenheter fordi forstyrrelsesregimet (særlig forstyrrelsesfrekvensen) bestemmes av enkeltmenneskers og menneskesamfunnets raskt skiftende prioriteringer. For eksempel påvirkes bruken av jordbruksmark både av den teknologiske utviklingen og av økonomiske rammebetingelser, som i sin tur er resultatet av hendelser i verden (kriger, militærkupp, etc.) og skiftende politiske prioriteringer (valgresultat, jordbruksoppgjør, etc.).

3.4.3 Kategorier av menneskebetinget forstyrrelse på grunnlag av variasjon i intensitet

Mangfoldet i menneskesamfunnets måter å påvirke naturen nødvendiggjør en prinsipiell, men samtidig pragmatisk tilnærming til systematisering av natur på grunnlag av intensiteten av menneskebetinget forstyrrelse. Mens definisjoner og begreper for variasjon i menneskebetinget forstyrrelsesintensitet har endret seg mellom hver NiN-versjon, har en tredeling av denne forstyrrelsesgradienten ligget fast (se Tabell 7). Denne tredelingen har basert seg på vurderinger av **helhetlighet**; et helhetlig økosystem er et "*økosystem med intakt funksjon, det vil si med fullstendig næringskjede, diasporbank, nedbrytere og biotiske relasjoner som f.eks. mykorrhiza*" og hvorvidt det aktuelle økosystemet karakteriseres av

Tabell 7. Begreper for tre intensiteter av menneskebetinget forstyrrelse i ulike NiN-versjoner.

NiN 3	NiN 2.3	NiN 2.0	NiN 1.0
lite endret system	naturnært system	naturlig system	naturmark/bunn
klart endret system	moderat endret system	semi-naturlig system	kulturmark
sterkt endret system	sterkt endret system	sterkt endret system	kunstmark/bunn

variasjon langs naturgitte og/eller menneskebetingete lokale miljøgradienter, som i sin tur er koblet til omfattet av variasjon langs hver av disse kategoriene av lokale miljøgradienter (se kapittel 5.4.3 for definisjoner av begrepene observerbar, betydelig og vesentlig variasjon i artssammensetning). De tre trinnene langs menneskeforstyrrelsesgradienten blir i NiN 3 betegnet og definert som følger: Et **lite endret system** er et "*økosystem med artssammensetning uten, eller kun med observerbar variasjon langs menneskebetingete lokale miljøvariabler*"; et **klart endret system** er et "*økosystem med artssammensetning som kombinerer vesentlig preg av menneskepåvirkning med betydelig variasjon langs naturgitte lokale miljøgradienter*" og et **sterkt endret system** er "*økosystem med vesentlig preg av menneskepåvirkning, uten betydelig variasjon i artssammensetning langs naturgitte lokale miljøgradienter*". Helhetlighetsbegrepet er utelatt fra definisjonene av lite, klart og sterkt endret system i NiN 3. Det skyldes dels av begrepet er vanskelig å operasjonalisere, dels at mange lite endrete systemer ikke tilfredsstiller definisjonen av helhetlighet på grunn av høy miljøstress- eller forstyrrelsesintensitet.

Plasseringen av et økosystem til ett av disse tre trinnene må altså basere seg på vurderinger av hvilke kategorier av miljøvariabler som betinger variasjon i artssammensetningen. En kompliserende faktor er at tilsvarende intensitet av menneskepåvirkning kan medføre ulik mengde variasjon i artssammensetning i ulike systemer, for eksempel har slått mye mindre effekt på artssammensetningen i myr enn på fastmark (Halvorsen 2015a). I slike tilfeller er hovedregelen i NiN 3 at én og samme påvirkning fortrinnsvis skal ha samme konsekvens for tilordning til lite, klart eller sterkt endret system uavhengig av hvilket økosystem det er tale om, og at systemet der påvirkningen har størst effekt skal legges til grunn. I tråd med dette prinsippet legges den intensiteten av slått på fastmark som er nødvendig for at grensa mellom lite endret og klart endret mark blir overskredet også til grunn for å skille mellom lite og klart endrete vårmarskssystemer. En beiteintensitet som er stor nok til å gi grunnlag for klart endret fastmark har imidlertid så liten effekt på artssammensetningen i våtmarskssystemer at det ikke gir mening å anse ei slik beitemyr for klart endret. Prinsippet om lik tilordning for samme påvirkning må derfor avveies mot kravet til omfang av variasjon i artssammensetning.

3.4.4 Hevd og jordbruksproduksjon som kategorier av menneskebetinget forstyrrelse

Når intensiteten er høy nok, gir regelmessige forstyrrelsesregimer (hevdregimer) seg utslag i vesentlige forskjeller i artssammensetning og økosystemprosesser sammenliknet med annen menneskebetinget forstyrrelse. **Hevd** er et nøkkelbegrep i NiN 3 som omfatter "*regelmessig menneskebetinget aktivitet som opprettholder spesifikke, hevdbetingete naturtyper gjennom forstyrrelse, eventuelt i kombinasjon med tiltak for å fremme landbruksproduksjon; aktiviteter og påvirkninger som inkluderes i hevdbegrepet er slått, beiting og husdyrtråkk, brenning, jordbearbeiding, rydding, sprøyting, gjødsling, høsting av tresjiktet, såing og vanning*", mens **annen menneskebetinget forstyrrelse** omfatter "*menneskebetinget forstyrrelse som ikke faller inn under definisjonen av hevd*". Påvirkningene som omfattes av hevdbegrepet varierer i intensitet langs to dimensjoner, grad [severity] og frekvens [recurrence], mens de to andre dimensjonene av forstyrrelsesintensitet, omfang og forutsigbarhet, har mindre relevans for hevdpregete økosystemer. Det ligger i hevddefinisjonen at et område som gjøres gjenstand for hevd må ha en viss utstrekning, og kravet til regelmessighet (forutsigbarhet) er inkludert i definisjonen av hevd. To begreper som er vel innarbeidet i NiN og som videreføres i NiN 3 med forenklede definisjoner, er **ekstensiv hevd**, "*hevd med en intensitet som resulterer i et klart endret system*" og **intensiv hevd**, "*hevd med en intensitet som resulterer i sterkt endret mark*".

Hevddefinisjonen omfatter også andre menneskebetingete aktiviteter enn de som har som formål å fremme produksjon, f.eks. er slått og sprøyting av vegkanter, plenslått, etc. også eksempler på hevd. Systemer tilrettelagt for **jordbruksproduksjon**, det vil si "*produksjon av mat, dyrefôr, pryd- og nytteplanter og enkelte råvarer og tjenester for energi-, industri- eller andre formål*", skiller seg fra andre hevdpregete systemer ved at artssammensetningen har et vesentlig preg av fokuset på

(plante)produksjon og høsting. Begrepet **jordbruksmark**, "*mark preget av hevd med sikte på jordbruksproduksjon*", betegner systemer som er dominert av forstyrrelsestolerante og forstyrrelsesbetingete jordbruksvekster og ugras med trekk som gjør dem godt tilpasset det aktuelle forstyrrelsesregimet. De fleste slike arter har egenskaper som sammenfattes i begrepene r-selekterte arter (Stearns 1977, Parry 1981) og ruderaler (Grime 1979). To begreper som er godt innarbeidet i allmennspråket brukes i NiN 3 for å betegne jordbruksmark med ulike hevdintensiteter; **semi-naturlig mark** betegner "*klart endret jordbruksmark*" og **oppdyrket mark** (eller dyrket mark) betegner "*sterkt endret jordbruksmark*". Merk at begrepet semi-naturlig mark ble brukt i en videre betydning i NiN-versjon 2. Begrepet **landbruk** benyttes i NiN som "*samlebegrep for jordbruk og skogbruk*". Aktivitetene som inngår i skogsdrift, f.eks. hogst, rydding og ungskogpleie, markberedning og planting, og sporadisk gjødsling og sprøyting, inngår ikke i hevdbegrepet. Begrepene uten eller med svake spor av hevd, **ekstensiv hevd** [definert som "*hevd med en intensitet som resulterer i et klart endret system*"] og **intensiv hevd** [definert som "*hevd med en intensitet som resulterer i et sterkt endret system*"] er uttrykk for lav, middels og høy menneskeinnflytelse forårsaket av hevd.

Utnyttelsen av arealer til jordbruksproduksjon endrer seg, både på korte og lange tidsskalaer. På lange tidsskalaer endrer jordbruket seg på grunn av teknologiske nyvinninger (i vid forstand) og den generelle samfunnsutviklingen, mens bruken av et enkelt jordbruksareal kan endre seg fra år til år på grunn av politiske beslutninger (f.eks. støtteordningene i jordbruksavtalen) og den enkelte bondens prioriteringer. En skogsmark eller en semi-naturlig jordbruksmark kan konverteres til en sterkt endret jordbruksmark i løpet av noen sommermåneder ved rydding av trær, fjerning av stubber, pløying, gjødsling og tilsåing. Utviklingen av en **historisk semi-naturlig jordbruksmark**, altså en "*jordbruksmark som er etablert for så lang tid siden og som gjennom langvarig ekstensiv hevd har akkumulert en vesentlig andel av artene som kjennetegner semi-naturlig jordbruksmark på stedet og utviklet komplekse økologiske prosesser typisk for en semi-naturlig jordbruksmark*", skjer derimot over et langt tidsrom (langtidsvariasjon; jf. Tabell 2). Semi-naturlige slåtte- og beitemarker på middels kalkrik eller kalkrik grunn er blant de mest artsrike økosystemene i Norden (Kull & Zobel 1991, Norderhaug 1988, 1996, Austrheim et al. 1999, Eriksson et al. 2002); vanligvis mer artsrike enn skogsmarksøkosystemene de erstattet. Lang slåtte- eller beitekontinuitet bidrar til artsmangfoldet på mange måter, blant annet ved å etablere en langlivet frøbank av spesialiserte arter (Auffret & Cousins 2011). Betydningen av lang historisk kontinuitet understrekes av at dagens artsmangfold i semi-naturlige enger og andre økosystemer i jordbrukslandskapet kan forklares av arealbruk og arealdekningen av eng tilbake i hvert fall til 1700- og 1800-tallet (Lindborg & Eriksson 2004, Gustavsson et al. 2007, Cousins et al. 2009, Reitalu et al. 2009, 2012, 2014). Mykorrhiza spiller sannsynligvis også en viktig rolle for utviklingen av semi-naturlige økosystemer med et komplekst samspill mellom en lang rekke enkeltfaktorer, som vi fortsatt har begrenset kunnskap om (Bruteig et al. 2003, Pykälä 2007). Sjörs (1954) skriver: "*Ett fint och länge reglerat samspel, lätt att ödelägga, svårt att återställa, mellan ståndort, växtsamhälle och invanda kulturåtgärder...*".

Dette gir grunnlag for å se på historisk ekstensiv hevd som en prosess som er kvalitativt forskjellig fra hevd med kort historie. Ny semi-naturlig eng (f.eks. åpne beiteenger med semi-naturlig preg anlagt i nyere tid etter hogst av skogsmark som ikke har vært fulgt opp av tilrettelegging for ny skog) må dermed anses kvalitativt forskjellig fra historisk semi-naturlig mark. På samme vis må sterkt endret mark (vegkanter eller gamle åkre) som har fått en artssammensetning med tydelig semi-naturlig preg etter noen tiår med ekstensiv bruk (beite og/eller slått uten gjødsling eller pløying) anses kvalitativt forskjellig fra historisk semi-naturlig jordbruksmark.

3.4.5 Betydningen av historisk hevd for dagens observerbare naturvariasjonen

Det er ikke mulig å forstå variasjonen i norsk natur i dag uten kunnskap om hvordan ulike økologisk strukturerende prosesser har preget ulike faser i den historiske utviklingen. Særlig har utviklingen i jordbruket stor betydning (Emanuelsson 2009), men forbedrete kommunikasjoner og utviklingen innenfor andre næringer som skogbruk og industri er også viktig for å forstå hvorfor naturen er som den er i dag. De historiske prosessene må forstås i sann tid, det vil si i lys av forholdene slik de var på den tida da begivenhetene fant sted (Tvedt 2020).

Maksimal befolkningstetthet, det vil si hvor mange mennesker som kan leve på et gitt sted til et gitt tidspunkt, bestemmes av hvor mye mat som kan produseres per arealenhet. I sin tur avhenger det av tilgangen på produktive arealer, mineralnæringsstoffer (gjødssel), energi (fossilt drivstoff, arbeidskraft) og teknologi. Den såkalte **næringsstoffhypotesen** (*näringsämnehypotesen*; Emanuelsson 1988) er "*en teori som framhever betydningen av tilgangen på mineralnæring og forklarer jordbrukshistorien som en utvikling mot økende effektivisering av næringsstoffhusholdningen*". Gjødsselsjordbruket, som kulminerte i et avansert gjødsselsjordbruk omkring forrige århundreskifte, er nøkkelen til å forstå dagens naturvariasjon (se Tabell 8 for oversikt over ulike faser i jordbrukets utvikling). Perioden mellom 1850 og 1920 representerer en "flaskehals" i den historiske utviklingen, og ligger ikke lengre tilbake i tid enn at sporene etter den fortsatt i stor grad preger dagens naturvariasjon. Da var matproduksjonen fortsatt stort sett begrenset av hvilke ressurser som fantes på stedet, Norge hadde en historisk høy befolkningstetthet og landet var fortsatt relativt fattig, med begrenset kjøpekraft, dårlige kommunikasjoner til lands og begrenset tilgang på ressurser (mat, gjødssel, etc.) utenfra. Framskritt i legevitsenskapen og bedret folkehelse fra slutten av 1700-tallet var startskuddet for den sterke befolkningsveksten som har fortsatt fram til våre dager. I den første fullstendige folketellingen i Norge i 1769 ble folketallet anslått til 723 619 personer (Anonym 1980). Folketallet passerte 1 million i 1822, 2 millioner i 1890 og 3 millioner i 1942 til tross for at 800 000 nordmenn utvandret mellom 1840 og 1930.

Tabell 8. Ulike faser i jordbrukets utvikling i Norge og Europa; modifisert etter Emanuelsson (2009). Kolonnen "matproduksjon" angir et estimat for antall personer som kan livnæres per km² oppdyrket mark.

Fase	Betegnelse	Forklaring	Tidsperiode	Matproduksjon (antall km ⁻²)
1	Jeger- og samlerkultur	samling av ville planter, jakt på ville dyr, fiske	enerådende til ca. 2300 f.Kr.	1
2	Bofast rydningsgjødslings-jordbruk	svedjebruk; veksling mellom tresatt mark og åker med 20–40 års intervall	ca. 2300 f.Kr. – 1500(–1900)	20
3	Gjødsselsjordbruk	faste, gjødsslete åkre og omfattende høsting i utmark (beite og slått)	1000–1850(–1920)	50
4	Avansert gjødsselsjordbruk	vitenskapelig basert jordbruk med faste, gjødsslete åkre (vekselbruk, avansert håndtering av gjødssel, mekanisering etc.)	(1800–)1850–1920(–1980)	200
5	Handels-gjødsselsjordbruk	jordbruk med faste åkre, betinget av kunstgjødsseltilførsel	(1900–)1920–1980(–2000)	2000
6	Strukturrasjonalisert handelsgjødsselsjordbruk	sterkt effektivisert, spesialisert jordbruk med faste åkre	etter 1980	3000

For å skaffe mat til alle disse menneskene, ble alle arealer som kunne utnyttes, tatt i bruk. Presset på naturressursene ble etter hvert enormt. Husmannsvesenet nådde toppen i 1855 (da var det ca. 67 000 husmannsplasser i Norge i aktiv bruk), og antallet setre i drift var mellom 70 000 og 100 000. Sjøl de mest avsidesliggende delene av landet ble etter hvert påvirket av landbruksrelaterte aktiviteter. Behovet for ved til brensel (og gruvedrift, i tillegg til tømmer til bygningsmateriale og eksport) medførte at betydelige arealer ble avskoget, særlig i høyereliggende strøk ("seterregionen"). I artikkelen "Norges skoger med stormskridt mod undergangen" beskriver skogforvalter, seinere professor ved Norges Landbrukshøgskole, Agnar Barth (1871–1948) tilstanden i norske skoger som dramatisk (Barth 1916). Fotografier fra denne tiden viser et nakent, mer eller mindre treløst landskap (Puschmann et al. 2006).

I "flaskehalsperioden" var Norge, i likhet med de andre landene i Europa, fortsatt et jordbruksland der det avanserte gjødselsjordbruket dominerte. De to minimumsfaktorene for matproduksjon var tilgangen på mineralnæring til gjødsling av åkrene (Emanuelsson 1988, 2009) og tilgangen på arbeidskraft. Det store befolkningspresset medførte at alle tilgjengelige arealer som det var kapasitet til å utnytte, ble brukt til jordbruksproduksjon. Planteproduksjonen i utmarka ble utnyttet ved ekstensiv hevd, som beiteressurs og til høsting gjennom slått. Ved den første offisielle jordbrukstillingen i 1907 ble 9,23 % av det norske landarealet oppgitt å være "havn" (Anonym 1909); en arealkategori for systematisk utnyttete utmarksressurser. Høstingen av utmarksressurser var nøkkelen i en kjede av begivenheter; mengden innhøstet fôr bestemte antallet dyr en gård kunne berge gjennom vinteren, som i sin tur bestemte tilgangen på gjødsel til innmarka og hvor stort innmarksareal som kunne dyrkes året etter. Utmarkas betydning i denne fasen av jordbrukets utvikling er sammenfattet i uttrykket "*äng är åkers moder*" (Osvald 1964). Befolkningens arbeidskraft var det viktigste produksjonsmiddelet i landbruket. Begrepet "tradisjonell utnyttelse" er knyttet til denne fasen i landbrukets historie, som i stor grad var basert på forstyrrelsesregimer som etterlikner og forsterker det naturlige forstyrrelsesregimet (Pykäälä 2000).

Omkring midten av 1800-tallet gjorde hesten og bedre redskaper sine inntog i landbruket, og den teknologiske utviklingen førte etter hvert til det som er beskrevet som det første store hamskiftet i jordbruket, fra håndredskapenes til hesteredskapenes tid (Visted & Stigum 1971, Norderhaug et al. 1999, Almås 2002, Christensen 2002). Dette svarer til overgangen til avansert gjødselsjordbruk i Tabell 8. Endringene fikk store konsekvenser for naturvariasjonen. Effektiv utnyttelse av nye teknologier forutsatte større, sammenhengende arealer og resulterte i omfattende utskifting av innmark, oppløsning av gamle klyngetun og samling av flere funksjoner i større driftsbygninger. Denne utviklingen ble påskyndet av jordskiftelovene av 1827 og 1859 (se f.eks. Hamre et al. 2007). I løpet av denne perioden ble familiebruket med våningshus, låve/fjøs og stabbur rundt ett tun den typiske norske gården. Industrialisering, utvandring til Amerika og utvikling av et kunnskapsbasert landbruk (høyere utdanning innen landbruksfag startet opp på Ås i 1859 og utviklet seg etter hvert til Norges Landbrukshøgskole, som ble etablert i 1897) løste mange av de store utfordringene som befolkningsøkningen medførte. Utmarksbruken vedvarte imidlertid; storparten av energien som skulle foredles til mat og gjødsel måtte fortsatt hentes fra utmarka i denne perioden. Tilgangen på arbeidskraft var, i tillegg til tilgangen på mineralnæring, viktigste begrensende faktor for produksjonen.

Det neste store vegskillet i jordbruket fant sted etter første verdenskrig, som resultat av det såkalte nitrogenkappløpet; konkurransen mellom de ulike produksjonsprosessene for kunstig framstilling av nitrogengjødsel som så dagens lys i de første årene etter 1900 (blant annet Birkeland-Eyde-prosessen som kom i kommersiell bruk i 1905) og som raskt ble industrielle suksesser. Etter hvert som prisene på kunstgjødsel falt og prisene på arbeidskraft økte utover på 1900-tallet, avtok utmarksbruken. Ved starten av andre verdenskrig var verken høsting av utmarksressurser eller tilgangen på arbeidskraft minimumsfaktorer for produksjon på innmarka. Etter andre verdenskrig har rasjonaliseringen av jordbruket fortsatt. Traktoren har erstattet hesten som viktigste arbeidsredskap, og sysselsettingen i jordbruket har gått drastisk ned. I år 1900 (første år det finnes offisiell statistikk for) var

38 % av den yrkesaktive befolkningen sysselsatt i jordbruket, mens tilsvarende tall for 1950 var 23 % (Skoglund 2013). Overgangen fra hesteredskapenes til traktorens tid omkring midten av 1900-tallet har blitt beskrevet som det andre store hamskiftet i jordbruket (Christensen 2002). Mekaniseringen av jordbruket har imidlertid fortsatt fram til i dag, med økende preg av industrialisering som resultat. I 2019 var bare 2,2 % av den yrkesaktive befolkningen sysselsatt i jordbruket. Endringene vi nå står midt oppe i, vil kanskje i ettertid bli beskrevet som et tredje hamskifte, der jordbrukets betydning for matforsyningen i Norge marginaliseres som følge av globalisert handel med landbruksprodukter og økt import til Norge, både av kraftfôr og av ferdige jordbruksprodukter. Den gjennomsnittlige sjølforsyningsgraden i Norge, korrigert for importfôr, var på 2010-tallet 37 % (<https://www.nibio.no/nyheter/slik-beregner-vi-selvforsyningsgrad>). Dette pågående hamskiftet i jordbruket gir seg mange utslag, blant annet at store samdriftsbygninger erstatter de røde "enhetslåvene" fra familiebruksepoken, som mange steder står til forfalls eller er omdisponert til annen bruk og nå anses som en truet bygningstype (Røyrane & Apneseth 2014).

Utviklingen i jordbruket gjennom de siste 100 årene har ført til en sterk polarisering av arealbruken, slik at land nå mer og mer enten brukes intensivt eller ikke brukes i det hele tatt (Robinson & Sutherland 2002, Fjellstad et al. 2007, Norderhaug et al. 2010). Også skogbruket har gjennomgått en tilsvarende industrialisering og intensivering av bruken. Intensive menneskeforstyrrelsesregimer, enten de er knyttet til landbruk (jord- og skogbruk) eller annen arealbruk, skiller seg fra naturlige forstyrrelser ved i stor grad å være uforutsigbare i den forstand at deres grad og frekvens ikke følger et naturlig lovmessig mønster, men er underkastet skiftende prioriteringer, konjunkturer og andre av menneskesamfunnets mekanismer. Den polariserte bruken av land innebærer at forstyrrelsesbetinget natur i økende grad enten blir betinget av naturlig eller av menneskebetinget forstyrrelse. Fortsatt er imidlertid store deler av norsk natur preget av ekstensiv hevd, til dels ved at tidligere tiders ekstensive hevd preger naturen lenge etter at den har opphørt (Ryberg 1968), til dels ved at ekstensive hevdregimer fortsatt opprettholdes i betydelig omfang, først og fremst gjennom utmarksbeite (f.eks. Bruteig et al. 2003, Bele & Norderhaug 2013).

3.5 Interspesifikke interaksjoner

3.5.1 Strukturerende artsgruppe

Interspesifikke interaksjoner av ulike kategorier, inkludert trofiske relasjoner og næringsnett, er essensielle for alle helhetlige økosystemers funksjon. Interspesifikke interaksjoner er i utgangspunktet naborelasjoner mellom individer av ulike arter som møtes fysisk (Mithen et al. 1984), og som har betydning for disse individenes vekst og overlevelse. For det store flertallet av organismer finner interspesifikke interaksjoner sted på mikro- eller fin lokal skala (Halvorsen 2012).

For at interspesifikke interaksjoner skal manifestere seg i repeterende naturegenskapsmønstre på grovere romlige skalaer og få betydning for systematisering av naturegenskaper, må samme type interaksjon finne sted i stort omfang over et stort område. Det kan skje ved at en art eller en artsgruppe har en spesiell strukturerende effekt på resten av økosystemet. I NiN brukes begrepet **strukturerende artsgruppe** om "*gruppe arter med så stor betydning for et økosystems struktur og/eller funksjon at typiske systemer dominert av disse artene er vesentlig forskjellig fra andre, sammenliknbare systemer*". Strukturerende artsgrupper har i mange tilfeller en amensalistisk funksjon, det vil si at de påvirker andre arter (negativt) uten sjøl å påvirkes (Burkholder 1952). Det typiske eksemplet på en strukturerende artsgruppe er trær i skogsmark som påvirker artene i undervegetasjonen ved intersepsjon av lys og nedbør.

Begrepet strukturerende artsgruppe er foretrukket framfor **nøkkelart** og økosystemingeniør. Nøkkelartsbegrepet (eng.: *keystone species*), definert som "*en art med stor, og i forhold til artens forekomst og mengde uforholdsmessig stor, betydning for et økosystem*" (Paine 1969). Dette begrepet refererer til nøkkelsteinen i en romersk rundbue som, når den settes ned i toppen av buen, låser alle de andre steinene i fast posisjon. Trær som strukturerende artsgruppe kan neppe sies å ha uforholdsmessig stor betydning for skogøkosystemets funksjon i forhold til deres størrelse. Begrepet **økosystemingeniør** (eng.: *ecosystem engineer*), definert som "*organismer som direkte eller indirekte endrer andre organismers ressurstilgang ved å endre den fysiske tilstanden til biotiske eller abiotiske materialer*" (Jones et al. 1994), er heller ikke dekkende. Trær som strukturerende artsgruppe endrer ikke på materiale som finnes i økosystemet fra før, men endrer likevel økosystemet på grunn av sin tilstedeværelse.

Definisjonen av strukturerende artsgruppe er, som mange andre NiN-definisjoner, knyttet til begrepet vesentlig forskjell i artssammensetning (se kapittel 5.4.2), i dette tilfellet "*vesentlig forskjell i artssammensetning mellom systemer med og uten forekomst av den strukturerende artsgruppa*".

Ei artsgruppe kan oppfylle kravet til strukturerende artsgruppe på flere ulike måter: (1) Gjennom sterk økologisk strukturerende virkning på miljøet og/eller den øvrige artssammensetningen. Skogdannende trær er et klassisk eksempel på denne mekanismen; trær inneholder tallrike nisjer som mangler i et åpent økosystem, både som levende (f.eks. Schaaf et al. 2020) og som døde (Stokland et al. 2012). Derfor er en lang rekke arter knyttet til trær, f.eks. mykorrhizasopper, skyggetolerante skogsmarksarter og arter knyttet til seine faser i nedbrytningen av død ved. (2) Artsgrupper som kan forekomme eller mangle innenfor et gitt, snevert intervall i det økologiske rommet og som, når de forekommer i stor mengde, gir opphav til et økosystem med vesentlig forskjellig artssammensetning. Mudderbunn i vannstrandbeltet ("makkfjærer") eksemplifiserer dette. Dette er økosystemer som vanligvis er svært artsfattige, men der de dominerende artene, f.eks. fjæremark *Arenicola marina*, kan forekomme i svært store mengder. På samme sedimentsubstrat finnes noen steder, alternativt, karplantedominerte økosystemer ["undervannsenger" (Fremstad 1997), som inkluderer "ålegrasenger" (Rinde et al. 2004)] der mange ulike arter potensielt kan dominere. Det synes ikke mulig å forutsi eksakt hvor det finnes undervannsenger, eller hvorfor de mangler mange steder der miljøforholdene synes gunstige (Rinde et al. 2004, Bekkby & Rosenberg 2006). Ålegrasenger huser en artsrik assosiert artssammensetning (flora og fauna) som skiller seg sterkt fra samfunnene som er knyttet til tangdominert fast bunn og tareskogsbunn, og til "makkfjære" (Fredriksen et al. 2005). Dessuten er det stor økologisk forskjell mellom karplantedominerte systemer og systemer uten primær produksjon. Karplantene utgjør i dette tilfellet en strukturerende artsgruppe. Det samme gjelder økosystemer dominert av sumpplanter (helofytter), både i ferskvanns- og i saltvannssystemer.

Karplantedominerte undervannsenger er et eksempel på et **alternativt semi-stabilt system**, det vil si "*ett blant to eller flere systemer, karakterisert ved ulik artssammensetning, eventuelt også ulike økologiske prosesser, som kan være stabile over en viss tid på et gitt sted, men som kan forsvinne og gjenoppstå i løpet av mindre enn 100 år*". Eksemplet med undervannsenger viser at også et alternative semi-stabilt system kan være betinget av strukturerende artsgruppe.

3.5.2 Skogsmarksbegrepet og trær som strukturerende artsgruppe

Langvarig forekomst av høye, tettstilte trær har stor betydning for økosystemenes funksjon og artsinventar. Et velutviklet tresjikt preger miljøet i og nær marka, blant annet ved å modifisere mikroklimaet (stråling, luft- og markfuktighet, temperatur, uttørkingsfare) og stoffomsetningen (blant annet via strøfall). Trær øker nisjemangfoldet, og hvert enkelt tre utgjør et økosystem i skogøkosystemet, en naturkomponent, både mens det er levende og i lang tid etter at det er dødt. Trær

Tabell 9. Grenseverdier for tre egenskaper som ligger til grunn for ulike definisjoner av begrepet "skog". Fra Halvorsen et al. (2019a).

Referanse	Egenskap		
	Trehøyde (m)	Trekroneegenskaper	Minsteareal (m ²)
FAO – Anonym (2005)	5	arealbasert kronedekning > 10 %	5 000 (bredde > 20 m)
EUNIS – Davies et al. (2004)	5	arealbasert kronedekning > 10 %	1 000
Landsskogtakseringen – Anonym (2011b)	5	arealbasert kronedekning > 10 %	1 000
N5 – Bjørdal (2007)	3	> 6 trær (over 5 m) pr. da eller trær > 3 m med arealbasert kronedekning > 10 %	2 000 (innenfor jordbruksareal 200)
Vegetasjonskartlegging etter Skog & Landskap sin metode; se Rekdal & Larsson (2005) og Bryn (2008)	2,5	trebestand tett nok til å gi skogpreg kronedekning > 25 %	(10 000–)20 000

tilfredsstiller derfor alle krav til strukturerende artsgruppe og spiller en stor rolle i så mange økosystemer at begreper og definisjoner knyttet til trær og skog hører hjemme i NiNs systemkjerne.

En skog kjennetegnes ved rikelig forekomst av trær. Men i naturen finnes treaktige planter i alle mulige størrelser, fra centimeterhøye frøplanter til trær som er mange titalls meter høye. Dessuten finnes alle overganger mellom åpne arealer og arealer med trær ("skog"), både i rom og i tid. Spørsmål som trenger avklaring er mange: Hvor skal grensa gå for hva som skal kunne kalles et tre? Eller en skog? Fungerer trær som strukturerende artsgruppe i all skog? Skal et areal fortsatt defineres som skog etter at en tregenerasjon er avvirket og før en ny har vokst opp?

Definisjonene i NiN skal i størst mulig grad skal være kompatible med definisjonene som brukes i andre systemer for å beskrive naturvariasjon, nasjonalt og internasjonalt, og må derfor ta utgangspunkt i definisjoner som er i bruk. En skog består av trær. Drøftingen av begreper knyttet til trær som strukturerende artsgruppe starter derfor med begreper for enkelttrær og fortsetter med begrepene "skog" og "skogsmark".

Definisjonen av begrepet "tre". Den kanskje mest benyttete internasjonale definisjonen av skog (FAO-definisjonen; Anonym 2005) tar ikke utgangspunkt i en eksplisitt definisjon av tre, men definerer arealer med trær høyere enn 5 m eller som har potensiale til å bli høyere enn 5 m på voksestedet som skog (Tabell 9). I EUNIS (Davies et al. 2004) ligger en eksplisitt definisjon av begrepet "tre" til grunn for typeinndelingen (oversatt fra engelsk): "Et tre er en vedplante med enkel hovedstamme, ugreinet nær grunnen (monokorm); noen trær (for eksempel eik og ask) har flerstammete former. Ved slutten av hver vekstsesong visner ikke de overjordiske delene ned, bortsett fra tap av bladverk. Trær har evne til å nå en høyde på 5 m når de er fullt utvokst."

Tredefinisjonen i den internasjonale skogdefinisjonen, som er basert på 5 m høyde eller evne til å nå 5 m, ligger også til grunn for definisjonen av skog i N5 (Bjørdal 2007). Men Bjørdal (2007) framholder dessuten at det mange steder i Norge (opp mot fjellet, ut mot kysten og mot nord) finnes store vedplantedominerte arealer som på grunn av (dårlige) naturgitte vekstbetingelser ikke har mulighet for å nå en høyde på 5 m. Likevel er disse vedplantebestandene tette nok til å ha et skogklima som skiller dem fra åpnere omgivelser (Skinemoen 1969), og ofte har de også en artssammensetning og de funksjonene som er typisk for skog (forekomst av død ved med assosierte arter, mykorrhiza, etc.). En definisjon av skog basert på en tredefinisjon som forutsetter en faktisk høyde på 5 m (eller antatt evne til å nå 5 m) vil derfor bare fungere godt i områder der klimaet (eller de lokale økologiske forholdene) ikke i vesentlig grad begrenser trærnes vekst. Dette er ikke bare tilfellet opp mot skoggrensa, men gjelder generelt for økosystemer der forholdene for trevekst er dårlige. Eksempler på

steder med miljøforhold som hindrer vedvekster i å nå 5 m, men som ikke er så dårlige at vedvekster ikke kan danne tette bestander, er flomutsatte steder (flomsonen langs elver og innsjøer) og vannmettede, mineralnæringsfattige steder (nedbørsmyr). Bjørdal (2007) benytter derfor en subsidiær tredefinisjon basert på høyde 3 m som grunnlag for å inkludere disse tilfellene i skog. Også EUNIS opererer med to tredefinisjoner; i tillegg til tre defineres begrepet lavt tre (*low tree*) som "individ av art som normalt danner trær, men hvis vekst er begrenset av ytre faktorer eller som har en nedliggende vekstform."

Ved siden av markslagskartleggingen i N5 (Bjørdal 2007) er Rekdal & Larsson (2005) sitt system for vegetasjonskartlegging i målestokk 1:20 000–1: 50 000 det arealtypifiseringssystemet som er benyttet til kartlegging av størst areal på den norske landjorda (Bryn 2006). Uheldigvis benytter Bjørdal (2007) og Rekdal & Larsson (2005) ulike tre- og skogdefinisjonener. Til grunn for sin skogdefinisjon legger Rekdal & Larsson (2005) en tredefinisjon som krever at vedplanter er 2,5 m høye og har en kronedekning på minst 25 %. De skriver at 2,5 m er en presisering av Nordhagens tredefinisjon "over mannshøyde" (Nordhagen 1943). Bryn (2008) presiserer denne definisjonen til krav om 2,5 m høyde som fullt utvokst individ.

Tredefinisjonen i EUNIS ekskluderer flerstammete (polykorme) vedplanteindivider av alle andre arter enn eik og ask. Store individer av rogn, hassel, selje og andre arter av vierslekta er ikke trær etter denne definisjonen. Fra et økologisk funksjonelt ståsted er det imidlertid mange gode grunner til å inkludere bestander av høyvokste polykorme vedplanter i et skogbegrep, uansett art. Også "krattskog" dominert av hassel (Røsberg & Øvstedal 1987), mandelpil ("Salicetum triandrae"; Fremstad 1981, Kielland-Lund 1981) og gråselje ("Dryopterido thelypteris-Salicetum cinereae"; Kielland-Lund 1981) har "tetthet og areal som i samvirking gir opphav til skogklima eller bestandsklima som skiller seg fra omgivelsene", slik skog karakteriseres av Skinnemoen (1969). Denne karakteristikken er retningsgivende for avgrensning av skog i N5 (Bjørdal 2007). Kielland-Lund (1981) angir overhøyder på 4–12 m for mandelpil- og 3–4 m for gråseljedominerte bestander, og oppfatter begge som skogplantesamfunn. Mot fjellet finnes store arealer med polykorm, lavvokst fjellbjørkeskog, til dels også fjellfurskog (R. Økland & Bendiksen 1985, Fremstad 1997) og fjellgranskog som tilfredsstillende definisjonen av (bjørke)skog gitt av Nordhagen (1943): "Med skog forstår vi en samling bjørketrær over mannshøyde som ikke står lenger fra hverandre enn at de fysiognomisk gir inntrykk av skog, og hvor trærne økologisk påvirker bunnvegetasjon gjennom skygge og strø." Norske forhold gir derfor god grunn for å legge en definisjon av tre som inkluderer polykorme vedplanter og som åpner for at vedplanter blir oppfattet som trær også om deres maksimale høyde er mindre enn 5 m til grunn for å definere skog.

I tråd med drøftingen over, defineres **tre** i NiN som "*en vedplante med flerårig hovedstamme, som er mer enn 5 meter høy eller som har potensiale for å bli mer enn 5 m høy på det aktuelle voksestedet, samt individer av arter som under gunstige voksestedsforhold kan nå 5 m, men som på grunn av vekstbegrensende miljøforhold på voksestedet bare er eller forventes å bli minst 2 m*". Begrepet **lavt tre** (og synonymet **vekstbegrenset tre**) blir benyttet for det andre leddet i tredefinisjonen, det vil si "*individ av en vedplanteart med flerårig hovedstamme som under gunstige voksestedsforhold kan nå 5 m, men som på grunn av vekstbegrensende miljøforhold på voksestedet bare er eller forventes å bli minst 2 m*". Begrepet lavt tre er dermed inkludert i begrepet tre.

I nordisk vegetasjonsøkologi er det lang tradisjon for å dele vegetasjonen inn i fire vertikale sjikt; tresjikt, busksjikt, feltsjikt og bunnsjikt (se kapittel 6.2.2 for definisjoner). Valget av 2 m og ikke 2,5 m i NiN-definisjonen av lavt tre er basert på at 2 m oftest er benyttet som grense mellom tresjikt og busksjikt ("mannshøyde"; jf. Nordhagens definisjon som er gjengitt ovenfor). I NiN defineres en **busk** som "*en vedplante med flerårig hovedstamme, mellom 80 cm og 2 m høy eller inntil 5 m høy og da tilhørende en art som selv under gunstige voksestedsforhold normalt ikke når en høyde på 5 m*".

Definisjonen av begrepet "*tresatt areal*" og dets relasjon til begrepet "*skog*". Skogdefinisjonene i Tabell 8 er basert på fastsettelse av grenseverdier for tre egenskaper; trehøyde (drøftet over), tretetthet

og arealutstreking. Det er betydelig sprik mellom skogdefinisjonene med hensyn til alle de tre egenskapene.

Den internasjonale definisjonen av skog (FAO-definisjonen av *forest*; Anonym 2005; se Tabell 8) lyder som følger (oversatt): "Landområder større enn 5 000 m² med trær høyere enn 5 m og en kronedekning [total vertikalprojeksjon av arealer innenfor kroneperiferien; se nedenfor] > 10 %, eller med trær som kan nå disse grenseverdiene *på stedet*. Skog inkluderer ikke landområder som hovedsakelig er nyttet til jordbruksformål eller urbane formål." FAO-definisjonen av skog er presisert i seks punkter hvorav fem er relevante for norske forhold: (1) Skog defineres både av tilstedeværelsen av trær og av fraværet av annen dominerende arealutnyttelse. Trærne bør kunne nå en minimumshøyde på 5 m *på stedet*. Landområder der skogreising pågår og som ennå ikke har nådd en kronedekning på 10 % og en trehøyde på 5 m er inkludert i skog. Det er også landområder der skog temporært mangler på grunn av menneskepåvirkning eller av naturlige årsaker, og der skog forventes å regenerere. (2) Skog inkluderer skogsbilveger, små brannflater og andre små, åpne områder, samt skog i nasjonalparker, naturreservater og andre områder vernet med grunnlag i vitenskapelige, historiske, kulturelle eller estetiske verdier. (3) Skog inkluderer leplantasjer, verneskogsbelter og trekorridorer med areal større enn 5 000 m² og bredde større enn 20 m. (4) Skog inkluderer bestander som er plantet for skogbruksformål eller verneformål. (5) Skog inkluderer *ikke* bestander i jordbruksproduksjonssystemer, for eksempel frukttrebeplantninger og skogslandbruk (*agroforestry systems*). Skog inkluderer heller ikke bestander av trær i urbane parker og hager.

FAO-begrepsapparatet (Anonym 2005) inneholder ikke bare en definisjon av skog, men også en definisjon av annet tresatt areal (*other wooded land*) som gjenbrukes i Landsskogtakseringen (Anonym 2011b): "Landområde som ikke er klassifisert som skog, som er mer enn 5 000 m² stort og har trær høyere enn 5 m og kronedekning mellom 5 og 10 %, trær som kan nå disse grenseverdiene *på stedet*, eller en kombinert dekning av busker [*shrubs and bushes*] og trær som overskrider 10 %. Annet tresatt areal inkluderer ikke landområder som hovedsakelig er nyttet til jordbruksformål eller urbane formål." Landområder som verken tilfredsstiller kravene til skog eller annet tresatt areal er i Landsskogtakseringen betegnet snaumark.

I grunnversjonen av EUNIS (Davies et al. 2004) brukes FAO-definisjonen av skog (*forest*) direkte, med minstearealkrav 5 000 m² og krav til bredde større enn 20 m. Et område som tilfredsstiller den internasjonale skogdefinisjonens krav til kronedekning, men som ikke tilfredsstiller arealkravet, betegnes skogholt (*coppice*). I N5 (Björdal 2007) defineres skog som et areal med minst seks trær pr. dekar som er eller kan bli 5 m høye, fortrinnsvis jevnt fordelt på arealet. I tillegg inkluderes i skog arealer med lave trær (minst 3 m høye) når kronedekningen er over 10 %, samt snaue hogstflater og arealer som er tilplantet med skog, uten hensyn til treplantenes alder og størrelse (Tabell 8). Skogdefinisjonen i Landsskogtakseringen (Anonym 2011b) tar utgangspunkt i FAO-definisjonen og kombinerer de to elementene i Björdals definisjon. Skog defineres som vedplantedominerte arealer med (potensiell) høyde over 5 m og kronedekning > 10 %. I Landsskogtakseringen trekkes dessuten en prinsipiell grense mellom produktiv skog og uproduktiv skog ved produksjonsevne 1 m³ pr. hektar og år. Det registreres også som flateegenskap hvorvidt takseringsflatene tilfredsstiller den internasjonale skogdefinisjonen.

Forskjellige krav til trehøyde i skogdefinisjonene hadde lenge liten praktisk betydning fordi Landsskogtakseringen til og med 8. landstakst [som ble avsluttet i 2004; se Larsson & Hylen (2007)] kun omfattet barskog. Finnmark, som domineres av bjørkeskog, var ikke inkludert. Nå omfatter imidlertid Landsskogtakseringen hele det norske skogarealet.

Kravet til tretetthet i skogdefinisjonen følger av at skogens funksjon som økosystem er betinget av tettstilte trær (Nordhagen 1943, Skinnemoen 1969, Rekdal & Larsson 2005, Björdal 2007). Begrepene for tretetthet i skogdefinisjonene adresserer imidlertid egenskaper som er vanskelig å måle og som kan forstås på minst to ulike måter. En presis definisjon av "skog" forutsetter derfor at det skilles mellom **kronetetthet**, "*prosentvis andel av nåler eller blader på et tre sett i forhold til om treet er fulltett, det vil*

si i forhold til et tenkt bilde av det samme treet med fulltett krone (et fulltett referansetre som er tilpasset de lokale forholdene når det gjelder genotype, greinstruktur, kroneform, antall nåleårganger, etc.)" og **arealandel innenfor kroneperiferi**, "prosentandelen av markarealet innenfor et landområde som ligger innenfor trærns kroneperiferi, beregnet uten hensyn til det enkelte treets kronetetthet". Disse definisjonene følger N5 (Bjørddal 2007) og Landsskogtakseringen (Anonym 2011b), der arealandel innenfor kroneperiferi betegnes henholdsvis "kronedekning" og "kronedekningsprosent".

Definisjonen av kronedekningsprosent i Landsskogtakseringen lyder: "Arealdekning i prosent av alle trær innenfor flaten (...) Det sees bort fra en eventuell gjennomskinnelighet i trekrona; det arealet trekrona dekker (sett rett ovenfra) regnes som 100 % dekket."

FAO og N5 legger til grunn at kronedekningskravet i skogdefinisjonen skal forstås som

arealet innenfor trærns kroneperiferi. Rekdal & Larsson (2005) definerer skog som "et areal med trær som er 2,5 m høge og har minst 25 % kronedekning" (Tabell 9). Bruken av "kronetetthet" i Bryns reformulerte skogdefinisjon (Bryn 2008, oversatt) indikerer at det er vertikalprojeksjonen av levende biomasse som adresseres: Et tre er "et individ som når fullt utvokst er minst 2,5 m høyt." En treklynge (*patch*) er "ei gruppe av trær (0,1–1 ha) med *kronetetthet* > 25 %". En skog (*forest*) er "en kontinuerlig forekomst av trær (> 1 ha) med *kronetetthet* > 25 %". Y. Rekdal (pers. komm.) har imidlertid presisert at også skogdefinisjonen i Rekdal & Larsson (2005) er basert på areal innenfor kroneperiferien.

Begrepet "arealandel innenfor kroneperiferi" er tilpasset beregning fra lufta og vanskelig å bruke ved visuell vurdering fra bakken. Det er imidlertid en enkel sammenheng mellom arealandel innenfor kroneperiferien og tretettheten uttrykt som gjennomsnittlig avstand mellom stammesentrum for nabotrær, målt i kroneradiusenheter. I en skog med regelmessig plasserte trær hvor alle trærne er like store (det vil si, som har samme kroneradius = 1 enhet; Fig. 23), er det en enkel, lovmessig sammenheng mellom arealandel innenfor kroneperiferi (a), gjennomsnittlig avstand mellom stammesentrum for nabotrær (g, målt i kroneradiusenheter; 1 enhet = gjennomsnittlig kroneradius), og avstanden mellom nabotrærns kroner (d). I en slik idealskog er hvert tre omgitt av 6 trær, og hver gruppe av tre nabotrær

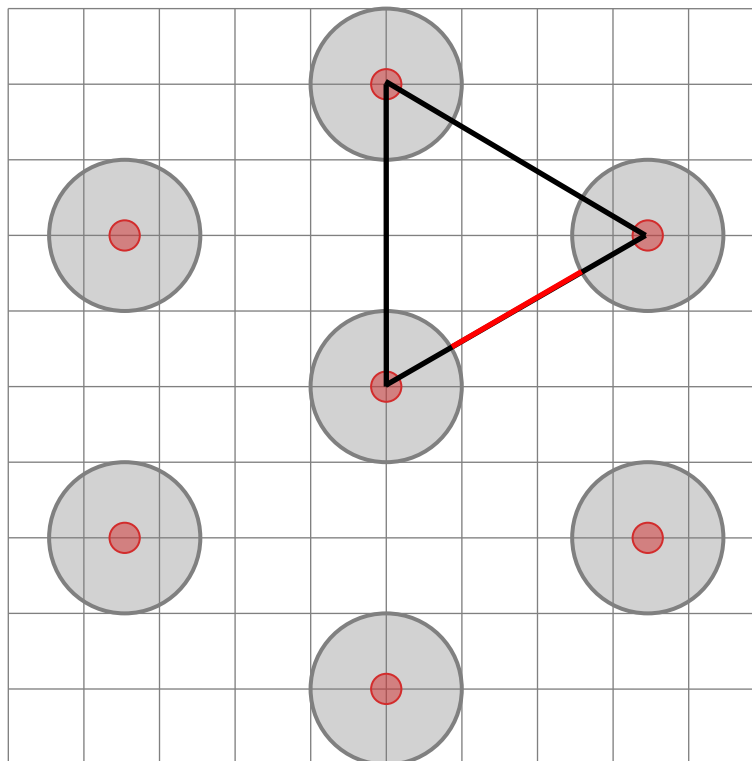


Fig. 23. Sammenhenger mellom arealandel innenfor kroneperiferi (a), gjennomsnittlig avstand mellom stammesentrum for nabotrær (g, uttrykt som antall enheter på en skala der 1 = trærns gjennomsnittlige kroneradius). Skissen viser regelmessig plasserte trær av samme størrelse med samme avstand og $g = 4$. Avstanden mellom nabotrærns kroner ($d = g - 2$) er vist som et rødt linjestykke. Rød prikk = trestamme; grå sirkel om rød prikk = idealisert kroneperiferi. Rutenettets piksler har utstrekning 1 enhet.

danner en likesidet trekant med sidekant g og hjørner i stammesentrene. Trekantenes mål, gitt i kroneradiusenheter, er da:

$$høyde = \sqrt{g^2 - \left(\frac{g}{2}\right)^2} = \sqrt{\frac{3g^2}{4}} = \frac{g}{2}\sqrt{3}.$$

$$areal = \frac{1}{2} \cdot g \cdot høyde = \frac{1}{2} \cdot g \cdot \frac{g}{2}\sqrt{3} = \frac{g^2}{4}\sqrt{3}$$

Innenfor hver trekant er arealet innenfor kroneperiferien:

$$a_k = 3 \cdot \frac{1}{6} \cdot \pi \cdot 1^2 = \frac{\pi}{2} = 0,5 \pi$$

og arealandelen innenfor kroneperiferien:

$$a = \frac{\frac{\pi}{2}}{\frac{g^2}{4}\sqrt{3}} = \frac{2\pi}{3g^2}\sqrt{3}$$

Avstanden mellom nabotrærs kroner, målt i kroneradiusenheter, er

$$d = g - 2.$$

En skogdefinisjon basert på 10 % arealandel innenfor kroneperiferi tilsvarer, i "modellskogen" i Fig. 23, en avstand mellom nabotrærs stammesentrer lik ca. $6 \times$ gjennomsnittlig kroneradius ($g = 6$) og en åpning mellom nabotrær som er ca. $2 \times$ trærnes gjennomsnittlige kronediameter ($d = 4$), mens $a = 25$ % svarer til en åpning omtrent lik kronediameteren ($d = 2$); se Tabell 10. Disse sammenhengene åpner for å operasjonalisere skogdefinisjonen på flere ulike måter; ved bruk av gjennomsnittlig treavstand målt i kroneradiusenheter for anslag i felt og ved bruk av arealandel innenfor kroneperiferi ved flybildetolkning.

Kompatibilitet med Landsskogtakseringen og den internasjonale FAO-definisjonen er gode grunner for å legge arealandel innenfor kroneperiferi = 10 % til grunn for definisjon av et skogsbegrep i NiN. Begrepet "skog" vil imidlertid ikke bli benyttet i NiN med formalisert definisjon fordi det er brukt i så mange ulike betydninger at en ytterligere presisering (eller lansering av en ny definisjon) vil skape stor begrepsforvirring. I stedet brukes begrepet "tresatt areal", av grunner som blir drøftet nedenfor. I NiN 3 blir begrepet "skog" brukt som et generelt begrep for arealer preget av trær, uten spesifikk definisjon (Halvorsen & Skarpaas 2022).

Bjørtdals (2007) primære skogdefinisjon basert på 6 trær > 5 m pr. dekar inkluderer landområder som er langt åpnere enn det den internasjonale skogdefinisjonen åpner for. En skog av regelmessig plasserte grantrær, 6 pr. dekar, har en gjennomsnittsavstand på omkring 12 m mellom stammesentrene. Et materiale av 833 trær, hvorav de aller fleste er grantrær, fra Oppkuven (Ringerike, Buskerud; se T. Økland et al. 2003) som er målt med hensyn til kroneradius og høyde, viser at gjennomsnittlig kroneradius for et 5 m høyt tre bare er 75 cm. Det tilsvarer en gjennomsnittlig avstand mellom nabotrær på hele 16 kroneradiusenheter. En slik skog vil ha en arealdekning innenfor kroneperiferi på ca. 1,5 %, altså langt under minstekravet til tretetthet i de andre definisjonene. De to elementene i N5-definisjonen, kravet til tretetthet for trær > 5 m og krav til arealandel innenfor kroneperiferi for trær < 3 m, er altså inkonsistente.

Tabell 10. Sammenheng mellom arealandel innenfor trærs kroneperiferi (a), gjennomsnittlig avstand mellom trærnes stammesentrum (g) og avstanden mellom nabotrærs kroner (d). g og d er angitt på en skala der 1 = trærnes gjennomsnittlige kroneradius.

a	g	d
0,025 (2,5 %)	12,05	10,05
0,05 (5 %)	8,52	6,52
0,1 (10 %)	6,02	4,02
0,25 (25 %)	3,81	1,81
0,5 (50 %)	2,69	0,69
0,75 (75 %)	2,20	0,20
0,9 (90 %)	2,01	0,01

Alle skogdefinisjonene i Tabell 8 skiller seg med hensyn til minsteareal (arealutstrekning), det tredje elementet i skogdefinisjonene. Denne forskjellen gjenspeiler ulike kartleggingsmålestokker heller enn ulike oppfatninger av hva en skog er, fordi minstearealet ved kartlegging blir bestemt ut fra pragmatiske hensyn i hvert enkelt tilfelle. Det er verken uvanlig eller unaturlig at ulike operasjonaliseringer av ett og samme system benytter ulike minstearealer. For eksempel benytter Bryn (2008) et minsteareal på 10 dekar (daa) ved vegetasjonskartlegging omkring skoggrensa i Gudbrandsdalen til tross for at han tar utgangspunkt i kartleggingssystemet til Rekdal & Larsson (2005) med anbefalt minsteareal er 20 daa. I hovedveilederen for naturkartlegging etter NiN versjon 2 (Bryn et al. 2018), er minstearealet for utfigurering av polygoner ved kartlegging i 1:500, 1:5 000 og 1:20 000 henholdsvis 1 m², 250 m² og 2 500 m². FAO-definisjonen av skog (som også benyttes i EUNIS) spesifiserer et minsteareal på 5 daa (Tabell 9), det vil si 70 × 70 m eller 20 × 250 m med minstebredde 20 m. Ved kartlegging i målestokk 1:5 000 svarer dette til en minste pikselstørrelse på 14 × 14 mm (196 mm²), mens minstearealet for naturtypefigurer ved 1:5000-kartlegging etter NiN er satt til 250 m². En skogdefinisjon med fast minsteareal som er vesentlig større enn minstearealet for utfigurering i den aktuelle kartleggingsmålestokken, er uholdbart. Hvordan skal i så fall arealer som er større enn minstearealet, men mindre enn minstearealet for å være skog, kartlegges? Dette taler for skala- og målestokkuavhengige begreper for skog.

I N5 (som også nyttes til kartlegging i 1:5 000) er minstearealet for skog i utgangspunktet 2 daa (2 000 m²), men innenfor jordbruksareal utfigureres skogteiger med areal helt ned til 200 m² (Bjørndal 2007). Dette indikerer at det ikke er faglige grunner (med hensyn til funksjon som skogøkosystem) for krav om at skogsarealer skal være 5 000 eller 2 000 m² store. Kanteffekter påvirker naturligvis en større arealandel når skogteigene er små enn når de er større (se Hilmo & Holien 2002, Hylander et al. 2002, Bergès et al. 2013, Eldegard et al. 2015), men det finnes ingen absolutt nedre størrelsesgrense der trær slutter å fungere som strukturerende artsgruppe.

På bakgrunn av drøftingene over, ble begrepet "skog" ikke benyttet i NiN 2, men erstattet av det skala- og målestokkuavhengige begrepet **tresatt areal** definert som "*et sammenhengende område med trær, der arealandelen innenfor kroneperiferien er større enn 10 % (motsatsen til tresatt areal er åpent areal)*". I NiN 2 er denne definisjonen operasjonalisert i form av ei grenselinje mellom ytterpunktene for kroneperiferier for trær som står nærmere hverandre enn seks ganger naboindividenes gjennomsnittlige kroneradier (se Halvorsen et al. 2018a: Fig. B3–10). Relaterte begreper, er **vekstbegrenset tresatt areal**; "*sammenhengende område med lave trær, der arealandelen innenfor kroneperiferien er større enn 10 %*", **trelinje**, "*sammenhengende rekke av minst 5 trær med stammesentre som står nærmere hverandre enn seks ganger nabotrærs gjennomsnittlige kroneradier og har bredde mindre enn 10 m*" og **treklynge**, "*tresatt areal som ikke tilfredsstiller minstestørrelsen for utfigurering som naturtypeenhet i en gitt kartleggingsmålestokk*". Kravet til sammenhengende tresetting i definisjonen av tresatt areal gjør at en allé med rekker av trær som er skilt av en vegbane ikke utgjør ett tresatt areal (eller én treklynge), men to trelinjer. Definisjonen av tresatt areal skiller ikke mellom tresatt lite endret mark, semi-naturlig mark (for eksempel "hagemarkskog") eller sterkt endret mark (for eksempel parker og kirkegårder).

Skoggrensedefinisjoner, som det finnes mange av (Bryn & Potthoff 2018), bygger på definisjoner av skog eller tilsvarende begreper (f.eks. tresatt areal). Et eksempel på en skoggrensedefinisjon finnes hos Kullman (1979), se også R. Økland & Bendiksen (1985), "[skoggrensa er] linja som binder sammen de øverste/nordligste treklyngene med utstrekning på minst 5 × 5 m og som inneholder minst 15 trær med høyde minst 2 m". Skoggrensa har imidlertid flere "dimensjoner", og det er derfor hensiktsmessig å skille mellom **faktisk skoggrense** (= **empirisk skoggrense**); "*linje som forbinder de øverste/nordligste populasjonene av skogstrær som tilfredsstiller de spesifikke kravene til trehøyde, tretetthet og arealutstrekning i en definisjon av tresatt areal ("skog")*" og **teoretisk skoggrense**; "*linje som forbinder de øverste/nordligste flekker som i henhold til en modell (basert på gitte forutsetninger) tilfredsstiller de spesifikke kravene til trehøyde, tretetthet og arealutstrekning i en definisjon av tresatt areal ("skog")*",

Den faktiske skoggrensa er en konkret, observerbar egenskap; ei linje som trekkes mellom de øverste utpostene som tilfredsstiller definisjonen av tresatt areal. Den tar hensyn til edafiske, klimatiske, topografiske, antropogene (menneskeskape), biotiske og historiske faktorer (Löffler et al. 2004, Bryn 2008, Bryn & Potthoff 2018). Den teoretiske skoggrensa er abstrakt, en modell. Modellen endrer seg når forutsetningene som legges til grunn for modelleringen endres. Bryn (2008) definerer for eksempel ei øverste potensiell klimatisk og edafisk skoggrense (*upper potential climatic and edaphic forest limit*; UPCEFL) basert på en modell som "fjerner effekter" av historiske og antropogene faktorer og forutsetter et gitt klimascenario. For konsistens bør samme definisjon av "skog" benyttes i alle definisjoner av avledete begreper, som f.eks. klimatisk skoggrense (Bryn (2008).

I skogbruket brukes begrepet skogbestand om en behandlingsenhet; et avgrensbart, relativt homogent areal der dominerende treslag har rimelig enhetlige populasjonsegenskaper som kan skjøttes og drives som en enhet (Børset 1985). Siden bestandet er en praktisk behandlingsenhet, settes en nedre størrelsesgrense, typisk ved 2 daa (2 000 m²). Begrepet bestand brukes imidlertid også i populasjonsbiologien om et område der individene av en art har mer eller mindre jevn fordeling av strukturegenskaper, det vil si aldersfordeling, tetthet, produksjonsevne etc. (Hutchings 1997). I NiN brukes begrepet **skogbestand** som et økologisk begrep, for "*tresatt areal større enn 250 m² med populasjon(er) av dominerende treslag i samme suksesjonstrinn, med fellesskap i skogbrukshistorikk, aldersfordeling, tretetthet, produksjonsevne etc.*". 250 m² er valgt som fast nedre grense fordi dette anses som det minste arealet det gir mening å beskrive populasjonsstrukturegenskaper som f.eks. aldersfordeling og sjiktning.

Skogsmarksbegrepet. Ingen av skogdefinisjonene som er referert til ovenfor skiller klart mellom de spesifikke *grunnleggende egenskapene* som kjenner tegner arealer som forblir tresatt over lang tid (for eksempel jordprofil, jordfauna, undervegetasjon, mykorrhizarelasjoner etc.) og den aktuelle arealtilstanden (skogbestandets tetthet, alder etc.). De grunnleggende *skogsmarksegenskapene*, som er uttrykk for lokal miljøvariasjon (variasjon langs lokale miljøgradienter og lokale miljøfaktorer), endrer seg ikke mye eller raskt sjøl om tresjiktet avvirkes. Den aktuelle arealtilstanden (tresatt areal eller hogstflate) er derimot uttrykk for en fundamentalt forskjellig naturegenskap; korttidsvariasjon i artssammensetning som hører inn under menneskebettinget artssammensetningsdynamikk; jf. Fig. 3) og de to egenskapene er i stor grad frikoblet fra hverandre. Skogdefinisjonene som er nevnt over inneholder derfor et tillegg slik at hogstflater og andre arealer som for et kort tidsrom mangler trær likevel blir inkludert i "skog". Det skaper uklarhet. Derfor er det i NiN skilt mellom to begreper; *tresatt areal* som beskriver den aktuelle tilstanden, mens **skogsmark** adresserer de grunnleggende arealegenskapene som utvikles på steder som over lang tid bærer trær. I NiN 1 og NiN 2 var skogsmarksbegrepet forbeholdt lite endret mark, mens det i NiN 3 også inkluderer klart og sterkt endret mark som tilfredsstiller kravene til trær som strukturerende artsgruppe; "*mark sterkt preget av langvarig innflytelse fra trær og som ved et gitt tidspunkt er tresatt eller som i nær fortid har vært og i nær framtid forventes igjen å være tresatt*". Definisjonen åpner for at arealer som ikke er skogsmark kan være tresatt (f.eks. parker), og at skogsmark ikke behøver være tresatt (f.eks. hogstflater som forklart over).

Ulike økosystemer kan være preget av skogsmarksegenskaper i mer eller mindre sterk grad, og skogsmarkspreget varierer derfor mellom ulike tresatte økosystemer. Hovedargumentet for å koble begrepet skogsmark til liten grad av menneskebettinget forstyrrelse (lite endret system; se Tabell 7 og kapittel 3.4.3) i tidligere NiN-versjoner var at skogsmarksegenskapene overskygges av klar eller sterk menneskepåvirkning. Endringen av skogsmarksdefinisjonen i NiN 3 skyldes at dette ofte, men ikke *nødvendigvis*, er tilfellet. Klart og sterkt endrete arealer får imidlertid ikke et skogsmarkspreg straks de ved gjenvoksing med trær teknisk sett tilfredsstiller definisjonen av tresatt areal. Først må arealets opprinnelige preg, uttrykt gjennom dets artssammensetning, bli borte. En semi-naturlig eng som overlates til gjengroing blir en sterkt endret skogsmark først når artssammensetningen har mistet hele

sitt semi-naturlige preg, det ikke lenger er mulig å restaurere enda bare ved å gjenoppta skjøtselen, og det inntreffer et langvarig mellomsuksesjonsstadium med så stor tretetthet at suksesjonen ikke fortsetter direkte mot lite endret mark.

Skogsmarksbegrepet omfatter ikke tresatte arealer der preget av andre prosesser, for eksempel hevd, er sterkere enn preget av trær som strukturerende artsgruppe. Typiske eksempler er semi-naturlig og sterkt endret jordbruksmark, parker etc. Dette betyr naturligvis heller ikke at det er *uvesentlig* om et område med semi-naturlig eller sterkt endret jordbruksmark er tresatt [se for eksempel Hæggström (1983), Losvik (2000), Gea-Izquierdo et al. (2010), Jakobsson et al. (2019)]. Derfor åpner NiN 3 for å kunne beskrive graden av tresetting sjøl om forekomst eller ikke-forekomst av trær på slik mark blir vurdert som for liten til å *prege* marka så sterkt at skogsmarksdefinisjonen er oppfylt. NiN skiller seg fundamentalt fra N5 med hensyn til håndteringen av skogkledd jordbruksmark. I N5 klassifiseres en tidligere fulldyrka eller overflatedyrka jordbruksmark som "skog" fra det tidspunktet den er tilplantet med skogdannende arter eller gjengroingen har nådd så langt at skogdefinisjonen basert på trehøyde og tretetthet er oppfylt (Bjørndal 2007).

En tilleggsgrunn til å åpne for klart og sterkt endret skogsmark er at det blir oppfattet som ulogisk og forvirrende at begrepet "mark" har to inkompatible betydninger, dvs. at ikke alle arealer med sterkt preg av trær blir inkludert i skogsmark når det er *markas* artssammensetning som er karakteriserende naturegenskap (se kapittel 5.4.2)!

Skogsmarksegenskapen vurderes som gjennomgripende nok til å rettferdiggjøre separate natursystemhovedtyper for skogsmark i våtmarkssystemer til tross for at forskjellen i markegenskaper (vegetasjon, jordprofilvariasjon, etc.) mellom mark med svak respektivt sterk innflytelse av trær er langt mindre i våtmarkssystemer enn i fastmarkssystemer. Mens ordinasjonsanalyse av undervegetasjonen i skogsmark på fastmark identifiserer en gradient relatert til treinnflytelse som én av de to eller tre viktigste gradientene i undervegetasjonens artssammensetning i de fleste områder (R. Økland & Eilertsen 1993, T. Økland 1996), blir denne gradienten knapt identifisert på myr (R. Økland 1990b). På myrskogsmark forårsaker tresetting redusert torvtilvekst og mindre endringer i artssammensetningen i bunnsjiktet inn mot trestammene (Ohlson et al. 2001). Det er flere grunner til at treinnflytelse forklarer mindre av variasjonen i artssammensetning i undervegetasjonen i grandominert "sumpskog" (myrskogsmark) enn i fastmarksskogsmark (R. Økland et al. 2001). I våtmarkssystemer er tresjiktet gjennomgående mye mer glissent enn i fastmarkssystemer fordi de fleste treslagenes vekst hemmes av permanent våt mark (Crawford 1983, Ohlson & Dahlberg 1991). Trær på store våtmarksarealer blir derfor ofte ikke mer enn noen få meter høye og står spredt. En annen årsak til forskjellen i trærnes innflytelse på undervegetasjonen på fastmark og i våtmark er at trær i fastmarkssystemer reduserer vanntilgangen til marka under trærne ved intersepsjon i krona, ved at krona leder regnvannet utover mot kroneperiferien så regnvannet drypper av greinendene (Päivänen 1966), ved effektivt vannopptak gjennom røttene, og ved at denne reduksjonen normalt ikke kompenseres ved tilførsel av fuktighet sidevegs i marka. Kapillært vannopptrekk fra et grunnvannsspeil som står like under markoverflata kompenserer langt på veg for kroneintersepsjonen.

Også i kilder, ferskvannssystemer og saltvannssystemer, det vil si i vannstranddelen av flom- og fjærebeltet, kan trær en sjelden gang imellom forekomme med tilstrekkelig tetthet til at arealet tilfredsstiller definisjonen av tresatt areal. I slike systemer har imidlertid trær så svak innflytelse på økosystemfunksjonen og den eventuelle undervegetasjonen at disse arealene ikke blir inkludert i skogsmark.

3.6 Økologiske prosesser som resulterer i artssammensetningsdynamikk

3.6.1 Begrepsapparat for suksesjoner

Artssammensetningsdynamikk kan oppstå etter naturgitt eller menneskebetinget forstyrrelse. Forstyrrelser kan finne sted gradvis eller plutselig, ha lav eller høy intensitet og være mer eller mindre forutsigbare (se kapittel 3.4.1–2). Regulerende, til dels også destabiliserende forstyrrelse med moderat intensitet, både naturgitt og menneskebetinget, påvirker økosystemene ved å øke hastigheten på de demografiske prosessene, dvs. ved å redusere enkeltindividenes livslengde og fremme spredning og etablering ved hyppig blottlegging og kolonisering av ny mark. En av de mest siterte, men ikke ukontroversielle økologiske teoriene [se Wilkinson (1999) og Fox (2013)], *intermediate disturbance hypothesis* (Connell 1978, Huston 1979), som har en historie tilbake til 1940-tallet (Eggeling 1947, Watt 1947), sier at moderate forstyrrelser bidrar til å opprettholde et høyt artsmangfold uten å gi opphav til systematiske endringer i artssammensetning over tid (artssammensetningsdynamikk) på skalaer grovere enn hver enkelt forstyrrelsesbegivenhet, som typisk finner sted på mikroskala eller fin lokal skala. Rotvelter i skog er et typisk eksempel (Schaeztl et al. 1989).

Destabiliserende forstyrrelse med stor intensitet, enten den er naturgitt (f.eks. leirskred) eller menneskebetinget (f.eks. gjennomgrøfting av myr), forårsaker derimot ubalanse mellom de nye miljøforholdene og artssammensetningen. I ekstreme tilfeller der all biomasse går tapt, legges store områder åpne for nykolonisering. Denne ubalansen mellom de nye miljøforholdene og artssammensetningen (eller mangelen på arter), utløser en **endringsskjeld**, det vil si en "*forventet framtidig endring i artssammensetning (summen av utdøingsgjeld og immigrasjonskreditt) som følge av ubalanse mellom aktuell artssammensetning og rådende miljøforhold*". De to komponentene som til sammen utgjør endringsskjelda er **utdøingsgjeld** [*extinction debt*; et begrep som først ble brukt av Tilman et al. (1994), men som adresserer et fenomen som har vært kjent lenge], "*forventet framtidig lokal utdøing av arter som følge av ubalanse mellom aktuell artssammensetning og rådende miljøforhold*", og **immigrasjonskreditt** [*immigration credit*; et begrep først brukt av Jackson & Sax (2010)], "*forventet framtidig tilførsel av arter som følge av ubalanse mellom aktuell artssammensetning og rådende miljøforhold*". Begrepet **suksesjon**, det vil si "*mer eller mindre lovmessig endring i artssammensetning over tid ved at en endringsskjeld innfris*", brukes om artssammensetningsdynamikken som finner sted når endringsskjelda innfris.

Utgangspunktet for enhver suksesjon er et **førsuksesjonsstadium**, "*et økosystem med dets egenskaper før en påvirkning som utløser en suksesjon har funnet sted*". Suksesjonen starter med **initialstadiet**, "*et økosystem med dets egenskaper umiddelbart etter at en påvirkning som utløser en suksesjon har funnet sted*". Artssammensetningsdynamikk under suksesjonsforløpet avhenger av en rekke forhold. Langt de fleste suksesjoner er forutsigbare i større eller mindre grad, det vil si at de har en retning mot et **ettersuksesjonsstadium**, "*et økosystem med dets egenskaper ved avslutningen av en suksesjon, det vil si når det ikke lenger finner sted en systematisk ("rettet") endring i artssammensetningen som følge av påvirkningen som utløste suksesjonen (endringsskjelda er innfridd)*". I løpet av **suksesjonstida**, "*varigheten av et suksesjonsforløp fra initialstadium til ettersuksesjonsstadium*", innfris endringsskjelda gradvis. Ethvert suksesjonsstadium kan derfor beskrives ved å sammenlikne **uinnløst endringsskjeld**, det vil si "*gjenværende endringsskjeld på et gitt tidspunkt*" (eller, alternativt, innløst endringsskjeld, representert med suksesjonsstadiet på observasjonstidspunktet) med **total endringsskjeld**, "*endringsskjelda ved en suksesjons initialstadium*".

3.6.2 Suksesjonsforløp

Suksesjonsforløp kan sorteres i tre kategorier som ikke er klart skilt fra hverandre (Fig. 24).

Suksesjonsforløp A starter med *tabula rasa*, mark eller bunn med et nakent substrat, uten arter, utløst av en disruptiv (oftest destabiliserende) forstyrrelse som i typiske tilfeller har stor romlig utstrekning (se kapittel 3.4.1). Dersom denne forstyrrelsen er resultatet av en plutselig menneskebetinget påvirkning, betegnes den inngrep (se kapittel 3.4.2). De endrete miljøforholdene skaper umiddelbart en endringsgjeld som innløses i løpet av kortere eller lengre tid. Suksesjonstida bestemmes av substratets koloniserbarhet og tilgangen på spredningsenheter for arter som kan etablere seg under de rådende miljøforholdene. På grunnlag av suksesjonstid kan suksesjoner deles inn i **kortvarig suksesjon** (rask suksesjon i tidligere NiN-versjoner), "*suksesjon som forventes å nå ettersuksesjonstilstanden i løpet av 6–100(–200) år i fastmarks- og våtmarkssystemer og 2–25 år i limniske og marine systemer*" og **langvarig suksesjon** (langsom suksesjon i tidligere NiN-versjoner), "*suksesjon som forventes ikke å nå ettersuksesjonstilstanden i løpet av (75–)100(–200) år i fastmarks- og våtmarkssystemer og (20–)25 år i limniske og marine systemer*". I løpet av et tidsrom hvis lengde avhenger av typen påvirkning og mange andre forhold, innfris den delen av den totale endringsgjelda som skyldes ubalanse mellom artssammensetningen og miljøforholdene (Fig. 24). Når miljøforholdene igjen har blitt stabile, er endepunktet for suksesjonen nådd (forløp A1). I de fleste tilfeller fortsetter imidlertid artssammensetningen å endre seg fordi miljøforholdene endrer seg i lang tid etter påvirkningen (forløp A2). En vanlig situasjon er at miljøforholdene endrer seg gradvis som resultat av endringer i artssammensetningen, f.eks. ved gradvis etablering av et jordsmonn på mineralsubstrat som ble blottlagt av forstyrrelsesbegivenheten. I A2-forløpets siste fase drives artssammensetningsdynamikken av endringer i miljøforholdene. Store leirskred eksemplifiserer dette forløpet. Fra initialstadiet, ei naken leirskredgrop, akkumulerer leirskredgropa arter som er typisk for nakent leirsubstrat (A1-forløp). Ettersuksesjonsstadiet nås imidlertid ikke før endringene i miljøforholdene (stabilisering av substratet, jordsmonnsutvikling) og artssammensetningen (under skoggrensa etablering av et tresjikt og innvandring av skogsarter) er avsluttet og prosesser typiske for skogsmark (f.eks. mykorrhizarelasjoner) er (re)etablert. Det kan ta flere hundre år. Ettersuksesjonsstadiet kan likne økosystemet slik det var før påvirkningen fant sted, som i ei leirskredgrop som over tid utvikler seg til ei gråordominert skogsmark som til forveksling likner ravineskogen på stedet før skredet fant sted (Fig. 24, A) eller det kan være annerledes, som f.eks. etter tørrlegging av en innsjø ved vassdragsregulering.

Suksesjonsforløp B starter også med en plutselig påvirkning, oftest menneskebetinget, men denne er ikke disruptiv og artssammensetningen i initialstadiet er derfor den samme som før påvirkningen fant sted. Miljøforholdene kan endres umiddelbart etter at påvirkningen fant sted, som f.eks. ved bygging av en liten dam i ei elv, eller mer gradvis som ved grøfting av myr. Torvas evne til å holde på vannet gjør at suksesjonsforløpet etter grøfting kan vare lenge. Det kan ta mange år før et nytt, stabilt hydrologisk regime er gjenopprettet i ei grøfta myr. Fordi miljøforholdene er irreversibelt endret, ender forløp B i et ettersuksesjonsstadium som ikke er lik økosystemet slik det var før påvirkningen fant sted. Forløp B kan også finne sted etter naturlige forstyrrelser som fører til en ny stabil tilstand i et økosystem, f.eks. etter at ei elv har funnet et nytt løp og en kroksjø er avsnørt. Dette er svært sjeldne begivenheter som i praksis nok kan håndteres som om de var naturgitte begivenheter av kategori A.

Suksesjonsforløp C starter med en **gradvis menneskepåvirkning**, det vil si "*menneskepåvirkning som pågår over lengre tid og på en slik måte at artssammensetningen gradvis tilpasser seg de nye miljøforholdene*". Dette forløpet karakteriseres ved at miljøforholdene endrer seg så gradvis at artssammensetningen rekker å tilpasse seg de endrete miljøforholdene, uten eller oftest med en liten tidsforskyvning. Den til enhver tid uinnløste endringsgjelden et uttrykk for denne tidsforskyvning.

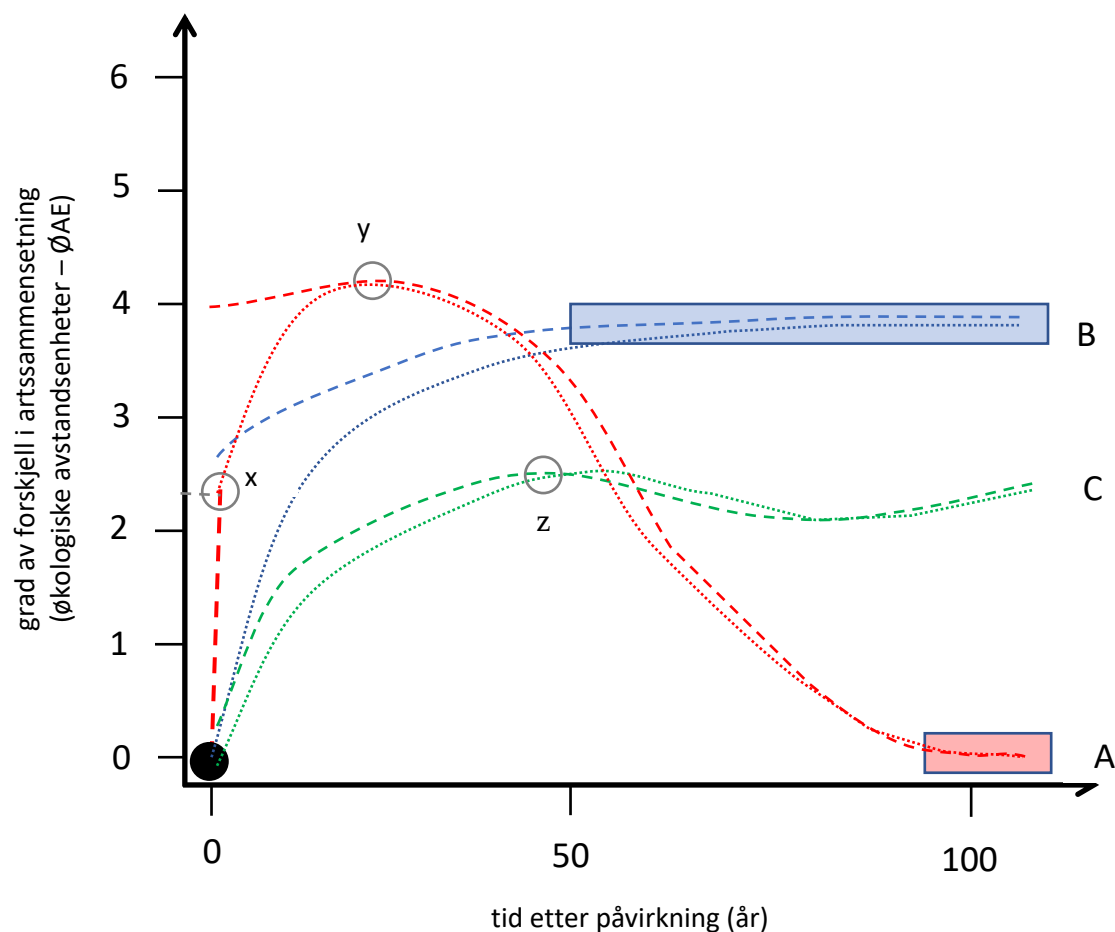


Fig. 24. Eksempler på artssammensetningsdynamikk ved tre prinsipielt forskjellige suksesjonsforløp; A (røde linjer), B (blå linjer) og C (grønne linjer). Vertikal akse uttrykker grad av forskjell i artssammensetning på et gitt tidspunkt, sammenliknet med førsuksesjonsstadiet (svart prikk), uttrykt i økologiske avstandsenheter (ØAE; se kapittel 4.5 for forklaring). Prikkete linjer viser artssammensetningen på et gitt tidspunkt, og stiplede linjer viser artssammensetningen slik den ville vært på et gitt tidspunkt dersom den hadde vært i likevekt med miljøforholdene på dette tidspunktet. Suksesjonsforløp A initieres av en disruptiv forstyrrelsesbegivenhet som blottlegger nakent mineralsubstrat for primær suksesjon (x). Punktet y viser at en artssammensetning, oftest av pionéarter, er etablert. Suksesjonen kan stoppe her (forløp A1) eller fortsette ved at artssammensetningen følger endringer i miljøforholdene inntil et ettersuksesjonsstadium (rød boks) er nådd (forløp A2). Suksesjonsforløp B initieres av en moderat intensiv forstyrrelsesbegivenhet som umiddelbart skaper ubalanse mellom artssammensetning og miljøforhold. Endringsgjelden innløses gradvis inntil suksesjonen avsluttes med dynamisk likevekt mellom artssammensetning og miljøforhold (ettersuksesjonsstadiet). Suksesjonsforløp C initieres av en gradvis påvirkning (typisk endring i en korttidsmiljøgradient) hvorefter artssammensetningen følger variasjon langs miljøgradienten uten å nå noe definitivt ettersuksesjonsstadium. Punktet z markerer reversering av påvirkningen.

responsen. Et eksempel på suksesjonsforløp C er eutrofiering av vassdrag ved avrenning fra jordbruksmark. Slike forløp har ofte et "flytende endepunkt" fordi det på et gitt tidspunkt ikke er mulig å

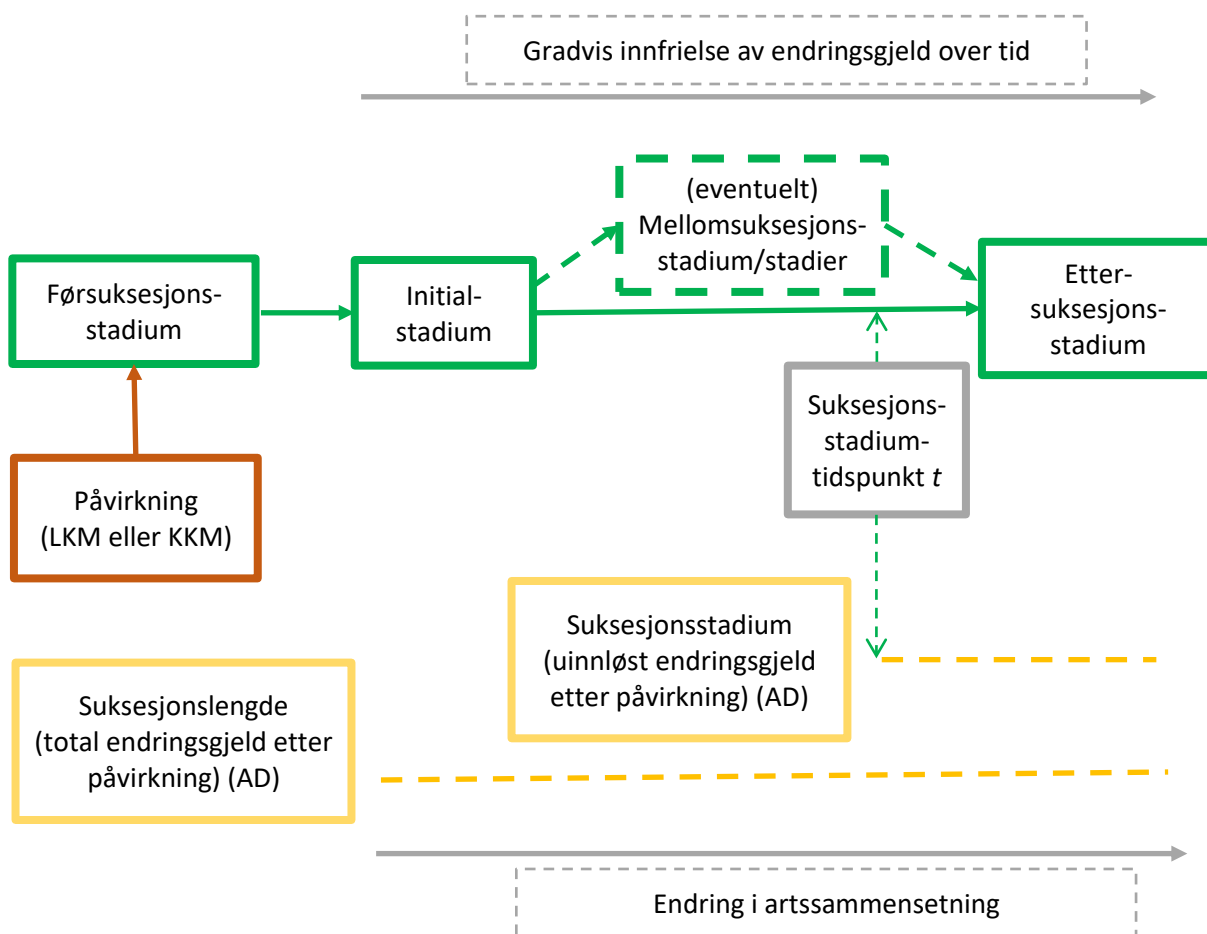


Fig. 25. Begrepsapparat for suksesjoner og prinsipper for å beskrive suksesjoner ved hjelp av tre variabler i NiN 2. Øverst med grønn ramme: Begreper for suksjesjonsstadier, som angis ved tilordning til natursystem-type. Avhengig av hvor sterk påvirkningen er, kan hele suksjesjonsforløpet finne sted innenfor en og samme natursystem-hovedtype eller innebære overganger mellom hovedtyper. Hovedtypeoverganger kan finne sted straks etter påvirkningen (idet førsuksjesjonsstadiet blir initialstadium for en suksjesjon), i det suksjesjonen går inn i ettersuksjesjonsstadiet, eller ved overganger til, mellom eller fra langvarige mellomsuksjesjonsstadier. Nederst viser de tre variablene som er nødvendig for å beskrive et suksjesjonsforløp; en miljøvariabel som angir påvirkningen og to variabler som begge uttrykker artssammensetningsdynamikk og henholdsvis angir total endringsgjeld i initialstadiet og suksjesjonsstadium på et gitt tidspunkt i form av uinnløst endringsgjeld.

forutsi hvordan eutrofieringssituasjonen vil være et stykke fram i tid; det er avhengig av politiske beslutninger (lover og regler), økonomiske incentiver og den teknologiske utviklingen.

Suksjesjonsforløp A og B skiller seg prinsipielt fra forløp C ved at de initieres av en plutselig påvirkning som umiddelbart fører til en endring i miljøforholdene. Fordi ingen ny påvirkning forventes, representerer denne påvirkningen en historisk forstyrrelsesbegivenhet (se kapittel 3.4.1) som det ikke er forventet at vil finne sted igjen, men som fortsatt preger artssammensetningen på stedet. Den plutselige påvirkningen er en enkeltbegivenhet som kan kategoriseres som en naturgitt eller menneskebetinget miljøfaktor (jf. Fig. 3). Den kan fordeles på lokale miljøfaktorer og korttidsmiljøfaktorer avhengig av om

suksesjonstida er lang eller kort (jf. Tabell 2). Den gradvise miljøpåvirkningen som initierte forløp C representerer derimot en miljøgradient, vanligvis en korttidsmiljøgradient, fordi den forventes å ha rask effekt. Intensiteten av denne påvirkningen kan variere over tid og også avta, med den følgen at effekten på artssammensetningen reverseres (punkt z i Fig. 24). Natur som gjennomgår suksesjonsforløp av type A og B kan beskrives ved tre egenskaper (Fig. 25): (i) en miljøfaktor som karakteriserer påvirkningen og antyder forventet suksesjonstid (det vil si om påvirkningen forventes å gi opphav til kortvarig eller langvarig suksesjon); (ii) total forventet endringsgjeld ved suksesjonens begynnelse, det vil si i initialstadiet; og (iii) omfanget av uinnløst endringsgjeld på observasjonstidspunktet. Én egenskap er nok til å karakterisere suksesjonsforløp C; trinn langs korttidsmiljøgradienten som beskriver påvirkningens intensitet.

Noen ganger "fryses" suksesjoner mer eller mindre fullstendig i et tidlig suksesjonstrinn på grunn av bakgrunnsmiljøstress eller bakgrunnsforstyrrelse. Dette fenomenet betegnes **frosset suksesjon**, det vil si *"suksesjon som stopper opp på et tidlig stadium på grunn av bakgrunnsmiljøstress eller -forstyrrelse og ikke forventes å nå det forventete ettersuksjonsstadiet i løpet av over (500–)1000 år"*. Eksempler på frosset suksesjon er nakne bergflater som oppstår etter fjellskred og grovblokket ur som oppstår etter massiv frostsprengning, og som i områder med lave temperaturer, sterk helning, vannspyling e.l. ikke koloniseres eller der utviklingen stanser når en mosedominert vegetasjon er etablert.

Suksesjonsforløp A skiller seg fra forløp B og C ved å starte med nakent substrat (fast fjell, leire, blokker etter fjellskred), men også ved forløp A kan dette substratet ha høyt innhold av organisk materiale, f.eks. etter jordskred. Fordi suksesjonsbetingelsene, ikke minst suksesjonstida, i stor grad avhenger av substratets egenskaper, skilles mellom **primær suksesjon**, definert som *"suksesjon på uorganisk (minerogent) substrat"*, og **sekundær suksesjon**, definert som *"suksesjon på mer eller mindre organisk substrat"*. Dessuten kan det skilles mellom **autogen suksesjon**, *"suksesjon drevet av endringer i miljøforholdene på stedet"*, og **allogen suksesjon**, *"suksesjon drevet av endringer i ytre miljøforhold, det vil si miljøegenskaper som har sitt opphav utenfor det aktuelle stedet"*. Den langvarige suksesjonen som finner sted når land stiger opp av havet ved landheving, er et typisk eksempel på en autogen suksesjon. Når en rygg av fast fjell på grunt vann langs kysten blir til et nes på fastlandet og gjennomgår en serie av endringer før det endelig når ettersuksjonsstadiet av skogsmark, finner det sted en serie av forstyrrelsesbegivenheter som hver og en kan ha lang varighet; overgangen fra sublittoralen (permanent neddykket bunn) til hydrolittoralbeltet (bunn oversvømt mer enn 50 % av tida), overgangen fra hydrolittoral bunn til geolittoral mark som markerer overgang fra marin bunn til fastmark på land, overgangen fra fjærebeltet til supralittoralbeltet (der direkte saltvannspåvirkning ikke finner sted, men som fortsatt påvirkes av saltsprut), overgangen fra supralittoralbeltet til epilittoralbeltet og gradvis akkumulering av et jordsmonn som legger grunnlaget for kolonisering først av moser og lav, dernest av urter, gras og lyngvekster, busker og til slutt trær. Hvert steg i denne gradvise suksesjonen representerer en suksesjon med forløp C, utløst av det som for organismene på stedet oppleves som en forstyrrelsesbegivenhet eller som en ny type vedvarende miljøstress (tørrlegging, redusert salttilgang, etc.). I kapittel 5.5.2 kommer vi tilbake til reglene for tilordning av natur som gjennomgår suksesjon til natursystemhovedtype. Et sentralt begrep i denne sammenhengen er **mellomsuksesjonsstadium**, dvs. *"langvarig suksesjonsstadium som tilfredsstiller kriteriene for overgang til en annen hovedtype"*. Med **langvarig suksesjonsstadium** menes *"suksesjonstrinn som er stabilt over relativt lang tid [typisk lengre enn (75–)100(–200) år i landsystemer og (20–)25 år i vannsystemer]"*.

3.6.3 Gjentatt menneskepåvirkning og økologisk restaurering

I takt med økende menneskepåvirkning av naturen, har interessen for restaurering av natur økt (Hobbs & Cramer 2008, Perring et al. 2015). Dette gjenspeiles blant annet i utviklingen av restaureringsøkologi

som et nytt fagfelt med stadig økende publiseringsfrekvens (Guan et al. 2019). I tråd med dette har FN utpekt tiåret 2021–30 til verdens tiår for restaurering av økosystemer.

Økologisk restaurering starter med et restaureringstiltak; en menneskebetinget påvirkning av et allerede klart eller sterkt menneskepåvirket økosystem. Oftest gjøres restaureringstiltaket før systemet har nådd ettersuksjonsstadiet (f.eks. etter at ei grøfta myr har blitt til en stabilisert skogsmark på fastmark) fordi sannsynligheten for vellykket restaurering, det vil si at endringen av det opprinnelige suksesjonsforløpet skal gi ønsket resultat, er større når intervensjonen finner sted tidlig i et suksesjonsforløp etter en menneskepåvirkning (Suding 2011).

Fra et teoretisk økologisk prosessperspektiv er det knapt noen *prinsipiell* forskjell mellom et restaureringstiltak og den menneskebetingete påvirkningen som var foranledningen til at økologisk restaurering ble iverksatt. Det er i alle tilfeller tale om menneskebetingete påvirkninger, men med ulike formål. En forskjell er imidlertid at restaureringstiltaket finner sted i natur i pågående suksesjon.

Begrepet "økologisk restaurering" brukes om tiltak med klar målsetting om å øke områdets "naturverdi", og har derfor i utgangspunktet en klar, positiv verdilading for de som gjennomfører tiltaket. Tiltak som kan synes fornuftig på tidspunktet de gjennomføres, kan imidlertid bli vurdert som mislykket i ettertid. Planting av lupin *Lupinus* spp. i vegkanter for noen tiår siden er et eksempel på det. Et annet eksempel er mislykkete forsøk på rehabilitering av steintipper i fjellet ved innsåing av fremmede grasarter og gjødsling (se Rydgren et al. 2016). Det er heller ikke opplagt at alle vil vurdere et gitt restaureringstiltak på samme måte. I tråd med kravet til verdinøytralitet benyttes ikke det potensielt verdiladete begrepet "økologisk restaurering" i NiN. I stedet beskrives økologiske restaureringstiltak i nøytral terminologi som en gjentatt menneskebetinget påvirkning (ny påvirkning i allerede menneskepåvirket natur). Suksessjoner etter gjentatt påvirkning kan beskrives med samme begrepsapparat og samme metode som andre menneskebetingete påvirkninger som resulterer i artssammensetningsdynamikk, med et mulig tilleggsbehov for en presis beskrivelse av initialstadiet for den nye suksesjonen som et trinn i en annen, pågående suksesjon (jf. Fig. 25).

De fleste restaureringstiltak vil initiere et suksesjonsforløp av type B, som kan beskrives ved tre egenskaper; (i) en miljøfaktor som karakteriserer påvirkningen og antyder forventet suksesjonstid (det vil si om påvirkningen forventes å gi opphav til rask eller langsom suksesjon); (ii) total forventet endringsskjøld ved suksesjonens begynnelse, det vil si i det nye initialstadiet umiddelbart etter at tiltaket ble satt i verk; og (iii) omfanget av uinnløst endringsskjøld på observasjonstidspunktet. Omfanget av innløst endringsskjøld etter økologisk restaurering (relatert til "*time to recovery*"; Brudvig 2017) kan angis ved å sammenlikne artssammensetningen på initialstadiet (dvs. straks etter at restaureringstiltaket ble gjennomført) med artssammensetningen ved det forventete ettersuksjonsstadiet (Rydgren et al. 2019, 2020).

En kompliserende faktor ved beskrivelse av suksesjoner etter gjentatte påvirkninger er at effekter av tidligere, suksessive menneskepåvirkninger som har resultert i avbrutte eller uavsluttete suksesjoner kan "nedarves" som egenskaper ved det pågående suksesjonsforløpet. Det kan derfor være hensiktsmessig å inkludere informasjon om tidligere påvirkninger, f.eks. en karakteristikk av initialstadiet etter påvirkningen som utløste restaureringsbehovet, i miljøfaktoren som beskriver påvirkningen, f.eks. "revegetering av steintipp ved tildekking med jord, såing og gjødsling".

4 Økologisk teori med utgangspunkt i gradientanalyseperspektivet

4.1 Kontinuitet og diskontinuitet i naturen

Gjennom mesteparten av 1900-tallet sto to diametralt motsatte oppfatninger av "naturvariasjonens natur" steilt mot hverandre (se Whittaker 1956, 1962, McIntosh 1967, Austin & Smith 1989, R. Økland 1990a). Disse blir gjerne betegnet "samfunnsenhetsteorien" ("*community unit theory*") og "kontinuitetsteorien" ("*continuum concept*", "*complex population pattern*"). Samfunnsenhetsteorien postulerer at det finnes naturlige grupperinger av arter med mer eller mindre sammenfallende utbredelsesmønstre (Du Rietz 1921), forårsaket av at artene gjennom evolusjonsprosessen har tilpasset seg hverandre og til miljøet på tilsvarende måter. Ifølge denne teorien danner artene veldefinerte plantesamfunn som oftest er skilt av tydelige diskontinuiteter i artssammensetning, også når miljøvariasjonen er kontinuerlig. Dette synet illustreres av et klassisk sitat fra Du Rietz (1921, s. 189): "... *die Grenzen zwischen den Assoziationen, auch wenn die Veränderungen des Standortes völlig kontinuierlich verlaufen, keineswegs diese kontinuierlichen Veränderungen wiedergeben, sondern im Gegenteil ganz erstaunlich scharf und deutlich sind.*" Mot dette synet står kontinuitetsteorien, som tar utgangspunkt i at artene fordeler seg individualistisk (Gleason 1926), det vil si at populasjoner av ulike arter har optima som er godt spredd ut langs miljøgradientene ("*the individualistic association concept*"; Austin 1985). Ifølge denne teorien endrer artssammensetningen seg hovedsakelig gradvis (kontinuerlig) langs kontinuerlige miljøgradienter, noe som ofte blir referert til som "*the continuum concept of vegetation*" (Curtis & McIntosh 1951, McIntosh 1967). Den overveiende kontinuerlige variasjonen forklares med at konkurranseunntvikelse er en viktig driver i evolusjonsprosessen, det vil si at evolusjonen favoriserer trekk som reduserer negative interaksjoner mellom arter. Det skjer ved at evolusjonen favoriserer trekk som reduserer negativ respons på (sårbarhet overfor) andre arters tilstedeværelse (*reduced competitive response*; Goldberg & Landa 1991) og/eller øker artens evne til negativ effekt på andre arter (*enhanced competitive effect*).

Umiddelbart synes de to oppfatningene uforenlige. Dessuten skulle man tro at hvorvidt grensene i naturen er skarpe eller variasjonen er gradvis (diskontinuitet eller kontinuitet), representerer så forskjellige og derfor lett observerbare naturegenskaper at hypotesene lett kan testes på empiriske data. Det er imidlertid ikke tilfellet; teoriene har vist seg vanskelig å oversette til testbare hypoteser (Austin & Smith 1989, Austin 2005). Austin (2005) gjennomgår "bevismaterialet", og konkluderer som følger: "*Plant community ecologists have yet to specify the properties of either of the community or continuum concepts in sufficient detail for any variant to be statistically distinguished from another.*" Etter Austins oppfatning skyldes kontroversen for en stor del at de to synene beskriver ulike sider ved økosystemet og ikke at de er grunnleggende uforenlige. Austin & Smith (1989) hevder at kontinuitetsteorien adresserer relasjoner i det abstrakte økologiske rommet (se kapittel 4.4) og ikke nødvendigvis beskriver fysiske, geografiske gradienter ute i naturen, mens samfunnsenhetsteorien nettopp adresserer variasjonen slik den kan observeres i det geografiske, konkrete rommet. Austin (2005: Fig. 2.7) viser hvordan forekomst av relativt distinkt forskjellige artssammensetninger (samfunn) i naturen kan være forenlig med kontinuitetsteorien: Når større områder med relativt likartete miljøforhold er skilt fra tilgrensende områder av overganger (økotoner) med stor endring i miljøforholdene over korte avstander, kan resultatet bli en mosaikk av relativt tydelig skilte flekker til tross for at artenes respons på miljøgradienter er kontinuerlig. I dette tilfellet er det altså frekvensfordelingen for ulike kombinasjoner av miljøvariabler som er diskontinuerlig.

Det er lett å finne eksempler både på gradvise overganger og klare grenser (og hele variasjonsbredden mellom disse ytterpunktene) i økoegenskaper som f.eks. forekomst av typer av

økosystemer, i naturen. Den uenigheten som i dag eventuelt fortsatt måtte finnes om naturvariasjonens grunnleggende egenskaper, dreier seg heller om hvor stor andel av et areal som kan forventes å inneholde diffuse overganger mellom typer. Vår oppfatning er at variasjon i artssammensetning i naturen overveiende er gradvis når miljøforholdene endrer seg gradvis, men at helt gradvis endring i miljøforholdene er unntaket heller enn regelen ute i naturen. "Typer" kan derfor mange steder framstå som relativt tydelig avgrenset.

Menneskenes aktiviteter har en sterk tendens til å resultere i et lappeteppes av flekker som er adskilt av skarpe grenser (åkerlapper skilt av kantsoner, veger skilt fra naturen omkring, blomsterbed skilt fra plen med kantsteiner etc.). Natur som er preget av menneskebetinget forstyrrelse består derfor av en mosaikk av "samfunn" av sterkt endrete økosystemer som delvis glir gradvis over i hverandre og delvis er skilt av tilsynelatende skarpe grenser som ved nærmere undersøkelse kan vise seg å skyldes rask endring i miljøforholdene over korte avstander. Disse "samfunnene" er imidlertid ikke lokalt eller regionalt konsistente, men har en artssammensetning som varierer fra sted til sted avhengig av variasjonsbredden i, og frekvensfordelingen av, realisert miljøvariasjon (variasjon langs lokale og regionale miljøvariabler og korttidsmiljøvariasjon). To steder vil aldri ha identiske miljøforhold, det vil si samme verdi for alle miljøvariabler.

Samfunnsbegrepet er mye brukt blant tilhengere av samfunnsenhetsteorien og står helt sentralt i plantesosiologien (f.eks. Du Rietz 1921, Braun-Blanquet 1928). Blant de mange definisjonene av "samfunn" (*ecological community*) som finnes, referer ofte "kontinuitetstilhengere" til Drake's (1991) definisjon: "*an ensemble of individuals representing numerous species which coexist and interact in an area or habitat*". I NiN defineres **samfunn** som "*organismer (av samme og ulike arter) som forekommer sammen (på samme tid) innenfor et avgrenset område*". Austin (2005) påpeker at denne og liknende definisjoner av samfunn kan passe for alle artskombinasjoner under alle miljøforhold, og derfor ikke kan operasjonaliseres. I plantesosiologien skilles mellom *phytocoenose*, et konkret plantesamfunn slik det kan observeres ute i naturen (jf. definisjonen over), og *phytocoenon*, som betegner en abstrakt *type* av plantesamfunn (Westhoff & van der Maarel 1978).

EcoSyst-rammeverket (og NiN) bygger i hovedsak på kontinuitetsteorien, men anerkjenner at det også finnes diskontinuiteter i naturen og at det noen ganger kan forekomme diskontinuerlig variasjon i artssammensetning også langs kontinuerlige miljøgradienter (Halvorsen et al. 2020).

4.2 Gradientanalyseperspektivet

NiN versjon 3 bygger på samme konseptuelle forståelse av naturvariasjonen som tidligere NiN-versjoner, som er sammenfattet i det såkalte gradientanalyseperspektivet på naturvariasjonen. Den kortfattede, punktvis framstillingen av essensen i gradientanalyseperspektivet som er gjengitt nedenfor, er et sammendrag av en fylldigere gjennomgang i Halvorsen (2012).

Gradientanalyseperspektivet er resultatet av en snart hundre år lang prosess for utvikling av økologisk teori med røtter i begreper og teoretiske konsepter som *the individualistic concept of the plant association* (Gleason 1926, 1939), *the continuum concept of vegetation* (McIntosh 1967, Austin 1985, 1999, Austin & Smith 1989) og *gradient analysis of vegetation* (Whittaker 1967). Begrepet **gradientanalyse** ble definert av ter Braak & Prentice (1988) som "*metoder for å beskrive og forstå variasjon i artssammensetning med utgangspunkt i arters respons på miljøgradienter*". Metoder for gradientanalyse har vært viktige verktøy for beskrivende økologisk forskning i snart hundre år, og har åpnet for betydelig ny innsikt i hvilke miljøgradienter som er viktige i ulike økosystemer og hvordan artssammensetningen varierer langs disse miljøgradientene. Halvorsen (2012) definerer **gradientanalyseperspektivet** som "*en teori som forklarer naturvariasjonen på grunnlag av kunnskap om miljøgradienter (i vid forstand) og artenes respons på disse gradientene*". Halvorsen et al. (2020)

beskriver gradientanalyseperspektivet som en oppsummering av kjernen i kontinuitetsteorien i tre punkter, og hevder at dette er en biologisk teori på linje med teorien om evolusjon gjennom naturlig seleksjon (Dawkins 2009) fordi den tilfredsstiller hovedkriteriet for at noe skal kunne kalles en biologisk teori, nemlig at den omfatter et koherent system av ideer (Lawton 1999).

Gradientanalyseperspektivet oppsummerer naturvariasjonens grunnleggende egenskaper i tre punkter:

1. **Enkeltmiljøvariabler som forklarer variasjon i artssammensetning samvarierer med hverandre, og artene responderer på den samlede miljøvariasjonen, ikke på hver miljøvariabel for seg** (Whittaker 1967). Derfor er det abstrakte begrepet "kompleks miljøvariabel" (se kapittel 2.7.4) særlig egnet til å beskrive og forstå artenes respons på miljøet. [Merk at begrepet "forklare variasjon i artssammensetning" her skal forstås reint statistisk, det vil si som andel av variansen i en responsvariabel som uttrykker artssammensetningsvariasjon (f.eks. ruteanalysers plassering langs en ordinasjonsakse) som kan forklares av registrerte miljøvariabler i en regresjonsanalyse (se @kryssref kapittel 2.3 og 2.7.5).]
2. **I de fleste økosystemer forklarer noen få (to, tre, kanskje fire) komplekse miljøvariabler mesteparten av den variasjonen i artssammensetning som kan forklares av miljøvariasjon.** Hvilke komplekse miljøgradienter som forklarer mest variasjon i artssammensetning varierer mellom systemer. Dette understøttes av ordinasjonsanalyser av artssammensetningsdatasett, som viser at det bare unntaksvis er mulig å identifisere flere enn tre tolkbare gradienter i artssammensetning (f.eks. R. Økland 1990, T. Økland 1996, R. Økland et al. 2001, Liu et al. 2008), og gjelder på tvers av taksonomiske og geografisk avgrensede artsutvalg, som f.eks. karplanter i Norge (Pedersen 1990), jordboende insekter på Åland (Niemelä et al. 1985), mykorrhizasopp i Solhomfjell-området i Gjerstad i Agder (Bendiksen et al. 2004) og epifyttiske pyrenomyceter på *Salix* i Nord-Skandinavia (Mathiassen & Økland 2007). Begrepet hovedkompleksmiljøvariabel brukes i forbindelse med typeinndeling av økosystemer i NiN for å betegne de få komplekse miljøgradientene som kan forklare mesteparten av den variasjonen i artssammensetning innenfor en natursystemhovedtype som kan forklares av miljøvariasjon [se Halvorsen et al. (2019a) og kapitlene 4.3.2 og 5.5.2].
3. **Arter forekommer innenfor et begrenset intervall langs hver komplekse miljøgradient** fordi den genetiske variasjonen som kan opprettholdes innenfor en populasjon av individer som kan utveksle gener ved kjønnet formering er begrenset. Den kontinuerlige avveilingen (eng.: *trade-offs*) mellom uforenlige egenskaper som hver for seg er gunstige (Tilman 1990) er en av de aller viktigste økologiske aspektene ved naturlig seleksjon. Eksempler på slik avveiling er mellom store frø med mye opplagsnæring som er tilpasset spiring på skyggefulle steder med etablert vegetasjon og små frø som spres effektivt med vinden. Disse endepunktene for en gradient i planteegenskaper er ikke forenlige. Avveiling innebærer økofysiologiske begrensninger av artenes muligheter til å overleve utenfor gitte toleransegrenser langs hver komplekse miljøgradient, og begrenser derfor hver arts forekomstområde langs hovedkompleksmiljøgradientene til et avgrenset intervall. At arter forekommer innenfor et avgrenset intervall langs komplekse miljøgradienter er altså et uttrykk for den økologisk strukturerende prosessen "begrenset fysiologisk toleranse for påvirkninger utenfra" (kapittel 3.2), det vil si miljøstress og forstyrrelse (kapittel 3.3). Innenfor sine toleransegrenser har arten positiv *fitness*. Begrepet *fitness*, som kanskje kan oversettes til norsk som tilpasningsdyktighet, er et demografisk begrep som gjerne defineres som "*gjennomsnittlig antall avkom i neste generasjon per individ i gjeldende generasjon*". Positiv *fitness* betyr en forventet økning i populasjonsstørrelsen over tid, gitt at andre forhold ikke spiller inn.

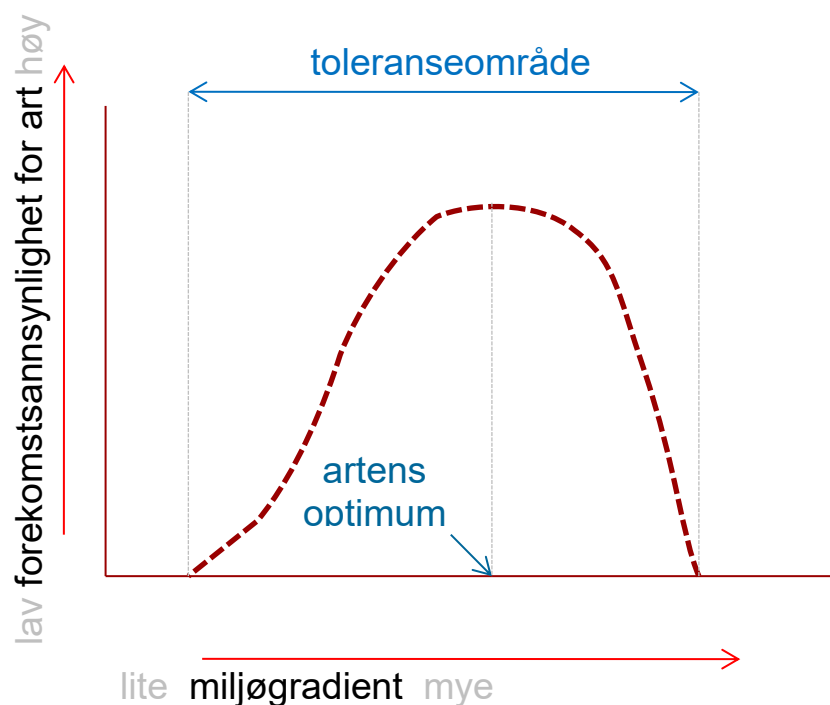


Fig. 26. Den unimodale (entoppete) artsresponsmodellen. Arters respons på komplekse miljøgradienter følger i store trekk en klokkeformet kurve, definert av et optimum der arten når sin maksimale forekomstsannsynlighet og/eller mengde og artens toleransegrenser. Fra Halvorsen et al. (2019a: Fig. A1–4).

4.3 Konseptuelle modeller for naturvariasjon

4.3.1 Den entoppete artsresponsmodellen

Gradientanalyseperspektivet er grunnlaget for *konseptualisering* av naturvariasjonen i NiN, det vil si valg av begreper for å beskrive naturvariasjonen og modeller for å visualisere disse begrepene. Den enkleste og mest grunnleggende av disse modellene er den entoppete artsresponsmodellen (Fig. 26), som konseptualiserer det tredje punktet i gradientanalyseperspektivet. Modellen viser hvordan artenes forventete respons varierer langs en (kompleks) miljøgradient. Artsresponsen kan beskrives på flere måter. Som samlebegrep for observert artsrespons brukes i NiN begrepet **artsmengde**, det vil si "*kvalitativ (forekomst eller fravær) eller kvantitativ tilstedeværelse av en art innenfor en observasjonsenhet*". Prosentvis dekning og smårutefrekvens i en vegetasjonsrute er eksempler på kvantitative artsmengdemål [se R. Økland (1990) og Wilson (2011) for flere eksempler]. Konkrete observasjoner av en arts respons på en miljøgradient kan vises grafisk som punkter i et diagram der den vertikale plasseringen av hvert enkelt punkt viser artens mengde i en observasjonsenhet og punktets plassering langs den horisontale akse viser miljøvariabelverdien (Fig. 27a).

For å beskrive allmenngyldige trekk, må de konkrete observasjonene i Fig. 27a generaliseres. Artsresponsmodeller er generaliserte mønstre i arters observerte mengdefordeling. Første skritt i generaliseringsprosessen er beregning av **aggregert artsmengde**, et "*samlebegrep for artsmengde*,

aggregert for et utvalg av observasjonsenheter". Den gjennomsnittlige smårutefrekvensen i hvert intervall langs en miljøgradient er et eksempel på hvordan artsmengdeobservasjoner kan aggregeres (Fig. 27b). Modellen i Fig. 27c, som viser artens respons på miljøgradienten innenfor et større område på grunnlag av all relevant informasjon, representerer et tredje, stort generaliseringssteg; et skifte av fokus fra artens respons på en enkeltvariabel som pH til artsresponsen på en kompleks miljøvariabel, f.eks. ved å se på pH som uttrykk for variasjonen langs en kompleks kalkinnholdsgradient. Relasjonen mellom enkle og komplekse miljøgradienter er drøftet i kapittel 2.7.4.

Den entoppete artsresponsmodellen sier at en art har to toleransegrenser og at den, mellom toleransegrensene, har et optimum, det vil si et punkt eller kort intervall langs den komplekse miljøgradienten der arten når sin maksimale artsmengde eller *fitness*. Utenfor toleransegrensene mangler arten (Fig. 26, 27c). Artens respons på den komplekse miljøgradienten beskriver altså en entoppet (unimodal, klokkeformet) kurve (Fig. 26).

Denne enkle modellen er en grov generalisering. Det finnes mange artssammensetningsdatasett der et fåtall eller ingen av artene framviser fullstendige, klokkeformete responskurver langs miljøgradientene. Et eksempel på dette er datasettet med registreringer av i alt 212 karplante-, mose- og lavararter i 150 ruteanalyser á 1 m² i "sumpskog" i Østmarka (Lørenskog, Ski og Enebakk kommuner, Akershus; R. Økland et al. 2001). Ytterst få arter har fullstendige, klokkeformete forekomstsannsynlighetskurver langs de to viktigste lokale komplekse miljøgradientene, kalkinnhold og tørrleggingsvarighet (Rydgren et al. 2003). Det er mange mulige årsaker til avvik fra den ideelle, symmetriske, entoppete artsresponskurven (Halvorsen 2012): (1) Responskurvens form bestemmes først og fremst av hvor stor variasjon i artssammensetning det er langs den aktuelle komplekse miljøgradienten. Det er sjelden mer enn én kompleksgradient innenfor et økosystem som gir opphav til så mye variasjon i artssammensetning at hele toleranseområdet til en art fanges opp. Derfor blir artsresponskurver med fullstendig klokkeform sjelden funnet i empiriske datasett. Svært liten variasjon i artssammensetning langs en gradient og flate responskurver er et uttrykk for at miljøgradienten har liten betydning for et flertall av artene (2) En responskurve blir kuttet av (trunkert) mot den ene eller begge sidene når undersøkelsesområdet ikke omfatter hele artens toleranseområde.

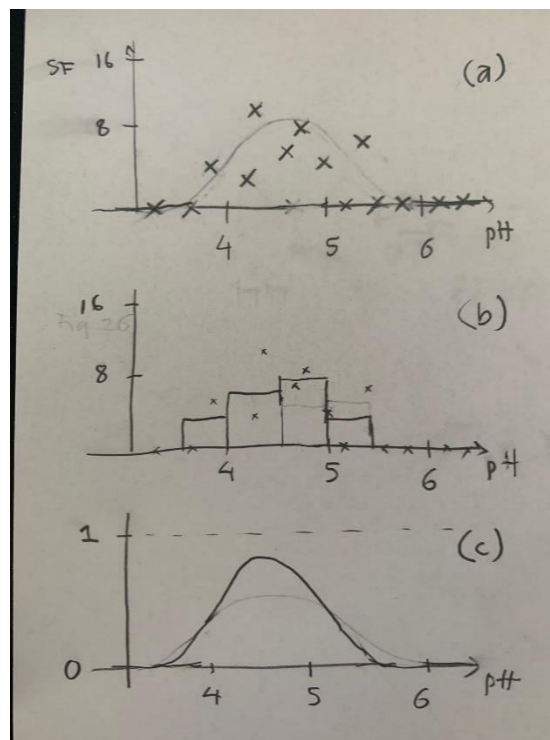


Fig. 27. Konkrete og generaliserte artsresponskurver. (a) Observasjoner av en arts respons på den komplekse miljøgradienten kalkinnhold, som er representert ved pH, er målt i jordprøver. Artsresponsen uttrykkes som smårutefrekvens (antall småruter av totalt 16 som ei 1 m² rute er delt inn i). Kryssene angir hver enkelt observasjon. (b) Generalisering av observasjonene i (a) i form av et søylediagram som angir gjennomsnittlig smårutefrekvens i hvert intervall med bredde 0,5 pH-enheter. (c) Generalisering av resultatene i (b) og en lang rekke andre datasett til en artsresponsmodell som sier hvordan artens forekomstsannsynlighet (sannsynligheten for å finne arten i en 1 m² stor rute) i det store og hele (f.eks. i Norge) varierer langs kalkinnholdsgradienten.

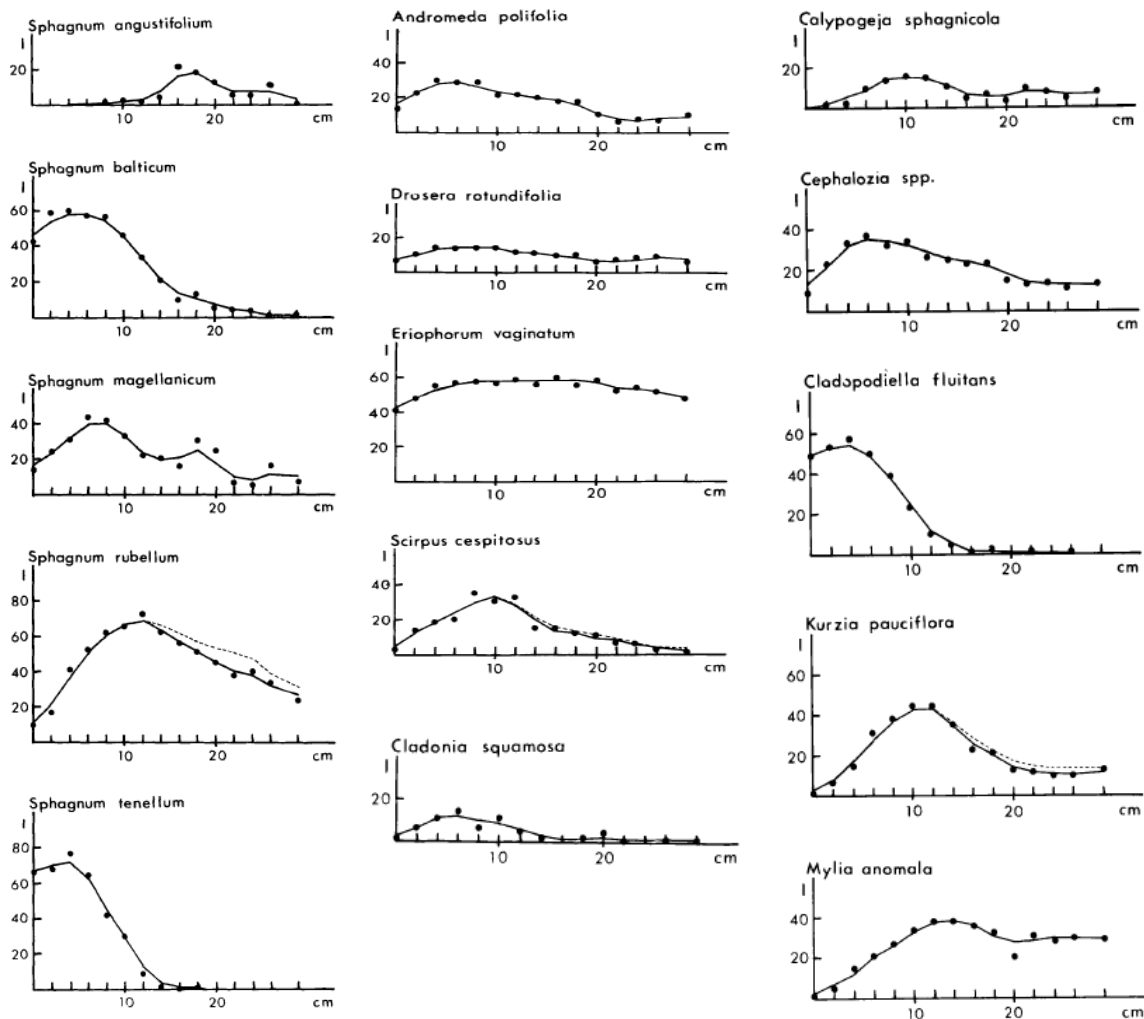


Fig. 28. Artsresponskurver for et utvalg arter på Nordre Kisselbergmosen (Marker, Østfold), uttrykt som aggregert artsmengde på en skala fra 0 til 100 for hvert 2 cm-intervall langs en gradient i median avstand til grunnvannsspeilet. Punktene angir empiriske verdier, kurven angir et løpende gjennomsnitt. Fra Halvorsen (1986b).

Eksempler på dette i sumpskogsdatasettet er arter som også finnes på fastmark langs tørrleggingsvarighetsgradienten. Blåbær finnes på de tørreste tuene i sumpskogen, men har sin hovedforekomst på enda tørrere steder på fastmark. Artens toleransegrense mot uttørkingsutsatte steder kommer derfor ikke til uttrykk i responskurver langs gradienten i avstand til grunnvannsspeilet i sumpskogsdatasettet, mens artens grense mot fuktige miljøer kommer klart fram. (3) Et takson må være genetisk homogent; det vil si at det ikke omfatter distinkte grupper med ulike, genetisk betingete miljøkrav. R. Økland (1986b) beskriver den svakt tretoppete responskurven til kjøttorvmose *Sphagnum magellanicum* i myr langs en gradient i median avstand til grunnvannsspeilet (se Fig. 28) og framsetter som en mulig forklaring at taksonet egentlig er heterogent. Over 30 år etter viser Hassel et al. (2018) at "*S. magellanicum*" består av tre taksa med ulik økologi og utbredelse. To av disse, kjøttorvmose (i snever forstand) *S. medium* Limpr. og abelstorvmose *S. divinum* Flatberg & Hassel finnes i Norge. Disse to artene har sine optima henholdsvis ved liten og stor avstand til grunnvannsspeilet og møtes omkring

responskurvens midtre, svake topp. (4) Responsen på én kompleks miljøgradient kan modifieres av at én eller flere andre gradient(er) har betydning for artssammensetningen bare i én del av den gradienten vi studerer responsen på (Austin et al. 1984). (5) Responskurvens symmetri (grad av skjevhet) påvirkes av hvilken skala som brukes for å angi plassering langs den komplekse miljøgradienten (R. Økland 1986a, Minchin 1989, Austin 1990). Skalering av gradienter i enheter som uttrykker variasjon i artssammensetning gjør artenes responskurver gjennomgående mer symmetriske (R. Økland 1986b). Temaet skalering av komplekse miljøgradienter blir drøftet i kapittel 4.5.

4.3.2 Det økologiske rommet

Gradientanalyseperspektivet åpner for to svært nyttige konseptuelle økologiske "rommodeller" (Austin 2002, Halvorsen 2012) for naturvariasjon på økosystemnivået. Disse modellene plasserer lokaliteter (observasjonssteder) i et koordinatsystem, og viser hvor like eller forskjellige egenskaper lokalitetene har (se R. Økland 1990a, Halvorsen 2012, Halvorsen et al. 2020).

Miljøgradientrommet er "det konkrete (konseptuelle) geometriske rommet med utvalgte, målbare miljøgradienter som akser" og det **økologiske rommet** er "det abstrakte (konseptuelle) geometriske rommet med hovedkompleksmiljøgradientene som akser". Med **hovedkompleksmiljøgradient** menes "en blant få, vanligvis en, to eller tre, komplekse miljøgradienter som minst gir et betydelig bidrag til å forklare variasjon i artssammensetning innenfor et økosystem". Begrepet "betydelig variasjon" har en konkret betydning, se kapittel 5.4.3.

Observasjonsenheter (Fig. 29a) eller egenskaper (f.eks. artsmengde) som er registrert i observasjonsenhetene (Fig. 29b) plasseres i miljøgradientrommet på grunnlag av målte eller estimerte verdier for de miljøgradientene som definerer aksene. Det økologiske rommet er en generalisering av miljøgradientrommet, med komplekse miljøgradienter som akser. Posisjoner i det økologiske rommet kan ikke måles, men må estimeres på grunnlag av analyser eller ekspertvurderinger.

Det økologiske rommet visualiseres oftest som et rettvisklet koordinatsystem, men i tilfeller der hovedkompleksgradientene ikke er helt uavhengige av hverandre, ville kanskje en modell med akser

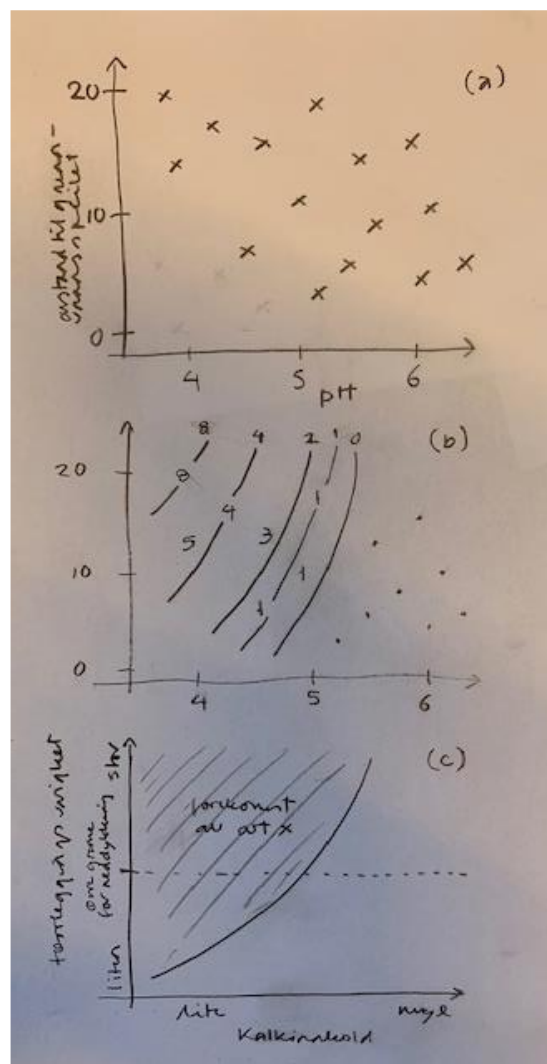


Fig. 29. Konseptualisering av gradientanalyseperspektivet i form av økologiske rommodeller. (a,b) Miljøgradientrom for myr eller sumpskog med pH og avstand fra torvoverflata til grunnvannsspeilet som akser. (a) Viser plasseringen av 15 observasjonspunkter og (b) viser observert smårutefrekvens for en gitt art på disse 15 lokalitetene. (c) Generalisering av miljøgradientrommet i (a) og (b) til et økologisk rom med to komplekse miljøgradienter, kalkinnhold og tørrelagingsvarighet, som akser.

som ikke står vinkelrett på hverandre gitt et riktigere bilde. Fig. 29a viser en situasjon med negativ sammenheng mellom de to miljøgradientene som vises på aksene; avstanden til grunnvannsspeilet og pH i torva i myr. Dette er et realistisk eksempel; den negative sammenheng skyldes kjemiske prosesser i torva som gjør at gjennomluftet torv (stor avstand til grunnvannsspeilet) oftest er surere enn vannmettet torv på samme myr (Malmer 1962, Tyler 1981, R. Økland et al. 2001). Når avhengige kompleksgradienter vises i et rettvinklet koordinatsystem, hender det at ikke alle deler av koordinatsystemet fylles med punkter.

Eksemplene i Fig. 28 viser et miljøgradientrom og et økologisk rom med to akser. Ifølge gradientanalyseperspektivet kan imidlertid antallet hovedkompleksgradienter være større enn to. Variasjon langs tre gradienter kan til nød visualiseres i et koordinatsystem med tre akser, men når antallet kompleksgradienter er større enn tre, er visualisering i vanlig forstand ikke lenger mulig. Matematisk er det imidlertid helt uproblematisk å forestille seg et firedimensjonalt økologisk hyperrom, det vil si et rettvinklet koordinatsystem med fire uavhengige komplekse miljøgradienter som akser. Det abstrakte økologiske rommet er derfor en meningsfull generalisering uansett antallet hovedkompleksgradienter.

Forestillingen om økologiske gradienter som akser i et n-dimensjonalt økologisk hyperrom er ikke ny; men solid rotfestet i økologisk teori (Hutchinson 1957b, Whittaker 1967, R. Økland 1990a, Halvorsen 2012).

Størstedelen av miljøvariasjonen kan best beskrives ved bruk av kontinuerlige variabler, men en god del miljøvariasjon må også oppfattes som kategorisk (se kapittel 2.7.3). Kategoriske miljøvariabler som kan betraktes som ordnete faktorvariabler (se kapittel 5.4.3 for definisjon av ulike statistiske variabeltyper), det vil si at klassene kan ordnes på en meningsfull måte fra liten til stor e.l., kan benyttes som akser i et miljøgradientrom eller økologisk rom som om de var klinale variabler, det vil si uttrykte gradvis variasjon. Et eksempel på en ordnet klassesdelt miljøvariabel er dominerende kornstørrelse i sedimenter på ferskvannsbunn. Variasjonen i enkeltmiljøvariabelen kornstørrelse er i prinsippet kontinuerlig, fra den fineste leira med kornstørrelser $< 1 \mu\text{m}$ til blokker med diameter $> 4 \text{ m}$. På grunn av kohesjon mellom silt- og leirpartikler, er imidlertid fin sand det lettest eroderbare substratet (Hjulström 1935, Dingman 2009). Kornstørrelsen kan derfor ikke benyttes direkte som kompleks miljøvariabel som uttrykk for substratets eroderbarhet med mindre man ser på variasjon i kornstørrelser innenfor et avgrenset intervall. Ikke-ordnete faktorvariabler, det vil si kategoriske miljøvariabler med klasser som ikke kan ordnes i en "naturlig" rekkefølge, kan konseptualiseres ved å opprette et økologisk rom for hver klasse. Dette innebærer en generalisering av den økologiske rommodellen, som drøftes videre i kapittel 4.4.

4.3.3 CURS-modellen

Artsresponskurver med hensyn til "lange" hovedkompleksmiljøgradienter, det vil si gradienter som fanger opp stor variasjon i artssammensetning, har en form som følger den entoppete artsresponsmodellen (eventuelt kuttet av i én eller begge ender). Det betyr imidlertid ikke at artene har like responskurver; tvert imot finnes stor variasjon mellom arter med hensyn til formen på kurvene (Rydgren et al. 2003, Halvorsen 2012). CURS-modellen ("*core-urban-rural-satellite species model*"; Collins et al. 1993) er en svært nyttig konseptuell modell for å generalisere arters respons på hovedkompleksmiljøgradienter. Denne modellen er navnsatt etter fire artsresponsmønstre som kombinerer smalt eller bredt toleranseintervall med liten eller stor maksimal artsmengde (Fig. 30). De fire artsresponsmønstrene er **kjerneart** (C-art; *core species*) "*art med stor maksimal mengde og bredt toleranseintervall (relativt til andre arter) langs en viktig kompleks miljøgradient*"; **urban art** (U-art; *urban species*) "*art med stor maksimal mengde og smalt toleranseintervall (relativt til andre arter) langs en viktig kompleks miljøgradient*"; **rural art** (R-art; *rural species*) "*art med liten maksimal mengde og*

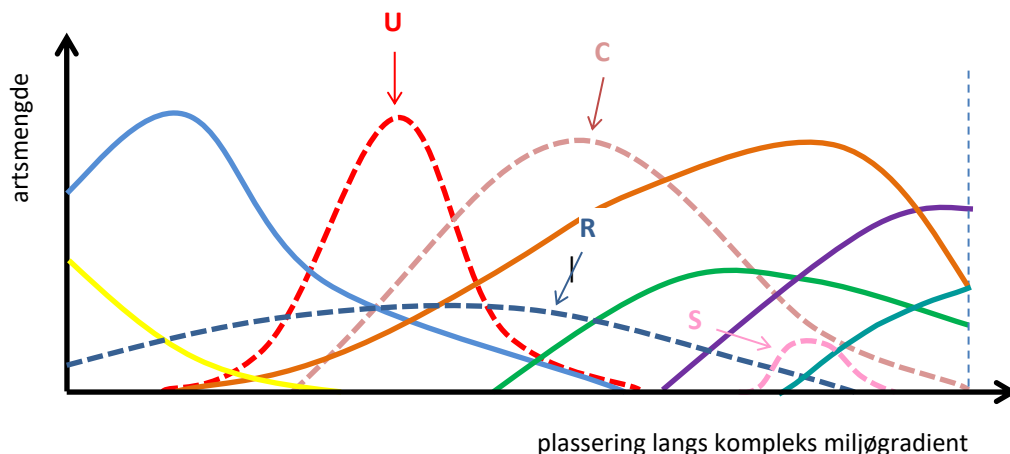


Fig. 30. Generaliserte artsresponskurver for 10 arter langs en kompleks miljøgradient (det vil si langs én dimensjon i et økologisk rom). Inndelingen i fire kategorier av artsresponsmønstre i henhold til CURS-modellen er eksemplifisert med arter hvis mengde er angitt med stipla linjer: C = kjerneart (*core species*), U = urban art (*urban species*), R = rural art (*rural species*), S = satellittart (*satellite species*).

breit toleranseintervall (relativt til andre arter) langs en viktig kompleks miljøgradient" og satellittart (S-art; satellite species) "art med liten maksimal mengde og smalt toleranseintervall (relativt til andre arter) langs en viktig kompleks miljøgradient".

Det er en allment akseptert oppfatning at flesteparten av artene faller i gruppene C og S (Raunkiær 1918, Dahl 1957, Hanski 1982), og at S-arter er særlig vanlige ["det er vanlig å være sjelden og sjelden å være vanlig"; Bratli et al. (2006)]. Denne oppfatningen kom til uttrykk i forløperen for CURS-modellen, "*core-satellite species hypothesis*" (Hanski 1982), som i sin tur bygget på "Raunkiærs frekvenslov" (Raunkiær 1918, Dahl 1960). "Frekvensloven" predikerer at i et homogent sett av artsobservasjoner, det vil si et utvalg registreringer av artenes mengder i observasjonenheter fra samme økosystem, vil fordelingen av artenes frekvenser beskrive en totoppet kurve. Det er det samme som å si at artene stort sett kan fordeles på "vanlige" og "sjeldne", med relativt få arter i en mellomstilling. U- og R-arter forekommer imidlertid også, med hyppighet som varierer mellom datasett (R. Økland 1989a, Collins et al. 1993, van Son & Halvorsen 2014).

4.4 Den generelle økodiversitetsmodellen

Gradientanalyseperspektivet og det økologiske rommet adresser variasjon i artssammensetning som respons på komplekse miljøgradienter, det vil si kontinuerlig variasjon på økosystemnivået (se kapittel 2.6.1). Både gradientanalyseperspektivet og den økologiske rommodellen kan imidlertid generaliseres. Utvidelsen av gradientanalyseperspektivet til også å inkludere andre naturmangfoldnivåer betegnes [det] **generaliserte gradientanalyseperspektivet**, som innebærer "*en forståelse av naturvariasjon som er basert på gradientrelasjoner (i vid forstand) mellom karakteriserende naturegenskap og karakteriserende kilder til variasjon*". De to nøkkelbegrepene i dette utvidete perspektivet er **karakteriserende naturegenskap**, definert som "*observerbar egenskap eller sett av observerbare naturegenskaper som karakteriserer natur på et gitt økodiversitetsnivå*", og **karakteriserende kilde til variasjon**, definert som "*naturegenskap som forklarer variasjon i karakteriserende naturegenskap på et økodiversitetsnivå*". Det økologiske rommet kan generaliseres til en **generell økodiversitetsmodell**

(*general ecodiversity model*; Halvorsen et al. 2020), det vil si "en konseptuell geometrisk modell som viser variasjon i karakteriserende naturegenskap som funksjon av variasjon i karakteriserende kilde(r) til variasjon". De naturegenskapene som oftest tas i betraktning når gradientanalyseperspektivet benyttes på økosystemnivået, er artssammensetningen og variasjonen langs lokale miljøgradienter, men modellen kan også benyttes med regional miljøvariasjon eller korttidsmiljøvariasjon på aksene. Modellen kan benyttes gradierter og for ordnete faktorvariabler, det vil si variabler med naturgitte trinn, som kan ordnes i en logisk rekkefølge (f.eks. tettheten av liggende død ved på skogbunnen, fordelt på liten, middels og stor tetthet). Den kan imidlertid ikke uten videre brukes for ikke-ordnete faktorvariabler, f.eks. "spesialsubstrater" på havbunnen: svampspikelbunn, korallbunn, ruglbunn og skjellsand. For disse må det opprettes ett økologisk rom for hver klasse, dvs. ett rom for svampspikelbunn, ett rom for skjellsand, etc. Innenfor hvert spesialsubstrat kan variasjonen langs relevante komplekse miljøgradienter visualiseres som et klassespesifikt (her: substratspesifikt) økologisk rom.

Både klinale (miljøgradienter) og naturlig klassesdelte variabler (miljøfaktorer) kan "forklare" variasjon i artssammensetning, akkurat som både kontinuerlige variabler og faktorvariabler kan forklare variasjon i en responsvariabel i en generalisert lineær modell (GLM). Begrepet

hovedkompleksmiljøvariabel benyttes som et fellesbegrep for variabler som uttrykker gradvis og naturlig klassesdelt variasjon; "*en blant få, vanligvis én, to eller tre, komplekse miljøvariabler som minst gir et betydelig bidrag til å forklare variasjon i artssammensetning innenfor et økosystem*".

Den generelle økodiversitetsmodellen kan brukes på andre økodiversitetsnivåer enn økosystemnivået ved å velge andre responsvariabler (egenskaper som visualiseres; den karakteriserende naturegenskapen) enn arters mengde og andre forklaringsvariabler (akser; karakteriserende kilder til variasjon) enn komplekse miljøgradienter. Den generelle økodiversitetsmodellen kan benyttes på ethvert økodiversitetsnivå der det gir mening å peke ut karakteriserende naturegenskap og se på denne som en respons på karakteriserende kilde(r) til variasjon. Begrepene **hovedkompleksgradient** og **hovedkompleksvariabel**, definert henholdsvis som "*en blant få, vanligvis én, to eller tre, komplekse gradienter i en karakteriserende kilde til variasjon som minst gir et betydelig bidrag til å forklare variasjon i den karakteriserende naturegenskapen innenfor en enhet på et gitt økodiversitetsnivå*" og "*en blant få, vanligvis en, to eller tre, komplekse variabler i en karakteriserende kilde til variasjon som minst gir et betydelig bidrag til å forklare variasjon i den karakteriserende naturegenskapen innenfor en enhet på et gitt økodiversitetsnivå*", er paralleller til hovedkompleksgradienten og hovedkompleksmiljøvariabelen (se kapittel 4.2).

Denne generelle økodiversitetsmodellen åpner for å konseptualisere naturvariasjon på andre økodiversitetsnivåer enn natursystem (Willis & Whittaker 2002, McGill 2010) ved valg av annen karakteriserende naturegenskap enn artssammensetning (andre responsvariabler) og andre karakteriserende kilde(r) til variasjon enn komplekse miljøvariabler. Den åpner også for å konseptualisere naturvariasjon på natursystemnivået ved andre valg av en annen karakteriserende naturegenskap og/eller andre kilde(r) til variasjon. For eksempel vil en økodiversitetsmodell for økosystemer (natursystemer) med regional miljøvariasjon som eneste karakteriserende kilde til variasjon adressere regionale mønstre, f.eks. variasjon mellom økoregioner (Bailey 2014, Dinerstein et al. 2017) eller biogeografiske regioner (Ahti et al. 1968, Moen 1998, Bakkestuen et al. 2008).

Naturkompleksnivået er et sekundært økodiversitetsnivå som adresserer variasjon på en grovere romlig skala enn natursystemnivået (se kapittel 2.6.3). Definisjonen av naturkompleks – "kompleks av natursystemer som ... utgjør en funksjonell ... enhet" – peker på natursystemer som et opplagt valg av karakteriserende naturegenskap på dette nivået. Dersom natursystemene (økosystemene) deles inn i typer som omfatter et intervall langs hver av hovedkompleksmiljøgradientene, kan naturkompleks konseptualiseres i en økodiversitetsmodell. Denne kan ha de samme

komplekse miljøgradienter som i relevante natursystemer som akser, men skiller seg ved å ha natursystemsammensetning som karakteriserende naturegenskap.

Naturkomponenter, "miniøkosystemer" i større økosystemenheter, skiller seg bare fra natursystemer ved å representere andre, finere skalaer. Dødvedenheter i skog (se kapittel 2.6.3) har for eksempel mindre romlig utstrekning enn skogøkosystemet de er del av, og dessuten kortere varighet i tid. Mens skogøkosystemet ikke har noen "levealder", kan et dødvedsystem (f.eks. en liggende granstokk med løs ved) på et sted der produktiviteten er høy og fuktighetsforholdene optimale for nedbrytning brytes ned i løpet av få tiår (Harmon et al. 1986, Storaunet et al. 2000). Levende og døde trær som naturkomponenter kan imidlertid ha bemerkelsesverdig lang levetid. Sjøl et treslag som gran kan, til tross for sin relativt løse ved, nå en alder på 450 år (Rolstad et al. 1996). Treslag med hardere ved blir eldre; i Nord-Sverige er det registrert over 800 år gamle furutrær og over 1000 år gammel einer (Engelmark & Hofgaard 1985). Kongeeika (dansk: *kongeege*) i Jægerspris Nordskov på Nord-Sjælland anses å være Nordens eldste tre, med alder anslått til 1 500–2 000 år (<http://www.da.wikipedia.org/wiki/Kongeege>). Også dødvedenheter kan ha lang varighet. Niemelä et al. (2002) beskriver gamle, stående og liggende dødvedenheter av furu, såkalte kelogadder og kelolæger, fra Inari Lappland (N. Finland). De eldste kjente kelo-elementene oppgis til å ha dødd i 1539 (intakt, stående dødt tre), 1167 (høystubbe) og 1153 (læger). Det viser at furutrær kan ha "levetid" på mange hundre år i hver av fasene levende tre, stående død ved og liggende død ved.

Det finnes ingen tradisjon for å betrakte naturvariasjon på landskapstypenivået i et gradientperspektiv (Simensen et al. 2018). Arbeidet med landskap fram mot NiN versjon 2 har imidlertid vist at gradientanalyseperspektivet lar seg generalisere til landskapstypenivået ved å betrakte landskapets innhold av landskapselementer som karakteriserende naturegenskap. Med **landskapselement** menes "*naturlig eller menneskeskapt objekt, enhet eller egenskap, inkludert naturtypearealerenheter på natursystem- og natursystemkompleksnivåene, som lar seg identifisere og observere på en landskapsrelevant romlig skala*" (Simensen et al. 2018, Zarnetske et al. 2019). En økodiversitetsmodell for landskapstypenivået forutsetter at også karakteriserende kilder til variasjon i landskapets elementinnhold lar seg identifisere. Eksempler på **komplekse landskapsgradienter**, det vil si "*parallel, gradvis variasjon i naturegenskaper som forklarer samvariasjon mellom forekomst, mengde og/eller fordeling av landskapselementer*", er intensiteten av (geologiske) erosjons- og sedimentasjonsprosesser som gir opphav til variasjon i terreng- og landformer, og intensiteten av menneskers bruk av arealer og andre naturressurser, f.eks. omfang av infrastruktur og preg av jordbruk. Begrepet **kompleks landskapsvariabel**, "*parallel variasjon i naturegenskaper som forklarer samvariasjon mellom forekomst, mengde og/eller fordeling av landskapselementer*" er et fellesbegrep for klinal og kategorisk landskapsvariasjon, det vil si komplekse landskapsgradienter og komplekse landskapsfaktorer. Den komplekse landskapsgradienten er en direkte parallell til den komplekse miljøgradienten på økosystemnivået, og samvariasjonen mellom landskapselementsammensetningen og den komplekse landskapsgradienten er en parallell til økoklinen. Komplekse landskapsvariabler er uttrykk for abiotisk eller biotisk, naturgitt eller menneskebettinget miljøvariasjon (i vid forstand), med variasjon som fortrinnsvis kommer til uttrykk på fin regional romlig skala. De innordnes derfor i kategorier for regional miljøvariasjon i naturegenskapstreet (Fig. 3).

4.5 Skalering av aksene i økodiversitetsrommet

Mens miljøvariabelrommets akser (Fig. 29a,b) er skalert i enheter som uttrykker variasjon langs en konkret, observerbar miljøvariabel, er x-aksen i økodiversitetsrommene i Fig. 29c og 30 tegnet uten skala for å vise at det ikke er opplagt hvilken enhet som bør benyttes for å angi posisjon langs en

abstrakt, kompleks gradient, verken i den generelle økodiversitetsmodellen eller, mer spesifikt, i den økologiske rommodellen for natursystemnivået.

Det har blitt hevdet at det i prinsippet er likegyldig (*arbitrary*) hvordan gradienter blir skalert og at alle måter å skalere gradienter derfor er like gyldige (f.eks. Minchin 1989). Artsresponskurvens form, for eksempel hvorvidt den er symmetrisk eller skjev, er imidlertid akseptert som en viktig beskrivende egenskap (Austin 1990, 2005, R. Økland 1990a, 1992, Austin & Gaywood 1994, Oksanen & Minchin 2002, Halvorsen 2012). Gradientanalyseperspektivets punkt 1 sier at arter ikke responderer på kjemiske og fysiske variabler enkeltvis, men på komplekser av miljøvariabler. Derfor kan heller ingen enkelt miljøvariabel (eller kombinasjon eller transformasjon av enkeltmiljøvariabler) "forklare" all artsrespons på den komplekse miljøvariabelen. Én bestemt måte å skalere aksene i det økologiske rommet, som tar høyde for kompleksiteten i art-miljørelasjonene, peker seg derfor ut som intuitivt meningsfull: skalering i enheter som uttrykker *graden av endring i artssammensetning* (Hill & Gauch 1980, R. Økland 1986a, 1990a, 1992). Wilson & Mohler (1983) skriver (oversatt) at "variasjon i artssammensetning er essensen av økologiske gradienter, og miljøvariasjon har økologisk betydning i den grad den gir opphav til variasjon i artenes relative mengde". Derfor er **økologisk avstand**, det vil si "*grad av forskjell i artssammensetning som uttrykk for forskjell i miljøforhold og økologiske prosesser*", et nøkkelbegrep. Økologisk avstand kan imidlertid operasjonaliseres på mange måter fordi måleenheten, 1 økologisk avstandsenhet, kan defineres på mange ulike måter. I NiN 2 (Halvorsen et al. 2015a) og i NiN 3 blir **én økologisk avstandsenhet (1 ØAE)** definert som "*den økologiske avstanden som svarer til en forskjell i artssammensetningen mellom to systemer som sammenliknes, hvert system representert med en generalisert artsliste, på 0,25 PD-enheter, det vil si at nær en fjerdedel av artssammensetningen skiftes ut*". Denne tekniske definisjonen er motivert for og drøftet i Halvorsen et al. (2015a: Kapittel B2 og Vedlegg 2–5), og vil ikke bli uttømmende forklart her. Kortversjonen er at generaliserte artslister er fullstendige artslister som tilfredsstiller en lang rekke krav som gjør dem sammenliknbare og dermed egnet for beregning av økologisk avstand. PD er en forkortelse for **proporsjonal dissimilaritet**, "*summen, over alle arter som finnes i minst en av to sammenliknete observasjon enheter, av absoluttverdien av parvise forskjeller mellom artsmengder, dividert med summen av artsmengdene i de to observasjon enhetene*". Denne definisjonen uttrykker det samme som formelen for PD mellom par av artsmengdeobservasjoner i artslister fra observasjon enheter j og k ,

$$PD(j, k) = \frac{\sum_{i=1}^m |x_{ij} - x_{ik}|}{\sum_{i=1}^m x_{ij} + \sum_{i=1}^m x_{ik}},$$

der x_{ij} er mengden av art i i artsliste j , x_{ik} er mengden av art i i artsliste k , og m er det totale antallet arter i artslistedatasettet. PD-indeksen varierer mellom 0 (ingen ulikhet; fullstendig lik artssammensetning) og 1 (ingen arter felles). 0,25 PD-enheter svarer, grovt sett, til 25 % forskjell i artssammensetningen. En rekke andre enheter for variasjon i artssammensetning er i bruk. De to mest brukte ordinasjonsmetodene, DCA og NMDS, skalerer aksene i enheter som uttrykker variasjon i artssammensetning. S.D.-enheten i DCA (*standard deviation unit*; Hill 1979, Hill & Gauch 1980) er basert på en analogi med standardavviket til en idealisert artsresponskurve som følger funksjonen for punktsannsynligheten i normalfordelingen, mens H.C.-enheten i NMDS (*half change unit*; Whittaker 1960, van Son & Halvorsen 2014) er basert på proporsjonal ulikhet og svarer til en forskjell i artssammensetning som gir en PD-verdi midt mellom (derfor *half change*) observasjon enheter som er maksimalt like og observasjon enheter uten arter felles. Siden definisjonen av disse enhetene vektlegger ulike egenskaper ved dataene, er det ikke mulig å oversette presist mellom dem. Halvorsen et al. (2015a) viser at 1 S.D.-enhet tilsvarer 1,25–1,65 ØAE, mens 1 H.C.-enhet tilsvarer 2,0–2,5 ØAE.

Komplekse miljøgradienter som er skalert i økologiske avstandsenheter, uavhengig av om det er NiN-definisjonen av ØAE, S.D.- eller H.C.-enheter som blir benyttet, har flere egenskaper som er verdt å

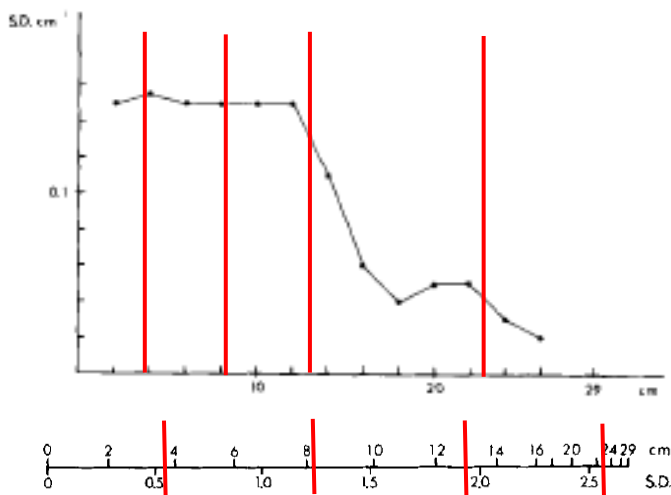


Fig. 31. (a, øverst) Gjennomsnittlig endring i artssammensetning per cm forskjell i median avstand til grunnvannsspeilet på Nordre Kisselbergmosen (Marker, Østfold) 1980–82, uttrykt i S.D.-enheter. (b) Reversert skalering av gradienten; plassering av hvert 2-cm intervall langs den i S.D.-enhetsskalerte gradienten. – De røde loddrette strekene i (a) og (b) angir intervaller med bredde ca. 0,7 S.D.-enheter, som omtrentlig svarer til 1 økologisk avstandsenhet (ØAE) i NiN. Bredden på disse intervallene nær gradientendene tar høyde for at både mindre og større avstander til grunnvannsspeilet enn de som er fanget opp av målepunktene forekommer på myra. Skaleringen av gradientene i S.D.enheter er basert på DCA-ordinasjon. Etter R. Økland (1986b).

merke seg: (1) **Gradientlengden**, det vil si "estimert eller beregnet økologisk avstand mellom endepunktene langs en kompleks miljøgradient", er et uttrykk for den økologiske betydningen av den komplekse miljøgradienten (tilsvarende er økologisk avstand mellom klasser for en kompleks miljøfaktor et uttrykk for faktorens økologiske betydning). (2) Stigningen ("brattheten") på en arts responskurve er et uttrykk for omfanget av variasjon i aggregert artsmengde i et intervall langs gradienten *relativt til* alle andre arters aggregerte mengder i dette intervallet. (3) En skalering av en kompleks miljøgradient i enheter som uttrykker forskjell i artssammensetning, er egentlig en skalering av en økoklin, gradienten i samvariasjon mellom artssammensetning og en kompleks miljøvariabel.

På samme måte som gradientanalyseperspektivet og det økologiske rommet kan generaliseres til henholdsvis et generalisert gradientanalyseperspektiv og et økodiversitetsrom (en generell økodiversitetsmodell), kan den økologiske avstandsenheten

generaliseres til en **økodiversitetsavstandsenhet** (ØDE), en "enhet som uttrykker omfanget av variasjon i den karakteriserende naturegenskapen på et gitt økodiversitetsnivå langs en kompleks variabel som representerer en karakteriserende kilde til variasjon på dette økodiversitetsnivået".

Skalering av aksene i økodiversitetsrommet i økodiversitetsavstandsenheter kan belyses med artsresponskurver langs den enkle miljøgradienten "median avstand til grunnvannsspeilet i myr" som eksempel. Halvorsen (1986b, 1989a) målte avstanden fra torvoverflata til grunnvannsspeilet i målebrønner på myra Nordre Kisselbergmosen (Rødnes, Marker, Østfold) gjennom tre vekstsesonger (1980, 1981 og 1982). Målinger ble gjort hver 8.–10. dag gjennom alle de tre årene i 79 brønner og gjennom 1980 og 1981 i 202 brønner. I tillegg ble målinger gjort på to enkelttidspunkter i 699 brønner. På grunnlag av varighetskurver for avstanden til grunnvannsspeilet i de 79 målebrønnene med fullstendige måleserier, ble den mediane avstanden til grunnvannsspeilet i alle de 699 brønnene beregnet eller estimert. Artssammensetningen (angitt som dekningsgrad for hver art på en skala fra 0 til 5) ble registrert i ei rute på 50 × 50 cm ved hver målebrønn. Rutene ble gruppert i intervaller med bredde 2 cm langs gradienten i median avstand til grunnvannsspeilet. For hver art i hvert intervall ble en aggregert artsmengde beregnet på en skala fra 0 til 100 ved å kombinere artens gjennomsnittlige dekningsgrad med frekvensen i avstandsintervallet (andel av rutene som inneholdt arten). Fig. 28 viser artsresponskurver for et utvalg arter. Et fellestrekk for nesten alle artsresponskurvene er at de

gjennomgående har større helning (er brattere) når avstanden til grunnvannsspeilet er liten (< 10 cm), det vil si i myk- og fastmatter, enn i tuene der avstanden til grunnvannsspeilet er større. Grensa mellom fastmatter og tuer sammenfaller med øvre grense for oversvømmelse, ved en median avstand til grunnvannsspeilet omkring 8–10 cm (R. Økland 1989a). Dette viser at endringen i artssammensetning fra intervall til intervall langs miljøgradienten er større når avstanden til grunnvannsspeilet er liten enn når avstanden er stor. Beregninger av endringen i artssammensetning per cm forskjell i median avstand til grunnvannsspeilet ved DCA-ordinasjonsanalyse av datagrunnlaget for artsresponskurvene bekrefter dette; artssammensetningens endringsrate er konstant fra 0 til 12 cm og avtar deretter til en tredjedel mellom 12 og ca. 17 cm (Fig. 31). Deretter fortsetter den å avta mot de høyeste tuene. Dette viser at en forskjell i artssammensetning på 1 cm oppleves som en mye større endring i miljøforholdene for artene som lever i myk- og fastmatter enn for arter i tuene. Den økologiske forklaringen er at små nivåforskjeller har mye større betydning for artenes overlevelse i myk- og fastmatter, der artene påvirkes direkte av vann gjennom periodevis oversvømmelse og uttørring, isskuring og andre vannrelaterte forstyrrelser enn i tuer, der nivåforskjellene "bare" gir seg utslag i variasjon i fuktighetsforholdene og størrelsen på flekker med sammenhengende gjennomluftet torv. Den fysiologiske forklaringen på dette er at det er en fininnstilt balanse mellom ulike torvmosearternes relative veksthastighet i myk- og fastmatter (Rydin 1986, 1993), og at mange karplantearter er svært følsomme for langvarig oversvømmelse (Bell & Tallis 1974, Crawford 1983).

Eksemplet viser at variasjonen i artssammensetning langs en (kompleks) miljøgradient per enhet på en fysisk måleskala kan variere mye fra den ene til den andre enden av miljøgradienten (Fig. 31). Dersom gradienten skaleres i økologiske avstandsenheter (ØAE) og 1 ØAE settes lik 0,7 S.D.-enheter, vil 1 ØAE omfatte ca. 4,5 cm forskjell i avstand til grunnvannsspeilet i mykmatter og fastmatter, ca. 10 cm i lave tuer, mens høye tuer vil omfatte et enda større intervall langs vannstandsgradienten (tuer opp til 40 cm ble observert, men de var for få til å bli inkludert i Fig. 31). Eksemplet illustrerer at skalering av komplekse miljøgradienter i enheter som uttrykker grad av endring i artssammensetning tilfører den økologiske rommodellen det viktige perspektivet at variasjonen langs en miljøgradient *ses fra organismenes ståsted* ("the organism's eye view"; Harper & White 1974, Turkington & Harper 1979, Purves & Law 2002). Den gjennomsnittlige forskjellen i artssammensetning mellom to observasjoner eller observasjonssteder forteller hvor "viktig" artene oppfatter miljøforskjeller og variasjon i intensiteten av de underliggende økologisk strukturerende prosessene. Når forskjeller i artsmengde måles i forhold til gjennomsnittlig forskjell i et større artsutvalg, forteller formen på artenes responskurver hvilke arter som er mer (smaltoppete kurver) og hvilke som er mindre (breie kurver) følsomme for variasjon langs spesifikke miljøgradienter, sammenliknet med de andre artene. Disse betraktningene kan generaliseres til økodiversitetsmodeller for andre økodiversitetsnivåer, f.eks. landskapstypenivået (Simensen et al. 2022), med akser skalert i enheter som uttrykker grad av endring i andre karakteriserende naturegenskaper.

4.6 Oppsummering av det teoretiske grunnlaget for NiN 3

Det teoretiske grunnlaget for systematisering av naturvariasjon i NiN 3, som bygger på EcoSyst-rammeverket (Halvorsen et al. 2020) og er beskrevet i kapitlene 4.1–4.5, kan oppsummeres i følgende punkter:

1. Variasjonen i naturegenskaper som f.eks. artssammensetningen, er overveiende kontinuerlig langs kontinuerlige gradienter (f.eks. miljøgradienter) i de egenskapene (kildene til variasjon)

som forårsaker denne variasjonen. Unntak er menneskebetinget variasjon, som ofte gir seg uttrykk i kvalitativt forskjellige, adskilte flekker med ulike egenskaper.

2. I ethvert økosystem er et fåtall komplekse miljøgradienter (hovedkompleksmiljøgradienter) tilstrekkelig for å forklare mesteparten av den variasjonen i artssammensetning som lar seg forklare av gradvis miljøvariasjon. Tilsvarende gjelder også for sammenhenger mellom karakteriserende naturegenskap og karakteriserende kilde(r) til variasjon på andre økodiversitetsnivåer.
3. Artenes respons på en hovedkompleksmiljøgradient følger en klokkeformet kurve; den entoppete artsresponsmodellen.
4. Artenes respons på flere hovedkompleksmiljøgradienter innenfor et økosystem kan visualiseres i et økologisk rom med de komplekse miljøgradientene som akser. Denne økologiske rommodellen kan generaliseres til andre økodiversitetsnivåer i form av en økodiversitetsmodell.
5. Dersom aksene i det økologiske rommet skaleres i enheter som uttrykker grad av forskjell i artssammensetning, gir økodiversitetsmodellen uttrykk for hvordan miljøvariasjon oppfattes fra organismenes synsvinkel.
6. Kategorisk naturvariasjon som ikke lar seg ordne langs en gradient kan visualiseres i separate økologiske rom for hver klasse.

Halvorsen et al. (2020) påpeker det paradoksale i å legge en forståelse av naturvariasjonen som overveiende gradvis til grunn for å systematisere økodiversitet; begrepet "diversitet", som betyr mangfold, forutsetter at det finnes diskrete enheter – enheter som kan telles. Videre påpeker de at det kanskje er en enda større motsetning mellom denne teoretiske forståelsen av naturvariasjonen og systematisering av den overveiende kontinuerlige variasjonen i et *hierarki* av diskrete typer. Hierarkiet er imidlertid ansett som en grunnleggende egenskap ved menneskers måte å oppfatte sine omgivelser (Proffitt 1993). Hierarkisk systematisering gjennomsyrrer alle aspekter ved menneskesamfunnet, f.eks. katalogisering av bøker i biblioteket (f.eks. Deweys desimalklassifikasjonssystem; Dewey 2002), den administrative inndelingen av land i 2–5 nivåer (i Norge: fylke, kommune og eventuelt bydel; i Frankrike: region, departement, arrondissement, kanton og kommune) og klassifisering og nummerering av veger (europaveg, riksveg, fylkesveg, kommunal veg, privat veg). Hierarkiske typesystemer er abstrakte og i sin natur endimensjonale konstruksjoner som skjuler relasjoner mellom klasser (Kalliola 1939). Å presse et mangedimensjonalt nettverk av variasjon inn i et hierarki innebærer derfor betydelig tap av informasjon (Gams 1918, Tuomikoski 1942). Dessuten, når variasjonen på alle økodiversitetsnivåer overveiende er kontinuerlig, vil verken økodiversitetsnivåene eller typene som objektene fordeles på, være "naturlige" eller konkrete enheter som kan identifiseres med objektive metoder (Whittaker 1962, R. Økland 1990a). Paradoksalt nok er klart definerte begreper og enheter en absolutt forutsetning for kommunikasjon om naturvariasjon (f.eks. gjennom naturtypekart; Alexander & Millington 2000, Bryn et al. 2020).

Det generaliserte gradientanalyseperspektivet åpner imidlertid for å forene en gradientbasert og en typebasert tilnærming til systematisering av naturvariasjon gjennom en tostegsprosedyre. I første steg beskrives de komplekse, overveiende kontinuerlige variasjonsmønstrene som sådan. I neste steg konverteres utvalgte deler av dette kontinuerlige, mangedimensjonale nettverket av variasjon til et typesystem ved at gradienter deles inn i trinn (segmenter, intervaller) ved bruk av mest mulig transparente kriterier (Tuomikoski 1942, Whittaker 1962, R. Økland & Bendiksen 1985). Halvorsen et al. (2020) siterer Whittaker (1975) som skriver at ingen hevder det er ugreit å beskrive farger med ord sjøl om fargebegrepene adresserer subjektivt avgrensede deler av et kontinuerlig fargespekter.

At naturen ikke består av veldefinerte, lokalt og regionalt konsistente "samfunnstyper" (abstrakte samfunn), har tre viktige konsekvenser:

1. Når variasjonen i naturen i stor grad er gradvis, kan ingen naturtypeinndeling påberope seg å representere den endelige, naturgitte, objektive sannhet. Ingen naturtypeinndeling er "naturlig" eller "riktig". Enhver naturinndeling må derfor vurderes på grunnlag av hvor godt den tjener sine formål. Et godt begrepsapparat for naturvariasjon (som en god naturtypeinndeling kan være del av) kan ha stor praktisk nytteverdi, for kommunikasjon om natur og for praktiske formål som f.eks. arealplanlegging.
2. En natur der variasjonen i stor grad er gradvis, er ikke *klassifiserbar* i betydningen at variasjonen består av objekter som lar seg systematisere i naturgitte, diskrete enheter som enhver kan gjenkjenne (klassifikasjoner). Typeinndelingene i NiN er pragmatiske inndelinger som ikke på noen måte gjør krav på å være "naturlige", men er resultatet av *typekonstruksjon* eller *typifisering*, en prosess som er prinsipielt forskjellig fra *klassifisering*.
3. Sjøl om naturtypeinndelingene i NiN er konstruksjoner, eller kanskje nettopp *fordi* de er konstruksjoner, er det gode grunner for å bygge typekonstruksjonsprosessen på allmenngyldige prinsipper og kriterier. På den måten er det mulig å redusere subjektive faktorerers innflytelse på resultatet til et minimum og øke sjansen for at systemene oppnår legitimitet.

5 Systemarkitektur

5.1 De fire hjørnesteinene som EcoSyst og NiN bygger på

En av hovedårsakene til at revisjonen av NiN fram mot versjon 2 ble initiert i 2012 var behovet for et tydeligere "system av prinsipper og kriterier ... som sikrer at subjektive oppfatninger, personlige preferanser, ubevisste eller bevisste verdivalg og skjulte agendaer ikke styrer eller påvirker innholdet i NiN, slik tilfellet i stor grad var, i hvert fall på detaljnivå, i NiN versjon 1" (Halvorsen et al. 2015a; se også kapittel 1.4). Denne målsettingen om reproduserbarhet, verdinøytralitet og observatøruavhengighet ble omformulert som fire "hjørnesteiner for EcoSyst" (Halvorsen et al. 2020) som, direkte oversatt fra Halvorsen et al. (2020: 1893), er gjengitt i Boks 3. Disse blir nå implementert i NiN 3.0.

Reproduserbarhetskravet (punkt 1) er i tråd med generelle krav til god vitenskapelig praksis. Dette kravet er slett ikke trivielt, men krever grundighet i alle ledd og stiller strenge faglige krav til systemdokumentasjonen. Verdinøytralitetskravet har i praksis vist seg å være utfordrende å etterkomme. Gaarder & Wangen (2019) hevder endog at ingen metodikk er verdinøytral. Dersom "verdinøytralitet" skal tolkes i strengeste forstand, det vil si fri for enhver antakelse eller subjektivt valg, er matematikken den eneste vitenskapsgreina som (også den under tvil) kan påberope seg verdinøytralitet. I EcoSyst (og NiN) skal verdinøytralitetskriteriet tolkes som en ambisjon om at begrepsvalg ikke skal favorisere noen brukergruppers verdikriterier framfor andre (punkt 3) og at metodene skal være transparente, godt faglig forankret og gi reproduserbare resultater. I hvor sterkt grad disse kriteriene resulterer i en "absolutt verdinøytralitet" er et filosofisk spørsmål.

Flere ulike eksempler fra NiN-historien belyser utfordringene knyttet til verdinøytralitet og hvordan vi løpende har håndtert disse utfordringene i NiN-arbeidet. Et eksempel fra NiN 1 (se Halvorsen et al. 2015a) illustrerer hvor viktig det er at begreper oppfattes som verdinøytrale og hvor vanskelig det kan være å kombinere dette kravet med et sterkt ønske om å gjenbruke godt innarbeidete begreper. Et begrep kan anses for verdinøytralt når alle brukere oppfatter det som reint beskrivende uten å favorisere noen sektors verdigrunnlag. Samtidig skal ikke begrepet oppfattes som positivt verdiladet av noen grupper og negativt verdiladet av andre grupper. Begrepet "kunstmark" ble brukt i NiN 1 om

Boks 3. De fire hjørnesteinene for EcoSyst som NiN 3 bygger på:

1. Alle faser i systemutviklingen skal kjennetegnes ved reproduserbarhet (etterprøvsbarhet), verdinøytralitet og observatøruavhengighet. Observatøruavhengighet innebærer transparens og repeterbarhet i den forstand at enhver som anerkjenner metoden og kunnskapsgrunnlaget forventes å komme til samme resultat (McHarg 1969).
2. Prinsippene for systematisering av naturvariasjon i EcoSyst (og NiN) skal baseres på den generelle økodiversitetsmodellen (se kapittel 4.4), men også ta i betraktning annen relevant økologisk kunnskap uten dermed å bli bundet av valg foretatt i andre systemer.
3. Alle prinsipper, begreper, definisjoner og metoder innenfor EcoSyst (og NiN) skal være uavhengig av interessenter ("*stakeholders of any kind, including sector authorities*") og potensielle bruksområder. Dette innebærer at intet innhold i en implementering av EcoSyst (det vil si sjølve naturegenskapssystematikken, f.eks. NiNs variabler og typer) skal tilpasses en spesifikt materiale (f.eks. flybilder eller satellittdata), spesifikke kartleggingsmetoder (f.eks. feltbasert naturkartlegging) eller formål (f.eks. naturvern eller konsekvensvurderinger).
4. Retningslinjer for tilrettelegging av innholdet i NiN-systemet for praktisk naturtypekartlegging (*land-cover mapping*) skal være en integrert del av systemet. I overensstemmelse med punkt (3) skal tilretteleggingen skje *a posteriori*, dvs. etter at systemet er utviklet og uten å legge føringer på systemutviklingen.

det som i NiN 2 blir betegnet sterkt endret mark. I rapporten om skogplanting som klimatiltak (Anonym 2013) ble kunstmarksbegrepet (helt korrekt i henhold til definisjonen i NiN 1) benyttet om fulldyrka jordbruksmark. Fra landbrukshold ble imidlertid denne bruken av begrepet kunstmark oppfattet som en nedvurdering av matjordas verdi; begrepet framsto altså for dem som et negativt verdiladet begrep (Kjekstad 2013). Samtidig ble det klart at begrepet var egnet til å misforstås (Myklebust & Halvorsen 2013). Dette åpnet for diskusjon om begrepene for de tre hovedkategoriene av menneskebetinget forstyrrelse på grunnlag av variasjon i intensitet, som i NiN 3 betegnes lite endret, klart endret og sterkt endret (se kapittel 3.4.3). I NiN 1 ble begrepene naturmark, kulturmark og kunstmark benyttet; i NiN 2.0 naturlig, semi-naturlig og sterkt endret system og i NiN 2.3 naturnært, moderat endret og sterkt endret system (Tabell 7). Hver endring i dette begrepssettet har vært motivert av kritikk for mangel på verdinøytralitet, f.eks. bruken av begrepene naturlig og naturnær om natur som i større eller mindre grad er påvirket av menneskers aktiviteter; bruken av begrepet semi-naturlig i NiN 2.0 i en videre betydning enn det som har vært innarbeidet i en del fagmiljøer (begrenset til jordbruksmark preget av ekstensiv hevd); og bruken av begrepet *moderat* endret om natur som mange oppfatter som relativt sterkt menneskepåvirket.

Som eksempel på manglende verdinøytralitet i metodikken (i NiN 2.0) trekker Gaarder & Wangen (2019: 198) fram "vekting av de ulike organismegruppernes betydning for å definere hovedtyper og grunntyper i det reviderte systemet [NiN 2.0]." Videre skriver de: "Her foretok de [som lagde NiN] et tydelig verdivalg med hensyn til hvilke arter som skulle vektlegges, og hvor stor vekt disse skulle bli tillagt, for å få en systematisk og etterprøvbart metode." Det Gaarder & Wangen omtaler her, er Tabell B1–2 i Halvorsen et al. (2015a). I tabellen spesifiseres hvilken relativ vekt som skal gis ulike organismesgrupper ved beregning av økologisk avstand (se kapittel 4.5), f.eks. at gruppene primærprodusenter (karplanter, moser og lav) og storsopp skal vektes 2:1 ved beregning av økologisk avstand mellom natursystemtypekandidater i skogsmarkssystemer. Halvorsen et al. (2015a) argumenterer for vektingen med (i) at den gjenspeiler organismegruppernes betydning for økosystemfunksjon (der primærprodusentene har en fundamental rolle); (ii) at den gjenspeiler biomassefordelingen mellom gruppene; og (iii) at den gjenspeiler vår kunnskap om hvordan artene i hver av organismegruppene responderer på relevante kilder til naturvariasjon. Disse argumentene er imidlertid ikke holdbare i en diskusjon om verdinøytralitet; de gjenspeiler ikke allmenngyldige kriterier for organismers "økologiske betydning" eller "økologiske verdi" fordi enhver verdisseting forutsetter et sett av verdikriterier. Begrepet "økologisk verdi" er derfor umulig å "objektivisere". Den rettmessige kritikken mot vektingen av organismegrupper for ikke å tilfredsstille kravet til verdinøytralitet er tatt til følge i NiN 3 der alle organismegrupper blir tillagt samme vekt og organismegruppa med størst endring i artssammensetning er utslagsgivende for vurderinger basert på økologisk avstand (se kapittel 5.5.2).

Et tredje eksempel er begrepene "naturskog" og "normalskog", som er hentet fra Landsskogstakseringens feltinstruks (Anonym 2011b). Disse begrepene har lenge vært omdiskutert (se f.eks. Rolstad et al. 2002, Storaunet & Rolstad 2020) og bruken av dem i NiN har blitt kritisert. I NiN 2 er naturskogsbegrepet definert gjennom et sett av kriterier (Halvorsen et al. 2019b) som er så komplekst at forskjellen mellom "naturskog" og "normalskog" ikke lenger representerer en observerbar naturegenskap. Begrepene er verken basert på økodiversitetsmodellen (hjørnesteinene, punkt 2) eller mulig å definere slik at kravene til observatøruavhengighet og reproduserbarhet (punkt 1) blir tilfredsstilt. Som respons på denne kritikken er ingen av begrepene videreført i NiN 3. Naturskogsbegrepet blir i stedet betraktet som et forvaltningsbegrep, som sektormyndigheter ved behov kan definere på grunnlag av *sine* verdikriterier.

Disse eksemplene er ment å vise at de fire hjørnesteinene er mål vi som har ansvaret for utviklingen av NiN hele tida strekker oss etter. Det er ingen stadfesting av at NiN-systemet i versjon 3.0 tilfredsstiller krav til reproduserbarhet, verdinøytralitet og observatøruavhengighet slik at Punktene 2–4 i Boks 3 ikke trenger utdypes.

5.2 Tematisk avgrensning av NiN versjon 3.0

I prinsippet kan alle de 52 hvite boksene i naturegenskapstreet (Fig. 3) operasjonaliseres, det vil si fylles med konkret innhold i form av variabler eller typer i en versjon av NiN-systemet. Hvilke av boksene i naturegenskapstreet som skal operasjonaliseres i en NiN-versjon og hvilke som ikke skal fylles med innhold, er i stor grad et praktisk spørsmål. I NiN versjon 2 var det en uttalt ambisjon at alle de 10 kildene til variasjon skulle operasjonaliseres, enten med beskrivende variabler eller med typesystem (Halvorsen et al. 2019a; se Tabell 4). Beskrivelsessystemet i NiN 2 framsto dermed som fullstendig, sjøl om mange av de 52 egenskapskategoriene i naturegenskapstreet ikke ble operasjonalisert der (se Tabell 5).

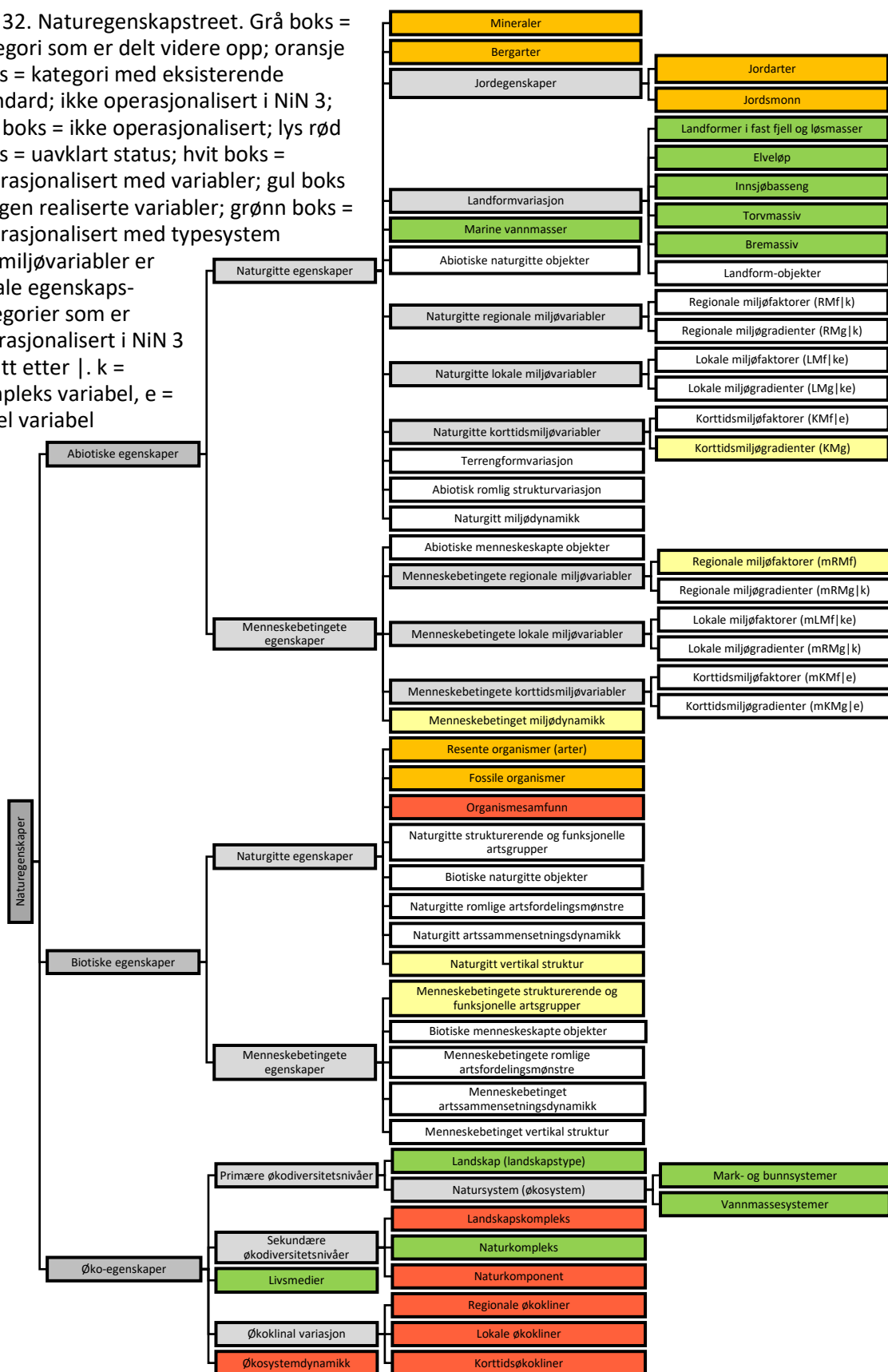
Hovedformålet med NiN er å fylle samfunnets behov for å beskrive naturvariasjon. Ønsket om å gjøre NiN-systemet så fullstendig som mulig gjorde at kategoriseringssystemer for jordarter, jordsmonn og tre kategorier av menneskeskapte abiotiske objekter (arealbrukskategorier, bygningstyper, kulturminner og historiske bygninger; se kapittel 2.9.1) ble inkorporert i NiN 2. Dette er systemer som andre offentlige etater eller institusjoner har ansvar for å vedlikeholde, for eksempel som norske standarder. Tida etter lanseringen av NiN 2 har vist at det er lite hensiktsmessig å duplisere andre, eksisterende typesystemer i NiN, av flere grunner: (1) Registrering av naturegenskaper bør skje hos de etatene som har ansvaret for de respektive fagområdene, i rapporteringsverktøy disse etatene drifter og som er basert på oppdaterte kategorioversikter. (2) Implementering av temaene andre har ansvar for i NiN er overflødig og representerer en unødvendig omveg for registrering av disse egenskapene. (3) Muligheten for å beskrive de nevnte egenskapene i NiN har knapt blitt brukt. De kategoriene det er tale om utgjør ei gruppe med 6 basale naturegenskapskategorier som er markert med oransje bokser i Fig. 32. Felles for disse er at det finnes eksisterende kategoriseringssystemer utenfor NiN som bør benyttes dersom det er behov for å registrere disse egenskapene i NiN-basert kartleggingssammenheng. Foruten jordarter, jordsmonn og spesifike menneskeskapte objekter, gjelder dette mineraler, fossile arter og resente arter. Observasjoner av arter bør dokumenteres i offentlige samlinger og publiseres gjennom Artskart (<https://artskart.artsdatabanken.no>) eller GBIF (<https://www.gbif.no>) eller rapporteres i Artsobservasjoner (<https://www.artsobservasjoner.no>).

Åtte egenskapskategorier, som er markert med røde bokser i Fig. 32, er av ulike grunner ikke implementert i NiN versjon 3 til tross for at det ikke finnes noen standard eller akseptert inndeling. Organismesamfunn (se kapittel 2.7.5) er utelatt fordi det ikke er behov for å systematisere dette som et eget tema når det finnes et typesystem for natursystemnivået, som er basert på gradientanalyseperspektivet på naturvariasjon (se kapittel 4.2). EcoSyst-prinsippene (Halvorsen et al. 2020) sikrer at artssammensetningsvariasjonen blir beskrevet, men som en funksjon av miljøvariasjon og ikke som et selvstendig tema. Menneskebetingete romlige artsfordelingsmønstre adresseres heller ikke som selvstendig tema i NiN 3, men fordelingen av alle arter (også arter hvis utbredelse er mer eller mindre betinget av menneskers aktiviteter) kan beskrives med artsmengdevariabler uavhengig av årsaker til at artene fordeler seg som de gjør. Av praktiske grunner er disse variablene sortert under naturgitte romlige artsfordelingsmønstre.

De to sekundære naturmangfoldnivåene naturkomponent og landskapskompleks kan operasjonaliseres i seinere versjoner av NiN dersom behovet melder seg og ressurser stilles til disposisjon. De tre kategoriene av økoklinal variasjon (se kapittel 2.7.6) og kategorien for økosystemdynamikk (se kapittel 2.7.7) blir ikke operasjonalisert som egne temaer i NiN 3 av samme grunn som for artssammensetningsvariasjon; temaene anses tilfredsstillende dekket av natursystemtypesystemene og tilsvarende egenskapskategoriene for miljøvariabler. Lokale økokliner (for vannmassesystemer også regionale økokliner) fanges opp av typesystemene for natursystemer (se

Fig. 32. Naturegenskapstreet. Grå boks = kategori som er delt videre opp; oransje boks = kategori med eksisterende standard; ikke operasjonalisert i NiN 3; rød boks = ikke operasjonalisert; lys rød boks = uavklart status; hvit boks = operasjonalisert med variabler; gul boks = ingen realiserte variabler; grønn boks = operasjonalisert med typesystem

For miljøvariabler er basale egenskaps-kategorier som er operasjonalisert i NiN 3 angitt etter |. k = kompleks variabel, e = enkel variabel



kapittel 5.5.2), mens korttidsøkolinier og økosystemdynamikk fanges opp av variabler for (abiotisk og biotisk) miljøvariasjon og artssammensetningsdynamikk.

Noen av egenskapskategoriene i Fig. 32 har fortsatt en uavklart status. For bergarter finnes, som nevnt i kapittel 2.9.1, en utdatert norsk standard. Inntil en ny standard eller en offisiell norsk liste over bergarter foreligger, anbefales bruk av inndelingen som ble lagd av NGU for NiN 2. Egenskapskategorien abiotiske menneskeskapte objekter omfatter bygninger, kulturminner, etc. som det foreligger standardiserte termer for. Disse begrepslistene blir, som nevnt over, ikke duplisert i NiN versjon 3. Det er likevel et åpenbart behov for en forenklet registrering av objekter i denne kategorien ved hjelp av NiN, på et detaljeringsnivå som samsvarer med objektenes betydning for forståelsen av den historiske dybden i landskapet, objektenes økologiske betydning, etc. Egenskapskategorien menneskeskapte abiotiske objekter i NiN 3 omfatter derfor bygninger, men skiller ikke mellom ulike bygningstyper; den omfatter veger, men skiller ikke mellom ulike typer av veger (riksveg, fylkesveg etc.) eller mellom en veg og ei asfaltert rullebane på en flyplass. Fortsatt inneholder den f.eks. steingjerder, rydningsrøyer, stakkstenger og utløer, damanlegg, bygninger med ulike økologiske egenskaper (torvtak, tømmerbygginger, etc.), faste installasjoner og hensatte gjenstander (søppel).

Dersom vi regner komplekse og enkle miljøvariabler innenfor hver av de 12 boksene for miljøvariasjon i Fig. 32 som egne basale egenskapskategorier, blir det teoretiske totalantallet kategorier 64. Av disse er flere ikke realisert. 5 kategorier er realisert, men inneholder ikke variabler i NiN 3 (gule bokser i Fig. 32). Til sammen er 27 kategorier operasjonalisert i et variabelsystem og 11 kategorier operasjonalisert i form av typesystemer i NiN 3.

5.3 Taksonomiske prinsipper, variabelsystem og typesystem

Systematiseringen av naturegenskaper i EcoSyst bygger på det teoretiske grunnlaget som er oppsummert i det generaliserte gradientanalyseperspektivet og den generelle økodiversitetsmodellen (se kapittel 4.4), fire "hjørnesteiner" (se Boks 3 og kapittel 5.1) og åtte taksonomiske prinsipper. De taksonomiske prinsippene er først og fremst innrettet mot typeinndeling av økodiversitet, men i NiN 3 utvides bruken av typesystemer til også å omfatte seks temaer innenfor naturgitte abiotiske egenskaper, vist med grønne bokser i Fig. 32. De åtte taksonomiske prinsippene i EcoSyst er tilpasset dette, og et nytt prinsipp 7 er lagt til. De ni taksonomiske prinsippene som NiN 3 bygger på, er gjengitt i Boks 4.

De to første prinsippene spesifiserer allmenne kvalitetskrav; at alle *relevante*, observerbare naturegenskaper skal kunne registreres i hele det geografiske området NiN-versjonen skal dekke. Disse kravene er ikke så selvfølgelige som de ved første øyekast kan virke. For eksempel innebærer prinsipp 2 at ethvert sted innenfor det adresserte geografiske området skal kunne tilordnes en type i ethvert typehierarki, gitt at stedet er relevant for temaet typeinndelingen dekker. Det er bare mulig dersom typeinndelingen starter med all relevant natur på det aktuelle økodiversitetsnivået eller innenfor det aktuelle teamet og deler den i suksessivt finere enheter. Prinsipp 5 følger derfor av prinsipp 2.

Plasseringen av prinsipp 3 om variabelsystemet før prinsippene 4–8 om typesystemer representerer en vesentlig endring i NiN 3 i forhold til tidligere NiN-versjoner, som nevnt i kapittel 1.4. Med **variabelsystem** menes her et *"ikke-hierarkisk variabelsett tilrettelagt for systematisk registrering av objekter og andre observerbare naturegenskaper"*. Prinsipp 3 innebærer at observerbare naturegenskaper på en gitt romlig skala, også egenskaper som blir valgt ut som karakteriserende naturegenskap og karakteriserende kilde til variasjon i en økodiversitetsmodell for et økodiversitetsnivå (se kapittel 4.4), i utgangspunktet skal fanges opp i variabelsystemet. Det er ikke tilfellet i NiN 2, der lokale komplekse miljøvariabler som blir brukt til grunntypeinndelingen av natursystemhovedtyper ikke også blir operasjonalisert som egne variabler som f.eks. kan benyttes til egenskapskartlegging. Dermed

må kartlegging av en gjennomgående lokal kompleks miljøvariabel, f.eks. kalkinnhold, etter NiN 2 gjøres ved å kartlegge natursystemtyper som er definert på grunnlag av variasjon i kalkinnhold.

Implementering av prinsipp 3 i NiN 3 innebærer at kalkinnhold som sådan inkluderes som en kompleks variabel innenfor kategorien (naturgitte) lokale miljøvariabler (LMg|k). Denne variabelen kan brukes til kartlegging av kalkrik mark på tvers av natursystemhovedtyper. I variabelsystemet er alle miljøvariabler implementert med basistrinn- og basisklasseinndelingen. Det åpner for egenskapskartlegging i større detalj enn typesystemet gjør mulig, men også for kastfesting av mer aggregerte egenskapsområder, for eksempel for kalkrik mark (LM-KA Kalkinnhold, basistrinn KA_fghi).

Variabelsystemet i NiN 3 består av variabler for alle kategorier av abiotiske og biotiske egenskaper som er spesifisert i Fig. 32 som operasjonalisert, med unntak for de seks kategoriene av abiotisk naturgitt variasjon (landformer i fast fjell og løsmasser, elveløp, innsjøbasseng, torvmassiv, bremassiv og marine vannmasser) som er implementert som typesystemer. Typene ("enhetene") i disse systemene kan imidlertid, alternativt, ses på som klasser av én eller flere ikke-ordnete naturlige klassedelte variabler (se kapittel 5.4.1 for variabeltyper), slik at prinsipp 3 likevel kan anses for oppfylt. Variablene i variabelsystemet er sortert etter basal egenskapskategori som vist i naturegenskapsstreet i Fig. 32 og videre tematisk i sorteringshierarkier med inntil tre nivåer.

Et nøkkelbegrep i forbindelse med variabelsystemet er "standardisering" (Boks 4, punkt 4), som blir inngående forklart i kapittel 5.4.

Prinsippene 4–8 i Boks 4 inneholder EcoSyst-retningslinjene for konstruksjon av typesystemer slik de er modifisert og implementert i NiN 3. Et **typesystem** er en "*systematisk, oftest hierarkisk, ordning av typer*"; en **type** defineres i sin tur som en "*kategori i et system som er etablert for å systematisere variasjon, definert som et abstrakt ideal og eventuelt eksemplifisert ved konkrete typeeksempler*". Prinsippene 5 og 8 er formulert med henblikk på inndeling av de primære økodiversitetsnivåene økosystem (natursystem) og landskapstype (se kapittel 2.6.2), mens de øvrige

Boks 4. De ni taksonomiske prinsippene som NiN 3 bygger på (basert på EcoSysts åtte taksonomiske prinsipper)

1. Full tematisk dekning, det vil si at alle relevante egenskapskategorier skal kunne inkluderes
2. Full dekning av hele det geografiske området implementeringen skal adressere
3. Alle relevante egenskapskategorier skal kunne operasjonaliseres i et system av standardiserte variabler, "variabelsystemet"
4. Typehierarkier skal kunne konstrueres ved bruk av en kriteriebasert, repeterbar, delende (*top-down*) prosedyre som, dersom det ikke foreligger spesielle grunner, resulterer i diskrete (ikke-overlappende) enheter
5. Økodiversitetsmodellene skal kunne oversettes til hierarkiske typesystemer, ett for hvert økodiversitetsnivå
6. Antallet generaliseringsnivåer (hierarkiske nivåer) i typesystemer for primære økodiversitetsnivåer skal være tre – hovedtypegruppe, hovedtype og grunntype; forenklete generaliseringshierarkier kan benyttes i typesystemer for sekundære økodiversitetsnivåer og andre egenskapskategorier
7. Hovedtypegrupper, hovedtyper og tilsvarende enheter skal defineres på grunnlag av kriteriesett som vektlegger prosesser som regulerer sammenhenger mellom en karakteriserende naturegenskap og et sett av karakteriserende kilde(r) til variasjon (eller tilsvarende)
8. Grunntyper i typesystemer for primære økodiversitetsnivåer skal defineres som ideelle hyperkuber i et underrom av økodiversitetsrommet, med standard utstrekning
9. Grunntyper i typesystemer for primære økodiversitetsnivåer skal kunne aggregeres til enheter ("kartleggingsenheter) som er tilpasset kartlegging i en spesifikk målestokk ved bruk av en regelbasert metode

prinsippene er omformulert i forhold til EcoSyst (Halvorsen et al. 2020: Tabell 2) slik at de både åpner for konstruksjon av typesystemer for andre økodiversitetsnivåer og for tilrettelegging av grunnprinsippene for typeinndeling også av andre basale egenskapskategorier. Typesystemene for det sekundære økodiversitetsnivået naturkompleks samt livsmedier, marine vannmasser og de ulike kategoriene av landformvariasjon er basert på prinsippene 4, 6 og 7, med nødvendige tilpasninger slik prinsippene åpner for. På tross av disse tilpasningene sikrer prinsippene at alle typesystemer i NiN 3 framstår som konsistente og skåret over samme lest. Eksempler på nødvendige tilpasninger er at overlapp mellom typefigurer av naturkomplekser og torvmassiver tillates, og at inndelingene av landformer og marine vannmasser bare omfatter to hierarkiske nivåer (svarende til hovedtypegruppe og hovedtype), som betegnes henholdsvis "gruppe" og "enhet".

Typesystemenes arkitektur i NiN 3, slik de utledes fra taksonomiske prinsipper 4–8 i Boks 4, er beskrevet i kapittel 5.5.

5.4 Variabelsystemet

5.4.1 Statistiske variabeltyper

Variabelsystemet i NiN 3 inneholder alle variabler som er vurdert som nødvendig for å beskrive variasjonen innenfor alle relevante egenskapskategorier. Variablene i variabelsystemet blir systematisert i tråd med strukturen i naturegenskapstreet (Fig. 32), og videre tematisk innenfor basal egenskapskategori. Hovedstrukturen i variabelsystemet er altså gitt av naturegenskapstreet.

Operasjonaliseringen av variablene i variabelsystemet bruker variablenes statistiske egenskaper, ikke sorteringen på basale egenskapskategorier, som *utgangspunkt*. Boks 5 inneholder definisjoner av og eksempler på de åtte statistiske variabeltypene som benyttes i NiN 3. Fordelingen av de åtte statistiske variabeltypene på faktorvariabler (miljøfaktor = "naturlig klassedelt miljøvariasjon") og gradientvariabler (miljøgradient = "gradvis eller klinal miljøvariasjon"; se kapittel 2.7.3), som utgjør par av basale egenskapskategorier i naturegenskapstreet (Fig. 32), forutsetter en mer presis avgrensning mellom kategorisk og klinal variasjon enn den som er gitt for miljøvariasjon i kapittel 2.7.3. De "basale" variabeltypene som representerer faktorvariabler og gradientvariabler er henholdsvis ikke-ordnete faktorvariabler (type F) og kontinuerlige variabler (type K). Den typiske faktorvariablen omfatter klasser som ikke lar seg ordne på en logisk måte, mens den typiske gradienten omfatter kontinuerlig variasjon "fra liten til stor eller fra lite til mye". Et nærmere blikk på variabeltypene 4–6 viser at alle disse, på ulike måter, uttrykker variasjon "fra liten til stor eller fra lite til mye" og derfor representerer ulike operasjonaliseringer av gradientvariabler.

All gradvis variasjon i observerbare naturegenskaper kan, i prinsippet, registreres med kontinuerlige variabler eller tellevariabler (type D). Tellevariabler er, statistisk sett, naturlig klassedelt i den forstand at bare positive heltall og null er tillatte verdier. For beskrivelse av naturvariasjon er dette mindre viktig enn at tellevariabler uttrykker mengdevariasjon.

Ved praktisk registrering av kvantitativ informasjon (mengdeinformasjon) er det ofte hensiktsmessig å bruke avledete, forenklete eller spesialtilpassete variabeltyper istedenfor kontinuerlige variabler eller tellevariabler. Variabeltypene 4–7 i Boks 5 er eksempler på avledete variabeltyper for gradvis variasjon. Andelsvariabler (type P) uttrykker kvantitet innenfor et begrenset utfallsrom, typisk mellom 0 og 1 eller 0 og 100 (f.eks. tresjiktdekningen i prosent innenfor en arealenhet, dvs. andelen av marka som ligger innenfor trærns kroneferiferi, projisert ned på markoverflata) eller en andel av en arealandel (f.eks. andelen av tresjiktet i en skogsmark som utgjøres av bartrær). Tilsvarende uttrykker tetthetsvariabler (type T) antall per arealenhet istedenfor antall som sådan. Mens andelsvariabler ikke

Boks 5. Statistiske variabeltyper i NiN 3, med angivelse av kode

1. **Ikke-ordnet faktorvariabel (F);** "variabel med et endelig antall klasser som mulige utfall, og der disse klassene ikke kan ordnes på naturlig vis" (f.eks. de marine sedimentkategoriene skjellsand, korallgrus, ruglbunn og svampspikelbunn)
2. **Kontinuerlig variabel (K);** "variabel som i utgangspunktet kan angis med en hvilken som helst tallverdi, eventuelt innenfor et intervall" (f.eks. pH i jorda)
3. **Tellevariabel (D; = diskret variabel);** "variabel som uttrykker antallet enheter (f.eks. objekter) av en gitt kategori innenfor et område" (f.eks. antallet høljegjølør på ei konsentrisk høgmyr)
4. **Ordnet faktorvariabel (O);** "variabel med et endelig antall trinn som mulige utfall, og der disse trinnene er naturlig ordnet fra "minst" eller "minst av" til "størst" eller "mest av"" (f.eks. inndelingen av sedimenter i kornstørrelser som sand, grus, stein og blokk)
5. **Andelsvariabel (P);** "variabel som uttrykker andel av en maksimumsverdi, på en skala fra 0 til 1 eller i prosent" (f.eks. dekning av tresjiktet i skogsmark, i %)
6. **Tetthetsvariabel (T);** "variabel som uttrykker antallet enheter av en gitt type per flatemålsenhet" (f.eks. antall liggende dødvedenheter per dekar)
7. **Binær variabel (B);** "variabel med to mulige utfall; forekomst (1) og fravær (0)" (f.eks. forekomst av en gitt art)
8. **Sirkulær variabel (S);** "variabel som beskriver en syklisk prosess; kan være kontinuerlig eller kategorisk" (f.eks. variasjonen i artssammensetning på nedbørsmyr, mellom arter med større og mindre torvproduserende evne)

kan anta større verdier enn 1 (eller 100 %), har tetthetsvariabler i prinsippet ingen øvre grense. Mens antall bare kan anta heltallige verdier på en diskret skala, kan tettheter anta alle verdier og uttrykkes på en skala som i prinsippet er kontinuerlig. Dette illustrerer at det er tette relasjoner mellom de statistiske variabeltypene, og at mengdevariasjon i en og samme naturegenskap i mange tilfeller kan uttrykkes på ulike måter, det vil si ved hjelp av alternative variabeltyper.

Noen egenskap kategorier krever spesielt tilrettelagte variabler, enten fordi mengden eksisterende data eller andre grunner taler for å videreføre en lang, innarbeidet praksis, eller fordi naturegenskapene det er tale om tilsier det. Et eksempel er **artssammensetningsvariabler**; "variabler som uttrykker artssammensetningsvariasjon", det vil si variasjon i arters forekomst og mengde (se også kapittel 6.2.1). Artssammensetning beskrives ved bruk av enkle kvantitative variabler som adresserer lett observerbare egenskaper, først og fremst **smårutefrekvens** ("andelen av småruter som en observasjonsenhet er delt inn i, hvor en art forekommer") og **dekning** ("vertikalprojeksjonen av levende biomasse, uttrykt som andel av arealet av en observasjonsenhet", eventuelt transformert til en diskret dekningsgradsskala). Artssammensetningsvariabler kan anta verdien 0 (fravær), mens negative verdier ikke gir mening. Kombinasjonsvariabler, det vil si variabler som kombinerer flere aspekter ved samme egenskap, f.eks. smårutefrekvens og dekning, kan benyttes til å angi artsmengde, men er ikke inkludert i NiN. Både smårutefrekvens og dekning er andelsvariabler; de uttrykker observert andel (av en maksimumsverdi, som fungerer som en øvre grenseverdi). Kombinasjonsvariabler for smårutefrekvens og dekning kan operasjonaliseres som ordnete faktorvariabler med trinndefinisjoner som kombinerer ulike kriterier.

I NiN 2 benyttes variabeltypen "referansebasert variabel" for å plassere et observasjonssted langs en gradient i forhold til to valgte referansepunkter; "nulltilstand" og "ekstremtilstand". Et eksempel på en variabel der denne variabeltypen ble benyttet, er "fremmedartsinnslag" som kan variere mellom referansetilstander uten og totaldominert av fremmedarter. Graden av likhet i artssammensetning mellom de to ytterpunktene ble benyttet som kriterium for å definere variabeltrinn. Denne variabelen har størst slektskap med andelsvariablene fordi utfallsrommet er grader av likhet, målt på en skala fra 0 til 1. De referansebaserte variablene som inngikk i NiN 2 har vist seg vanskelige å

bruke i praksis fordi de forutsetter grundige undersøkelser (f.eks. innsamling av artslister) som tidspress under feltarbeidet vanligvis ikke tillater. Variabler ("indekser") som innebærer fastsettelse av referansetilstander, f.eks. naturindeksen (Nybø et al. 2010), indekser for "økologisk tilstand" i ulike økosystemer (Nybø et al. 2017) og miljøtilstandsklasser for vannkvalitet (Anonym 2018c), innebærer verdivurderinger og inkluderes ikke i NiN. Det er imidlertid en uttalt målsetting for arbeidet med NiN 3 at de observerbare naturegenskapene som slike indekser baserer seg på, skal kunne samles inn ved bruk av NiN.

5.4.2 Forenkling av variabler som uttrykker gradvis variasjon

For mange praktiske formål er det hensiktsmessig eller påkrevd at kontinuerlige variabler forenkles til ordnete faktorvariabler ved at utfallsrommet deles opp i et endelig antall trinn eller reduseres til binære variabler som bare skiller mellom forekomst og fravær. Det er særlig tre grunner til dette: (i) behovet for å knytte begreper til spesifikke intervaller langs gradienten; (ii) at kartlegging av gradvis variasjon forutsetter at det defineres konkrete grenseverdier som kan benyttes til å trekke isolinjer (linjer mellom punkter der variabelen har samme verdi, som høydekurver på et topografisk kart); og (iii) at registrering av egenskaper på en forenklet skala tar mye kortere tid enn detaljert måling eller telling.

Punkt (i) illustreres av begrepene for å beskrive dominerende kornstørrelse i sedimenter (Tabell 11). Effektiv kommunikasjon forutsetter klart definerte begreper som kan tilpasses et hensiktsmessig presisjonsnivå. I de fleste tilfeller er det

tilstrekkelig å skille mellom blokker, stein, grus, sand, silt og leire, men i noen tilfeller er det nødvendig med en finere inndeling. Wentworths kornstørrelsesskala åpner for å knytte begreper til en systematisk intervallinndeling der hvert intervall omfatter kornstørrelser mellom en minstestørrelse og en maksimumstørrelse der minstestørrelsen er doblet. Denne trinninndelingen betegnes 2-logaritmisk fordi differansen mellom 2-logaritmene til øvre og nedre intervallgrense er 1 enhet.

Punkt (ii) illustreres av høydekurvene på et topografisk kart og "isolinjer" for nedbør og temperatur på et klimakart (f.eks. Moen 1998).

Punkt (iii) illustreres av relasjonen mellom telle- og tetthetsvariabler. Naturgitte objekter som kan telles (f.eks. individer av en art) følger i ideelle tilfeller Poisson-fordelingen, en statistisk fordeling som ofte brukes til å beskrive utfallsrommet for observasjoner av biotiske tellevariabler [se for eksempel Crawley (2013) for beskrivelse av statistiske fordelinger]]. Poisson-fordelingen har en varians som er lik middelveiden; det vil f.eks. si at usikkerheten i estimer av middelveiden i hele populasjonen på grunnlag av et utvalg observasjoner antas å øke når middelveiden øker. Ofte kan imidlertid tellevariabler ha en varians som er proporsjonal

Tabell 11. Wentworths kornstørrelsesskala (Wentworth 1922) med begreper for størrelsesintervaller som blir brukt i NiN.

Grove intervaller	Fine intervaller	Størrelse (mm)	log ₂ (nedre grense)
(Fast) fjell		>4096	12
Blokk	svært store	2048–4096	11
	store	1024–2048	10
	middels	512–1024	9
	små	256–512	8
Stein	store	128–256	7
	små	64–128	6
Grus	svært grov	32–64	5
	grov	16–32	4
	middels	8–16	3
	fin	4–8	2
	svært fin	2–4	1
Sand	svært grov	1–2	0
	grov	1/2–1	–1
	middels	1/4–1/2	–2
	fin	1/8–1/4	–3
	svært fin	1/16–1/8	–4
Silt	svært grov	1/32–1/16	–5
	grov	1/64–1/32	–6
	middels	1/128–1/64	–7
	fin	1/256–1/128	–8
	svært fin	1/512–1/256	–9
Leire	grov	1/1024–1/512	–10
	middels	1/2048–1/1024	–11
	fin	1/4096–1/2048	–12

med, og større enn. middelveiden. Slike fordelinger (som ikke egentlig tilfredsstillers krav til statistiske fordelinger) kalles "kvasi-Poissonfordelinger". Det er typisk for (kvasi-)Poissonfordelte tellevariabler at kravet til presisjon i angivelsen avtar når den sanne verdien øker. Om det i gjennomsnitt finnes 1 eller 2 læger pr. daa i en skog utgjør en stor forskjell (dobling av tettheten), mens det er mindre viktig om det eksakte tallet er 27 eller 28. *Forskjellen* er imidlertid 1 i begge tilfeller. Fordi biologiske prosesser ofte er logaritmiske i sin natur, det vil si at hver dobling av "mengden" av en viktig (miljø)variabel resulterer i en økning av "den biologiske effekten" med 1 enhet (Preston 1962), vil ofte angivelse av tetthetsvariabler på logaritmisk skala gi tilstrekkelig presisjon. Fastsettelse av presisjon for angivelse av tellevariabler er et viktig element i implementeringen av variabelsystemet. Erfaringene fra praktisk bruk av NiN tilsier at få brukere foretrekker å estimere eller telle *antall* enheter pr. arealenhet; langt de fleste foretrekker å registrere tetthet på forenklete, f.eks. 2-logaritmiske, skalaer.

Et punkt (iv), som utdyper punkt (i), er at trinn langs en kompleks miljøvariabel må skaleres i enheter som uttrykker en **allment observerbar egenskap** ved variabelen, det vil si en *"enkeltmiljøvariabel som inngår i en kompleks miljøvariabel og som kan måles/observeres på samme eller tilsvarende måte i ulike natursystemer"*. Eksempler på allment observerbare egenskaper er fysiske og kjemiske egenskaper som f.eks. pH i jord, saltholdigheten i vannet jorda er i kontakt med, og konsentrasjonen av oppløst organisk materiale (TOC) i vann. Dette viktige punktet vil bli utdypet i kapittel 5.4.3 om standardiseringen av komplekse miljøvariabler.

Gjennom hele NiNs historie har et gjennomgående trekk vært at grader operasjonaliseres med standardiserte, ordnete faktorvariabler (type O) istedenfor kontinuerlige variabler. Dette videreføres i NiN 3. Transformering av kontinuerlige variabler til ordnete faktorvariabler kan imidlertid gjøres på mange ulike måter, som gir svært forskjellige resultater. Kombinasjonen av krav til verdinøytralitet og etterprøvnbarhet og nødvendigheten av å kunne definere grunntyper med standardisert utstrekning langs aksene i økodiversitetsrommet (Boks 4, prinsipp 8) gjør at det stilles spesielt strenge krav til en standardisert metode for å trinnde de komplekse miljøgradientene som definerer disse aksene.

Boks 5 inneholder ikke egne kategorier for enkle og komplekse miljøgrader fordi forskjellen mellom konkret observerbare egenskaper (enkle variabler) og abstrakte, komplekse variabler kan beskrives med de samme statistiske variabeltypene.

Den sjuende variabeltypen, binær variabel (type B), er endepunktet for forenkling av en kontinuerlig variabel (eller andelsvariabel, tellevariabel eller tetthetsvariabel) til en skala der alle trinn som angir forekomst er slått sammen til ett samlet trinn. Den åttende variabeltypen, sirkulær variabel (type S), representerer et spesialtilfelle for variasjon uten ende- og slutt punkt. Et typisk eksempel er variasjonen i artssammensetningsdynamikk på nedbørsmyr, mellom arter med større og mindre torvproduserende evne. Dette eksemplet er omtalt i kapittel 2.7.7.

5.4.3 Standardisering av komplekse miljøvariabler

Et kjernepunkt i EcoSyst-rammeverket, og dermed i NiN, er bruken av den generelle økodiversitetsmodellen til å beskrive naturvariasjon på de primære naturmangfoldnivåene (Boks 4, prinsipp 8). Både på natursystem- og på landskapstypenivået er kompleks miljøvariasjon karakteriserende kilde til variasjon, mens henholdsvis artssammensetningen og sammensetningen av landskapselementer er karakteriserende naturegenskap (se kapittel 4.4). Det åttende taksonomiske prinsippet, som sier at "grunntyper skal defineres som ideelle hyperkuber i et underrom av økodiversitetsrommet, med standard utstrekning", legger sterke føringer på hvordan de komplekse miljøvariablene som definerer akser i et økodiversitetsrom skal standardiseres. Formuleringen "standard utstrekning" i kombinasjon med kravet til at variasjon i den karakteriserende naturegenskapen skal avgjøre hvor "viktig" en kompleks miljøvariabel er, impliserer at komplekse miljøgrader som skal

brukes som akser i et økodiversitetsrom på natursystemnivået må kunne skaleres i økologiske avstandsenheter, det vil si enheter som uttrykker omfanget av variasjon langs økoklinen som består av den karakteriserende naturegenskapen og den karakteriserende kilden til variasjon (kapittel 4.5). Det er en klar motsetning mellom skalering av økoklinen, som er spesifikke for hvert økosystem (se kapittel 2.7.6), i økologiske avstandsenheter og skalering av økoklinens miljøvariabelkomponent i enheter som uttrykker en allment observerbar egenskap. Vi vil bruke kalkinnholdsgradienten i mark- og bunnsystemer på natursystemnivået til å illustrere hvordan motsetningsforholdet mellom ulike skaleringsbehov håndteres i NiN versjon 3. Deretter vil vi ta et sideblikk på den parallelle håndteringen på landskapstypenivået.

Kalkinnhold er den lokale komplekse miljøvariabelen som gir opphav til variasjon i artssammensetning i desidert flest natursystemhovedtyper (Halvorsen et al. 2015b). For kalkinnhold varierer gradientlengden, det vil si forskjellen i artssammensetning mellom ytterpunktene langs en gradient, fra mellom 5 og 6 økologiske avstandsenheter (ØAE; 1 ØAE tilsvarer ca. 25 % endring i artssammensetning) i åpen jordvannsmyr og på nakent berg til ingen i marine bunnsystemer der kalkinnhold ikke har noen betydning for artssammensetningen; kalkinnholdet i havvann varierer ikke på fin skala. Fig. 33 viser eksempler på natursystemhovedtyper med ulik gradientlengde for den komplekse kalkinnholdsgradienten. Venstre kolonne i Fig. 33, som viser artenes responskurver langs samme skalering av kalkinnholdsgradienten, illustrerer hvordan responskurvenes form varierer fra smal til brei når gradientlengden (figurene i høyre kolonne) avtar fra over 5 til under 2 ØAE. I venstre kolonne er kalkinnholdsgradienten delt i ti såkalte basistrinn, indikert med små bokstaver fra a til j.

Basistrinninndelingen av den komplekse miljøgradienten vil si en *"inndeling av en kompleks miljøgradient i basistrinn"*, og **basistrinn** defineres som *"minste trinn (intervall), med utstrekning 0,5–1,0 ØAE langs en kompleks miljøgradient, målt i den hovedtypen og i den geografiske og økologiske konteksten der det antas at variasjonen i artssammensetning innenfor det aktuelle intervallet langs miljøgradienten er størst og som er utgangspunktet for hovedtypetilpasset trinndeling av komplekse miljøgradienter"*. Basistrinninndelingen er én av to standardiserte trinninndelinger av den komplekse miljøgradienten; den andre er den **hovedtypetilpassete trinndelingen**; *"inndeling av en kompleks miljøgradient i trinn som tilfredsstiller definisjonen av standardtrinn og som er basert på en basistrinninndeling"*. Med **standardtrinn** menes *"trinn langs en trinndelt kompleks miljøgradient som omfatter en forhåndsspesifisert mengde variasjon i den karakteriserende naturegenskapen og som er definert som en kombinasjon av basistrinn langs miljøgradienten"*. For natursystemer skal denne "forhåndsspesifiserte mengden naturvariasjon" være mellom 0,75 og 1,5 ØAE.

Basistrinninndelingen er gjennomgående og universell. Fig. 33 viser at trinnene a–j kan benyttes på tvers av alle økosystemer uavhengig av hvor stor variasjon i artssammensetning miljøvariabelen gir opphav til i hvert enkelt økosystem. Trinnene a–j innbyr til å definere disse intervallene ved bruk av en allment observerbar egenskap ved miljøvariabelen som kan benyttes på tvers av økosystemer [jf. diskusjonspunkt (iv) i forrige kapittel]. Dermed legger basistrinninndelingen også til rette for å oppfylle punkt (i) om at det skal knyttes begreper til spesifikke intervaller langs gradienten. Alternativet til en allmenngyldig basistrinninndeling med 10 trinn er å definere separate begrepssett for hvert trinn i hvert økosystem. Ettersom kalkinnhold er hovedkompleksvariabel i over 40 natursystemhovedtyper (Halvorsen et al. 2015b) sier det seg sjøl at separate sett av begreper for kalkinnholdsvariasjon i hver hovedtype ville føre til et totalt begrepskaos, som ville hemme snarere enn fremme kommunikasjon. Ingen vil kunne lære seg hundrevis av begreper for hver enkelt miljøvariabel.

Definisjonen av basistrinn gir retningslinjer for (i) hvor mange basistrinn en kompleks miljøvariabel bør deles inn i; (ii) hvordan disse trinnene bør avgrenses; og (iii) hvordan basistrinninndelingen skal forholde seg til inndelinger av miljøvariabelen i andre systemer (inkludert tidligere NiN-versjoner). Fordi basistrinninndelingen skal være gjennomgående, dvs. benyttes i alle økosystemer, er kompromisser uunngåelig. Definisjonen av basistrinn åpner for den fleksibiliteten

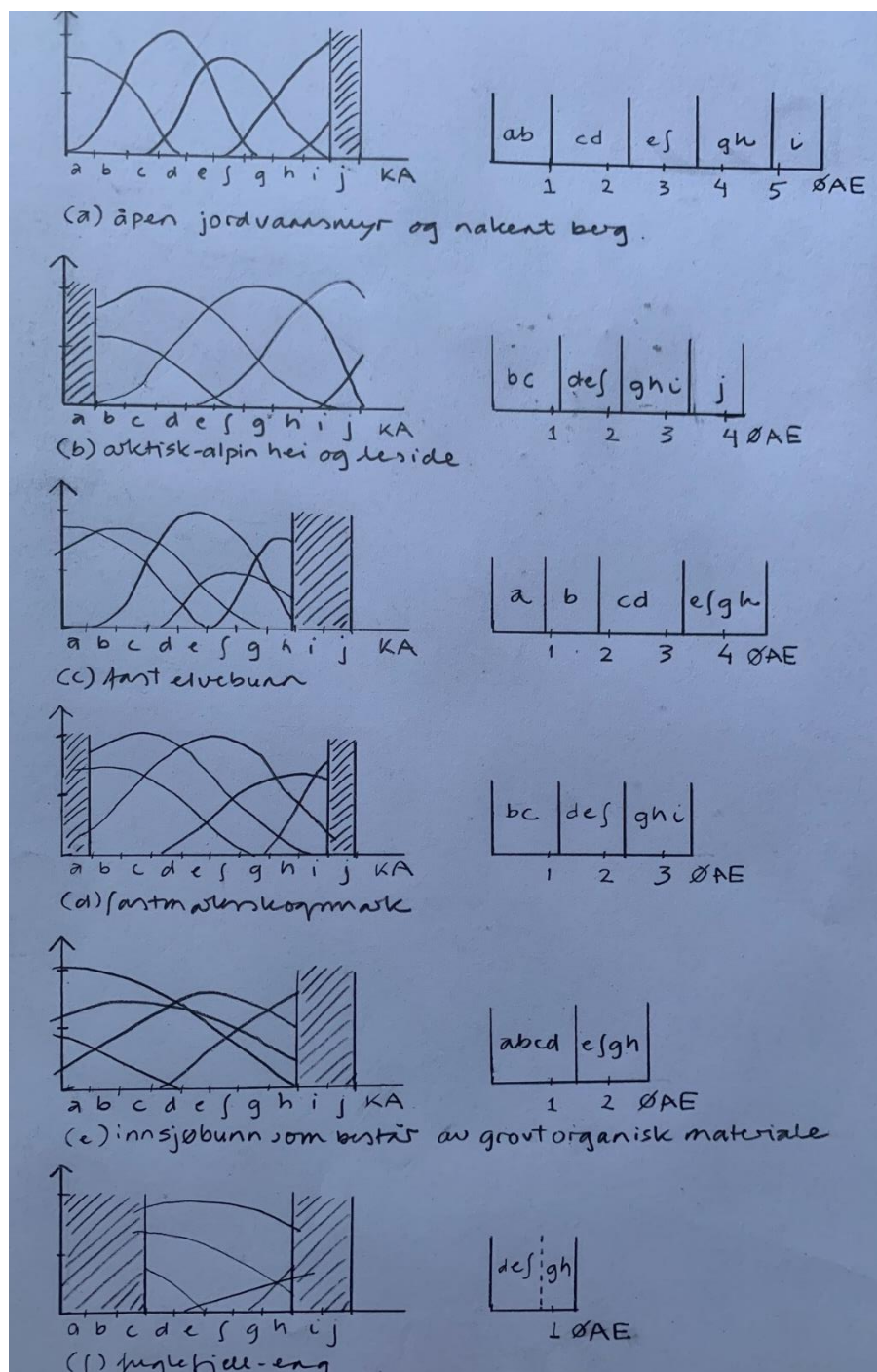


Fig. 33. Seks eksempler på variasjon i artssammensetning langs den lokale komplekse miljøgradienten kalkinnhold i ulike natursystemhovedtyper. Venstre kolonne viser variasjonen i aggregert artsmengde for fem arter innenfor den realiserte delen av en kalkinnholdsgradient som er skalert i basistrinn fra a til j (ikke-realiserde deler av gradienten er skravert). Høyre kolonne viser den tilsvarende økoklinen, skalert i økologiske avstandenheter (ØAE). Lengden av økoklinen angir gradientlengden. Den hovedtypetilpassete trinninndelingen av kalkinnholdsgradienten er angitt med loddrette streker i figurene i høyre kolonne. Den stiplede loddrette streken i høyre figur (f) indikerer at det ikke er grunnlag for å dele kalkinnhold i to hovedtypetilpassete trinn i denne hovedtypen, men at "halvtrinn" kan brukes til å implementere kalkinnhold som en observerbar lokal kompleks miljøvariabel (oLKM).

som kreves for at basistrinninndelingen skal fylle formålet. Basistrinnene kan ikke ha helt fast bredde fordi de må være smale nok til å kunne "pusles" sammen til hensiktsmessige hovedtypetilpassete trinn i alle relevante hovedtyper. Samtidig må basistrinninndelingen bidra til det uttalte målet for NiN, at innarbeidete begreper (fra andre, innarbeidete trinninndelinger) i størst mulig grad skal gjenbrukes.

Prinsippene for hovedtypetilpasset trinninndeling er gitt i Boks 6. Ideelt sett skal hovedtypetilpasset trinninndeling baseres på **generaliserte artslistedata** (Boks 6, punkt 2), det vil si *"systematisk sammenstilte artslister for et utvalg abstrakte naturtypefigurer innenfor en avgrenset del av det økologiske rommet, med standardisert mengdeangivelse"* (se Halvorsen et al. 2019a: kapittel B2). I systemdokumentasjonen for NiN 2 beskrives en ideell firestegsprosedyre for hovedtypetilpasset klasse- og trinninndeling av komplekse miljøvariabler som starter med analyse av generaliserte artslistedata (Halvorsen 2019a: Fig. B2–3): (1) Datasettspesifikk trinninndeling som resulterer i en datasettspesifikk trinninndeling. (2) Analyse av flere datasett fra samme hovedtype, for ulike artsgrupper i ulike geografiske områder, som resulterer i en preliminær hovedtypespesifikk trinninndeling ved bruk av prinsipp 3 i Boks 6. (3) Utarbeidelse av en basistrinninndeling på grunnlag av de preliminnære hovedtypespesifikke trinninndelingene. (4) Utarbeidelse av en endelig hovedtypetilpasset trinninndeling ved aggregering av basistrinn til hovedtypetilpassete trinn. Denne prosedyren er optimal fra et teoretisk ståsted, men i praksis ikke gjennomførbar som en generell metode fordi det ikke er mulig å utarbeide så mange generaliserte artslistedatasett som prosedyren forutsetter. For at resultatene av analyser av generaliserte artslistedatasett skal være sammenliknbare mellom artsgrupper og på tvers av økosystemer, stilles strenge krav til slike datasett med hensyn til fullstendighet, kunnskapsgrunnlag, avgrensning av geografisk område, etc. For mange artsgrupper i mange økosystemer er disse kravene, kunnskapskravet i særdeleshet, umulig å oppfylle. Dessuten er arbeidet med sammenstilling av generaliserte artslistedatasett så tid- og kompetansekrevende at det under arbeidet med NiN 2 bare var mulig å utarbeide generaliserte artslistedatasett for et mindre utvalg kombinasjoner av økosystem, artsgruppe og geografisk område. For de aller fleste økosystemer ble derfor gradientlengden vurdert på grunnlag av beste tilgjengelige kunnskap om det aktuelle økosystemet og gradientlengdeestimer for samme eller tilsvarende miljøgradienter i andre, mest mulig likartete, økosystemer. Noen flere generaliserte datasett har blitt utarbeidet som ledd i arbeidet fram mot NiN 3, og kunnskapen om naturvariasjonen øker stadig. Status ved lanseringen av NiN versjon 3.0 er at basistrinninndelingen av de aller fleste lokale komplekse miljøvariabler som ble benyttet til grunntypeinndeling av natursystemer i NiN versjon 2.3 er vurdert å tilfredsstille de kravene som stilles til basistrinninndeling, og dermed kan videreføres i NiN 3.0. Dette sikrer god kompatibilitet mellom NiN-versjonene og gjør at begreper for miljøvariasjon, som er knyttet til basistrinnene, bare i enkelttilfeller må endres.

Fig. 33 illustrerer noen viktige egenskaper ved komplekse miljøvariabler som ikke er påpekt tidligere. Et fellestrekk for alle figurene i venstre kolonne er at deler av kalkinnholdsgradienten ikke er realisert i den aktuelle natursystemhovedtypen. Dette er en vanlig situasjon, som har mange ulike årsaker. Basistrinn j for saltanrikt mark er for eksempel bare realisert i klart kontinental bioklimatisk

Boks 6. Prinsipper for hovedtypetilpasset trinninndeling av en kompleks miljøvariabel

1. Antallet hovedtypetilpassete trinn (= standardtrinn) skal være lik gradientlengden, uttrykt i økologiske avstandsenheter, avrundet nedover til nærmeste hele tall.
2. Gradientlengden skal, ideelt sett, bestemmes ved bruk av generaliserte artslistedatasett.
3. Artsgruppa med størst gradientlengde i det geografiske området der variasjonen langs gradienten er størst, skal legges til grunn (se Tabell 12 for inndeling i artsgrupper)
4. Basistrinnene skal "pusles" sammen til hovedtypetilpassete trinn på en slik måte at hvert trinn tilfredsstiller definisjonen av standardtrinn og slik at trinnene får så lik utstrekning, målt i økologiske avstandsenheter, som mulig.

Tabell 12. Pragmatisk inndeling i organismegrupper på grunnlag av systematisk tilhørighet og økologisk funksjon.

Organismegruppe	Karakteristikk (taksonomisk tilhørighet)
Primærprodusenter	Karplanter, moser, lav og alger (planktonalger i frie vannmasser)
Storsopp	Pragmatisk begrep som omfatter sekk- og stilksporesopp med fruktlegemer som er observerbare med det blotte øyet; dvs. sopp som har mykorrhizarelasjon med primærprodusenter og saprofytiske, markboende sopp
Mega- og makrofauna	Dyr med individstørrelse > 2 mm (megafauna = "dyr med normal individstørrelse > 20 mm"; makrofauna = "dyr med normal individstørrelse 2–20 mm")
Meio- og mikrofauna	Dyr med individstørrelse < 2 mm (meiofauna = "dyr med normal individstørrelse 0,1–2 mm"; mikrofauna = "dyr med normal individstørrelse < 0,1 mm")
Mikroorganismer	Bakterier, mikrosopp, etc. (responderer sannsynligvis på andre lokale komplekse miljøvariabler enn gruppene over, tas ikke i betraktning ved inndelingen av natursystemer)
Mobile dyr	Dyr med så stor mobilitet at de ikke antas å respondere på lokale komplekse miljøvariabler enn gruppene over (tas ikke i betraktning ved inndelingen av natursystemer)

seksjon på Svalbard, der oppadgående vannstrøm fører til saltanriking i øvre jordsjikt og på marka, med pH opp til 10,5 som resultat (Elvebakk & Nilsen 2002). Den eneste av hovedtypene som er inkludert i Fig. 33 der slike spesielle forhold kan forekomme, er arktisk-alpin hei og leside (Fig. 33b). I fuglefjelleng (Fig. 33f) er ingen av de tre kalkfattige basistrinnene realisert fordi fuglegjødsling ikke bare medfører rikelig tilførsel av nitrogen, men også av andre mineralnæringsstoffer. Realisert kalkinnhold i en fuglefjelleng vil derfor alltid overskride en viss nedre terskel. Figurene i høyre kolonne viser at de hovedtypetilpassete trinnene ikke omfatter helt like store økologiske avstandsintervaller (bredde langs gradienten, skalert i økologiske avstandsenheter). Dette er en naturlig følge av at et endelig antall hele basistrinn skal ligge til grunn for aggregeringen til hovedtypetilpassete trinn. Figuren viser også hvordan hovedtypetilpassete trinn i NiN 3 blir betegnet ved å kombinere basistrinnbetegnelser. Dette er en forenkling i forhold til NiN 2, der de hovedtypetilpassete trinnene ble betegnet med separat nummerserie, f.eks. i Fig. 33a tallene fra 1 til 5. Merk også at to økosystemer med tilnærmet lik gradientlengde (Fig. 33b og c) kan ha ganske ulike hovedtypespesifikke trinndelinger fordi intervallene med størst endring i artssammensetning ikke nødvendigvis er de samme i ulike hovedtyper.

Basistrinninndelingen (venstre kolonne i Fig. 33) representerer en forenkling av den kontinuerlige komplekse miljøvariabelen til en ordnet faktorvariabel med 10 basistrinn, mens de hovedtypetilpassete trinninndelingene i høyre kolonne representerer forenklinger av hovedtypespesifikke økokliner til ordnete faktorvariabler med et trinnantall som varierer fra fem til ett.

Tre begreper brukes til å beskrive omfanget av variasjon i artssammensetning langs komplekse miljøvariabler (Fig. 34). **Vesentlig forskjell i artssammensetning** (Fig. 34a) innebærer "en forskjell på minst 2 ØAE, det vil si utskifting av nær halve artssammensetningen eller mer, mellom to naturtyper som sammenliknes"; **betydelig forskjell i artssammensetning** (Fig. 34b) innebærer "en forskjell på minst 1 ØAE, det vil si utskifting av nær en fjerdedel av artssammensetningen eller mer, mellom to systemer som sammenliknes"; og **observerbar forskjell i artssammensetning** (Fig. 34c) innebærer "en forskjell på minst 0,5 ØAE, det vil si utskifting av nær 1/8 av artssammensetningen, mellom to systemer som sammenliknes". Alternativt kan de tre begrepene defineres på grunnlag av gradientlengden (forskjellen i artssammensetning mellom gradientendepunktene), som vist i Fig. 34. Brukt om variasjon innenfor en natursystemhovedtype (se kapittel 5.5.2) betegnes miljøvariabler som gir opphav til vesentlig, betydelig og observerbar forskjell i artssammensetning henholdsvis vesentlige, betydelige og observerbare komplekse miljøvariabler (vKM, bKM og oKM).

Standardiseringen av komplekse miljøvariabler ble forklart med en lokal kompleks miljøvariabel, kalkinnhold i bunn- og marksystemer, som eksempel. Det generaliserte gradientanalyseperspektivet og den generelle økodiversitetsmodellen åpner imidlertid for å benytte samme prinsipper for inndeling av komplekse miljøfaktorer (ikke-ordnete faktorvariabler) og på andre økodiversitetsnivåer enn natursystem. Som forklart i kapittel 4.4, krever visualisering av variasjonen langs ikke-ordnete komplekse faktorvariabler at det opprettes separate økodiversitetsrom for hver av klassene som miljøfaktoren er delt inn i. Økologisk avstand kan beregnes mellom alle par av klasser, og begrepene vesentlig, betydelig og observerbar forskjell kan med lik rett benyttes til å karakterisere disse forskjellene. I en ikke-ordnet kompleks miljøfaktor utgjør hver klasse en naturlig enhet, uavhengig av forskjell i artssammensetning til andre klasser. En klasse betegnes **basisklasse** når den tilfredsstiller kravet til "minste aksepterte klasse, med forskjell fra en annen klasse innenfor en kompleks miljøfaktor på minst 0,5 ØAE målt i den hovedtypen og i den geografiske og økologiske konteksten der det antas at forskjellen i artssammensetning innenfor miljøfaktoren er størst og som er utgangspunktet for hovedtypetilpassete trinninndeling av komplekse miljøfaktorer". Basisklasser aggregeres til hovedtypetilpassete klasser etter samme prinsipper som komplekse miljøgradienter (se Boks 5). Forskjellen fra basistrinn langs komplekse miljøgradienter markeres ved at store bokstaver (A, B, C ...) brukes til å betegne basisklasser.

Komplekse landskapsvariabler trinn- eller klasseinndeles etter samme mønster som andre komplekse miljøvariabler, men med den forskjellen at den økologiske avstandsenheten som benyttes for natursystemer byttes ut med **landskapsavstandsenheten (LAE)**, definert som "en forskjell i landskapselementsammensetning mellom to landskap som sammenliknes, hver representert med et representativt utvalg av landskapsarealenheter, på 0,08 PD-enheter, det vil si at nær en tolvtedel av elementsammensetningen skiftes ut" (Halvorsen et al. 2020, Simensen et al. 2022).

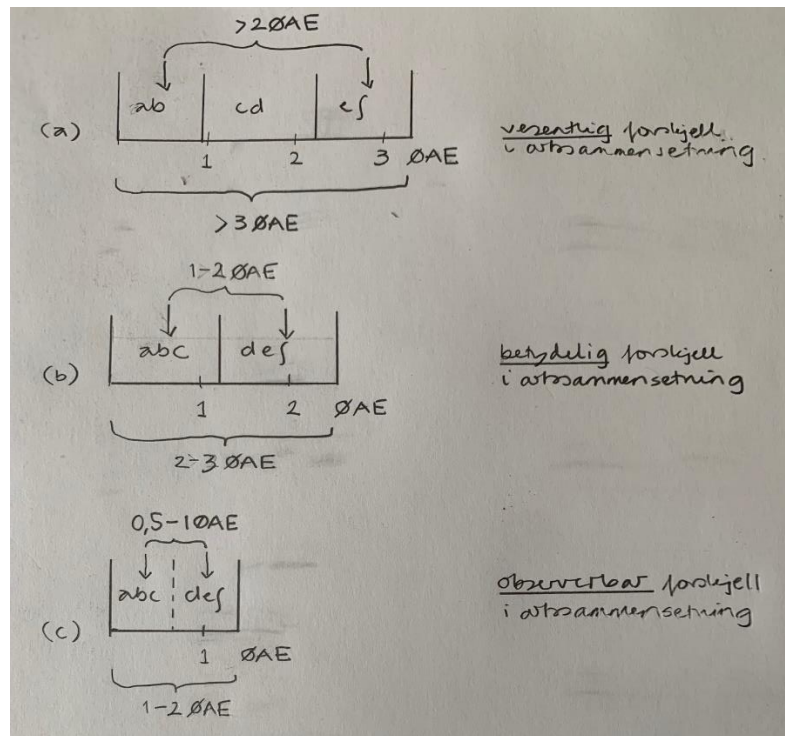


Fig. 34. Grafisk forklaring av begrepene vesentlig (a), betydelig (b) og observerbar (c) forskjell i artssammensetning, eksplisert med en kompleks miljøvariabel som er delt i seks basistrinn og som har ulik gradientlengde (målt i økologiske avstandsenheter, ØAE) i tre natursystemhovedtyper. Hovedtypetilpassete inndelinger i tre og to trinn i henholdsvis (a) og (b) er markert med loddrette streker. Den stiplete loddrette streken i (c) indikerer at det ikke er grunnlag for å dele den komplekse miljøvariabelen i to hovedtypetilpassete trinn i denne hovedtypen, men at "halvtrinn" kan brukes til å beskrive variasjonen. Tyngdepunktene i de hovedtypetilpassete trinnene er markert med piler. Begrepene vesentlig, betydelig og observerbar forskjell i artssammensetning kan alternativt defineres som avstander mellom gradientendepunkter eller avstander mellom tyngdepunkter i den hovedtypetilpassete trinninndelingen.

I NiN 2 er det bare de lokale komplekse miljøvariablene som benyttes i typeinndelingen av natursystemer, og komplekse landskapsvariabler som benyttes i typeinndelingen av landskapstyper, som gjøres gjenstand for standardisert inndeling i basistrinn og hovedtypetilpassete trinn (eller basistrinn og basisklasser). Det er imidlertid ikke noe som forhindrer bruk av prinsippene i Boks 6 for standardisert trinn- og klassesdeling av alle miljøvariabler som forårsaker variasjon i artssammensetning, inkludert korttidsmiljøvariabler og regionale miljøvariabler (Halvorsen 2019a). En gjennomgående felles standardisering av miljøvariabler vil gjøre variabelsystemet mer konsistent og ha den pedagogiske fordelen at ulike kategorier av miljøvariasjon lettere kan sammenliknes. Ideelt sett krever dette generaliserte artslistedatasett, som foreløpig ikke finnes. Dette er likevel brukt som en rettesnor for arbeidet med NiN versjon 3.0, med alle de forbehold mangelen på eksakt kunnskap krever. I tråd med generelle forsiktighetskriterier (se kapittel 5.5.1), er den hovedtypetilpassete trinninndelingen gjort med stor forsiktighet. Dersom det ikke er gode grunner for noe annet (godt kunnskapsgrunnlag), er samme tilpassete trinninndeling benyttet for alle relevante hovedtyper.

5.5 Typesystemene

5.5.1 Oversikt over typesystemene og utdyping av typifiseringsprinsippene

NiN versjon 3.0 inneholder 11 typesystemer (Fig. 32); tre for primære økodiversitetsnivåer, ett for det sekundære økodiversitetsnivået naturkompleks, ett for livsmedium og seks for ulike temaer innenfor abiotisk naturgitt variasjon. Typesystemene systematiserer variasjon i hele området under norsk jurisdiksjon innenfor hvert sitt tema på grunnlag av hjørnesteinene (Boks 3; se kapittel 5.1) og de taksonomiske prinsippene (Boks 4; se kapittel 5.3), med nødvendige tilpasninger til tema slik prinsippene åpner for. Felles for alle typesystemene er at de er konstruert slik at de, så langt som mulig, tilfredsstiller etterprøvbarehetskravet og kravet til verdinøytralitet (Boks 3, punkt 1). Disse kravene kommer også til uttrykk i det fjerde taksonomiske prinsippet (Boks 4, punkt 4) som sier at "typehierarkier skal ... konstrueres ved bruk av en kriteriebasert, repeterbar, delende (*top-down*) prosedyre". Dette kravet er operasjonalisert ved utvikling av en metode for å teste typesystemer for de primære økodiversitetsnivåene (Fig. 2; se kapittel 1.4).

Typifiseringsprinsippene i Boks 4 var i utgangspunktet utarbeidet for systematisering av variasjon på de primære økodiversitetsnivåene; økosystemnivået i særdeleshet (jf. Boks 4, punkt 5). De to typesystemene for natursystemer er derfor det naturlige startpunktet for en generell gjennomgang av typesystemenes oppbygning og prosedyrene for å konstruere typesystemer i NiN 3. Deretter vil forenklinger og tilpasninger ved konstruksjon av de øvrige typesystemene bli beskrevet.

Et typesystem for et primært økodiversitetsnivå skal "oversette" en økodiversitetsmodell til et hierarkisk typesystem (Boks 4, punkt 5). Prinsipp 6 spesifiserer at typesystemet skal ha eksakt tre hierarkiske nivåer – hovedtypegruppe, hovedtype og grunntype, og at typene skal utledes ved suksessiv oppdeling av all natur (Boks 4, punkt 4) som vist i Fig. 35. Begrepet **generaliseringsnivå** brukes om et "nivå i et typehierarki".

Ett typesystem kan ikke romme all variasjon som noen kan tenkes å ha behov for å beskrive uten at systemet blir så komplisert (inneholder så mange typer) at det blir ubrukelig i praksis, f.eks. til naturkartlegging. Ethvert typesystem må derfor balansere ønsker om stor presisjon og mange detaljer (stor kompleksitet) mot praktiske og pedagogiske hensyn. Et system med få typer er lettere å lære seg og lettere å bruke enn et komplekst system (Bryn et al. 2020). I NiN er denne utfordringen løst ved å begrense variasjonen som tas i betraktning ved konstruksjon av hvert typesystem til én karakteriserende naturegenskap, én eller flere karakteriserende kilder til variasjon i den karakteriserende

Tabell 13. Karakteriserende naturegenskap og karakteriserende kilder til variasjon på hvert økodiversitetsnivå som er gjenstand for typeinndeling i NiN 3.

Økodiversitetsnivå og tema	Karakteriserende naturegenskap	Karakteriserende kilde til variasjon
Landskapstype	landskapselement-sammensetning	variasjon langs komplekse landskapsgradienter (regional abiotisk og biotisk, naturgitt og menneskebetinget variasjon)
Økosystem: Natursystem: Mark- og bunnsystemer	artssammensetning	lokal kompleks miljøvariasjon (naturgitt og menneskebetinget); strukturerende artsgrupper
Økosystem: Natursystem: Vannmassesystemer	artssammensetning	lokal og regional miljøvariasjon (naturgitt og menneskebetinget); strukturerende artsgrupper
Naturkompleks	natursystem-sammensetning	lokal kompleks miljøvariasjon (naturgitt og menneskebetinget)

naturegenskapen og de prosessene som regulerer sammenhengene mellom karakteriserende naturegenskap og karakteriserende kilder til variasjon (Boks 4, punkt 7). All annen variasjon må kunne beskrives ved å bruke variabler fra variabelsystemet. Tabell 13 oppsummerer karakteriserende naturegenskap og karakteriserende kilder til variasjon for hvert de fire typesystemene i NiN 3 som har primære eller sekundære økodiversitetsnivåer som tema.

Presiseringen i prinsipp 5 av at typesystemer for de primære økodiversitetsnivåene skal være "oversettelser" av økodiversitetsmodellene utpeker artssammensetningen som et selvfølgelig valg av karakteriserende naturegenskap på økosystemnivået (se kapitlene 4.2 og 4.4). NiN 3 inneholder imidlertid to natursystemtypesystemer; ett for mark- og bunnsystemer og ett for vannmassesystemer. Begrunnelsen for dette er nøkkelen til å forstå hva et typesystem i NiN 3 er, og er dessuten viktig fordi disse typesystemene har sentrale funksjoner i den store NiN-verktøykassa.

De fleste økosystemer inneholder et stort mangfold av naturkomponenter (se kapittel 2.6.3). Disse kan sorteres i fire **dominerende naturkomponenter**, det vil si en "kategorisering til substratlivsmedium eller substratfrie livsmedier; og innenfor sistnevnte, i tre underkategorier: frie vannmasser, snø og is, og luft". Den presise definisjonen av **substratlivsmedium** er "organiske eller uorganiske livsmedier som ved normale jordoverflatetemperaturer forekommer i fast fase", mens **substratfrie livsmedier** er definert som "vann og luft som livsmedier, inkludert vann i fast fase (snø og is)". Snø og is står i en mellomstilling mellom substratlivsmedier og substratfrie livsmedier. For at all variasjon på natursystemnivået skal kunne inkluderes i ett typesystem, må variasjonen i

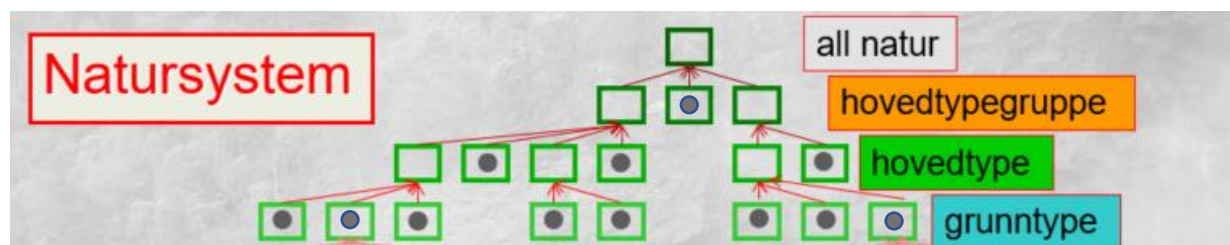


Fig. 35. Oppbygningen av typesystemer for primære økodiversitetsnivåer i NiN 3, med de tre generaliseringsnivåene hovedtypegruppe, hovedtype og grunntype. Bokser med svart prikk indikerer typer som ifølge typeinndelingskriteriene ikke skal deles videre.

artssammensetning innenfor alle komponentene som skal inkluderes i typesystemet kunne beskrives ved hjelp av det samme settet av karakteriserende kilder til variasjon (Boks 4, punkt 7). Siden miljøvariasjon fordeles på egenskapskategorier på bakgrunn av karakteristisk romlig skala (se kapittel 2.7.2), innebærer dette kravet at hovedtrekk i variasjonen i artssammensetning innenfor alle naturkomponenter som skal typifiseres sammen må forholde seg til miljøvariasjon på omtrent samme romlige skala. Det er ikke tilfellet for variasjon på økosystemnivået. De store havstrømmene har nokså konstante egenskaper over avstander som tilsvarer grov regional skala (100–1 000 km) og frakter organismer fra den ene enden av kloden til den andre. Det samme, men i mindre omfang, gjelder vannmassene i lange elver og store innsjøer. Organismer som sitter fast på bunnen eller lever i bunnssubstratet i vannsystemer forholder seg til andre komplekse miljøvariabler enn arter som lever i vannmassene, og disse variablene uttrykker variasjon på ulike romlige skalaer.

Valget av lokal miljøvariasjon som eneste karakteriserende naturegenskap ved typeinndeling av substratlivsmedier (mark- og bunnsystemer) er motivert av at hovedtyngden av den miljøbetingete variasjonen i artssammensetning i marka og på bunnen kommer til uttrykk på mellomgrov lokal skala; (1–)10–100(–1000) m (Halvorsen 2012). Dette er den romlige skalaen der plantesamfunn (f.eks. Kielland-Lund 1981), vegetasjonstyper (f.eks. Fremstad 1997, Rekdal & Larsson 2005), habitattyper (f.eks. Davies et al. 2004) og "naturtyper" etter DN-håndbok 13 (Anonym 2007) har blitt definert i over hundre år, og det er denne skalaen som hovedsakelig adresseres ved kartlegging av natur (jf. Bryn 2006, Bryn et al. 2020). Valget av lokal miljøvariasjon som karakteriserende kilde til variasjon legger derfor til rette for kompatibilitet mellom typeinndelingen av mark- og bunnsystemer i NiN og andre typesystemer som er eller har vært i bruk.

Fordi variasjonen i frie vannmasseforekomster spenner over alle romlige skalaer fra de aller fineste (dammer og littoralbasseng) til de aller groveste (atlanterhavsstrømmen), gir det ikke mening å typeinnde vannmasser uten at regional miljøvariasjon inkluderes som karakteriserende kilde til variasjon. Dette ble i realiteten også gjort i NiN 2 uten at det ble eksplisitt uttrykt. Typesystemene for mark- og bunnsystemer og for vannmassesystemer må anses for to separate typesystemer fordi ett typesystem skal adressere én karakteriserende naturegenskap og *ett konsistent sett av karakteriserende kilde(r) til variasjon* (Boks 4, punkt 7). Snø og is er definert som en egen dominerende naturkomponent, men typeinndeles sammen med mark- og bunnsystemer fordi de forholder seg til samme romlige skala og derfor kan typeinndeles med samme karakteriserende kilde til variasjon som marksystemene.

Det er heller ikke mulig å lage konsistente typesystemer som favner alle naturkomponentene innenfor hver dominerende naturkomponent. Mange økosystemer er komplekse, tredimensjonale systemer der artssammensetningen som er knyttet til ulike naturkomponenter responderer på ulike miljøvariabler, på ulike romlige skalaer og mer eller mindre uavhengig av hverandre. Et klassisk eksempel på dette er skogsmark, hvor organismer som er knyttet til ulike substratkategorier, f.eks. på og i levende trær, død ved og marka forholder seg til helt ulike miljøvariabler og framviser variasjon på ulike skalaer i rom og tid. Tilsvarende gjelder for myr, som omtalt i kapittel 2.7.5. Dersom målet er å lage ett, konsistent typesystem for substratlivsmedier, må det foretas valg mellom hvilke naturkomponenter som skal vektlegges. I NiN reindyrkes derfor variasjon som er knyttet til **marka** ("*jordskorpen mer eller mindre faste overflatesjikt på steder som ikke er vanndekket eller dekket av vann minst 50 % av tida (på fastmark, i våtmark og i øvre del av fjærebeltet), med tilhørende organismesamfunn*") og **bunnen** ("*jordskorpen mer eller mindre faste øvre sjikt på et sted som er vanndekket minst 50 % av tida (saltvannssystemer, innsjøer og elver, samt i fjærebeltet), med tilhørende organismesamfunn*"). Arter som lever på eller i andre arter, som f.eks. epifytter på trær, epixyle arter på og i død ved, parasitter, arter knyttet til små komponenter av avvikende substrater (f.eks. epilittiske arter på små steiner i skogsmark) og arter (f.eks. store pattedyr) med stor aksjonsradius, tas ikke i betraktning.

Når bunn- og vannmassesystemer skal typifiseres separat, må det trekkes en definisjonsmessig grense mellom dem. I naturen glir imidlertid bunn- og vannmasseøkosystemene gradvis over i

hverandre. Organismene som lever i overgangssonen, **demersalsonen**, det vil si *"den delen av en vannsøyle (i en vannforekomst) som er nær og betydelig influert av bunnen"*, må fordeles på bunn- og vannmassesystemer på grunnlag av levevis og affinitet til de to dominerende økosystemkomponentene. Typiske bunnorganismer er **benthos**, *"organismer som lever i eller på bunnen"*; typiske organismer i frie vannmasser er **plankton**, *"organismer som lever i frie vannmasser og som har så liten horisontal egenbevegelse at vannstrømmer i stor grad bestemmer deres romlige fordeling"* og **nekton**, *"aktivt svømmende organismer som lever i vann og som er i stand til å bevege seg aktivt, uavhengig av mer eller mindre sterke vannstrømmer"*. Mer spesialiserte organismegrupper som **pleuston** (*"organismer som er knyttet til vannoverflata"*, som inkluderer **neuston**; *"små organismer med sjølv vannoverflata som tilholdssted"*), tilhører også artssammensetningen i frie vannmasser. Påvekst på tare, korallassosierte arter og fisk som er sterkt tilknyttet ålegrasenger eller tareskog skal tas i betraktning ved inndeling av bunnsystemer dersom de, direkte eller indirekte, responderer på de samme miljøvariablene som arter som lever på eller i bunnen. Arter med løsere tilknytning til bunnen og hvis fordeling i liten grad er styrt av bunnens egenskaper, skal gis liten eller ingen vekt på samme vis som arter på land som er knyttet til spesielle naturkomponenter som fungerer som selvstendige "miniøkosystemer" med gradientstruktur som avviker fra markas eller bunnens gradientstruktur. Grunnen til at påvekstorganismer i vann anses å tilhøre bunnsystemene mens epifytter på land ikke anses tilhøre marksystemene, er at vann er et tregere medium med mye sterkere homogeniserende effekt på miljøet enn luft. Luft gjøres for øvrig ikke gjenstand for typeinndeling i NiN; sjøl om det kan diskuteres om mikroorganismer i luft faktisk danner funksjonelle økosystemer, blant annet knyttet til aerosoler (Šantl-Temkiv et al. 2022).

Fordi korttidsmiljøvariasjon ikke inkluderes i settet av karakteriserende kilder til variasjon verken for mark- og bunnsystemer eller for vannmassesystemer, gjenspeiler disse typesystemene de grunnleggende miljøforholdene, som vanligvis endrer seg lite i et tidsperspektiv på (75–)100(–200) år [(20–)25 år i vannsystemer der alle prosesser går raskere enn på land]. Kartlegging av naturvariasjon basert på disse typesystemene vil derfor ha gyldighet over en periode på flere tiår i områder der omfang av menneskebetingete inngrep er begrenset.

Inndelingen i hovedtypegrupper og hovedtyper skal skje ved deling fra toppen (divisiv metode; Boks 4, punkt 4). Prinsipp 7 spesifiserer at dette skal gjøres "på grunnlag kriteriesett som vektlegger prosesser som regulerer sammenhenger mellom en karakteriserende naturegenskap og et sett av karakteriserende kilde(r) til variasjon (eller tilsvarende)". Prosessene det er tale om, er økologisk strukturerende prosesser, som fordeles på miljøstress, naturgitt og menneskebetinget forstyrrelse og strukturerende artsgrupper (se kapittekene 3.3 og 3.4). Separate prosedyrer for å definere hovedtypegrupper og hovedtyper er utarbeidet for hvert av de to natursystemtypesystemene; se kapittel 5.5.2.

Noen av prinsippene og kriteriene for typeinndeling av natursystemer er så generelle at de, skrevet eller uskrevet, er lagt til grunn for prinsipper og kriterier for andre typeinndelinger. De kunne derfor vært inkludert blant de generelle taksonomiske prinsippene i Boks 4. Det gjelder spesielt "parsimoniprinsippet", som for mark- og bunnsystemer er formulert i Boks 8, punkt 9: "Prinsippet om tilbakeholdenhet (parsimoni; "Ockham's razor") skal legges til grunn ved inndeling i hovedtyper og grunntyper og tillegges særlig vekt ved revisjon av eksisterende typesystemer. Dette prinsippet innebærer at den enkleste løsningen skal velges i tilfeller der kunnskapsgrunnlaget er mangelfullt eller gir grunnlag for tvil." Det gjelder også prinsippet om at resultater av eDNA-baserte analyser foreløpig (dvs. i NiN versjon 3.0) ikke skal tas i betraktning (Boks 8, punkt 10). Til tross for et økende antall studier av hvordan ulike grupper av mikroorganismer fordeler seg på ulike skalaer, anses kunnskapen på dette området fortsatt for fragmetarisk til å tas i betraktning ved konstruksjon av typesystemer.

Inndelingen av hovedtypene i grunntyper gjøres ved operasjonalisering av prinsippet i Boks 4, punkt 5. Hver grunntype skal utgjøre en standardisert del av et hovedtypespesifikt økologisk rom – et koordinatsystem med de viktigste miljøgradientene som akser (se kapittel 4.5). Hver grunntype skal ha

en standard utstrekning på ca. 1 økologisk avstandsenhet (ØAE), det vil si ett hovedtypetilpasset trinn (se kapittel 5.4.3). Det hovedtypespesifikke økologiske rommet utspennes av alle komplekse miljøvariabler som gir opphav til betydelig eller vesentlig variasjon i artssammensetning (bKM og vKM; se kapittel 5.4.3), det vil si minst 1 ØAE mellom tyngdepunktene i endeintervaller langs en kompleks miljøgradient (minst 2 ØAE mellom gradientendepunktene; Fig. 36) eller minst 1 ØAE mellom tyngdepunktene i klasser for en kompleks miljøfaktor. Fig. 36, som illustrerer prinsippet for grunntypeinndeling, viser blant annet at grunntyper bare blir definert for realiserte kombinasjoner av hovedtypetilpassete trinn og klasser.

Grunntypeinndelingen forutsetter god kunnskap, både om hvilke lokale (og i vannmassesystemer også regionale) komplekse miljøvariabler som forårsaker betydelig eller vesentlig variasjon i artssammensetning og hvordan artssammensetningen varierer langs disse økoklinene (se kapittel 2.7.6 og referanser der). Metoden for beregning av økologiske avstander og reskalering av komplekse miljøgradienter i økologiske avstandsenheter er beskrevet i kapittel 4.5.

Fig. 37 viser et eksempel på en ikke-realisert kombinasjon av hovedtypetilpassete trinn langs aksene i et økologisk rom. Grensetilfeller, der det er tvil om en grunntype faktisk er realisert, er ikke uvanlig. I slike tilfeller gjelder parsimoniprinsippet; en kombinasjon av miljøforhold må ha kjente forekomster for å definere en grunntype.

Når miljøstress- og forstyrrelsesgradienter ender i

disrupsjon, det vil si en "situasjon der en

påvirkning (f.eks. miljøstress eller forstyrrelse) har så høy intensitet at etablering og opprettholdelse av permanente populasjoner av stedstilknyttede organismer forhindres", er det ikke lenger mulig å bruke proporsjonal ulikhet eller andre ulikhetsmål til å beregne meningsfulle økologiske avstander – det

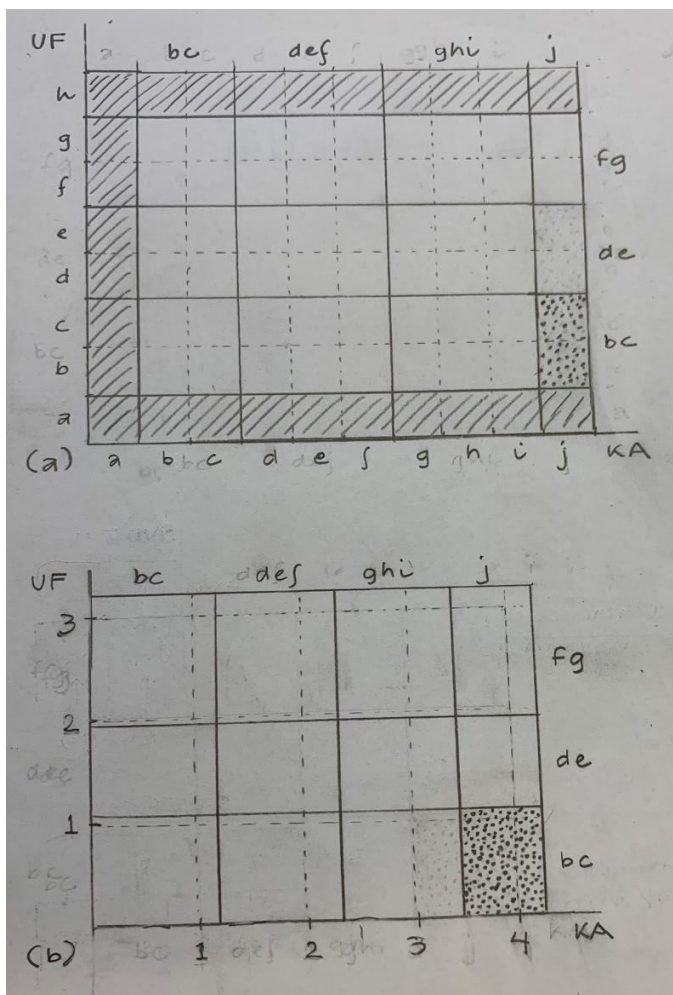


Fig. 36. Grunntypeinndeling av natursystemer, eksemplifisert ved økologisk rom for hovedtypen arktisk-alpin hei og leside med de lokale komplekse miljøvariablene kalkinnhold (KA) og uttørkingsfare (UF) som akser. Avgrensningen av grunntypene er vist med heltrukne linjer i begge delfigurer, den ikke-realiserte kombinasjonen KA_j & UF_bc med prikksskravur. Basistrinnkombinasjonene som definerer grunntypene er vist på høyre side og over diagrammene. (a) Akser skalert i "basistrinnenheter", det vil si med basistrinn vist som like store intervaller langs aksene. Basistrinn som ikke er realisert i hovedtypen er vist med skrå skravor. (b) Akser skalert i økologiske avstandsenheter. Merk at de hovedtypetilpassete trinnene ikke utspenner nøyaktig like stor variasjon i artssammensetning fordi avgrensningen er bundet til å følge basistrinngrensene.

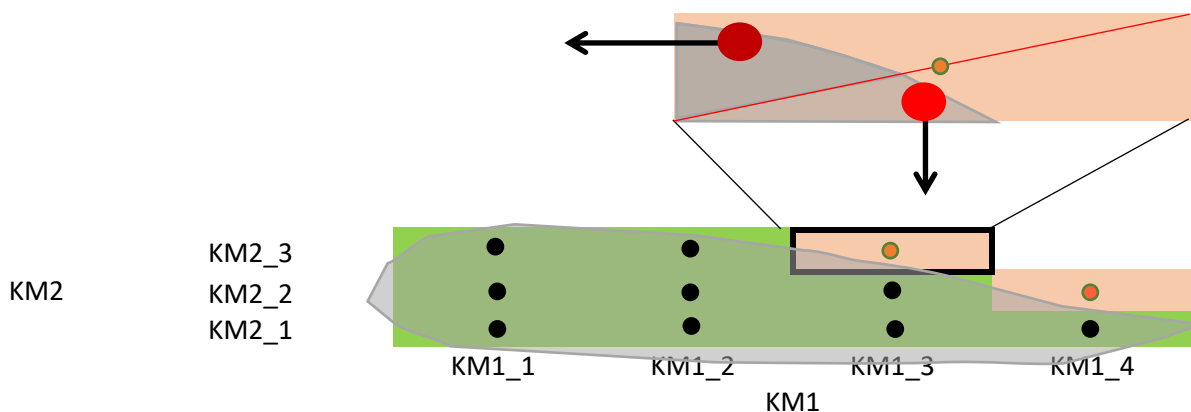


Fig. 37. "Snippkriteriet" for utelatelse av grunntyper, eksemplifisert med et skjematisk grunntypediagram for en tenkt hovedtype som omfatter variasjon langs to komplekse miljøvariabler, KM1 med fire realiserte hovedtypetilpassete trinn og KM2 med tre realiserte hovedtypetilpassete trinn. Merk at skalaene på de to aksene ikke er sammenliknbare; utstrekningen av ei celle svarer til ca. 1 økologisk avstandsenhet (1 ØAE) langs begge aksene. Den gråfargete figuren i den nederste delfiguren avgrensner realiserte miljøkombinasjoner. "Snippkriteriet" tilsier at de 9 cellene med tyngdepunkt (midtpunktet i intervaller langs hver av aksene, markert med svart prikk) aksepteres som grunntyper mens de to cellene med midtpunkter markert med oransje prikk ikke aksepteres fordi tyngdepunktene representerer en ikke-realisert miljøkombinasjon. Utsnittet øverst viser hvordan to konkrete arealenheter med gitt plassering i det økologiske rommet (røde prikker) tilordnes nabogrunntypene, henholdsvis KM1_2 & KM2_3 og KM1_3 & KM2_2.

disruptive endetrinnet inneholder jo ingen arter. Da er det heller ikke mulig å bruke definisjonen av et standardtrinn for hovedtypetilpasset trinndeling til å avgrense grunntyper. Denne utfordringen, knyttet til såkalte **artsutynningsintervaller**, det vil si "*intervaller langs en kompleks miljøgradient som starter ved punktet der ingen nye, mer tolerante arter kommer inn*", løses med en pragmatisk regel som sier at ett hovedtypetilpasset trinn skal opprettes for det disruptive endetrinnet (natur uten permanente populasjoner) og at optimum for arten med størst toleranse for miljøvariabelen skal plasseres sentralt i det tredje trinnet fra enden av artsutynningsintervallet. Denne regelen formaliserer en allmenn oppfatning som kommer til uttrykk i den innarbeidete oppdelingen av snøleier i grussnøleier uten stabil vegetasjon (endetrinn), ekstreme snøleier og seine snøleier (der arten med størst toleranse har sitt optimum).

Typesystemet for landskapstyper er basert på de samme prinsippene som for natursystemtypeinndelingen (Boks 4), men med landskapselementsammensetning som karakteriserende naturegenskap og variasjon langs komplekse landskapsgradienter (KLG; som sorteres under regional variasjon) som karakteriserende kilder til variasjon (Tabell 13). Som for natursystemer, har typesystemet tre hierarkiske nivåer (Boks 4, punkt 6); hovedtypegruppe, hovedtype og grunntype. I motsetning til natursystemer, manglet det nødvendige kunnskapsgrunnlaget for typeinndeling av landskap da arbeidet med landskapstypeinndelingen tok til som ledd i prosessen fram mot NiN 2. Først

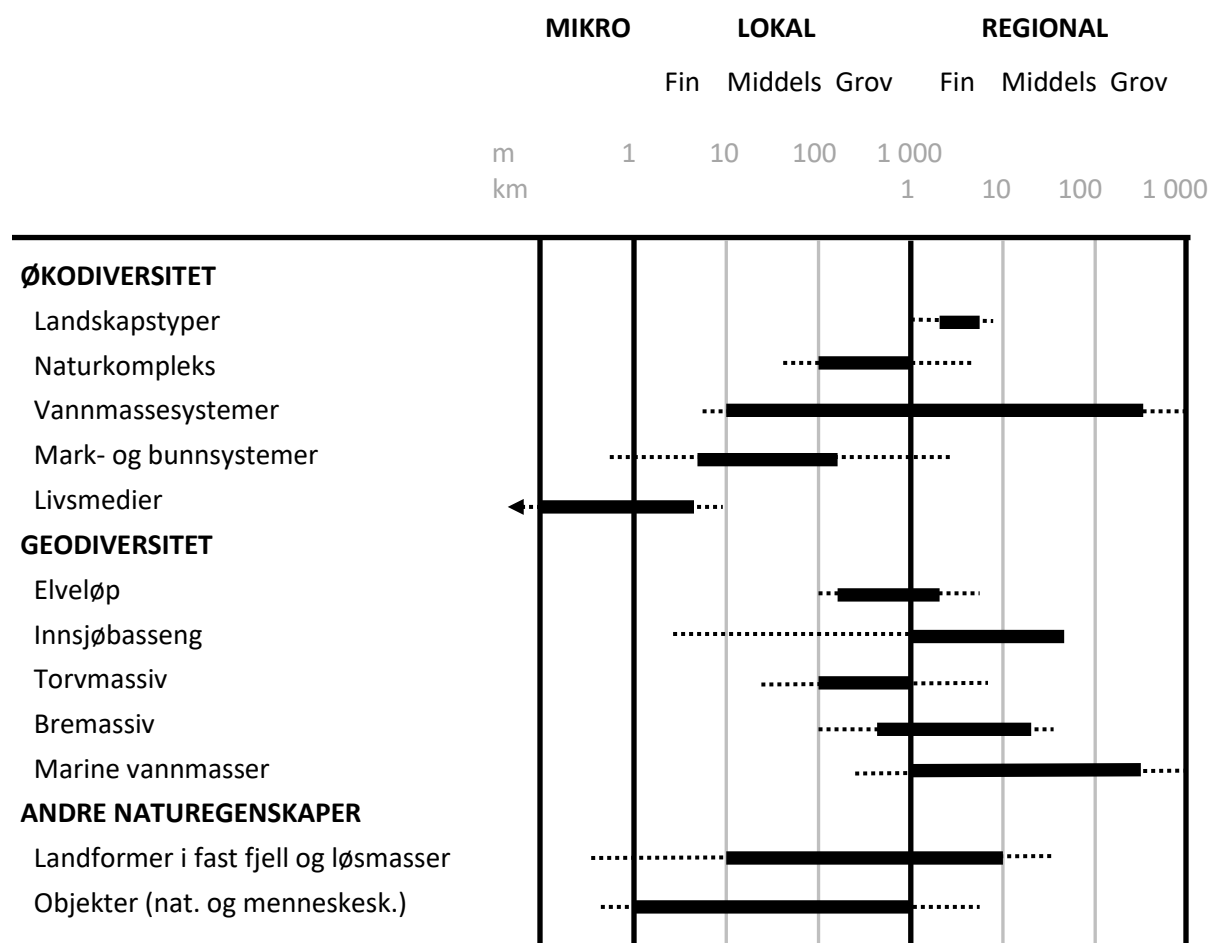


Fig. 38. Karakteristisk romlig skala for naturvariasjon som adresseres i typesystemene for økodiversitet og geodiversitet i NiN 3 samt to egenskapskategorier. Horisontale streker angir skalaintervaller som omfatter anslagsvis 5–95 % (prikket linje) og 25–75 % (tjukk linje) i fordelingen av median romlig utstrekning av figurer for grunnenheter (enheter på laveste hierarkiske nivå) i typesystemene.

etter åtte års arbeid, i 2019, var en konsistent landskapstypeinndeling for Norge klar til publisering i NiN, som versjon 2.2 (Simensen et al. 2019). Denne er videreført uten endringer i NiN versjon 3.0.

Typesystemet for landskapstyper i NiN har samme struktur som typesystemet for natursystem, men er konstruert på en annen måte. Kunnskapsgrunnlaget består hovedsakelig av multivariate analyser av et datasett der 85 variabler er registrert i 3 966 landskapsområder (3–20 km²) fordelt på 100 ruter á 25 × 25 km spredt over Norge (Simensen et al. 2022). På grunnlag av analysene ble ni mer eller mindre distinkte grupperinger av landskapsområder identifisert; ås-, dal- og slettelandskap innenfor hver av marine landskap (landskap uten landområder), kystlandskap (landskap med kystlinje) og innlandskapslandskap. De ni kombinasjonene ble akseptert som hovedtyper; "ensartete typer landskap med hensyn til store trekk i terrengform- og landformvariasjon". Videre analyser identifiserte 11 komplekse landskapsgradienter (KLG; se kapittel 5.4.3) som fordeler seg på egenskapskategorier; åtte geoøkologiske gradienter (naturgitte regionale miljøgradienter), to arealbruksgradienter (menneskebetingete regionale miljøgradienter) og én bioøkologisk gradient (naturgitte romlige artsfordelingsmønstre). Disse ble gjort gjenstand for gradientlengdeberegning. Deretter ble hovedtypene delt inn i grunntyper på grunnlag av prinsipp 8 i Boks 4, etter samme mønster som for

Tabell 14. Oversikt over de 11 typesystemene i NiN versjon 3.0.

Naturegenskapstema	Hovedtype- grupper	Hovedtyper	Grunntyper
Landformvariasjon: Landformer i fast fjell og løsmasser	16	128	–
Landformvariasjon: Elveløp	7	19	–
Landformvariasjon: Innsjøbasseng	14	39	–
Landformvariasjon: Torvmassiv	8	22	–
Landformvariasjon: Bremassiv	1	9	–
Marine vannmasser	2	12	–
Landskap (landskapstype)	3	9	284
Natursystem: Mark- og bunnsystemer	6	123	902
Natursystem: Vannmassesystemer	2	26	113
Naturkompleks	3	14	–
Livsmedier	6	31	104

natursystemhovedtypene (Fig. 36). Detaljert dokumentasjon av analyseresultater, metodikken for typeinndeling og typesystemets innhold finnes i Simensen et al. (2021, 2022) og blir ikke gjentatt her.

De resterende sju typesystemene adresserer avgrensede temaer som, med unntak av den pragmatiske typeinndelingen av livsmedier (se kapittel 5.5.5), ikke benytter det laveste nivået i generaliseringshierarkiet. De fire landformsystemene er basert på et felles sett av generelle prinsipper og kriterier mens de øvrige systemene er i stor grad resultatet av individuelle tilpasninger av prinsipp- og kriteriesettet i Boks 4. Disse vil bli beskrevet i kapitlene 5.5.3–5.5.6.

Som det framgår av omtalene av de ulike typesystemene ovenfor, adresser de variasjon på ulike økodiversitetsnivåer og like karakteristiske romlige skalaer. Til sammen dekker typesystemene hele spekteret av romlige skalaer fra mikroskala til regional romlig skala (Fig. 38). Tabell 14 gir en fullstendig oversikt over typesystemene, med antall typer på hvert generaliseringsnivå.

5.5.2 Typesystemene for mark- og bunnsystemer og vannmassesystemer

Begreper som benyttes i kriteriesettene for inndeling av natursystemer. Prinsipp- og kriteriesettene for inndeling i natursystemhovedtypegrupper og hovedtyper benytter mange spesifikke begreper for naturvariasjon og komplekse miljøvariabler som har spesielle roller i typeinndelingsprosessen. To sentrale begreper er normal og spesiell variasjon. Med **normal variasjonsbredde (innenfor ei hovedtypegruppe)** menes "arealmessig dominerende variasjonsbredde i artssammensetning og miljøforhold innenfor ei hovedtypegruppe, som kan beskrives ved hjelp av et begrenset sett av hovedkompleksmiljøvariabler" (begrepet hovedkompleksmiljøvariabel er drøftet i kapittel 4.4 og definert som "en blant få, vanligvis én, to eller tre, komplekse miljøgradienter som minst gir et betydelig bidrag til å forklare variasjon i artssammensetning innenfor et økosystem"). Motstykket til normal variasjonsbredde er **spesiell variasjonsbredde**, som omfatter "all variasjon som ikke tilfredsstiller definisjonen av normal variasjonsbredde". Normal variasjonsbredde er "referansenaturen" som all annen natur i natursystemhovedtypegruppa blir sammenliknet med. Det er lett å finne kandidater til normal variasjonsbredde; på fastmark variasjonen fra nakent berg til jorddekt mark (åpen mark i fjellet og skogsmark nedenfor skoggrensa), i våtmarkssystemer jordvannsmyr og på havbunnen variasjonen fra sedimentbunn med ulike kornstørrelser til fast bunn. Begrepet "normal" kan kombineres med hovedtypegruppebegreper etter behov, f.eks. "normal fastmark" og "normal saltvannsbunn".

Normal variasjonsbredde omfatter den arealmessig dominerende variasjonen innenfor en hovedtype, som kan konseptualiseres som ett eller flere økologiske rom med akser som betegnes

Boks 7. Prinsipper og kriterier for inndeling av natursystemer (mark- og bunnsystemer og vannmassesystemer) i hovedtypegrupper.

Generelle prinsipper og kriterier:

1. Variasjon innenfor hver av de grunnleggende forskjellige dominerende naturkomponentene for substratlivsmedier (mark-, bunn-, snø- og issystemer) og substratfrie komponenter (vannmassesystemer), skal systematiseres i ulike typesystemer basert på ulike karakteriserende kilder til variasjon. Dette kriteriesettet for inndeling i hovedtypegrupper gjelder for begge.

Spesielle kriterier for fordeling på hovedtypegrupper (likeverdige) innenfor hvert typesystem:

2. Ei hovedtypegruppe skal kjennetegnes av fellesskap i artssammensetning og dominerende livsformer.
3. Ei hovedtypegruppe skal holdes sammen av sterke fellestrekk i miljøstruktur. Den skal være tilstrekkelig forskjellig fra andre hovedtypegrupper, operasjonalisert i form av to betingelser (hver med alternativer) som må oppfylles:
 - a. Variasjonen innenfor normal variasjonsbredde i ei hovedtypegruppe må kunne beskrives ved hjelp av et sett av komplekse miljøvariabler (nKM) som er forskjellig fra settet av nKM som kjennetegner normal variasjonsbredde innenfor andre hovedtypegrupper, enten ved:
 - i. at hovedtypegruppa inneholder minst én KM som kjennetegner normal variasjonsbredde (nKM) og som ikke deles av andre hovedtypegrupper, eller
 - ii. dersom hovedtypegruppa ikke inneholder unik(e) nKM, men ved at normal variasjonsbredde har en artssammensetning som er mer enn 4 ØAE forskjellig fra artssammensetningen innenfor sammenliknbar normal variasjonsbredde i en annen hovedtypegruppe.
 - b. Ei hovedtypegruppe skal kjennetegnes av egne komplekse miljøvariabler som skiller spesiell variasjon (sKM) fra normal variasjonsbredde (nKM) innenfor hovedtypegruppa, enten ved:
 - i. innhold av to komplekse spesielle miljøgradienter (sKMg) som ikke deles av noen annen hovedtypegruppe, eller
 - ii. ved å inneholde minst fire unike klasser av én spesiell kompleks miljøfaktor (sKMf) som representerer natursystemer med grunnleggende forskjellige miljøforhold, som er resultatet av prosesser som er kvalitativt forskjellige fra prosessene som kjennetegner øvrige klasser langs samme KMg, eller
 - iii. ved å inneholde minst én unik sKMg (jf. punkt i) og to unike klasser av en sKMf som tilfredsstiller kravet i punkt ii.
4. Hver hovedtypegruppe skal ha en logisk konsistent avgrensning mot andre hovedtypegrupper, det vil si at den normale variasjonen innenfor hovedtypegruppa skal utgjøre et konvekst, sammenhengende område i hovedtypegruppas økologiske rom.

normal kompleks hovedmiljøvariabel (nhKM, f.eks. nhLKM for normale lokale komplekse miljøvariabler og nhRKM for normale regionale komplekse miljøvariabler), det vil si "*hovedkompleksmiljøvariabel for den normale variasjonen i ei hovedtypegruppe*". Hovedkompleksvariabelbegrepet, som omfatter komplekse miljøvariabler som minst forklarer betydelig variasjon i artssammensetning (se kapittel 4.4), blir her brukt om variasjon innenfor normal variasjonsbredde. Normale komplekse hovedmiljøvariabler kan fordeles på vesentlige og betydelige variabler på grunnlag av hvor mye variasjon i artssammensetning de gir opphav til innenfor en normal hovedtype (jf. definisjonene i kapittel 5.4.3).

Begrepet **kompleksvariabelgruppe** brukes om "*gruppe av hovedkompleksmiljøvariabler, dvs. komplekse miljøvariabler som benyttes i grunntypeinndeling av en hovedtype*".

Boks 8. Prinsipper og kriterier for inndeling av mark- og bunnsystemer i hovedtyper.

Generelle prinsipper og kriterier:

1. Karakteriserende kilde til variasjon i mark- og bunnsystemer er lokal kompleks miljøvariasjon (LKM). Hovedtyper for natursystemer (økosystemer) i dynamisk likevekt defineres på grunnlag av en kompleksvariabelgruppe, og omfatter all relevant korttidsmiljøvariasjon og all regional miljøvariasjon.
Merk: Korttidsmiljøvariasjon omfatter variasjon på tidsskalaer kortere enn (75–)100(–200) år i fastmarks- og våtmarkssystemer og (20–)25 år i bunnsystemer. Begrepene kortvarig og langvarig refererer seg til denne tidsintervallgrensa.
2. All variasjon i artssammensetning og miljøforhold innenfor én natursystemhovedtype skal kunne beskrives ved bruk av én og samme gruppe av vesentlige lokale komplekse miljøvariabler (vLKM). Hovedtypekandidater med samme vLKM må ha minst én betydelig lokal kompleks miljøvariabel (bLKM) som ikke deles av de(n) andre hovedtypekandidaten(e) i hovedtypegruppa for å aksepteres som hovedtyper.
3. Én og samme hovedtype kan omfatte grunntyper med vesentlig forskjellig artssammensetning hvis og bare hvis hovedtypen kjennetegnes av én og samme gjennomgående, definerende økologisk strukturerende prosess som kommer til uttrykk i en spesiell lokal kompleks miljøvariabel (sLKM).
4. En hovedtype skal minst omfatte variasjon i artssammensetning tilsvarende 1 ØAE. En hovedtypekandidat som ikke tilfredsstiller dette kravet skal slås sammen med hovedtypen den har størst økologisk likhet og sterkest fellesskap i artssammensetning med.
5. Hver natursystemhovedtype skal entydig kunne tilordnes én av 15 "prosesskategorier" (prosess- og prosedyrekategorier).
6. Substratlivsmedier med vesentlig forskjellige livsbetingelser, det vil si som vurderes å ha vesentlig forskjellig artssammensetning under ellers sammenliknbare miljøforhold, skal fordeles på ulike "prosessunderkategorier". Hvilke substratlivsmedier som representerer vesentlig forskjellige livsbetingelser skal vurderes hovedtypegruppevis. Hver natursystemhovedtype skal entydig kunne tilordnes én prosessunderkategori.
7. Hovedtyper bør ha et gjennomgående enhetlig utseendepreg, det vil si at samme livsform(er) dominerer gjennom hele hovedtypen.
8. Avgrensningen mot andre hovedtyper skal være logisk konsistent, det vil si at det skal være mulig å avgrense et konvekst, sammenhengende område i hovedtypens økologiske rom.
9. Prinsippet om tilbakeholdenhet (parsimoni; "*Ockham's razor*") skal legges til grunn ved inndeling i hovedtyper og grunntyper og tillegges særlig vekt ved revisjon av eksisterende typesystemer. Dette prinsippet innebærer at den enkleste løsningen skal velges i tilfeller der kunnskapsgrunnlaget er mangelfullt eller gir grunnlag for tvil. Dette prinsippet skal tolkes slik at:
 - a. I tilfeller der eksplisitt kunnskap mangler, skal det legges til grunn at økende innflytelse av én sterkt strukturerende kompleks variabel reduserer variasjonen i artssammensetning som kan tilskrives andre komplekse variabler.
 - b. Endringer i typesystemer skal være godt begrunnet i resultater av analyse av nye GAD-datasett eller annen ny, pålitelig kunnskap.
 - c. Den hovedtypetilpassete trinninndelingen av gjennomgående lokale komplekse miljøvariabler (det vil si variabler som er hovedkompleksvariabler i mange hovedtyper innenfor en hovedtypegruppe) skal harmoniseres mellom hovedtyper i samme prosessunderkategori med mindre andre prinsipper taler sterkt imot det.

10. Typeinndelingen i NiN 3.0 skal baseres på den visuelt observerbare artssammensetningen, det vil si at resultater av eDNA-analyser ikke skal tas i betraktning.
11. Natur som gjennomgår suksesjon fra et initialstadium til et ettersuksesjonsstadium tilhører samme hovedtype inntil den tilfredsstiller definisjonen av en annen hovedtype ("natur er det den er til den har blitt noe annet"). Dette kan inntreffe på to måter:
 - a. Når ettersuksesjonsstadiet er nådd, det vil si når artssammensetning, miljøstruktur, økosystemfunksjon og hastigheten på endringene i artssammensetning langs suksesjonsgradienten ikke avviker fra det man finner i et sammenliknbart, lite endret økosystem.
 - b. Når et langvarig mellomsuksesjonsstadium er nådd, det vil si når det undervegs i suksesjonsforløpet har funnet sted overgang til natur som etter ett eller flere av kriteriene 12–28 skal tilordnes en annen hovedtype.

Hovedkriterier for fordeling på prosess- og prosedyrekategorier:

12. Hovedtyper av mark- og bunnsystemer betinget av strukturerende artsgrupper skal skilles ut når og bare når
 - a. kravet til strukturerende artsgruppe er oppfylt, det vil si at tilstedeværelse av artsgruppa i en viss, spesifisert mengde resulterer i en vesentlig forskjell i artssammensetningen; og
 - b. variasjonsbredden innenfor natur med og uten den strukturerende artsgruppa tilfredsstiller kravet til minste variasjonsbredde (kriterium 4).
13. Hovedtyper for normal variasjonsbredde skal skilles fra hovedtyper for spesiell variasjonsbredde.
14. Mark- og bunnsystemer betinget av menneskepåvirkning skal skilles fra lite menneskepåvirkete systemer på hovedtypenivå. Klart og sterkt endrete mark- og bunnsystemer skal også tilordnes ulike hovedtyper.
15. Mark- og bunnsystemer som gjennomgår primær suksesjon (dvs. suksesjon på uorganiske substrater) etter blottlegging av mark eller bunn som følge av naturgitt disruptiv forstyrrelse (f.eks. landheving, breavsmelting e.l.) med et omfang som minst gir seg utslag i variasjon på grov lokal romlig skala (> 100 m) skal tilordnes én hovedtype for ny mark eller bunn. Naturgitte forstyrrelser med mindre omfang skal håndteres som variasjon relatert til en spesifikk forstyrrelsesgradient.
16. En egen hovedtype for spesielt, lite endret system skal skilles fra hovedtypen for tilsvarende normal variasjonsbredde når det finnes en spesiell lokal kompleks miljøvariabel (sLKM) som:
 - a. representerer en aktiv økologisk strukturerende prosess; og
 - b. gir opphav til en artssammensetning som på ekstremtrinnet er vesentlig forskjellig fra artssammensetningen på normaltrinnet.

Dette kravet innebærer at ekstremtrinnet langs en spesiell lokal kompleks miljøgradient (sLKMg) må være skilt fra endetrinnet for normal variasjonsbredde med minst ett mellomliggende standardtrinn, og at en spesiell lokal kompleks miljøfaktor (sLKMf) må ha en spesiell klasse med artssammensetning som er vesentlig forskjellig fra normalklassen. Alle andre hovedtypetilpassete trinn enn normaltrinnet og alle klasser som er betydelig forskjellig fra normalklassen skal inkluderes i den spesielle hovedtypen. En sLKM som tilfredsstiller dette kriteriet er definerende LKM (dLKM) for den spesielle hovedtypen.

Merk: Kandidater til sLKM som gir opphav til en artssammensetning som bare er betydelig forskjellig fra artssammensetningen på normaltrinnet eller i normalklassen skal legges til grunn for grunntypeinndeling av den aktuelle normale hovedtypen på samme vis som andre bLKM.
17. Spesielle, naturnære mark- og bunnsystemer betinget av aktive strukturerende prosesser (som oppfyller kriterium 15) skal fordeles på tre kategorier for ulike strukturerende prosesser;

- a. aktivt miljøstress;
- b. aktiv regulerende forstyrrelse; og
- c. aktiv destabiliserende forstyrrelse.

18. Innenfor klart og sterkt endrete mark- og bunnsystemer skal hevdbetingete systemer og ikke-hevdbetingete systemer tilordnes ulike natursystemhovedtyper.

Merk: Begrepet semi-naturlig system er synonymt med klart endret, hevdpreget system.

19. Innenfor semi-naturlige og sterkt endrete hevdpregete systemer skal systemer som tilfredsstiller definisjonen av jordbruksmark og systemer uten jordbruksproduksjon som hovedformål tilordnes ulike hovedtyper.

20. Innenfor semi-naturlig jordbruksmark skal systemer med stor historisk dybde (lang kontinuitet i ekstensive driftsformer) og systemer uten historisk dybde tilordnes ulike hovedtyper.

21. Sterkt endrete, hevdpregete systemer som gjennom lang tid med ekstensiv hevd har fått et klart semi-naturlig hevdpreg uten å tilfredsstille definisjonen av klart endret system skal tilordnes egne hovedtyper for sterkt endret system med semi-naturlig preg.

Utfyllende kriterier for fordeling på prosess- og prosedyrekategorier:

22. Mark- og bunnsystemer som er resultatet av et disruptivt inngrep eller som utsettes for et ikke-disruptivt inngrep med en intensitet som *åpenbart skaper en endringsgjeld som utgjør en vesentlig forskjell i artssammensetning* og/eller forårsaker overgang fra én hovedtypegruppe til en annen, skal umiddelbart etter inngrepet tilordnes en hovedtype for sterkt endret, eller i spesielle tilfeller klart endret system og forbli tilordnet denne hovedtypen til ettersuksjesjonsstadiet er nådd eller overgang fra én hovedtypegruppe til en annen har funnet sted. Ettersuksjesjonsstadiet kan være en lite, klart eller sterkt endret hovedtype.

Merk: Eksempler på inngrep som forårsaker overgang til et klart endret system, er gjennomgripende grøfting eller annen omfattende markforstyrrelse i fastmarksskogsmark.

23. Nye mark- og bunnsystemer som oppstår fra andre hovedtypegrupper etter inngrep skal tilordnes egne hovedtyper. Det gjøres følgende unntak:

- a. Fastmarks- og våtmarkssystemer som oppstår etter inngrep i innsjø- og elvebunnsystemer skal ikke fordeles på ulike hovedtyper.
- b. Bunnsystemer som oppstår etter inngrep i fastmarks- og våtmarkssystemer skal ikke fordeles på ulike hovedtyper.

24. Lite endrete mark- og bunnsystemer som gjennomgår suksessjon på grunn av et ikke-disruptivt inngrep som ikke åpenbart skaper en endringsgjeld som utgjør en vesentlig forskjell i artssammensetning eller som gjøres gjenstand for gradvis menneskepåvirkning skal først tilordnes en annen, klart eller sterkt endret hovedtype når artssammensetningen har blitt vesentlig forskjellig fra det upåvirkete førsuksjesjonsstadiet.

Merk: Med gradvis menneskepåvirkning menes menneskepåvirkning som pågår over så lang tid og på en slik måte at artssammensetningen gradvis tilpasser seg de nye miljøforholdene uten eller med ubetydelig endringsgjeld.

Kriterier for fordeling på prosess- og prosedyreunderkategorier (operasjonalisering av kriterium 6):

25. I lite endrete bunnsystemer skal følgende tre substratlivsmedier anses for vesentlig forskjellige:

- a. fast bunn;
- b. sedimentbunn; og
- c. isbunn.

Merk: Sterkt endrete bunnsystemer på fast bunn og sedimentbunn skal ikke anses for vesentlig forskjellige.

- 26.I moderat og sterkt endrete bunnsystemer skal bunn som er kronisk preget av følgende påvirkninger anses for vesentlig forskjellige:
- a. fysisk påvirkning;
 - b. fysikalsk-kjemisk påvirkning; og
 - c. biologisk påvirkning.
- 27.I fastmarkssystemer skal følgende tre substratlivsmedier anses for vesentlig forskjellige:
- a. nakent, fast substrat (nakent berg, inkludert store, stabile blokker; fast, syntetisk substrat);
 - b. løst mineralsubstrat (løsmasser av alle kornstørrelser opp til og med stein, inkludert naken jord; løst syntetisk substrat); og
 - c. stabilisert jorddekt mark (med etablert flerårig vegetasjon).
- 28.I våtmarkssystemer skal følgende to substratkategorier anses for vesentlig forskjellige:
- a. torvproduserende mark; og
 - b. ikke-torvproduserende mark.

Inndeling i hovedtypegrupper. Hovedtypegruppeinndelingen skal dele naturen inn i få, grove enheter som folk flest vil kjenne igjen og oppfatte som grunnleggende forskjellige. Samtidig skal hovedtypegruppeinndelingen være forankret i prinsipper. Det felles prinsipp- og kriteriesettet for inndeling i hovedtypegrupper av mark- og bunnsystemer og vannmassesystemer er gitt i Boks 7. Kravene til "grunnleggende forskjellighet" er operasjonalisert i form av to betingelser (Boks 7, punkt 3) som muliggjør testing av hovedtypegruppekandidater på grunnlag av kunnskap om normal og spesiell variasjon. Innenfor mark- og bunnsystemer (i vid forstand, som også inkluderer snø- og issystemer) tilfredsstiller seks enheter disse kravene: fastmarkssystemer, våtmarkssystemer, saltvannsbunnsystemer, innsjøbunnsystemer, elvebunnsystemer og snø- og issystemer. To vannmasseenheter tilfredsstiller kravene: marine vannmassesystemer og limniske vannmassesystemer.

Formuleringen "konvekst, sammenhengende område i ... økologisk rom" (Boks 7, punkt 4 og Boks 8, punkt 8) innebærer at naturtypeenheten det er tale om (hovedtypegruppa eller hovedtypen) må omfatte ei sammenhengende rekke av standardtrinn langs hver hovedkompleksmiljøvariabel i et økologisk rom eller, sagt på en annen måte, at den variasjonen enheten omfatter må utgjøre en figur med rette eller konvekse sidekanter i det økologiske rommet. De realiserte grunntypene i Fig. 36 er et eksempel på et konvekst økologisk rom.

Hovedtypeinndeling av mark- og bunnsystemer. Inndelingen i hovedtyper gjøres separat for hver hovedtypegruppe, og starter med all natur innenfor utbredelsesområdet til hovedtypegruppa i området naturtypeinndelingen skal dekke. I NiN 2 er framgangsmåten ved inndeling i hovedtyper beskrevet som en prosedyre (metode) med sju punkter (Halvorsen et al. 2019a: Vedlegg 6B). Sjølve metoden som benyttes i NiN 3.0 er i hovedtrekk den samme som i NiN 2, men presenteres ikke som en strengt punktvis prosedyre fordi den inneholder flere tilbakekoblingsmekanismer.

Hovedtyper defineres på grunnlag av et omfattende sett av prinsipper og kriterier (i alt 28; se Boks 8) som er samlet under fire overskrifter: (i) generelle prinsipper og kriterier; (ii) hovedkriterier for fordeling på prosess- og prosedyrekategorier; (iii) utfyllende kriterier for fordeling på prosess- og prosedyrekategorier; og (iv) kriterier for fordeling på prosess- og prosedyreunderkategorier. **Prosess- og prosedyrekategori** (heretter forenklet til "prosesskategori"), dvs. "*kategori av naturfunksjon, f.eks. geomorfologisk prosess eller økologisk strukturerende prosess, og/eller steg i prosedyren for inndeling i hovedtyper*" (for natursystem: økologisk strukturerende prosess), og **prosess- og prosedyreunderkategori** (heretter forenklet til "prosessunderkategori"), "*kategori av substratlivsmedier med vesentlig forskjellige livsbetingelser*", er nøkkelbegreper i hovedtypeinndelingsprosedyren; to av de generelle prinsippene (Boks 8, punktene 5 og 6) sier at enhver hovedtype skal entydig tilordnes én kombinasjon av prosesskategori og prosessunderkategori. Mens prosesskategoriene sorterer natur etter dominerende

Boks 9. Inndelingen i prosess- og prosedyrekategorier (koder angitt i hakeparentes) som benyttes i hovedtypeinndelingen av mark- og bunnsystemer.

- 1 Normal variasjonsbredde
 - 1.1 Variasjon i artssammensetning som ikke er betinget av strukturerende artsgruppe [A]
 - 1.2 Variasjon i artssammensetning som er betinget av strukturerende artsgruppe [B]
- 2 Spesiell variasjonsbredde
 - 2.1 Lite endret system (preget av miljøstress eller forstyrrelse)
 - 2.1.1 Variasjon i artssammensetning som er preget av aktivt miljøstress eller naturlig forstyrrelse
 - 2.1.1.1 Variasjon i artssammensetning som ikke er betinget av strukturerende artsgruppe
 - 2.1.1.1.1 Preget av miljøstress [C]
 - 2.1.1.1.2 Preget av aktiv regulerende forstyrrelse [D]
 - 2.1.1.1.3 Preget av aktiv destabiliserende forstyrrelse [E]
 - 2.1.1.2 Variasjon i artssammensetning som er betinget av strukturerende artsgruppe [F]
 - 2.1.2 Ny mark eller bunn (preget av historisk forstyrrelse) [G]
 - 2.2 Klart endret system
 - 2.2.1 Uten preg av hevd
 - 2.2.1.1 Variasjon i artssammensetning som er betinget av bortfall av strukturerende artsgruppe [H]
 - 2.2.1.2 Variasjon i artssammensetning som er betinget av strukturerende artsgruppe [I]
 - 2.2.2 Hevdpreget system uten jordbruksproduksjon som hovedformål [J]
 - 2.2.3 Hevdpreget system med jordbruksproduksjon som hovedformål (semi-naturlig system)
 - 2.2.3.1 Klart endret system med historisk dybde [K]
 - 2.2.3.2 Klart endret system uten historisk dybde [L]
 - 2.3 Sterkt endret system
 - 2.3.1 Uten preg av hevd [M]
 - 2.3.2 Hevdpreget system uten jordbruksproduksjon som hovedformål [N]
 - 2.3.3 Hevdpreget system med jordbruksproduksjon som hovedformål [O]

økologisk strukturerende prosess, adresserer underkategoriene grunnleggende miljøforskjeller mellom natursystemer som er betinget av samme prosess, det vil si innenfor samme prosesskategori. Ettersom mark- og bunnsystemer deles i 15 prosesskategorier (Boks 9) og 2–3 underkategorier (avhengig av hovedtypegruppe), består hovedtypeinndelingsprosessen først og fremst i å fordele natur på prosesskategorier og prosessunderkategorier.

Det øverste nivået i prosesskategoriiinndelingsskjemaet i Boks 9 skiller mellom normal og spesiell variasjon innenfor hovedtypegruppa. Det er ikke mulig å avgrense spesiell fra normal variasjon i henhold til kriterium 12 i Boks 8 uten først å ha fordelt variasjon på mange av de øvrige prosedyrekategoriene. Steg (1) på vegen mot en hovedtypeinndeling er å identifisere kjernen i den normale variasjonen i hovedtypegruppa og de viktigste kompleksvariablene som karakteriserer den normale variasjonen (nhKM). I steg (2) benyttes definisjonene av ulike intensiteter av menneskebetinget forstyrrelse gitt i kapittel 3.4.3 til å skille klart og sterkt endrete systemer fra lite endrete systemer (Boks 8, punkt 14).

Steg (3), der ny mark eller bunn identifiseres i henhold til kriterium 15 (se kapittel 3.4.1 for utfyllende forklaring og definisjoner), er første steg for sortering av variasjonen i lite endrete systemer. Neste steg (4) er "nøkkelsteget" der den resterende variasjonen i lite endrete systemer analyseres med henblikk på å skille spesiell fra normal variasjon. I dette steget testes komplekse miljøvariabler som potensielt gir opphav til vesentlig variasjon i lite endret natur innenfor hovedgruppa og som ikke er

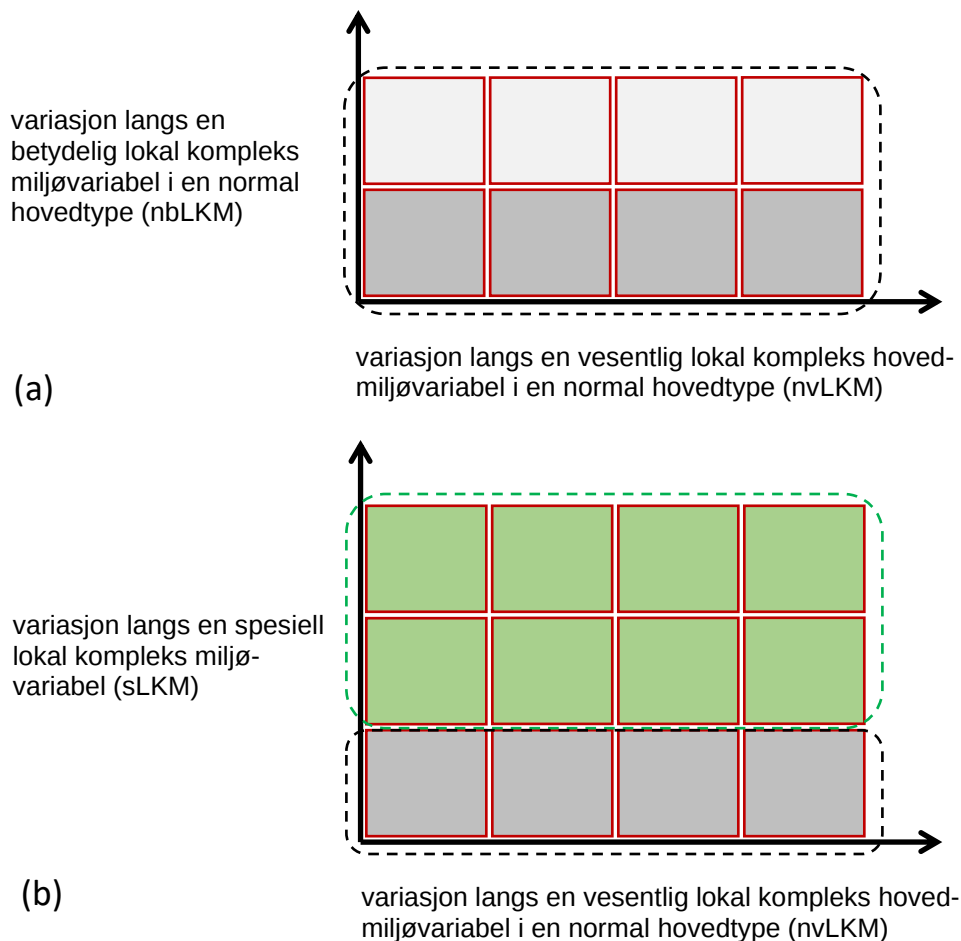


Fig. 39. Grafisk forklaring av kriteriet for å skille en spesiell hovedtype fra tilsvarende normal variasjon i ei hovedtypegruppe (Boks 8, punkt 16). (a) Økologisk rommodell for en normal hovedtype med to hovedkompleksgradienter; en vesentlig (lokal) kompleks miljøgradient (vLKM) med fire hovedtypetilpassete trinn på den horisontale aksen og en betydelig miljøvariabel (bLKM) med to hovedtypetilpassete trinn på den vertikale aksen. En bLKM tilfredsstiller ikke kriterium 16b og gir ikke grunnlag for å definere en spesiell hovedtype. (b) Økologisk rommodell for en tilsvarende situasjon, men der miljøvariabelen som på den vertikale aksen utspenner vesentlig variasjon i artssammensetning (vLKM) og tilfredsstiller kravet i punkt 16b. vLKM-en skal da være definerende LKM (dLKM) for en spesiell hovedtype, og alle andre hovedtypetilpassete trinn enn normaltrinnet skal inngå i den spesielle hovedtypen. Tilhørighet til den normale hovedtypen er vist med mørk grå grunntypebokser omgitt av svart, stiplet linje og tilhørighet til den spesielle hovedtypen er vist med grønne grunntypebokser omgitt av grønn stiplet linje.

identifisert som normale hovedkompleksvariabler. Variabler som tilfredsstiller kriterium 16b blir **definerende kompleks miljøvariabel** (dKM) for én spesiell, lite endret hovedtype. En dKM er en "kompleks miljøvariabel som tilfredsstiller kriteriene for å definere en spesiell hovedtype og skille denne fra normal variasjon innenfor ei hovedtypegruppe". I henhold til dette kriteriet skal en spesiell hovedtype defineres for en miljøstress- eller forstyrrelsesbetinget kompleks miljøgradient og skilles fra den normale hovedtypen når variasjonen langs KMG-en, fra gradientendepunktet i normal variasjon der påvirkningen fra KMG-en er minimal til det miljøstress- eller forstyrrelsesutsatte endepunktet, kan deles

i minst tre standardtrinn. For KMg som tilfredsstiller dette kriteriet skal alle trinn langs den definerende KMg-en bortsett fra normaltrinnet inkluderes i den spesielle hovedtypen, mens normaltrinnet skal forbli del av hovedtypegruppas normale variasjon (Fig. 39). Tilsvarende krav for komplekse miljøfaktorer (KMf) er beskrevet i Boks 8, punkt 16. Et biprodukt av steg (4) er en presis grenseoppgang mellom normal og spesiell variasjon i lite endrete systemer. I steg (5) frasorteres variasjon som er betinget av strukturerende artsgruppe (se kapittel 3.5.1) innenfor normal og innenfor lite endret spesiell variasjon og i steg (6) fordeles lite endret spesiell variasjon på prosesskategorier for miljøstress, regulerende og destabiliserende forstyrrelse (Boks 8, punkt 17). Tilhørighet til prosesskategori er gitt av hvilken prosess den definerende komplekse miljøvariabelen representerer.

I steg (7) fordeles klart og sterkt endrete systemer på de åtte prosesskategoriene H–O i Boks 9 på grunnlag av ulike kombinasjoner av menneskebettinget forstyrrelsesintensitet, hevd og egenskaper ved hevdpregete systemer (se kapittel 3.5.4–5) som spesifisert i Boks 8, punktene 18–21. Dermed er fordelingen på prosesskategorier fullført. Mange av prosesskategoriene inneholder flere hovedtypekandidater; særlig gjelder det for lite endrete systemer, prosesskategoriene C–F i Boks 9. I steg (8) analyseres innholdet i alle prosedyrekategoriene med henblikk på eventuell videre oppdeling på grunnlag av generelle kriterier 2 og 3.

Kriterium 6 i boks 8, som sier at en og samme hovedtype ikke kan inneholde natur fra mer enn én prosessunderkategori, har ikke en fast plass i hovedtypeinndelingsprosedyren. Oftest vil det være hensiktsmessig å skille underkategorier for lite endrete systemer før steg 4 fordi underkategoriene skiller seg vesentlig med hensyn til artssammensetning og miljøforhold og har variasjon betinget av ulike komplekse miljøvariabler. Et eksempel er nakent berg og åpen grunnlendt mark innenfor normal variasjon i fastmarkssystemer, som skal skilles i henhold til kriterium 27 i Boks 8. Inndelingen i prosessunderkategorier for ulike substratlivsmedier er et nytt element i prinsipp- og kriteriesettet for hovedtypeinndeling i NiN 3.0, som sørger for et konsekvent skille mellom substratlivsmedier med grunnleggende forskjellige egenskaper og artssammesetninger som åpenbart er vesentlig forskjellige. Dermed ryddes en rekke uklarheter i tidligere NiN-versjoner av vegen; særlig gjelder det for systemer som er preget av intenst miljøstress, f.eks. i alpine og arktiske områder. For eksempel spesifiserer punkt 27 i Boks 8 at systemer på nakent, organisk substrat (berg og blokker) skal skilles fra systemer på relativt lett koloniserbart løst mineralsubstrat (sand, grus, etc.), som i sin tur skal skilles fra systemer på stabilisert, jorddekt mark. På dette grunnlaget samles systemer på nylig blottlagt, løst mineralsubstrat (prosesskategori F, jf. Boks 9) i én hovedtype og åpen flommark med spredt og usammenhengende vegetasjonsdekke ("løst mineralsubstrat") skilles fra åpne flommarksenger. I marine og limniske bunnsystemer legitimerer prosessunderkategoriinndelingen et konsekvent skille mellom fast bunn og sedimentbunn (Boks 8, punkt 25) og i våtmarkssystemer løftes den fundamentale forskjellen i naturfunksjon mellom torvproduserende og ikke-torvproduserende systemer opp på hovedtypenivå (Boks 8, punkt 28). Torvproduserende våtmarkssystemer akkumulerer organisk materiale og lagrer dermed karbon. Torvakkumuleringsprosessen har stor betydning for det globale karbonkretsløpet og er en nøkkel til å motvirke framtidige klimaendringer (f.eks. Breeuwer et al. 2008, Dunn & Freeman 2011, Ferreto et al. 2019). Ikke-torvproduserende våtmarkssystemer kan, på den andre siden, være kilde til betydelige utslipp av drivhusgasser som metan og karbondioksid (Günther et al. 2014, Baird et al. 2019). En undersøkelse av grøftete sumpskoger i Finland (Koskinen et al. 2016) viste at utslippene av metan økte drastisk etter restaurering til opprinnelig grunnvannsspeil, før et fungerende torvproduserende økosystem var reetablert.

Det store antallet kombinasjoner av hovedtypegrupper, prosesskategorier og prosessunderkategorier åpner for at antallet hovedtyper kan bli svært høyt. De fleste kombinasjonene av hovedtypegruppe og prosess(under)kategori er imidlertid ikke realisert; det finnes for eksempel ingen jordbruksmark i snø- og issystemer. Kriterium 4, som det eksplisitt blir vist til i kriterium 12b, bidrar til å

Boks 10. Prinsipper og kriterier for inndeling av vannmassesystemer i hovedtyper.

Generelle prinsipper og kriterier:

1. Karakteriserende kilder til variasjon i vannmassesystemer er regional kompleks miljøvariasjon (RKM) og lokal kompleks miljøvariasjon (LKM). Hovedtyper for natursystemer (økosystemer) i dynamisk likevekt defineres på grunnlag av en kompleksvariabelgruppe, og omfatter all relevant korttidsmiljøvariasjon.
Merk: Korttidsmiljøvariasjon omfatter variasjon på tidsskalaer kortere enn (20–)25 år. Begrepene kortvarig og langvarig refererer seg til denne tidsintervallgrensa.
2. All variasjon i artssammensetning og miljøforhold innenfor én natursystemhovedtype skal kunne beskrives ved bruk av én og samme gruppe av vesentlige komplekse miljøvariabler (vKM). Hovedtypekandidater med samme vKM må ha minst én betydelig kompleks miljøvariabel (bKM) som ikke deles av de(n) andre hovedtypekandidaten(e) i hovedtypegruppa for å aksepteres som hovedtyper.
3. Én og samme hovedtype kan omfatte grunntyper med vesentlig forskjellig artssammensetning hvis og bare hvis hovedtypen kjennetegnes av én og samme gjennomgående, definierende økologisk strukturerende prosess som kommer til uttrykk i en spesiell lokal kompleks miljøvariabel (sLKM).
4. En hovedtype skal minst omfatte variasjon i artssammensetning tilsvarende 1 ØAE. En hovedtypekandidat som ikke tilfredsstiller dette kravet skal slås sammen med hovedtypen den har størst økologisk likhet og sterkest fellesskap i artssammensetning med.
5. En natursystemhovedtype skal entydig kunne tilordnes én av 4 "prosesskategorier" (prosess- og prosedyrekategorier).
6. Vannmasser med vesentlig forskjellige livsbetingelser, det vil si som vurderes å ha vesentlig forskjellig artssammensetning under ellers sammenliknbare miljøforhold, skal fordeles på ulike "prosessunderkategorier". Hvilke vannmasser som representerer vesentlig forskjellige livsbetingelser skal vurderes hovedtypegruppevis. Hver natursystem-hovedtype skal entydig kunne tilordnes én prosessunderkategori.
7. Hovedtyper bør om mulig ha et gjennomgående enhetlig preg, det vil si at samme livsformer dominerer gjennom hele hovedtypen.
8. Avgrensningen mot andre hovedtyper skal være logisk konsistent, det vil si at det skal være mulig å avgrense et konvekst, sammenhengende område i hovedtypens økologiske rom.
9. Prinsippet om tilbakeholdenhet (parsimoni; "*Ockham's razor*") skal legges til grunn ved inndeling i hovedtyper og grunntyper og tillegges særlig vekt ved revisjon av eksisterende typesystemer. Dette prinsippet innebærer at den enkleste løsningen skal velges i tilfeller der kunnskapsgrunnlaget er mangelfullt eller gir grunnlag for tvil. Dette prinsippet skal tolkes slik at:
 - a. I tilfeller der eksplisitt kunnskap mangler, skal legges til grunn at økende innflytelse av én sterkt strukturerende kompleks variabel reduserer variasjonen i artssammensetning som kan tilskrives andre komplekse variabler.
 - b. Endringer i typesystemer skal være godt begrunnet i resultater av analyse av nye GAD-datasett eller annen ny, pålitelig kunnskap.
 - c. Den hovedtypetilpassete trinninndelingen av gjennomgående lokale komplekse miljøvariabler (det vil si variabler som er hovedkompleksvariabler i mange hovedtyper innenfor en hovedtypegruppe) skal harmoniseres mellom hovedtyper i samme prosessunderkategori med mindre andre prinsipper taler sterkt imot det.
10. Typeinndelingen i NiN 3.0 skal baseres på den visuelt observerbare artssammensetningen, det vil si at resultater av eDNA-analyser ikke skal tas i betraktning.

11. Natur som gjennomgår suksesjon fra et initialstadium til et ettersuksesjonsstadium tilhører samme hovedtype inntil den tilfredsstiller definisjonen til en annen hovedtype ("natur er det den er til den har blitt noe annet"). Ettersuksesjonsstadiet anses for nådd når artssammensetning, miljøstruktur, økosystemfunksjon og hastigheten på endringene i artssammensetning langs suksesjonsgradienten ikke avviker fra det man finner i et sammenliknbart, lite endret økosystem.

Hovedkriterier for fordeling på prosess- og prosedyrekategorier:

12. Normal variasjon i vannmasser er preget av makro- og megafauna (inkludert fisk) som strukturerende artsgruppe. Potensielle natursystemhovedtyper uten strukturerende artsgruppe skal skilles ut når og bare når kravet til variasjon betinget av strukturerende artsgruppe ikke er oppfylt *og* når variasjonsbredden innenfor hver av hovedtypekandidatene tilfredsstiller kravet til minste variasjonsbredde (kriterium 4). Når den strukturerende artsgruppen fjernes gjennom menneskepåvirkning og denne tilstanden holdes ved like over lang tid, skal resultatet anses som et ikke-disruptivt inngrep som leder til et endret system.
13. Hovedtyper for normal variasjonsbredde skal skilles fra hovedtyper for spesiell variasjonsbredde.
14. Vannmassesystemer betinget av menneskepåvirkning, inkludert nye vannmasser som oppstår etter inngrep, skal skilles fra lite menneskepåvirkete systemer på hovedtypenivå. For vannmassesystemer benyttes fellesbegrepet "endret system"; det skilles ikke mellom klart og sterkt endrete vannmassesystemer.
15. En egen hovedtype for spesielt, lite endret system skal skilles fra hovedtypen for tilsvarende normal variasjonsbredde når det finnes en spesiell kompleks miljøvariabel (sKM) som:
- a. representerer en aktiv økologisk strukturerende prosess; og
 - b. gir opphav til en artssammensetning som på ekstremtrinnet er vesentlig forskjellig fra artssammensetningen på normaltrinnet.
- Dette kravet innebærer at ekstremtrinnet langs en spesiell kompleks miljøgradient (sKMg) må være skilt fra endetrinnet for normal variasjonsbredde med minst ett mellomliggende standardtrinn, og at en kompleks miljøfaktor (sKMf) må ha en spesiell klasse med artssammensetning som er vesentlig forskjellig fra normalklassen. Alle andre hovedtypetilpassete trinn enn normaltrinnet og alle klasser som er betydelig forskjellig fra normalklassen skal inkluderes i den spesielle hovedtypen. En sKM som tilfredsstiller dette kriteriet er definerende KM (dKM) for den spesielle hovedtypen.
- Merk:* Kandidater til sKM som gir opphav til en artssammensetning som bare er betydelig forskjellig fra artssammensetningen på normaltrinnet eller i normalklassen skal legges til grunn for grunntypeinndeling av den aktuelle normale hovedtypen på samme vis som andre bKM.

Utfyllende kriterier for fordeling på prosess- og prosedyrekategorier:

16. Vannmasser som er resultatet av et disruptivt inngrep eller som utsettes for et ikke-disruptivt inngrep med en intensitet som *åpenbart skaper en endringsgjeld som utgjør en vesentlig forskjell i artssammensetning* skal umiddelbart etter inngrepet tilordnes en hovedtype for endret system og forbli tilordnet denne hovedtypen til ettersuksesjonsstadiet er nådd. Ettersuksesjonsstadiet kan være en lite endret eller endret hovedtype.
17. Endrete vannmasser som gjennomgår suksesjon på grunn av gradvis menneskepåvirkning skal først tilordnes en annen, klart eller sterkt endret hovedtype når artssammensetningen har blitt vesentlig forskjellig fra det upåvirkete førsuksesjonsstadiet.
- Merk:* Med gradvis menneskepåvirkning menes menneskepåvirkning som pågår over så lang tid og på en slik måte at artssammensetningen gradvis tilpasser seg de nye miljøforholdene uten eller med ubetydelig endringsgjeld.

Kriterier for fordeling på prosess- og prosedyreunderkategorier (operasjonalisering av kriterium 6):

18. Følgende ferskvannsvannmassesystemer skal anses for vesentlig forskjellige:
 - a. innsjøvannmasser; og
 - b. elvevannmasser.
19. Følgende endrete vannmassesystemer preget av kronisk påvirkning skal anses for vesentlig forskjellige;
 - a. vannmassesystemer preget av kronisk fysisk påvirkning;
 - b. vannmassesystemer preget av kronisk fysisk-kjemisk påvirkning; og
 - c. vannmassesystemer preget av kronisk biologisk påvirkning.

holde hovedtypeantallet nede, bl.a. ved å forhindre opprettelse av hovedtyper med marginalt skogsmarkspreg. Eksempler på dette er kildemark med lavvokste bestander av istervier *Salix pentandra* som såvidt tilfredsstiller definisjonen av tresatt areal, og som kan finnes i mellomboreal bioklimatisk sone som endepunktet for en kontinuerlig variasjonsbredde fra helt åpen kilde via kilder med lave busker (f.eks. kratt av sølvvier *Salix glauca*, lappvier *S. lapponum* og/eller ørevier *S. aurita*) til kilder med høgvokste busker som (såvidt) tilfredsstiller definisjonen av tresatt areal. Kriterium 4 innebærer at disse "krattskogskildene" skal inkluderes i samme hovedtype som øvrig mark på kildebunn. Et tilsvarende eksempel er vierkratt langs innsjøer, f.eks. dominert av gråselje *Salix cinerea*, som kan strekke seg så vidt ned i hydrolittoralbeltet (dvs. der bunnen oversvømmes 50 % av tida) men likevel ikke skal skilles ut som egen hovedtype innenfor ferskvannssystemer. Disse forekomstene av "ferskvannskrattskogbunn" skal med referanse til kriterium 4 inkluderes i fastmarkshovedtypen for flomskogsmark. Kriterium 4 sikrer at typeinndelingen på natursystem-nivået i NiN består av robuste hovedenheter som lar seg karakterisere ved en distinkt artssammensetning og en spesifikk kombinasjon av andre egenskaper. Skogsmark på nedbørsmyr, som ikke ble akseptert som egen hovedtype i NiN versjon 2, har imidlertid etter ny vurdering blitt akseptert som egen hovedtype i NiN 3 fordi kriterium 4 ikke anses for oppfylt. Kriterium 17 har en tilsvarende rolle som kriterium 4 ved å sørge for at steder preget av disruptiv forstyrrelse (f.eks. ei vegetasjonsfri flomskredrenne) ikke blir skilt på hovedtypenivå fra steder med mindre intensivt miljøstress eller forstyrrelse, betinget av samme forstyrrelsesprosess. Alle trinn langs én og samme skM (f.eks. snørasmarka og den tilgrensende flomskredrenna), holdes dermed sammen i én og samme hovedtype.

Hovedtypeinndeling av vannmassesystemer. Vannmassesystemer er mindre komplekse enn mark- og bunnsystemer, og omfatter vesentlig mindre variasjon. Dette gjenspeiles i prinsipp- og kriteriesettet for hovedtypeinndeling av vannmassesystemer (Boks 10) som inneholder 19 punkter (Boks inneholder 28 punkter). Med unntak for følgene av at både regional og lokal miljøvariasjon er karakteriserende kilder til variasjon i vannmassesystemer, er de generelle prinsippene og kriteriene, som er nedfelt i punktene 1–11, de samme for mark- og bunnsystemer og for vannmassesystemer. Den stegvise prosedyren for hovedtypeinndeling er også i hovedtrekk den samme, med de forenklingene som følger av at de 15 prosesskategoriene for mark- og bunnsystemer (Boks 9) er redusert til 4 for

Boks 11. Inndelingen i prosess- og prosedyrekategorier (koder angitt i hakeparentes) som benyttes i hovedtypeinndelingen av vannmassesystemer.**1 Normal variasjonsbredde**

- 1.1 Variasjon i artssammensetning ikke betinget av strukturerende artsgruppe [A]
- 1.2 Variasjon i artssammensetning betinget av strukturerende artsgruppe [B]

2 Spesiell variasjon i naturnære systemer [C]**3 Endret system (preget av menneskepåvirkning) [M]**

vannmassesystemer (Boks 11). Betydelig forenkling følger av at naturgitt forstyrrelse ikke forekommer, slik at spesiell variasjon i lite endrete systemer begrenser seg til miljøstresspåvirkning.

Mens normale mark- og bunnsystemer fordeler seg relativt jevnt på systemer med og uten preg av strukturerende artsgruppe, er mangel på strukturerende makro- og megafauna en sjelden foreteelse i normale vannsvannmasser. Punkt 12 i Boks 10 tar derfor utgangspunkt i systemer *med* strukturerende artsgruppe. Variasjonen i artssammensetning som følge av menneskepåvirkning er også mindre i vannmassesystemer enn i mark- og bunnsystemer. Derfor skilles ikke mellom klart og sterkt endrete vannmassesystemer (Boks 10, punkt 14).

Skillet mellom normale og spesielle hovedtyper trekkes på nøyaktig samme vis som for mark- og bunnsystemer, på grunnlag av punkt 15 i Boks 10 som er en parallell til punkt 16 i Boks 8. Metoden for å avgjøre hvilke KM som skal definere spesielle hovedtyper i Fig. 39 er også den samme for vannmassesystemer og for mark- og bunnsystemer.

Inndeling av natur preget av artssammensetning i endring. Natur med dynamisk artssammensetning representerer en særlig utfordring ved konstruksjon av et typesystem. Grunnregelen i NiN, som fra og med NiN 3.0 er formulert som et prinsipp (Boks 8, punkt 11), er at natur som gjennomgår suksesjon fra et initialstadium til et ettersuksesjonsstadium tilhører samme hovedtype inntil definisjonen av en annen hovedtype er oppfylt. Dette kriteriet operasjonaliserer tommelfingerregelen som har etablert seg gjennom årene med NiN versjon 2 om at «noe er det det er til det har blitt noe annet». Ettersuksesjonsstadiet (se kapittel 3.6.1) anses for nådd når artssammensetning, miljøstruktur, økosystemfunksjon og hastigheten på endringene i artssammensetning langs suksesjonsgradienten ikke avviker fra det man finner i et sammenliknbart lite endret økosystem.

Mindre påvirkninger av et natursystem, f.eks. forstyrrelsesbegivenheter som utløser suksesjoner som i sin helhet vil forløpe innenfor rammen av én og samme hovedtype, skal i henhold til dette kriteriet beskrives som korttidsvariasjon innenfor denne hovedtypen. Det samme gjelder forstyrrelser med lite omfang, det vil si der hver enkelt forstyrrelsesbegivenhet blottlegger flekker med utstrekning på mikroskala eller fin (eller mellomgrov) lokal skala (Boks 8, punkt 15, siste ledd). Slike finskala forstyrrelser kan beskrives av de samme regulerende og destabiliserende forstyrrelsesgradientene som er grunnlaget for å definere spesielle hovedtyper etter kriterium 17.

Mark og bunn som fortsatt er preget av en naturgitt historisk forstyrrelsesbegivenhet med stort omfang, det vil si som gir seg utslag på grov lokal romlig skala eller regional skala (karakteristisk romlig skala > ca. 100 m) skal tilordnes en hovedtype for ny mark eller bunn (Boks 8, punkt 15; prosesskategori F). Historiske forstyrrelsesbegivenheter (f.eks. kvikkleireskred, blottlegging av løst mineralsubstrat i nytt breforland, etc.) som forårsaker *tabula rasa* og initierer langsom primær suksesjon med forløp av type A skal beskrives som forklart i kapittel 3.6.2, se Fig. 25. Tre variabler er nødvendig for å beskrive kortvarige sekundære suksesjoner av type A etter menneskebetingete inngrep,) mens ny, lite endret mark i langsom primær suksesjon beskrives ved hjelp av to lokale komplekse miljøfaktorer. Initialstadiet, som for ny fastmark omfatter ulike løse mineralsubstrater, karakteriseres som klasser for en lokal kompleks miljøfaktor på grunnlag av egenskaper som er relevant for suksesjonsforløpet mens variabelen "økologisk differensiering" i kategorien naturlig artssammensetningsdynamikk benyttes til å tilordne naturen til et suksesjonsstadium. Faktorvariabelen angir hvorvidt det har funnet sted en betydelig grad av økologisk differensiering mot et forventete ettersuksesjonsstadium.

Lite endret natur som utsettes for et disruptivt inngrep (vegbygging, oppdyrking, flatehogst med treslagsskifte, etc.) vil umiddelbart etter inngrepet tilhøre en sterkt endret hovedtype (Boks 8, punkt 22–23) som, dersom inngrepet ikke holdes ved like (f.eks. ved at et nypløyd jordstykke brakklegges), gjennomgår suksesjon av type A. Lite endret natur som utsettes for et ikke-disruptivt inngrep som utløser et suksesjonsforløp av type B skal (i likhet med natur som utsettes for disruptive inngrep) tilordnes en sterkt endret hovedtype dersom inngrepet forventes å gi opphav til vesentlig

endring i artssammensetning (Boks 8, punkt 22). Hvis inngrepet medfører overgang til en annen hovedtypegruppe skal den inngrepspåvirkete naturen tilordnes en sterkt endret hovedtype i den nye hovedtypegruppa (Boks 8, punkt 23). Kortvarige suksesjoner etter inngrep skal beskrives med tre variabler (se Fig. 25); (i) en lokal eller korttidsmiljøfaktor som beskriver påvirkningen; (ii) total forventet endringsskjold i initialstadiet; og (iii) omfanget av innløst endringsskjold på observasjonstidspunktet. Total og innløst endringsskjold beskrives med to generiske variabler innenfor biotisk menneskebetinget artssammensetningsdynamikk (Fig. 32). Fordi suksesjonsforløpet er kontekstspesifikt, vil de generiske variablene beskrives som komplekse, basistrinndelte variabler med hovedtypetilpasset trinndeling som gjenspeiler ulike suksesjonsforløp. Mange hovedtyper forventes imidlertid å ha tilnærmet samme forløp og skal benytte samme hovedtypetilpassete trinndeling.

Sterkt endret natur som overlates til gjengroing eller et styrt suksesjonsforløp mot et annet ettersuksesjonsstadium skal tilordnes den samme sterkt endrete hovedtypen inntil ettersuksesjonsstadiet er nådd (Boks 8, punkt 11) *eller* det eventuelt har funnet sted en overgang til en annen hovedtypegruppe. Det kan for eksempel skje når en åker brakklegges og dreneringen kollapser. Åkeren kan da i løpet av få år utvikle seg til et våtmarkssystem. Et eksempel på styrt suksesjon mot et annet ettersuksesjonsstadium er tilplanting av en åker med sikte på energiskogproduksjon, som resulterer i overgang til et sterkt endret tresatt areal fra det tidspunktet arealet innenfor kroneperiferien av trær overskrider 10 % (se kapittel 3.5.2). Dette eksemplet illustrerer den generelle situasjonen der et suksesjonsforløp mot et ettersuksesjonsstadium gjennomgår en langvarig fase som tilfredsstiller ett eller flere av kriteriene i Boks 8 for å bli definert som egen hovedtype. Et nærliggende eksempel er en brakklagt åker som tilplanter med gran og deretter overlates til naturlig suksesjon uten tynning eller annen skogskjøtsel. Når alle spor etter åkerens artsinventar er borte, har området for lengst tilfredsstilt kriteriet for tresatt areal, og fått så sterkt preg av trær som strukturerende artsgruppe at kriteriet for å definere dette som en sterkt endret skogsmark er oppfylt. Over tid vil trebestandet kollapse, arter som kjennetegner lite endret skogsmark vil vandre inn og til slutt har det utviklet seg et fungerende, lite endret skogsmarkøkosystem. Dette vil sannsynligvis ta så lang tid at kravet til langvarig suksesjonsstadium [varighet lengre enn (75–)100(–200) år i landsystemer og (20–)25 år i vannsystemer] er oppfylt. Punkt 11b i Boks 8 hjemler egne hovedtyper for mellomsuksesjonsstadier, dvs. langvarige suksesjonsstadier som tilfredsstiller kriteriene for overgang til en annen hovedtype også når disse ikke tilfredsstiller andre, spesifiserte kriterier. Punkt 21 i Boks 8 om at sterkt endret mark som gjennomgår en langvarig fase med semi-naturlig preg skal skilles ut som egen hovedtype kan derfor ses på som en presisering som allerede er omfattet av Punkt 11b. Overgangen fra naken mark til jorddekt fastmark langs det langvarige suksesjonsforløpet etter isen trakk seg tilbake, og som fanges opp av punkt 28c i Boks 8, er også et spesialtilfelle av suksesjon som passerer et langvarig mellomsuksesjonsstadium.

For øvrig beskrives suksesjoner etter opphør av vedlikehold, hevd e.l. eller iverksettelse av tiltak for reversering av en suksesjon (se kapittel 3.6.3) med tre variabler på samme måte som beskrevet over. Separate komplekse miljøfaktorer brukes for å beskrive gjengroingssuksesjoner i jordbruksmark, andre gjengroingssuksesjoner og reverserte suksesjoner.

5.5.3. Typesystemet for naturkomplekser

Et naturkompleks er et kompleks av natursystemer som utgjør en funksjonell økologisk, eventuelt også geomorfologisk, enhet i naturen og som forekommer innenfor et avgrenset geografisk område (se kapittel 2.6.3). Operasjonalisering av det sekundære økodiversitetsnivået naturkompleks som et typesystem er et nytt element i NiN 3.0. Typesystemet for naturkomplekser er forenklet i forhold til de taksonomiske prinsippene i Boks 4 (jf. punkt 6) idet antallet generaliseringsnivåer er redusert fra tre til to – naturkompleksgruppe og naturkompleksenhet (naturkompleks). Naturkompleksenhetene utledes på grunnlag av 15 prinsipper og kriterier (Boks 12) som har mange fellestrekk med tilsvarende sett av

Boks 12. Prinsipper og kriterier for typeinndeling av naturkomplekser

Definisjon

1. Et naturkompleks er et kompleks av natursystemer som i naturen utgjør en funksjonell økologisk, eventuelt også geomorfologisk, enhet og som forekommer innenfor et avgrenset geografisk område.

Generelle prinsipper for typeinndeling:

2. Typeinndelingen av naturkomplekser skal ikke være arealdekkende innenfor det området som adresseres, men identifisere alle arealer som tilfredsstiller et spesifikt kriteriesett.
3. Naturkompleksenhetene skal fortrinnsvis være diskrete (dvs. ikke-overlappende), men områder som influeres av flere økologiske prosesser kan inngå i flere naturkompleksenheter som i spesielle tilfeller kan overlappe hverandre.
4. Typesystemet for naturkomplekser skal ha to generaliseringsnivåer; naturkompleksgruppe og naturkompleksenhet. Alle naturkompleksenheter som er betinget av en definerende lokal kompleks miljøvariabel som hører til samme prosesskategori, skal tilordnes samme naturkompleksgruppe.
5. Naturkompleksnivået skal primært adressere variasjon på grov lokal romlig skala; det vil si at den lineære utstrekningen av naturkompleksenheter skal ha *tyngdepunkt* i skalaintervall 100–1 000 m.

Spesielle kriterier for typeinndeling:

6. En naturkompleksenhet defineres av to eller flere mark- og bunnsystemer som forekommer sammen og som er betinget eller preget av én og samme karakteriserende *aktiv* økologisk prosess ("den definerende økologiske prosessen") eller en spesifikk kombinasjon av to (eller flere) *aktive* prosesser. Mark- og bunnsystemsammensetningen er den karakteriserende naturegenskapen på naturkompleksnivået, mens økologisk strukturerende prosesser uttrykt gjennom de lokale komplekse miljøgradientene disse prosessene gir opphav til, er karakteriserende kilder til variasjon.
7. Den definerende økologiske prosessen må manifestere seg i en definerende lokal kompleks miljøvariabel (dLKM) som gir opphav til minst én spesiell natursystemhovedtype, naturkompleksenhetens definerende natursystemhovedtype(r) (dNS-HT). I tillegg må kompleksenheten inneholde minst én assosiert natursystemhovedtype (aNS-HT) med et minimumspreg av den definerende økologiske prosessen, det vil si at den definerende LKM-en *minst* må ha en observerbar effekt på artssammensetningen (minst 0,5 ØAE forskjell fra nulltrinnet i minst én artsgruppe) i den assosierte natursystemhovedtypen. Dette innebærer at dLKM-en minst må være en oLKM i den assosierte natursystemhovedtypen.
Merk 1: Dette innebærer at den definerende økologiske prosessen må manifestere seg i en økologisk strukturerende prosess som enten er miljøstress eller forstyrrelse.
Merk 2: Også fravær av en påvirkning som normalt er til stede (f.eks. særlig lav vannforstyrrelsesintensitet i et kystnært natursystem), og som kommer til uttrykk i basistrinn *under* en viss nedre grense langs en LKMg, tilfredsstiller kravet til karakteriserende økologisk prosess og dermed til dLKM.
Merk 3: Kravet til at en dLKM skal uttrykke variasjon i intensiteten av en økologisk prosess medfører at lokale komplekse miljøfaktorer (LKMg) ikke kan være dLKM for en naturkompleksenhet.

8. En naturkompleksenhet skal manifestere seg i en fysisk observerbar enhet i naturen, det vil si at den skal utgjøre et sammenhengende område med minst et minimumspreg av typens definerende LKMg. Det skal derfor være mulig å avgrense en kartfigur for en naturkompleksenhet på grunnlag av kartfestet informasjon om natursystemtyper og relevante egenskaper. For å aksepteres som en naturkompleksenhet må derfor typekandidatens dNS-HT og aNS-HT forekomme regelmessig sammen i naturen.
Merk: Naturkompleksenhetene skal kunne avgrenses i et temakartlag på grunnlag av kartfestete natursystemenheter og relevante egenskaper. Utfigurerte naturkompleksenheter vil være egnet for presentasjon på kart i målestokk 1:20 000 eller 1:50 000.
9. Alle LKMg som tilfredsstiller følgende krav er kandidater til å definere en naturkomplekstype:
 - a. definerer en spesiell mark- eller bunnhovedtype;
 - b. gir opphav til observerbar variasjon (dvs. er oLKM) i en annen hovedtype (kriterium 7); og
 - c. hovedtypene i a og b forekommer regelmessig sammen i naturen (kriterium 8).
10. To (eller flere) kandidater til naturkompleksenhet med felles dLKM og én felles dNS-HT skal tilordnes to ulike naturkompleksenheter når den ene enheten i tillegg har en unik dNS-HT.
Eksempel: Separate naturkompleksenheter med kildevannspåvirkning som dLKM skal opprettes for ferskvannskildekompleks, ferskvanns- og våtmarkskildekompleks, og torvmarkskildekompleks.
11. To (eller flere) naturkomplekskandidater med samme definerende natursystemhovedtype(r), men ulike assosierte natursystemhovedtype(r), utgjør utforminger av én og samme naturkompleksenhet.
12. En kandidat til naturkompleksenhet skal underkjennes dersom den definisjonsmessig er fullstendig inkludert i en annen, mer omfattende naturkompleksenhet.
13. Områder som grenser fysisk til et naturkompleks, og som påvirkes av den definerende økologiske prosessen uten å tilfredsstille kravet til minimumspreg, betegnes kompleksets influensområde.
Merk: I henhold til merknad 2 til punkt 7, kan det alternativt defineres et maksimumspreg.
14. Utspringsområdet for den definerende økologiske prosessen, det vil si stedet eller området der denne prosessen oppstår, skal inkluderes i naturkomplekset dersom det er velavgrenset og henger fysisk sammen med området med minimumspreg, uavhengig av om utspringsområdet sjøl bærer preg av prosessen eller ikke.
15. Den definerende økologiske prosessen skal representere en *aktiv* påvirkning (energitilførsel, massetilførsel e.l.) som bør virke i en spesifikk retning eller sektor fra utspringsområdet. Med utspringsområde menes "stedet eller området der denne prosessen oppstår, og som fra et kjerneområde eller kjernepunkt avtar i styrke mot områdets periferi."

prinsipper og kriterier for hovedtypeinndeling av natursystemer (Boks 8 og 10). Nivået naturkompleksenhet tilsvarer i hovedtrekk generaliseringsnivået hovedtype i typesystemene for primære økodiversitetsnivåer. Naturkompleksenhetene skiller seg fra natursystemtyper ved å kunne overlappe (Boks 12, punkt 3).

Inndelingen av naturkomplekser adresserer primært variasjon på grov lokal skala (Fig. 38), og skal fylle behovet for å identifisere og kartfeste funksjonelle, velavgrensete enheter – "metaøkosystemer" som bindes sammen av fellesskap i dominerende økologisk prosess (Boks 12, punkt 6). Det typiske naturkomplekset, som kjennetegnes ved en gjennomgående økologisk prosess som definerer to natursystemhovedtyper og gir opphav til variasjon i artssammensetning i to hovedtyper til, er en stor rasmark (talus) under et høyt stup i midtfjordsområdet på Vestlandet. En typisk talusskråning i dette området har sammenhengende partier med løst mineralsubstrat (sand, grus og stein) med sparsom vegetasjon i nedre del og, typisk for områder med oseanisk klima, ei grønn rasmarkseng oppunder bergrota. Begge hovedtypene rasmark og rasmarkseng er betinget av regulerende forstyrrelse

som strukturerende økologisk prosess og har rasutsatthet som definerende LKM. På sidene av talusskråningen, der det sjeldnere går snøras om vinteren, finnes ofte en skogsmark som tydelig er preget av ras, med relativt lave trær med bøyd stamme, dominert av arter som tåler sporadiske småras, f.eks. gråor *Alnus incana* og selje *Salix caprea*. Rasmarksengene blir ofte beitet, tidligere ble mange av dem også slått. Rasmarker som ligger nær gårder ble ofte brukt så intensivt at engene fikk semi-naturlig preg. Semi-naturlig eng erstatter derfor rasmarkseng i en del talusskråninger (Tandstad 2018). Oftest (men ikke alltid) tilføres rasmarker stein og annet mineralmateriale ved steinsprang fra nakent berg ovenfor, som også er **utspringsområde** (dvs. "stedet eller området der denne prosessen oppstår, og som fra et kjerneområde eller kjernepunkt avtar i styrke mot områdets periferi") for hovedtypedefinerende snøras. Naturkompleksets utspringsområde skal tilhøre naturkomplekset når det henger fysisk sammen med resten av det raspåvirkete området (Boks 12, punkt 14).

Identifisering av naturkompleksenheter foregår ved en enkel prosedyre i tre steg: I steg (1) identifiseres alle LKMg som er uttrykk for miljøstress eller forstyrrelse og som er definerende LKM for minst én natursystemhovedtype (Boks 12, punktene 7 og 9a). For hver av disse LKMg-ene identifiseres i steg (2) først (a) alle tilfeller der LKMg-en er bLKM eller oLKM for minst én annen natursystemhovedtype (Boks 12, punktene 7 og 9b) og dernest (b) alle tilfeller der to LKMg sammen definerer en hovedtype (jf. Boks 12, punkt 10). I siste steg (3) vurderes hvorvidt kriteriene for naturkomplekstype er oppfylt; først for hvert tilfelle identifisert i steg (2a) og dernest for hvert tilfelle identifisert i steg (2b).

Kriteriesettet i Boks 12 inneholder fem formuleringer som på ulike måter begrenser utvalget av kandidater til naturkompleksenheter: (i) at bare bunn- og marksystemer (ikke vannmassesystemer) kan være definerende natursystemhovedtype for en naturkomplekstype (Boks 12, punkt 6); (ii) at naturkomplekser skal være betinget av en aktiv økologisk prosess (Boks 12, punkt 6 og 15); (iii) at naturkomplekset skal utgjøre et sammenhengende område (Boks 12, punkt 8); (iv) at definerende og assosierte natursystemhovedtyper skal forekomme regelmessig sammen (Boks 12, punkt 8); og (v) at bare lokale komplekse miljøgradienter (LKMg) og ikke miljøfaktorer (LKMf) skal kunne definere en naturkompleksenhet (LKMg; Boks 12 punkt 7). Disse begrensningene er resultatet av bevisste valg som har klare konsekvenser. I tråd med ambisjonen om åpenhet og etterprøvbarehet er de begrunnet og drøftet nedenfor.

Dersom ikke definerende natursystemhovedtyper hadde vært begrenset til bunn- og marksystemer (punkt 1 over; Boks 12, punkt 6), ville alle avgrensede vannforekomster med bunnsystemer som tilhører en spesiell hovedtype betinget av en miljøstress- eller forstyrrelsesgradient som også har relevans for vannmassene (i hvert fall som en oLKM) vært nær å tilfredsstille kriteriene for naturkomplekstype. Dette gjelder for eksempel de fleste elvestrekninger og innsjøer, som fanges opp som landformvariasjon henholdsvis i typesystemene for elveløp og innsjøbasseng. Innsjøer tilfredsstiller imidlertid stort sett ikke "bør-kravet" i Boks 12, punkt 15 om at den definerende prosessen *bør* har en spesifikk retning fra et senterpunkt (utspringsområdet), men tilfredsstiller de andre, ufravikelige kravene. Det har vært et klart, men ikke kriteriefestet mål for arbeidet med NiN versjon 3 å unngå overlapp mellom implementeringer av samme naturegenskap – NiN er uansett komplisert nok! Det har også vært et klart mål at de ulike typesystemene skal representere ulike naturtemaer. Aksept av vannmasser som definisjonsgrunnlag for typer på naturkompleksnivået ville "vannet ut" naturkompleks som tema for systematisering av naturvariasjon fordi kriteriene om funksjonell økologisk enhet og aktiv prosess ville måtte endres til anbefalinger. Av disse grunnene blir ikke vannmassesystemer akseptert som mulige definerende natursystemhovedtyper.

Kombinasjonen av krav til at et naturkompleks skal være betinget av en *aktiv* økologisk prosess (punkt 2), utgjøre et fysisk *sammenhengende* område (punkt 3) og defineres av natursystemhovedtyper som *regelmessig* forekommer sammen (punkt 4) ekskluderer i praksis alle eller nesten alle klart og sterkt endrete mark- og bunnhovedtyper som mulige definerende natursystemhovedtyper for naturkomplekstyper. Natursystemhovedtyper på moderat og sterkt endret mark uten hevdpreg

(prosesskategoriene H, I og M; se Boks 9) er resultatet av inngrep, altså en avsluttet prosess, og feiler på kriteriet om pågående aktiv prosess. Områder dominert av disse natursystemhovedtypene utgjør vanligvis heller ikke sammenhengende områder, f.eks. mangler byer, bydeler og veganlegg regelmessig samforekomst av spesifikke hovedtyper.

Blant klart og sterkt endrete natursystemer er driftsenheter i jordbruket (gårder) nærmest til å tilfredsstille kriteriene for å inngå i definisjonsgrunnlaget for naturkompleks. Den moderne gården som er preget av stordrift kjennetegnes ved intensiv bruk av arealer som fortsatt er i bruk og redusert utmarksbruk (se kapittel 3.4.5). Høstings- og gjødslingsintensitet, definerende LKM-er for sterkt endrete jordbruksmarkstyper som åker og oppdyrket varig eng, gir heller ikke opphav til regelmessige mønstre av natursystemhovedtyper som forekommer sammen; tvert imot preges det moderne jordbrukslandskapet av monokulturer av åker *eller* oppdyrket varig eng. Det moderne jordbrukslandskapet preges heller ikke av noen styrende prosess med avtakende intensitet fra et "kjernepunkt" (Boks 12, punkt 15).

Det nærmeste man kommer å tilfredsstille kravene til naturkompleks innenfor jordbruksproduksjonsheter, er "gjødselsjordbruksgården" som karakteriserer fasene 3 og 4 i jordbrukets utvikling (se Tabell 8). De familiedrevne driftsenhetene med stor grad av "sjølbergingshusholdning" forutsatte et mer eller mindre repeterende ("regelmessig") mangfold av natursystemtyper; blant annet en forutsigbar balanse mellom semi-naturlig og sterkt endret mark. "Innlandsutformingen" hadde en karakteristisk fordeling av åker, semi-naturlig slåtte- og beitemark (både nær gården og lengre unna, f.eks. på setra) og beiteskog/beitet fjellhei; "kystutformingen" kunne vise fram et større mangfold i natursystemtyper som også omfattet kystlynghei og torvtak i myr. 1800-tallsgården tilfredsstiller langt på veg kriteriene for naturkomplekstypen, med unntak for kriteriet om fysisk sammenhengende arealer; også spredte semi-naturlige utmarksarealer (utslåtter, slåttemyrer, setervoller, etc.) langt fra gården ble mange steder utnyttet og hadde en viktig rolle som næringskilde for dyra. Med tilgang på handelsgjødsel (fra 1910-tallet) og tiltakende strukturrasjonalisering og spesialisering løste gjødselsjordbruksgårdens karakter av naturkompleks seg gradvis opp. I dag finnes bare unntaksvis (som musealt jordbruk, f.eks. på Havråtunet i Osterøy, Hordaland) gårder som er i nærheten av å tilfredsstille krav til naturkompleks. Men ikke engang "gjødselsjordbruksgården" tilfredsstilte kravet til fysisk sammenhengende område fullt ut, og dermed heller ikke definisjonen av naturkompleks. Det er også grunn til å trekke regelmessigheten i forekomst og fordeling av hevdetingete natursystemtyper i tvil. I dag finnes ikke slike gårder med *aktiv* drift, og det er derfor ikke grunnlag for å inkludere driftsenheter i jordbruket blant naturkompleksenhetene. Begrepsapparatet for naturkomplekser kan likevel være nyttig som en referanseramme for å drøfte den historiske utviklingen i jordbruket, kanskje også i skogbruket og andre utmarksnæringer.

Kravet om at bare lokale komplekse miljøgradienter kan definere en naturkompleksenhet (punkt 5) følger av at det bare er gradienter som kan uttrykke intensiteten av forstyrrelse eller miljøstress slik kravet er i punkt 7, merknad 3. Normale natursystemhovedtyper og LKM som er hLKM i normale natursystemhovedtyper (kalkinnhold, uttørkingsfare, etc.) er uaktuelle som dLKM for naturkomplekstyper.

5.5.4 Typesystemet for livsmedier

Typesystemet for livsmedier i NiN 3 er en forenklet og pragmatisk inndeling av arters levesteder som tar utgangspunkt i livsmediuminndelingen i NiN versjon 1 (som ble videreført uten endringer i NiN 2). Inndelingen av livsmedier i NiN 3 er basert på et sett av prinsipper og kriterier (Boks 13) som er forankret i de generelle taksonomiske prinsippene (Boks 4). Typesystemet for livsmedier er skåret over samme lest som de andre typesystemene for økodiversitet til tross for at livsmedium skiller seg vesentlig fra disse (se kapittel 2.6.4). Det har tre hierarkiske nivåer (Boks 13, punkt 7) og er klart tematisk

Boks 13. Prinsipper og kriterier for typeinndeling av livsmedier

1. Typeinndelingen av livsmedier skal være fullstendig, det vil si at alle spesifikke, potensielle levesteder for organismer skal kunne tilordnes en livsmediumtype.
Merk: Med *spesifikke* levesteder menes et sted organismen oppholder seg i eller på i én eller flere viktige faser av sin livssyklus, og som organismen derfor har en nær relasjon til (som skjulested for lengre perioder, et spesifikt sted der reproduksjon finner sted eller der organismen regelmessig henter sin næring e.l.).
2. Livsmediumtypeinndelingen skal gjenspeile organismenes habitat, det vil si deres 'adresse', ikke deres funksjon (for eksempel som føde- eller som skjulested for andre arter).
3. Typesystemet for livsmedier skal kombinere to hensyn. På den ene siden skal det være mest mulig kriteriebasert og så langt som mulig baseres på en repeterbar, divisiv prosedyre, på den andre siden skal inndelingen være pragmatisk og skille mellom kvalitativt forskjellige levesteder for arter.
4. Livsmediumene skal være diskrete (dvs. ikke-overlappende), det vil si at de i utgangspunktet ikke skal overlappe med hverandre i tre dimensjoner.
Merk: Det er åpning for uttak fra denne regelen for tilfeller der distinkte livsmedier forekommer inni andre distinkte livsmedier, f.eks. når en larve, som er vert (og dermed livsmedium) for en parasitt, lever inni et soppfruktlegeme, som altså er livsmedium for larven.
5. Livsmediuminndelingen skal adressere aktuell natur, det vil si naturen slik den framstår på et gitt tidspunkt.
6. Livsmediuminndelingen skal ikke ha noen eksplisitt begrensning med hensyn til romlig skala eller tidsskala, men skal fange opp variasjon på skalaer som organismene forholder seg til som spesifikke levesteder (se kriterium 1).
Merk: Mange livsmedier endrer seg raskt, og det er derfor ikke satt noen nedre grense for hvor lenge et livsmedium må vare for å kunne beskrives som en type på livsmediumnivået. Livsmedier omfatter derfor både korttidsmiljøvariasjon (tidsskalaer ned til 6 år) og kortfasevariasjon (variasjon på tidsskaler under 6 år; 2 år i vannsystemer).
7. Typesystemet for livsmedium skal ha tre generaliseringsnivåer; hovedtypegruppe, hovedtype og grunntype.
8. Hovedtypegruppene skal skille mellom 7 hovedkategorier av kvalitativt forskjellige livsmedier; substrater (som i sin tur fordeles på substrater i saltvann, substrater i ferskvann og substrater på land) og substratfrie livsmedier (saltvann, ferskvann, snø og is, og luft).
9. Hovedtypene skal skille mellom livsmedier som på grunnlag av sin artssammensetning oppfattes av organismene som *kvalitativt* klart forskjellige, har ensartet utseende (fysiognomi), fellesskap i store trekk i artssammensetning og, i størst mulig grad, er 'naturlig' avgrenset fra andre hovedtyper. Eksempler er levende marine planter, frie vannmasser i ferskvann og finere mineraljord.
10. Grunntypene skal fange opp kvalitativ variasjon i sjølve livsmediet, som gjør at organismene oppfatter dem som forskjellige.
11. Inndelingen i livsmediumgrunntyper skal ikke duplisere inndelingene på natursystemnivået, og skal derfor *ikke* adressere variasjon langs lokale komplekse miljøgradienter som definerer spesielle natursystemhovedtyper eller er lagt til grunn for grunntypeinndeling av natursystemer eller variasjon langs andre lokale komplekse miljøgradienter eller korttidsmiljøgradienter som også beskriver variasjon på natursystemnivået.
12. Livsmediuminndelingen skal skille mellom umodifiserte, modifiserte og syntetiske livsmedier som paralleller til lite, moderat og sterkt endret mark og bunn på natursystemnivået.

avgrenset (Boks 13, punktene 1–6), men skiller seg fra alle de andre typesystemene for økodiversitet ved å være mer pragmatisk (Boks 13, punkt 3).

Den største forskjellen fra inndelingen av livsmedier i tidligere NiN-versjoner er at 3.0 inndelingen av livsmedier utelukkende kategoriserer *kvalitative* forskjeller mellom livsmedier (Boks 13, punktene 3 og 8–11). Kvantitativ variasjon, det vil si variasjon langs komplekse miljøgradienter, skal ikke tas i betraktning. Inndelingen gjenbraker derfor ikke variabler fra variabelsystemet, men implementerer kunnskap om miljøvariasjon som gir opphav til forskjeller i artssammensetning direkte i typehierarkiet. Denne radikale endringen er gjennomført av tre grunner: (1) Livsmediuminndelingen skal verken være begrenset i rom eller tid (Boks 13, punkt 6; se også Fig. 38). Et fullstendig typesystem som inkluderer all variasjon i livsmedier, både kvalitativ og kvantitativ, på alle romlige skalaer og tidsskalaer, må derfor foruten å skille mellom kategorier av naturkomponenter adressere regional variasjon, lokal variasjon, korttidsmiljøvariasjon og kortfasevariasjon i disse naturkomponentene. Med artssammensetningen som karakteriserende naturegenskap vil et slikt typesystem inneholde "uendelig" mange typer og bli bortimot umulig å konstruere. Det vil dessuten bli altfor komplekst til å ha praktisk nytteverdi. Behovet for å begrense kompleksiteten er også grunnen til at typesystemene for natursystem og landskapstype er basert på en eller i høyden to karakteriserende kilder til variasjon. (2) Det finnes ikke kunnskap nok til å lage et slikt fullstendig typesystem for livsmedier. (3) Et fullstendig typesystem for livsmedier vil duplisere natursysteminndelingene, noe typesystemet for livsmedier i NiN 2 også i stor grad gjør. En vesentlig svakhet ved inndelingen av livsmedier i NiN 2 er mangelen på en konsistent avklaring mot typeinndelingen av natursystemer. Noen lokale komplekse miljøvariabler ble benyttet i begge systemer mens andre, som kunne vært inkludert i livsmediuminndelingen, ikke ble duplisert der.

Typesystemet for livsmedier i NiN 3 beholder, med få unntak, hovedtypegruppe- og hovedtypeinndelingen fra det tidligere typesystemet, som skiller mellom kvalitativt klart forskjellige livsmedier med forskjellig artssammensetning. De seks hovedtypegruppene representerer de grunnleggende forskjellige kategoriene av livsmedier (dominerende naturkomponenter; se kapittel 5.5.1), som først deles i substratlivsmedier og substratfrie livsmedier, dernest i livsmedier på land og i vann, og til sist, innenfor substratlivsmedier og substratfrie livsmedier, i marine og limniske livsmedier (Boks 13, punkt 8).

Grunntypeinndelingen, som ikke skal duplisere inndelingen på natursystemnivået, adresserer resterende kvalitativ variasjon ved å identifisere livsmedier med forskjellig artssammensetning (Boks 13, punkt 10), uten at "forskjellighet" er definert mer presist. Ulike grader av menneskepåvirkning fanges, som i livsmediuminndelingen i tidligere NiN-versjoner, opp ved å skille mellom umodifiserte, modifiserte og syntetiske livsmedier (Boks 13, punkt 12; se kapittel 2.9.1 for definisjoner).

Kvantitativ variasjon i egenskaper ved naturkomponenter, som ikke fanges opp i noe typesystem i NiN 3, som f.eks. nedbrytningsgrad for liggende dødvedobjekter, er inkludert i NiN 3 med variabler i kategorien for abiotiske naturgitte naturkomponentobjekter, ikke med komplekse korttidsmiljøvariabler som gir opphav til livsmediumgrunntyper som i NiN 2.

Når kvantitativ variasjon ikke tas hensyn til i livsmediuminndelingen, blir det generaliserte gradientanalyseperspektivet og økodiversitetsmodellen irrelevant som teoretisk grunnlag. Det er sannsynligvis ikke mulig å operasjonalisere en inndeling i kvalitativt forskjellige levesteder i form av en testbar metodikk slik det fjerde taksonomiske prinsippet krever (Boks 4). Livsmediuminndelingen i NiN 3 må derfor vurderes, og eventuelt endres eller suppleres, på grunnlag av om den tjener hensikten som er å kunne beskrive alle arters levested (Boks 13, punktene 1–2).

Boks 14. Prinsipper og kriterier for typeinndeling av landformvariasjon.

Generelle prinsipper og kriterier:

1. Det skal lages ett typesystem for hver av de spesifikke landformkategoriene elveløp, innsjøbasseng, torvmassiv og bremassiv, samt for samlekategoriene landformer i fast fjell og løsmasser. Hvert typesystem skal fortrinnsvis være fullstendig, det vil si omfatte all variasjon innenfor landformkategorien slik den er definert og avgrenset i de respektive spesifikke kriteriene.
2. Typesystemene skal dekke alle områder under norsk suverenitet.
3. Typesystemene skal være kriteriebaserte og så langt som mulig baseres på en konsistent, repeterbar, divisiv prosedyre.
4. Enhetene i typesystemene skal være diskrete (dvs. ikke-overlappende) med unntak for torvmassiv (samme myrelement kan inngå i tilstøtende torvmassivtyper).
5. Hvert typesystem skal fortrinnsvis adressere variasjon innenfor et avgrenset romlig skalaintervall og på et bestemt kompleksitetsnivå innenfor landformkategorien.
6. Hvert typesystem skal ha to generaliseringsnivåer; landformgruppe og landformenhet.
7. Landformgruppene skal gjenspeile de viktigste prosessene som forårsaker variasjon innenfor landformkategorien (f.eks. hydrologiske, hydromorfologiske, geomorfologiske prosesser).
8. Landformenhetene skal være observerbart distinkte, kunne gis en presis definisjon og belegges med konkrete eksempler fra det området typeinndelingen dekker.
9. Det kan være en viss variasjon innenfor hver enhet; overdreven splitting skal unngås. Landformenhetene skal representere samme generaliseringsgrad (grad av findeling) gjennom hele typesystemet.
10. Variabler fra relevante egenskapskategorier skal legges til rette for systematisk beskrivelse av variasjon på finere romlige skalaer og lavere kompleksitetsnivåer enn landformenheten representerer.

Spesielle kriterier for typeinndeling av landformer i fast fjell og løsmasser:

11. Typesystemet for landformer i fast fjell og løsmasser skal omfatte mer eller mindre distinkte overflateformer som er resultatet av en eller flere identifiserbare landformdannende prosesser.
12. Landformer i fast fjell og løsmasser skal avgrenses tematisk mot de spesifikke landformkategoriene elveløp, innsjøbasseng, torvmassiv og bremassiv (som også er operasjonalisert i NiN 3) slik at typeenheter som tilfredsstiller definisjonene av en enhet i ett eller flere av disse systemene *ikke* også kan være en type i typesystemet for landformer i fast fjell og løsmasser.
13. Typeinndelingen av landformer i fast fjell og løsmasser skal ikke begrenses til et spesifikt skalaintervall, men kan omfatte landformer over hele spennet av romlige skalaer.
14. Landformenheten, grunnenheten i typesystemet for landformer i fast fjell og løsmasser, skal omfatte samme tematiske bredde som enheter på tilsvarende nivå i hovedtypesystemene for de spesifikke landformkategoriene.
15. Alle deler av én og samme distinkte landform, f.eks. leirskredkant og leirskredgrop, skal tilordnes samme landformenhet.
16. Enhetene for landformer i fast fjell og løsmasser skal gjenspeile distinkte, systematiske forskjeller i overflatemorfologi.

Spesielle kriterier for typeinndeling av elveløp:

17. Et elveløp er en del av et vassdrag som for det meste (det vil si mer enn 50 % av tida) fører elvevannmasser, avgrenses sidevegs ved breddfullt elveleie, og inkluderer eventuelle banker og øyrer på sedimentsubstrat (dvs. som ikke består av synlig fast fjell).
18. Typeinndelingen av elveløp adresserer primært grov lokal skala, det vil si at fordelingstygdepunktet for lengden (langs elvestrengen) av områder som tilhører samme elveløpstype skal ligge i intervallet 100–1000 m.
Merk: Dette svarer til *reach-scale channel types* i engelskspråklig litteratur og *morfologiska rinnsträckor* i svenskspråklig litteratur.
19. Typeinndelingen av elveløp skal gjenspeile elveløpenes geomorfogenese, det vil si de(n) landformdannende prosessen(e) som har hatt størst betydning for å gi elveløpet dets nåværende form. Både avsluttete (fortidige, "fossile") prosesser og fortsatt aktive prosesser skal tas i betraktning.
20. Inndelingen i elveløpsgrupper skal ta utgangspunkt i den såkalte Hjulström-kurven, og skille mellom
 - a. elveløp preget av aktive alluviale (fluviale) prosesser;
 - b. semi-alluviale elveløp gjennom ikke-kohesive sedimenter;
 - c. semi-alluviale elveløp gjennom kohesive sedimenter;
 - d. elveløp over berg; og
 - e. elveløp formet av menneskers aktiviteter.
21. Elveløpsenheter med klart preg av «fossile» prosesser skal skilles fra elveløpsenheter uten slikt preg.
22. Elveløpsenheter skal gjenspeile systematiske forskjeller i elvebunnens egenskaper. Hovedvekten skal legges på egenskaper som er relatert til elveløpets lengdeform (helning, bunnmønstre og dominerende kornstørrelse i sedimentene) som danner observerbare, repeterende mønstre.

Spesielle kriterier for typeinndeling av innsjøbasseng:

23. Et innsjøbasseng er en avgrenset forsenkning i terrenget med en terrengterskel og/eller et ugjennomtrengelig bunnsubstrat som gjør at bassenget er fylt av ferskvann mer enn 50 % av tida.
24. Typeinndelingen av innsjøbasseng skal gjenspeile bassengenes geomorfogenese, det vil si de(n) landformdannende prosessen(e) som har hatt størst betydning for bassengets utforming, og for at det er vannfylt. For polygenetiske innsjøbasseng (basseng formet av to eller flere prosesser) kan inntil to prosesser legges til grunn for definisjonen av en bassengtype.
25. Inndelingen i innsjøbassenggrupper (det øverste nivået i typesystemet) skal gjenspeile hovedkategorier av geomorfologiske prosesser etter mønster av grupperingen av landformer i fast fjell og løsmasser.
26. Innsjøbassenggruppene skal gjenspeile den primære morfogenetiske prosessen, det vil si
 - a. den prosessen som anses mest betydningsfull for bassengets utforming; og/eller, dersom to prosesser skal tas i betraktning,
 - b. den prosessen som la grunnlaget for bassengdannelsen.
Merk: Ved vurdering av prosessenenes relative betydning, skal først deres bidrag til bassengets dybde under terskelen, dernest deres bidrag til vannoverflatens utstrekning, legges til grunn.
Eksempel: Sprekkedalbasseng, som er betinget av kjemisk dypforvitring og deretter videreutviklet som følge av glasial erosjon, skal tilordnes gruppa for basseng formet av kjemiske prosesser.
27. Innsjøbassengenheter skal gjenspeile forskjeller i bassengenes geomorfogenese og morfologi. Bassengenheter kan utskilles på grunnlag av

- a. forskjeller i sekundære, men likevel betydningsfulle morfogenetiske prosesser (f.eks. prosesser som definerer andre bassenggrupper);
- b. veldefinerte "delprosesser" innenfor den geomorfologiske prosessen som definerer gruppa, som gir opphav til basseng med observerbart forskjellig morfologi; og
- c. variasjon innenfor den geomorfologiske prosessen som definerer gruppa når den gir opphav til basseng med distinkt forskjellig morfologi.

Basseng som forekommer ved, i eller på ulike landformer i fast fjell og løsmasser skal ikke tilordnes ulike bassengenheter dersom verken (a), (b) eller (c) er oppfylt.

Eksempler: (a) Sprekkedalbasseng, som anses for betinget av kjemisk dypforvitring fulgt av glisial erosjon (bl.a. fjerning av forvittringsmaterialet), er definert som en enhet innenfor gruppa "Kjemiske oppløsnings- og utfellingsbasseng". (b) Kroksjøbasseng og elvenesbasseng representerer ulike innsjøbassengenheter fordi de oppstår henholdsvis ved avsnøring av en meanderbue og ved gjennombrudd av yttersvingelvebanke, har ulik form og finnes på ulike steder på elvesletta. (c) Breelvsedimentbasseng, det vil si basseng på en glasifluvial avsetning med ujevn overflate, f.eks. et breelvdelta, deles ikke inn i separate innsjøbassengenheter for dødsgropbasseng, eskerbasseng og basseng knyttet til forsenkninger med ukjent opphav fordi disse ikke har distinkt forskjellig morfologi.

28. Innsjøbasseng med sammenhengende vannflate, skilt av en grunn terskel, kan tilordnes ulike bassengenheter.

Spesielle kriterier for typeinndeling av torvmassiv:

- 29. Et torvmassiv er et torvdekt våtmarksområde med hydrologi og overflateformer (hydromorfologi) som gjenspeiler samspillet mellom undergrunnens topografi, vanntilførselen og torvdannende prosesser, og som utgjør en hydrologisk enhet.
- 30. Typeinndelingen skal gjenspeile torvmassivenes nåtidige hydromorfologi og ulike morfogenetiske prosesser (prosesser som er involvert i dannelsen av torvmassivet) i den grad disse gir seg observerbare utslag i torvmassivenes overflateform.
- 31. Inndelingen i torvmassivgrupper skal gjenspeile hovedkategorier av vanntilførsel (minerogen, ombrogen og rheogen).
- 32. Inndelingen i torvmassivenheter skal gjenspeile distinkte, systematiske forskjeller i overflatemorfologi innenfor torvmassivgruppa.
- 33. To torvmassivenheter kan ha et felles element, f.eks. kan to nedbørmyrmassiv ha felles lag.

Spesielle kriterier for typeinndeling av bremassiv:

- 34. Et bremassiv er et sammenhengende område dekket av varig is, formet av én og samme bredannende prosess.
- 35. Typeinndelingen skal gjenspeile bremassivenes nåtidige overflatemorfologi og ulike morfogenetiske prosesser (prosesser som er involvert i dannelsen av bremassivet) i den grad disse gir seg observerbare utslag i bremassivenes overflateform.
- 36. Bremassivinndelingen inneholder bare én gruppe, bremassiv.
- 37. Inndelingen i bremassivenheter skal gjenspeile distinkte, systematiske forskjeller i breenes overflatemorfologi.

5.5.5 Typeinndeling av landformvariasjon

Typesystemene for fem kategorier av landformvariasjon – de spesifikke landformkategoriene elveløp, innsjøbasseng, torvmassiv og bremassiv og "samlekategorien" landformer i fast fjell og løsmasser –

formaliserer, konsoliderer og utdyper disse delene av landformvariasjonen i forhold til i NiN 2 (se kapittel 2.10.2) der tre av de spesifikke temaene er inkludert som "landformgrupper" – elveløpsformer, torvmarksformer og bremassiv – som er delt videre inn i "landformenheter". Innsjøbasseng er et nytt landformtema i NiN 3; bare kroksjøer, som inngår som landformenhet under elveløpsformer, er inkludert i NiN 2.

Typesystemene for de fire spesifikke landformkategoriene er basert på et felles prinsipp- og kriteriesett (Boks 14, punkter 1–10) med kriterier for typeinndeling av hver enkelt landformkategori (punkter 17–37). De generelle kriteriene klargjør at typehierarket er forenklet fra tre til to generaliseringsnivåer (Boks 14, punkt 6) der det øverste nivået, landformgruppa, skal gjenspeile de viktigste landformdannende (geomorfologiske) prosessene (Boks 14, punkt 7) og landformenheten skal adressere "observerbart distinkte utforminger innenfor hver gruppe, som kan defineres presist og belegges med konkrete eksempler" (Boks 14, punkt 8). Liksom for livsmedier finnes ingen økodiversitetsmodell som kan legges til grunn for en etterprøvable metode for å identifisere landformenheter; de blir definert på grunnlag av prinsippene i Boks 9, punkt 8 som presiseres i punkt 9. Overdreven splitting skal unngås og samme grad av findeling skal tilstrebes gjennom hele typesystemet (også på tvers av landformkategorier). På samme vis som for natursystem og livsmedium, kan variabler fra variabelsystemet (i egenskapskategorien "abiotiske naturgitte objekter") benyttes for å beskrive variasjon innenfor landformenhetene i større detalj dersom det er behov.

De spesifikke kriteriene for hvert av de fire typesystemene utdyper de generelle prinsippene og kriteriene. Definisjonene av hver enkelt landformkategori i kapittel 2.8 er inkludert som første kriterium for hver kategori. Mens de tre andre spesifikke landformkategoriene omfatter naturlig avgrensede enheter, er elveløpsområdene koblet til grov lokal skala i Boks 14, punkt 18. Geomorfologisk prosess er særlig sterkt vektlagt i kriteriene for inndeling i landformgrupper for elveløp (Boks 14, punktene 19–21) og innsjøbasseng (Boks 14, punktene 25–27), mens nåtidig hydromorfologi er grunnlaget for torvmassivinndelingen (Boks 14, punkt 30–32). Bremassiv omfatter bare ei gruppe (Boks 14, punkt 36), som i likhet med torvmassiv deles videre inn i enheter på grunnlag av overflatemorfologi (Boks 14, punkter 32 og 37). Et unikt trekk med torvmassivenhetene er at de kan overlappes (Boks 14, punkt 33). Overlapp mellom torvmassiv finner sted når to torvmarker som fungerer som distinkte hydromorfologiske enheter møtes, f.eks. når to eksentriske høymyrer skilles av et minerogent dråg. Dråget er en del av begge de hydrologiske enhetene og må derfor også inkluderes i begge torvmassivene.

Grunnlaget for formaliserte typesystemer for nettopp disse landformkategoriene er at disse vanligvis opptrer som fysisk svært velavgrensede enheter med repeterende egenskapskombinasjoner og at de (med unntak for innsjøbasseng) er knyttet til veldefinerte romlige skalaintervaller; se Fig. 38 og definisjonene av hver enkelt landformkategori i kapittel 2.8 og Boks 14. Forekomster av disse landformene avgrenser dessuten ofte veldefinerte "metaøkosystemer" med stor forvaltningsmessig interesse, i samme romlige skalaområde som naturkompleks. Disse "metaøkosystemene" har til felles med naturkomplekser at de *kan* inneholde en repeterende sammensetning av natursystemer, men de skiller seg prinsipielt fra naturkomplekser ved at de ikke holdes sammen av en felles, aktiv økologisk prosess. Systematisering av landformbetinget variasjon i egne typesystemer i stedet for som naturkomplekser på grunnlag av en breiere naturkompleksdefinisjon, har følgende begrunnelse: (1) Hensikten med typesystemer for utvalgte landformkategorier er å systematisere abiotisk variasjon, det vil si å reindyrke landformenenes geomorfologi og de geomorfologiske prosessene som har gitt opphav til dem; ikke å beskrive natursystemsammensetningen som knytter seg til dem. (2) "Metaøkosystemer" som er knyttet til de typeinndelte landformkategoriene har mindre regelmessig og forutsigbar natursystemsammensetning enn naturkompleks, fordi det er svakere sammenhenger mellom artssammensetningen og geomorfologiske prosesser enn mellom artssammensetningen og økologisk strukturerende prosesser. Det støtter opp under avgjørelsen om å skille mellom naturkomplekser som

Boks 15. Prinsipper og kriterier for typeinndeling av marine vannmasser

Definisjon

1. En marin vannmasse er et vannvolum med havtilknytning, med relativt enhetlige fysiske og kjemiske egenskaper.

Prinsipper og kriterier for typeinndeling:

2. Typesystemet for marine vannmasser skal dekke alle vannmasser som finnes innenfor områder under norsk suverenitet.
3. Typesystemet skal gjenspeile vannmassenes fysiske og kjemiske egenskaper og, så langt som mulig, baseres på en konsistent, repeterbar, divisiv prosedyre.
4. Enhetene i typesystemene skal være så klart avgrenset i rom og tid som mulig, og ha en varighet som et tredimensjonalt, romlig avgrenset vannvolum på minst to år.
5. Typesystemet for marine vannmasser skal ha to generaliseringsnivåer; vannmassegruppe og vannmasseenhet.
6. Vannmassegruppene skal skille mellom vannmasser i åpent hav (havvannmasser) og vannmasser i fysisk avgrensete basseng (fjordvannmasser).

er betinget av økologiske prosesser og landformkategorier betinget av geomorfologiske prosesser. (3) Duplisering av landforminndelingen på naturkompleksnivået unngås. (4) Definisjonsgrunnlagene for typer av landformer og naturkomplekser forhindrer ikke at landformenhetenes innhold av natursystemer kan beskrives som egenskaper ved landformfigurer eller at naturkompleksene kan kobles til landformer når det er relevant (f.eks. er rasmarskompleks koblet til landformen talus).

Samlekategorien "landformer i fast fjell og løsmasser" (se kapittel 2.8) omfatter 11 av de 14 landformgruppene i NiN 2. De fleste enhetene i disse 11 landformgruppene forekommer som mindre velavgrensete enheter i naturen, og de spenner over et stort skalaintervall. Under sterk tvil er også denne samlekategorien av landformer systematisert i et typesystem (Boks 14). Dette typesystemet har en mer pragmatisk innretning enn de fire typesystemene for spesifikk landformvariasjon, blant annet med unntak fra de generelle prinsippene om skalabegrensning (Boks 14, punkt 13). Landformenhetene for landformer i fast fjell og løsmasser skal være komplementære med enheter i de fire andre typesystemene for landformvariasjon, slik at ingen av typesystemene blir duplisert (Boks 14, punkt 12).

5.5.6 Typeinndeling av marine vannmasser

Som påpekt i kapittel 2.9.1 består vannet i fjordene våre og det åpne havet av vannlag med relativt enhetlige fysiske og kjemiske egenskaper. Dersom artssammensetningen i stor grad hadde fulgt vannmasseinndelingen, ville de marine vannmassene blitt beskrevet som miljøfaktorer og lagt til grunn for inndelingen av vannmassesystemer på økodiversitetsnivået natursystem. Så enkelt er det imidlertid ikke. De marine vannmassene utgjør fysiske og kjemiske realiteter med stor betydning for å forstå sirkulasjonssystemer, vannkvalitet, spredning av forurensninger og mulige konsekvenser av klimaendringer. Den betydelige interessen som knyttes til marine vannmasser som kategori av abiotisk naturvariasjon, legitimerer systematisering av variasjon innenfor marine vannmasser i NiN. At vannmassene forekommer som fysisk relativt velavgrensete vannlag med distinkte egenskaper, legger til rette for en formalisert typeinndeling etter mønster av inndelingen av de spesifikke landformkategoriene.

Prinsipp- og kriteriesettet for typeinndeling av marine vannmasser i Boks 15 inneholder definisjon og fem punkter. Typesystemet skal dekke alle vannmasser under norsk suverenitet (Boks 15, punkt 2),

det skal ta hensyn til vannmassenes fysiske og kjemiske egenskaper, først og fremst temperatur og saltholdighet, og vannmassene skal være klarest mulig avgrenset og ha en varighet på minst to år (som er grensa mellom kortfasevariasjon og korttidsvariasjon i vannsystemer; se kapittel 2.3 og Boks 15, punktene 3 og 4). Typesystemet for marine vannmasser skiller mellom havvannmasser og fjordvannmasser på vannmassegruppenivået, det øverste av de to generaliseringsnivåene (Boks 15, punktene 5 og 6). Den videre inndelingen i vannmasseenheter innenfor hver gruppe er, i likhet med typesystemene for landformkategorier og livsmedier, pragmatisk og basert på de generelle kriteriene som er gitt i definisjonen og i kriterium 4.

6 Implementering

6.1 Operasjonalisering av variabler

6.1.1 Komplekse miljøvariabler

Komplekse miljøvariabler angis med en tobokstavskode som, sammen med koden som angir egenskapskategorien, utgjør en variabelspesifikk kode (se kapittel 6.3 for oppbygning av kodeverket). Tobokstavskoden i NiN 2 videreføres dersom den fortsatt er unik i NiN 3-sammenheng. **Måleskalaen**, det vil si "*mengden av tillatte verdier for en variabel*", omfatter for komplekse miljøgradienter alle basistrinnene og for komplekse miljøfaktorer alle basisklassene variabelen er delt inn i (se kapittel 5.4.3).

Ordinære basistrinn kodes med små bokstaver i stigende alfabetisk rekkefølge fra lav til høy intensitet av prosessen som gradienten representerer. Måleskalaen for kalkinnhold (kode KA) omfatter således fra trinnet med lavest til trinnet med høyest kalkinnhold verdiene fra KA_a til KA_j, og måleskalaen for uttørkingsfare (kode UF) omfatter verdiene fra UF_a (friskest) til UF_h (mest tørkeutsatt). Som disse eksemplene viser, skilles i NiN 3 basistrinnkoden fra variabelkoden med standardtegnet "_" (*underscore*) og ikke med spesialtegnet "." (*middle dot*) som i NiN 2. Alle komplekse miljøgradienter som uttrykker forstyrrelsesintensitet (og noen gradienter som uttrykker miljøstress) har i tillegg et naturlig **nulltrinn** som beskriver en "*referansesituasjon for beskrivelse av variasjon langs en kompleks miljøgradient der påvirkningen ikke har observerbar effekt på artssammensetningen*". Nulltrinnet angis med koden 0. Variabler med nulltrinn har ofte også et **absolutt øvre endetrinn** som beskriver en "*referansesituasjon for beskrivelse av variasjon langs en kompleks miljøgradient der påvirkningen har disruptiv effekt på artssammensetningen*" (se kapittel 3.4.1 for forklaring på begrepet disruptiv forstyrrelse). Absolutt øvre endetrinn angis med variabelverdien y, som erstatter spesialtegnet "¤" (*currency*) som ble brukt i NiN 2. Ingen komplekse miljøvariabler i NiN 3 er delt inn i flere enn 20 ordinære basistrinn, så variabelverdien y (den 25. bokstaven i det latinske alfabetet) vil alltid være "ledig" og representere et sprang fra siste ordinære basistrinn. Rasutsatthet (RU) er eksempel på en lokal kompleks miljøgradient med nulltrinn (RU_0), fire ordinære basistrinn (fra RU_a til RU_d) og absolutt øvre endetrinn (RU_y). I noen få tilfeller blir det som kan oppfattes som én lang kompleks miljøgradient delt i to gradienter i NiN fordi det undervegs skjer et tydelig mekanismeskifte; det vil si at miljøforskjeller begynner å påvirke artene på en annen måte. Et typisk eksempel på dette er overgangen fra vannmetning (VM) som beskriver variasjon i median fuktighet i jord, som erstattes av tørrleggingsvarighet (TV) i våtmarkssystemer og i flommark fordi artene reponerer annerledes på varig vanndekning enn på høy markfuktighet. Overgangstrinnet er øvre endetrinn både for VM som går fra lav til høy vannmetning (fra VM_0 via VM_a og VM_b til VM_z) og for TV [som har motsatt retning og går fra permanent vanndekt mark (sublittoralbeltet; TV_0) via basistrinnene fra TV_a til bølgesprutbeltet/øvre tuenivå i myr som angis med TV_k, til overgangstrinnet TV_z]. Definisjonen av **overgangstrinn** er "*øvre endetrinn langs én kompleks miljøgradient som samtidig er nedre endetrinn langs en annen kompleks miljøgradient, kjennetegnet ved at påvirkningen på artssammensetningen skifter fra én til en annen, grunnleggende forskjellig mekanisme*".

Ordinære basisklasser for en kompleks miljøfaktor kodes i NiN 3 med store bokstaver fra A til antall klasser i en mest mulig logisk rekkefølge slik at basisklasser med store likhetstrekk om mulig gis koder nær hverandre i alfabetet. I NiN 2 ble små bokstaver brukt både for basistrinn langs komplekse miljøgradienter og for basisklasser. Den menneskebetingete komplekse miljøfaktoren hevdregime (HR) med fire basisklasser, beite (HR_A), beite og slått (HR_B), slått (HR_C) og lyngskjøtsel med brenning (HR_D), er et typisk eksempel på en klassedelt kompleks miljøvariabel. For den komplekse miljøfaktoren

HR finnes ingen "nullsituasjon", men en del naturgitte komplekse miljøfaktorer har en **nullklasse**, dvs. en *"referansesituasjon for beskrivelse av variasjon langs en kompleks miljøfaktor der påvirkningen ikke har observerbar effekt på artssammensetningen"*. Et eksempel på en slik variabel er berggrunn med avvikende kjemisk sammensetning (BK), der normalsituasjonen omfatter langt de fleste bergartene. I slike tilfeller, der det finnes en nullklasse, brukes 0 som variabelverdi.

Basistrinn og basisklasser aggregeres til hovedtypetilpassete trinn og klasser på grunnlag av kunnskap om variasjonen i artssammensetning (se kapittel 5.4.3). Hovedtypetilpassete trinn og klasser angis ved å kombinere basistrinn- og basisklassekoder, ikke som i NiN 2 ved å introdusere en nummertallserie for hovedtypetilpassete trinn og ved å bruke en egen serie av store bokstaver for hovedtypetilpassete klasser. Et eksempel på betegnelser for hovedtypetilpassete trinn er firedelingen av uttørkingsfare (UF) i skogsmarkshovedtypen innenfor mark- og bunnsystemer som i NiN 3 betegnes UF_ab, UF_cd, UF_ef og UF_gh mens de i NiN 2 ble betegnet UF-1, UF-2, UF-3 og UF-4.

Som statistisk variabeltype er en basistrinninndelt kompleks miljøvariabel en ordnet faktorvariabel, og en basisklasseinndelt kompleks miljøfaktor er en ikke-ordnet faktorvariabel. De spesialtilpassete måleskalene som benyttes for disse, med de spesielle kodereglene som gjelder for komplekse miljøvariabler, betegnes henholdsvis SO (spesiell, ordnet) for komplekse miljøgradienter og SI (spesiell, ikke ordnet) for komplekse miljøfaktorer.

6.1.2 Enkle, ikke-ordnete faktorvariabler

Noen av de enkle variablene i variabelsystemet (motsatsen til komplekse variabler; se kapittel 2.7.4) blir operasjonalisert som ikke-ordnete faktorvariabler, f.eks. variabelen for lukket selektiv hogst som har tre ordinære tillatte verdier; bledningshogst (KA), dimensjonshogst (KB) og plukkhogst (KC). I tillegg er det mulig å spesifisere at det ikke har funnet sted noen hogst (K0) eller angi uspesifisert lukket selektiv hogst (KU). Variabelen eksemplifiserer tre særtrekk ved operasjonaliseringen av enkle, ikke-ordnete faktorvariabler i NiN 3: (1) At ordinære tillatte verdier i utgangspunktet angis med store bokstaver som, for å markere skillet fra komplekse miljøfaktorer, har en foranstilt stor K. (2) At verdien K0 benyttes for naturlige nullklasser. (3) At verdien KU ved behov inkluderes for en klasse for uspesifisert forekomst av den egenskapen variabelen adresserer, her uspesifisert lukket hogst. I tillegg er to generiske variabelverdier, som ikke er operasjonalisert som formaliserte klasser, tillatt: Verdien W reserveres for tilfeller der variabelen ikke anses relevant; og (3) verdien X (x for variabeltyper der små bokstaver benyttes for trinnkoder) reserveres for tilfeller der variabelen ikke er (forsøkt) registrert. Forskjellen mellom W (ikke relevant), X (ikke forsøkt registrert), K0 (ikke til stede) og KU (til stede, men kan ikke tilordnes noen av de spesifiserte klassene), er viktig informasjon når dataene skal analyseres. For å unngå forvirring, brukes bare K pluss de 20 første (store) bokstavene KA–KT i det latinske alfabetet for å angi klasser for ikke-ordnete faktorvariabler. I tilfeller der antallet klasser er større enn 20 eller spesielle hensyn tilsier det (f.eks. variabler med relativt mange trinn som er mye i bruk, der variabelverdier med flere bokstaver vil gjøre det lettere for brukeren å koble kode til innhold), kan klasse angis med inntil tre tegn hvorav det første skal være en stor bokstav. Et eksempel på en variabel der denne muligheten er benyttet, er relativ dominans i tresjiktet (se kapittel 6.2.2, Tabell 21). Hver ikke-ordnet faktorvariabel har sin unike klasseinndeling, og det finnes ingen standardiserte, generiske måleskalaer.

I NiN 2 er innholdet i eksempelvariabelen for lukket selektiv hogst fordelt på tre variabler med koder henholdsvis 7SB-HI-LS-0 (uspesifisert lukket selektiv hogst), 7SB-HI-LS-BH (bledningshogst) og 7SB-HI-LS-PH (plukkhogst). Hver av disse variablene er operasjonalisert som en andelsvariabel med anbefalt måleskala A6 (se forklaring i kapittel 6.1.3). Én ikke-ordnet faktorvariabel for hver av de lukkede hogstformene gjør det mulig å registrere hvor stor andel av et areal som har preg av hver spesifikke hogstform. Erfaringene med NiN 2 tilsier at det ikke er behov for en så stor grad av nøyaktighet for denne variabelen og at behovet for å karakterisere hovedtrekk ved hogstformen i et område eller

avgrensning av et egenskapsområde for den spesifikke hogstformen dekkes av én ikke-ordnet faktorvariabel. Dette illustrerer at ikke-ordnede faktorvariabler kan være nyttige som enkle variabler for registrering av kategoriske egenskaper som f.eks. ulike typer påvirkninger, og at det er nødvendig å operasjonalisere variasjon i egenskaper med hensiktsmessig grad av kompleksitet.

Sirkulære variabler, som f.eks. variasjonen i artsdynamikk på myr som nevnes i kapitlene 2.7.7 og 5.4.2, kan i prinsippet operasjonaliseres som ikke-ordnede enkle faktorvariabler. Men siden denne egenskapen gir seg utslag i variasjon på mikroskala, er det mer hensiktsmessig å operasjonalisere den på samme måte som treslagssammensetning i NiN 2, med én enkeltvariabel for hvert trinn, og registrering av arealandeler. Dersom den skulle vært implementert som en ikke-ordnet faktorvariabel, skulle det vært gjort på samme vis som variabelen for lukket selektiv hogst.

Ikke-ordnede faktorvariabler krever ofte presisering av en **avkryssingsterskel**, det vil si "*den laveste kvantitet (mengde), f.eks. arealandel, som gir grunnlag for å registrere at en naturegenskap er til stede*".

Variabler som beskriver to mulige alternative utfall skal operasjonaliseres som en ikke-ordnet faktorvariabel dersom "ikke til stede" (0) er en meningsfull alternativ variabelverdi *i tillegg til* de to klassene. En variabel som uttrykker hvorvidt en egenskap er til stede eller ikke, skal operasjonaliseres som en binær variabel (se kapittel 6.1.3).

Sortering, navnsetting og koding av ikke-ordnede faktorvariabler blir drøftet i kapitlene 6.2 og 6.3.

6.1.3 Kontinuerlige variabler og forenklede operasjonaliseringer av disse

Mange av de enkle variablene i variabelsystemet adresserer kvantitativ variasjon (inkludert variasjon i andel). Slike variabler kan registreres med presisjon som spenner fra eksakt måling på kontinuerlig

Tabell 15. Den enkle lokale miljøvariabelen elveløpshelning som eksempel på forenkling av en kontinuerlig variabel til en ordnet faktorvariabel med variabelspesifikk måleskala (SE) som har nulltrinn og 15 ordinære trinn. S = stigningstallet, dvs. $\arctan \alpha$ der α er helningsvinkelen, oppgitt i grader ($^{\circ}$).

Trinn-verdi	Trinndefinisjon	Forenklet trinnbetegnelse
0	$S = 0$	Flat
01	$S < 0,0006$ (< 1 m stigning på 1600 m)	Svært liten helning
02	$0,0006 < S < 0,00125$ (1 m stigning på 800–1600 m)	Liten helning
03	$0,00125 < S < 0,0025$ (1 m stigning på 400–800 m)	Liten helning
04	$0,0025 < S < 0,005$ (1 m stigning på 200–400 m)	Liten helning
05	$0,005 < S < 0,01$ (1 m stigning på 100–200 m)	Moderat helning
06	$0,01 < S < 0,02$ (1 m stigning på 50–100 m)	Moderat helning
07	$0,02 < S < 0,04$ (1 m stigning på 25–50 m; 1,1–2,3 $^{\circ}$)	Moderat helning
08	$0,04 < S < 0,08$ (1 m stigning på 12,5–25 m; 2,3–4,6 $^{\circ}$)	Bratt
09	$0,08 < S < 0,16$ (1 m stigning på 6,25–12,5 m; 4,6–9 $^{\circ}$)	Bratt
10	$0,16 < S < 0,32$ (1 m stigning på 3–6 m; 9–18 $^{\circ}$)	Bratt
11	$0,32 < S < 0,64$ (1 m stigning på 1,5–3 m; 18–32 $^{\circ}$)	Svært bratt
12	$0,64 < S < 1,28$ (1 m stigning på 0,4–3 m; 32–52 $^{\circ}$)	Svært bratt
13	$1,28 < S < 2,56$ (1,25–2,5 m stigning pr. horisontalmeter; 52–69 $^{\circ}$)	Svært bratt
14	$2,56 < S < 5,12$ (2,5–5 m stigning pr. horisontalmeter; 69–79 $^{\circ}$)	Nesten fritt fall
15	$S > 5,12$ (> 5 m stigning pr. horisontalmeter; > 79 $^{\circ}$)	Fritt fall

måleskala (via ordnet faktorvariabel (O) til forekomst/fravær på binær skala (B; kapittel 5.4.2). Andelsvariabler representerer et spesialtilfelle av en kontinuerlig, kvantitativ variabel der utfallsrommet er begrenset til verdier mellom 0 og 1 (eller 0 og 100 %). Den originale, kontinuerlige måleskalaen for variabler av K-typen refereres til som måleskala K0 mens måleskalaen for eksakte andeler betegnes P0. Disse måleskalaene gir full fleksibilitet slik at registreringer kan transformeres til en hvilken som helst forenklet måleskala på et seinere tidspunkt og sammenliknes med observasjoner av samme variabel gjort på en hvilken som helst forenklet måleskala. Gyldige variabelverdier for kontinuerlige variabler (K0) er alle tall i et gitt intervall (som kan ha 0 som laveste verdi, men som ikke behøver inkludere 0) og variabelverdiene w og x som forklart for enkle faktorvariabler i kapittel 6.1.2.

Dersom registrering av enkle kontinuerlige variabler skal gjøres på forenklet måleskala, er standardisering av måleskalaen en forutsetning for at innsamlete data skal kunne bidra til et stort, felles datamateriale (se kapittel 5.4.2). Slik standardisering skjer på to "nivåer"; (i) ved at NiN-dokumentasjonen angir en eller flere anbefalte måleskalaer; og (ii) ved utstrakt bruk av generiske måleskalaer, det vil si standard måleskalaer som gjenbrukes for mange variabler. For noen variabler er imidlertid variabelspesifikke måleskalaer uunngåelig, av forskjellige grunner. Variabelspesifikke måleskalaer (med trinninndeling som er tilpasset hver enkelt variabel) for kontinuerlige variabler og andelsvariabler refereres til som OE (standard måleskala for enkle variabler operasjonalisert som ordnet faktorvariabel) og PE. Uavhengig av om en variabelspesifikk eller en generisk måleskala blir benyttet, er gyldige variabelverdier 0 (fravær av den aktuelle egenskapen), heltall fra 1 til n for ordinære trinn og variabelverdiene w og x.

Kodingen av en ordnet faktorvariabel viser om den er enkel eller kompleks; for enkle variabler kodes ordinære trinn med tall, for komplekse variabler brukes små bokstaver. Et eksempel på en enkel, kontinuerlig lokal miljøvariabel som er forenklet til en ordnet faktorvariabel i NiN 3 med variabelspesifikk OE-måleskala, er elveløpshelning. Denne variabelen uttrykker et elveløps gjennomsnittlige helning, dvs. vinkelen mellom horisontalplanet og planet som går gjennom elveløpets øverste og nederste punkt. Variabelen er delt i et nulltrinn og hele 15 ordinære trinn, slik Tabell 15 viser. Tabellen viser også at verbale trinnbetegnelser kan, men ikke behøver, å være unike for hvert enkelt trinn (se høyre kolonne i Tabell 15). Fordi antallet ordinære trinn kan overskride 9, benyttes ledende 0 i alle trinnkoder for ordnete faktorvariabler med variabelspesifikk måleskala.

For mange transformerte andelsvariabler benyttes felles, generiske måleskalaer som består av et nulltrinn og et antall (n) ordinære trinn med fast definisjon. For andelsvariabler finnes generiske måleskalaer med forskjellig antall ordinære trinn som er tilpasset ulike presisjonsnivåer. I NiN 2 ble det ikke konsekvent benyttet reelt nulltrinn i de generiske måleskalaene for andelsvariabler (A-skalaer), men

Tabell 16. Måleskalaer P4–P9a for andelsvariabler (P-variabler) i NiN 3. Trinnverdier med ulike tall er markert med grå bakgrunnsfarge.

Andel	Prosent	Måleskala						
		P4	P5	P6a	P6b	P7	P8	P9a
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0 – 1/32	0 – 3,125	1	1	1	1	1	1	1
1/32 – 1/16	3,125 – 6,25	1	1	1	1	1	2	2
1/16 – 1/8	6,25 – 12,5	1	1	2	1	2	3	3
1/8 – 1/4	12,5 – 25	1	2	3	2	3	4	4
1/4 – 1/2	25 – 50	2	3	4	3	4	5	5
1/2 – 3/4	50 – 75	3	4	5	4	5	6	6
3/4 – 9/10	75 – 90	3	4	5	5	6	7	7
9/10 – 1	90 – 100	3	4	5	5	6	7	8

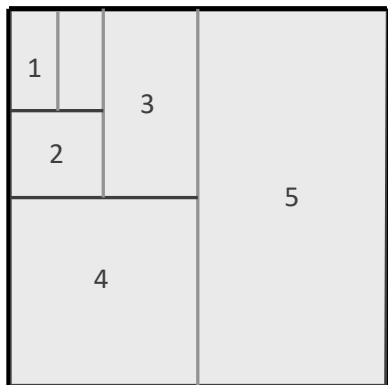


Fig. 40. Prinsippet for trinndeling av andelsvariabler, eksemplifisert med trinnene 1–7 på skalaen P9a.

Tabell 17. Sammenlikning mellom trinndefinisjoner (uttrykt som prosentandeler) mellom måleskalaene P9a og P9b (som benyttes for tresjiktsegenskaper).

Trinnverdi	P9a	P9b
0	0	0
1	0 – 3,125	0 – 2,5
2	3,125 – 6,25	2,5 – 5
3	6,25 – 12,5	5 – 10
4	12,5 – 25	10 – 25
5	25 – 50	25 – 50
6	50 – 75	50 – 75
7	75 – 90	75 – 90
8	90 – 100	90 – 100

i NiN 3 betyr verdien 0 alltid fravær. Dessuten er det foretatt justeringer i noen av måleskalaene. Inkongruens mellom A-skalaene i NiN 2 og tilsvarende P-skalaer i NiN 3 er årsaken til forskjellen i betegnelser. Betegnelsen P_n i indikerer "prosentskala"; tallet *n* viser antall trinn (inkludert nulltrinnet).

Dersom flere skalaer har samme antall trinn, brukes små bokstaver til å skille dem, f.eks. P6a og P6b (Tabell 16). P-måleskalaene i NiN 3 er vist i Tabell 16. P-skalaene følger en 2-logaritmelogikk (se kapittel 5.4.2) med suksessiv halvering av øvre trinn grenser, eventuelt også med en tilsvarende "nedtrapping" i øvre del av skalaen som for P9-skalaene (Fig. 40, Tabell 17).

Måleskalaen P9b (Tabell 17) er en variant av P9a som er tilpasset definisjonen av tresatt areal som benyttes i Landsskogtakseringen (10 % av arealet innenfor træs kroneperiferi), av FAO og i EU. Sammenliknet med P9a benytter P9b-skalaen en litt avvikende definisjon av de nederste trinnene på skalaen.

Måleskalaen P6c (Tabell 18) er tilpasset registrering av smårute frekvens i NiN 3, og brukes bl.a. til registrering av artsmengder. Denne måleskalaen er en videreføring fra NiN versjon 2 av en måleskala som følger en lang tradisjon om å trekke et skille mellom "konstansklasser" IV (forekomst i 61–80 % av et utvalg observasjon enheter) og "konstansklasse V" (forekomst i over 80 % av enhetene; Raunkiær 1917, Dahl 1960). Registrering av smårute frekvens på måleskalaen P6c benyttes ofte sammen med registrering av dekning på måleskalaen P7 som ledd i standardisert registrering av artsmengde. Metodikken for artsmengdeangivelse i generaliserte artslistedatasett benytter en kombinert måleskala som betegnes O7 (M7 i NiN 2), der trinn 5 på P6c-skalaen er fradelt et nytt trinn 6 for mengdearter, dvs. arter arter med gjennomsnittlig dekning eller biomasseandel større enn 1/8 i et utvalg av 100 m² store observasjon enheter (se drøfting av mengdeartsbegrepet i kapittel 6.4.3).

Binære variabler (B) representerer den ultimate forenklingen av kontinuerlige variabler. Gyldige verdier for binære variabler er 0 (fravær) og 1 (tilstedeværelse), i tillegg til verdiene *w* og *x*.

Tabell 18. Måleskalaen P6c som benyttes til å registrere smårute frekvens i NiN.

Trinnverdi	Smårute frekvens	
	Andel	Prosent
0	0	0
1	0 – 1/32	0 – 3,125
2	1/32 – 1/8	3,125 – 12,5
3	1/8 – 3/8	12,5 – 37,5
4	3/8 – 4/5	37,5 – 80
5	4/5 – 1	80 – 100

6.1.4 Tellevariabler og forenklete operasjoniseringer av disse

Tellevariabler er den andre hovedtypen av variabler som uttrykker kvantitativ variasjon. Tellevariabler (D) kan, liksom kontinuerlige variabler (K), registreres på original måleskala (D0) med 0, alle positive heltall, w og x som gyldige verdier. Brukeren er imidlertid oftest interessert i tettheten av egenskapen, det vil si antall per flatemålsenheter og ikke antallet i seg sjøl. Tettheten kan registreres som en kontinuerlig tetthetsvariabel på måleskala T0, som også har desimaltall som gyldige verdier.

Av grunner som er diskutert i kapittel 5.4.2 er registrering på forenklet, 2-logaritmisk måleskala ofte tilstrekkelig for telle- og

tetthetsvariabler. 2-logaritmiske måleskalaer kan benyttes både for tellevariabler og for tetthetsvariabler, men fordi verdien 0 alltid skal bety fravær i

NiN 3, må både D1- og T1-skalaene ta hensyn til at $\log_2 1 = 0$; det vil si at 2-logaritmen til tallet 1 er 0. Istedenfor 2-logaritmen til observert verdi direkte, uttrykker DLa- og TLa-skalaene 2-logaritmen til observert antall eller tetthet pluss 1, avrundet oppover til nærmeste hele tall. Dermed blir variabelverdien som svarer til et desimaltall mindre enn 1 eller tallet 1 lik 1, verdien som svarer til desimaltall større enn 1 og mindre enn eller lik 2 lik 2, etc, som vist i Tabell 19. Avledete måleskalaer D1b og T1b forenkler D1a- og T1a-skalaene, mens T1c-skalaen utvider T1a-skalaen i nedre del. Utvidelsen av måleskalaen for tetthetsvariabler i nedre del er motivert av at det ofte er behov for registrering av tettheter på en skala med større differensiering for lave tettheter enn T1a-skalaen åpner for. Et eksempel på dette er antallet dødvedenheter av spesifikk kategori, f.eks. store og mye nedbrutte læger, som oftest hforekommar mye lavere tettheter enn ett objekt per dekar (daa). Alle D1a-, T1a- og T1c-måleskalaene benytter ledende 0.

Tabell 19. Måleskalaer for telle (D-) og tetthetsvariabler (T). Måleskalene D0 og T0 adresserer verdier på original måleskala, D1 og T1 er avledete skaler. Antall mellom 0 og 1 er ikke mulig og derfor markert med grå bunnfarge. Asterisk (*) markerer at det nøyaktige tallet ikke er inkludert i det angitte intervallet.

D-skala (observert antall)			T-skala (tetthet)			
D0	D1a	D1b	T0	T1a	T1b	T1c
0	0	0	0	0	0	00
			0 – 1/32	1	01	01
			1/32 – 1/16	1	01	02
			1/16 – 1/8	1	01	03
			1/8 – 1/4	1	01	04
			1/4 – 1/2	1	01	05
1	1	01	1/2 – 1	1	01	06
2	2	02	1* – 2	2	02	07
3 – 4	2	03	2* – 4	2	03	08
5 – 8	3	04	4* – 8	3	04	09
9 – 16	3	05	8* – 16	3	05	10
17 – 32	4	06	16* – 32	4	06	11
33 – 64	4	07	32* – 64	4	07	12
65 – 128	5	08	64* – 128	5	08	13
129 – 256	5	09	128* – 256	5	09	14
< 256	6	10	> 256	6	10	15

6.2 Spesialtilpassete måleskalaer og metoder for å registrere utvalgte variabler

6.2.1 Metodikk for kvantifisering og forenkling av komplekse landskapsgradienter

De fleste komplekse landskapsvariablene i NiN blir kategorisert som abiotiske regionale miljøgradienter. Disse variablene er i de fleste tilfeller basert på en **nøkkelvariabel**, det vil si en "observerbar landskapsegenskap eller variabel avledet fra en slik, som benyttes ved trinndeling av en kompleks

landskapsgradient". De fleste nøkkelvariablene som benyttes i NiN er av naboskapstypen, og uttrykker frekvensen av en egenskap (Fig. 41), registrert i et standardraster med ruter som er 100×100 m, innenfor en naboskapsirkel med gitt radius r (diameter $d = 2 \cdot r$). Valget av r bestemmer nøkkelvariabelens romlige oppløsning. I NiN ble stort sett $r = 500$ m ($d = 1$ km) benyttet fordi variabelen skulle uttrykke variasjon på grov lokal skala. Landskapstypeinndelingen adresserer imidlertid fin regional skala (utfigurering av områder med utstrekning mellom 2 og 20 km^2). De aller fleste trinn grensekriteriene for komplekse landskapsgradienter som er basert på nøkkelvariabler av naboskapstypen, bruker derfor *arealbaserte inngangsverdier for nøkkelvariabelen* til å karakterisere arealer av egnet størrelse. I praksis skjer det ved avgrensning av et **nøkkelegenskapsområde**, det vil si "et sammenhengende område av en gitt utstrekning, der en nøkkelvariabel har en verdi over ei viss nedre grense". Trinndeling av den komplekse landskapsgradienten gjøres på grunnlag av fordelingen av nøkkelvariabelverdiene og analyser av omfanget av variasjon i landskapsegenskapssammensetning langs hver komplekse landskapsgradient.

6.2.2 Enkeltarters mengde

Enkeltarters mengde, som i NiN 2 operasjonaliseres i en underkategori av artssammensetningsvariasjon (1AE) i beskrivelse systemet (se kapittel 2.10.2), blir i NiN 3 kategorisert som en variabel som uttrykker naturgitte romlige artsfordelingsmønstre. De standardiserte metodene for registrering av artsmengder innenfor en arealenhet i NiN 2 videreføres i NiN 3. Disse metodene åpner for bruk av ulike måleskalaer og ulike registreringsmetoder for artsgrupper med ulike levesett, som vist i Tabell 20. Enkeltartsegenskapene smårute frekvens og dekning er forklart i kapittel 5.4.1. Standardmetodikken for registrering av smårute frekvens i NiN 2 for mark- og bunnlevende arter i arealenheter med flateinnhold $> 100 \text{ m}^2$ (Halvorsen et al. 2019a) som andelen tenkte småruter á 4 m^2 ($2 \times 2 \text{ m}$) som inneholder arten, er illustrert i Fig. 15 (se kapittel 2.10.2). Dersom arealenheten er mindre enn 100 m^2 , angis smårute frekvensen i 25 like store, tenkte småruter (størrelsen på smårutene er da avhengig av arealenhetens flateinnhold). Dersom småruteantallet er mindre enn 32, benyttes verdien 1 på skalaen for arter hvis totale forekomst i arealenheten begrenser seg til et sammenhengende, konvekst område $< 1/32$ av arealenhetens totale areal. Grunnen til at en egen andelsvariabelmåleskala benyttes til å angi smårute frekvens (og konstans i generaliserte artslistesett; det vil si en arts frekvens i et datasett av observasjoner fra ulike steder), er at artenes frekvenser i homogene bestander typisk har en bimodal (totoppet) fordelingskurve (Raunkiær 1918,

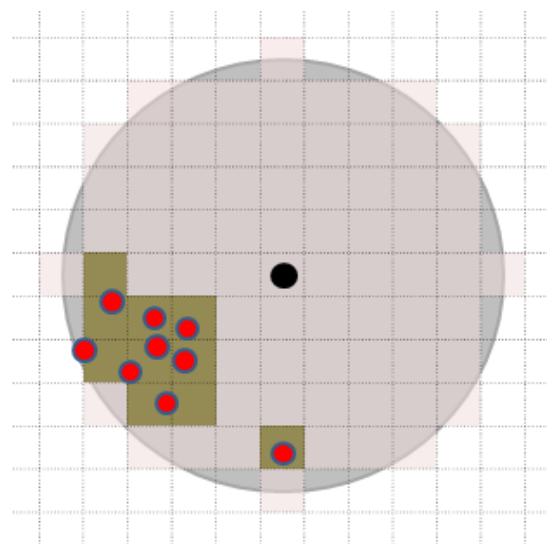


Fig. 41. Skisse som viser beregning av nøkkelvariabel av naboskapstypen som frekvens i 81 standardiserte ruter á 100×100 m. De 81 rutene (markert med rosa skygge) ligger helt eller delvis innenfor en sirkel (naboskaps sirkelen, markert med grå skygge) med radius 500 m omkring et fokus punkt, som nøkkelvariabelen blir beregnet for (markert med en svart prikk som er plassert i midten av ei rute). I eksemplet er egenskapen nøkkelvariabelen er basert på (f.eks. forekomst av bygninger) indikert med rød prikk. I dette eksemplet har nøkkelvariabelen verdien 10 på måleskalaen T0, eller alternativt 0,123 hvis oppgitt som andel (P0).

Dahl 1957, Hanski 1982) som bedre gjenspeiles i den grupperingen av artene som P6c-skalaen legger opp til.

6.2.3 Artsgruppesammensetning og relativ del-artsgruppesammensetning

To kategorier av variabler i beskrivelsessystemet i NiN 2 som er mye benyttet i praktisk kartlegging, er artsgruppesammensetning (1AE; se kapittel 2.10.2) og relativ del-artsgruppesammensetning (1AR). Siden begge disse kategoriene inneholder variabler som uttrykker egenskaper ved artsgruppers fordeling, er de tilordnet egenskapskategorien strukturelle og funksjonelle artsgrupper i naturegenskapstreet (Fig. 3, 32).

Variablene for artsgruppesammensetning tar utgangspunkt i en lang tradisjon i nordisk terrestrisk vegetasjonsøkologi for å dele vegetasjonen inn i fire vertikale sjikt; tresjikt, busksjikt, feltsjikt og bunnsjikt. Disse fire sjiktbegrepene defineres slik: **tresjikt**: "den delen av artssammensetningen som utgjøres av trær"; **busksjikt**: "den delen av artssammensetningen som utgjøres av busker"; **feltsjikt**: "den delen av artssammensetningen som består av karplanter som ikke tilfredsstiller definisjonen av busk eller tre"; og **bunnsjikt**: "den delen av artssammensetningen som utgjøres av moser og lav". Grensene mellom sjiktene er ofte ikke eksplisitt definert, men basert på et allment skjønn (Sjøs 1967). Grensa mellom tre- og busksjikt trekkes på grunnlag av definisjonene av tre og busk i NiN, som er drøftet i kapittel 3.5.2. Nedre grense for busksjiktet trekkes vanligvis (også i NiN) ved vegetasjonshøyde 80 cm, slik at dvergbusker (lyngarter, dvergbjørk og småvokste vierarter) vanligvis inkluderes i feltsjiktet mens busksjiktet omfatter vierarter og små planter av tredannende arter med høyde over 80 cm.

I NiN 3, der begrepene i NiN 2 videreføres, er sjiktbegrepet utvidet til et artsgruppebegrep som åpner for å angi totaldekning også av andre artsgrupper. I komplekse, flersjiktete vannplantesamfunn brukes begrepene **toppsjikt** om "fastsittende busk- og bladformete alger som danner et tydelig "kronesjikt" i marine og limniske bunnsystemer"; **mellomsjikt** om "undervegetasjonen i marine og limniske bunnsystemer" og **undersjikt** om "arter (skorpeformete alger, "mikrofilm" etc.) som lever direkte på og mer eller mindre tiltrykt bunns substratet i marine og limniske bunnsystemer" (også denne variabelen ble betegnet "bunnsjiktsdekning" i NiN 2, med fare for forveksling med variabelen med samme navn som adresserer variasjon i terrestre økosystemer). I tillegg brukes **stasjonær megafauna** som artsgruppebegrep for "sjøfjær, hornkoraller, store svamper og andre store, samfunnsdannende mer eller mindre stasjonære organismer i marine bunnsystemer".

Artsgrupper kan også defineres innenfor samme sjikt. I gjengroende jordbruksmark skilles mellom **overstander** ["tre som står igjen fra en fase før bestandsreduksjon i skogsmark eller endring (opphør eller reduksjon) av bruk (på semi-naturlig og sterkt endret mark), og som ofte har greiner som ikke går helt ned til marka og som står så spredt at en del lys slipper gjennom kronen ("lystrær")"] og **gjenveksttre** ["tre som er etablert ved gjenvekst etter bestandsreduksjon i skogsmark eller endring (opphør eller reduksjon) av bruk (på semi-naturlig og sterkt endret mark)"].

Med **dominans** menes "forekomst av enkeltarter eller grupper av arter i stor mengde (dekning eller tetthet); fortrinnsvis, men ikke nødvendigvis, begrenset til øverste vegetasjonssjikt". Relativ del-artsgruppesammensetning adresserer **relativ dominans**, det vil si "andelen av den totale dekningen i et

Tabell 20. Anbefalte registreringsmetoder og måleskalaer for registrering av enkeltartsmengder innenfor arealenheter i NiN 3. Måleskalabetegnelser refererer seg til kapittel 6.1.

Artsgruppe	Anbefalt måleskala/metode	Alternativ måleskala
Mark- og bunnlevende arter	smårutefrekvens (P6c) + dekning (P7)	forekomst/fravær (B)
Bark- og vedboende arter	tetthet (antall pr. dekar) (T1a)	T1c eller forekomst/fravær (B)
Mobile arter	forekomst/fravær (B)	

Tabell 21. Den variabelspesifikke måleskalaen (av type FE) med 27 klasser som benyttes til å angi dominansutforming av tresjiktet.

Klasse	Forklaring
0	Skogsmark uten tresjikt ($1AG-A-0 \leq 3$; det vil si arealandel innenfor trærnes kroneperiferi < 10 %)
B2	Bartrær er relative dominanter; ingen meddominerende treslagsgrupper
B2E	Bartrær er relative dominanter; edellauvtrær er meddominerende treslagsgruppe
B2L	Bartrær er relative dominanter; boreale lauvtrær er meddominerende treslagsgruppe
B2V	Bartrær er relative dominanter; pil og vier er meddominerende treslagsgruppe
BE	Bartrær og edellauvtrær er relative samdominanter
BL	Bartrær og boreale lauvtrær er relative samdominanter
BV	Bartrær og pil og vier er relative samdominanter
B	Bartrær er eneste treslagsgruppe som tilfredsstiller definisjonen av relativ samdominant
E2	Edellauvtrær er relative dominanter; ingen meddominerende treslagsgrupper
E2B	Edellauvtrær er relative dominanter; bartrær er meddominerende treslagsgruppe
E2L	Edellauvtrær er relative dominanter; boreale lauvtrær er meddominerende treslagsgruppe
E2V	Edellauvtrær er relative dominanter; pil og vier er meddominerende treslagsgruppe
EL	Edellauvtrær og boreale lauvtrær er relative samdominanter
EV	Edellauvtrær og pil og vier er relative samdominanter
E	Edellauvtrær er eneste treslagsgruppe som tilfredsstiller definisjonen av relativ samdominant
L2	Boreale lauvtrær er relative dominanter; ingen meddominerende treslagsgrupper
L2B	Boreale lauvtrær er relative dominanter; bartrær er meddominerende treslagsgruppe
L2E	Boreale lauvtrær er relative dominanter; edellauvtrær er meddominerende treslagsgruppe
L2V	Boreale lauvtrær er relative dominanter; pil og vier er meddominerende treslagsgruppe
LV	Boreale lauvtrær og pil og vier er relative samdominanter
L	Boreale lauvtrær er eneste treslagsgruppe som tilfredsstiller definisjonen av relativ samdominant
V2	Pil og vier er relative dominanter; ingen meddominerende treslagsgrupper
V2B	Pil og vier er relative dominanter; bartrær er meddominerende treslagsgruppe
V2E	Pil og vier er relative dominanter; edellauvtrær er meddominerende treslagsgruppe
V2L	Pil og vier er relative dominanter; boreale lauvtrær er meddominerende treslagsgruppe
V	Pil og vier er eneste treslagsgruppe som tilfredsstiller definisjonen av relativ samdominant

sjikt som utgjøres av en art eller del-artsgruppe". Mens artsgruppesammensetning adresserer *absolutt* dekning i prosent på en skala fra 0 til 100, adresserer relativ dominans andeler av den andelen sjiktet utgjør; det vil si at dersom dekningen av gran og spisslønn i et skogsmarksområde er henholdsvis 8 og 12 % (og vi kan anta at de to treslagene ikke har overlappende kroner), vil totaldekningen i tresjiktet være 20 % (verdien 4 på A9a-måleskalaen), mens del relative dominansen av de to artene er henholdsvis $8/20 = 40\%$ og $12/20 = 60\%$. Summen av relativ dominans i et sjikt er alltid 100.

I terrestre natursystemer er det tradisjon for å dele inn vedvekster (trær og busker) i fire artsgrupper; bartrær, edellauvtrær, boreale lauvtrær og vier og pil. Bar- og lauvtrær har svært ulike egenskaper som nøkkelarter i skogsmark, blant annet med hensyn til lysforhold nær marka (lauvskog med bladfellende arter har gode lysforhold om høsten, vinteren og våren, mens tett barskog alltid er mørk) og strøegenskaper (barstrø brytes langsommere ned og har lavere konsentrasjoner av mineralnæringsstoffer enn lauvstrø). Skillet mellom boreale lauvtrær (bjørk, rogn, osp, og gråor) og edellauvtrær (alm, ask, hengebjørk, sommereik, vintereik, svartor, lind, spisslønn, hassel, bøk)

gjenspeiler dels egenskaper som strøets mineralnæringsinnhold og nedbrytningshastighet, dels forskjeller mellom treslagene med hensyn til utbredelse (edellauvtrærne har en sørlig eller sørøstlig utbredelse i Norge på grunn av krav til varme; de boreale lauvtrærne er mer utbredt i de boreale bioklimatiske sonene og har en mer eller mindre sirkumboreal utbredelse; noen arter har en svakt østlig utbredelse i Norge) og andre miljøforhold (blant annet krav til mineralnæringsinnhold i jorda). Arter i vierfamilien (som inkluderer pil) blir skilt fra andre boreale lauvtrær for å markere at en blandingsskog av vierarter i noen grad skiller seg fra blandingsskoger av andre boreale lauvtrær i viktige egenskaper.

Feltsjiktet deles også tradisjonelt inn i tre eller fire artsgrupper; vedvekster (småplanter av trær og busker); grasvekster (graminider; det vil si gras, halvgras og siv); og urter (urteaktige planter og bregner). Karkryptogamer (kråkefotplanter og sneller) skilles iblant ut som egen gruppe. Bunnsjiktet deles i moser og lav; to artsgrupper med forskjellig vannhusholdning og derfor ulik fordeling langs mange komplekse miljøvariabler som uttrykker fuktighetstilgang.

Liggende og stående død ved fordeles ofte på bartrær og lauvtrær. Relativ del-artsgruppesammenheng for dødvedenheter uttrykkes som andel av **total grunnflatesum**, det vil si *"summen av grunnflatene for alle trær innenfor et avgrenset område"* (grunnflata er arealet av trestammetverrsnittet, målt i brysthøyde (1,3 m over normalt stubbeavskjær).

Tre begreper benyttes for å karakterisere relativ dominans. En **relativ dominant** er *"en art eller artsgruppe som innenfor en arealenhet dekker over 50 % av artsgruppas samlede dekning"*. En **relativ meddominant** er *"en art eller artsgruppe som innenfor en arealenhet der det finnes en relativ dominant, dekker 25–50 % av artsgruppas samlede dekning"*. En **relativ samdominant** er *"en art eller artsgruppe som innenfor en arealenhet der det ikke finnes en relativ dominant, dekker 25–50 % av artsgruppas samlede dekning"*. Ved beregning av relativ dominans i tresjiktet legges areal innenfor trærns kroneperiferi til grunn.

Mens artsgruppesammensetning angis som dekning på A9a-måleskalaen, er en lavere presisjon ofte tilstrekkelig for relativ del-artsgruppesammensetning. Anbefalt måleskala er derfor P5.

De fire artsgruppene som tresjiktet deles inn i, kan forekomme i ulike kombinasjoner av relative dominanter, meddominanter og samdominanter. I stedet for å angi relativ dominans av hver enkelt artsgruppe, kan den ikke-ordnete faktorvariabelen for dominansutforming av tresjiktet (måleskala FE) i Tabell 21, med spesielt tilrettelagte variabelkoder, benyttes. Både fordi antallet klasser overstiger 20 og for at det store antallet variabelkoder skal være lett å huske, er muligheten for tretegnskoder av ikke-ordnete faktorvariabler benyttet (se kapittel 6.1.2).

6.3 Kodeverk

6.3.1 Prinsipper og struktur

NiN versjon 3.0 omfatter et stort variabelsystem og 11 typesystemer, hvorav ett (for mark- og bunnsystemer) er tilrettelagt for kartlegging i ulike målestokker. Som ledd i tilretteleggingen av NiN 3 for praktisk bruk, er hver variabel (og hver gyldig variabelverdi), hver type og hver målestokktilpasset kartleggingsenhet utstyrt med en standardisert kode som benyttes i kodetjenester på nett og i NiN-dokumentasjonen. Erfaringene fra bruken av NiN 2 gjennom sju år tilsier at mange koder også blir innarbeidet i fagspråket som navnealternativer. Eksempler på koder i NiN 2 som nå fungerer som navn er KA for kalkinnhold og T4 for fastmarksskogsmark.

Kategoriseringen av basale egenskapskategorier er radikalt endret i forhold til NiN 2 (jf. kapittel 2.10.2). Innholdet av variabler og typer er sterkt endret for noen av egenskapskategoriene, mindre endret for andre. En lang rekke variabel- og typebetegnelser blir imidlertid endret eller er nye i NiN 3.

Derfor må kodesystemet også endres slik at det ikke hersker noen tvil om en kode tilhører NiN 2 eller NiN 3.

Kodeverket i NiN 3.0 er basert på tre prinsipper: (1) Kodene skal være entydige; hver variabel (og hver variabelverdi) og hver type (og hver målestokktilpassete kartleggingsenhet) skal ha én entydig langkode og én entydig kortkode. (2) Kodeverket skal gjenspeile den teoretisk baserte inndelingen av naturegenskaper som kommer til uttrykk i naturegenskapstreet (Fig. 3, 32). (3) Kodeverket skal dekke flest mulig brukerbehov, og brukervennlighet skal tilstrebes.

De fullstendige kodene ("langkodene") for variabler og typer i NiN 3.0 er bygd opp av henholdsvis 11 og 12 ledd (ledd 0 pluss 1–10 eller 1–11). Leddene er skilt av bindestrek ("-"). Entydighet (prinsipp 1) i forhold til NiN 2 (og framtidige NiN-versjoner) sikres ved at de to første leddene i langkoden spesifiserer hvilken NiN-versjon det er tale om. Reglene for versjonering av NiN (fra hovedversjon 3.0) innebærer at endringer i variabler og/eller typer skal reflekteres i første eller andre siffer i versjonsnummeret. De to sifrene i versjonsnummeret inngår derfor i langkoden. Fordi strukturen i variabelsystemet (Tabell 22) og typesystemene (Tabell 24) er grunnleggende forskjellig, er det tatt et praktisk grep som ikke følger av naturegenskapstreet (prinsipp 2): ulik kodelstruktur er implementert for variabler [(-V-) og for typer (-T-)]. Skillet mellom variabel og type kommer til uttrykk i ledd 2, mens ledd 3 skiller mellom de tre økodiversitetsnivåene. Deretter splittes kodeverket i separate deler, bygd opp på ulike måter, for variabler [NiN-3.0-V-A/B; ingen egenskapskategorier innenfor økodiversitet (kodeledd 4 = C) er operasjonalisert som variabel] og for typer [NiN-3.0-T-A/C; NiN 3.0 inneholder ikke noe typesystem for biotisk variasjon]. De neste kodeleddene tar utgangspunkt i naturegenskapstreet (prinsipp 2).

Langkoden er presis, men uhensiktsmessig til bruk i mange uformelle og praktiske sammenhenger. En kortkode, som bare inneholder essensielle ledd i langkoden, blir derfor avledet for hver egenskap (som i NiN 2). Kortkodene for komplekse miljøvariabler og natursystemhovedtyper i NiN 2 kan ikke slavisk kopieres til NiN 3. Dette skyldes til dels at deler av innholdet i NiN 3 er nytt, men også endringer i systematikken som påvirker rekkefølgen av egenskapene, som igjen bestemmer hvilken kode en egenskap skal ha. For eksempel fører endringer i hovedtypeinndelingen av fastmarkssystemer til at alle hovedtypene med unntak av de tre første (T1, T2 og T3) endrer plassering i rekka av hovedtyper, som i NiN 3 er sortert etter prosess- og prosedyrekategori. Videreføring av kodesystemet i NiN 2 med fortløpende nummerering av hovedtyper innenfor hver hovedtypegruppe ville derfor føre til at nesten alle hovedtypene hadde fått en ny kode som allerede var i bruk for en annen hovedtype i NiN 2. Det ville ført til fullstendig kaos, i hvert fall i en lang overgangsperiode. For å unngå dette, er kodelstrukturen endret slik at også kortkoden er klart forskjellig fra NiN 2-koden (prinsipp 1).

Fig. 42 viser hvordan hver av de operasjonaliserte egenskapskategoriene i naturegenskapstreet (Fig. 3, 32) karakteriseres av kodeleddene 2–6.

6.3.2 Kodeverk for variabelsystemet

Forklaring til hvert av de 11 leddene i kodeverket for variabelsystemet er vist i Tabell 22. Leddene 3–6 plasserer variabelen entydig til basal egenskapskategori i naturegenskapstreet (Fig. 42), mens ledd 7 åpner for en hensiktsmessig sortering av variablene innenfor hver slik kategori. Denne muligheten erstatter hierarkiet med inntil 4 nivåer av såkalte "flerdimensjonale variabler" i NiN 2, der de operasjonaliserte variablene (som kunne registreres) utgjorde laveste nivå. Variabelsystemet i NiN 3 omfatter bare operasjonaliserte variabler, mens sorteringshierarkiet (for de egenskapskategoriene der det er behov for sortering) er lagt inn i kodeledd 7. Ikke alle egenskapskategorier har behov for en slik sortering. I ledd 7, 9 og 10 benyttes derfor koden W for å angi "ikke relevant". W-ledd utelates konsekvent i kortkoden. Ledd 8 inneholder sjølve variabelkoden, som har ulik struktur for ulike

kategorier av naturegenskaper, gitt i ledd 6 (enkel eller kompleks, faktor eller gradient). Ledd 9 inneholder taksonspesifikasjon og er bare relevant for variabler som uttrykker romlig

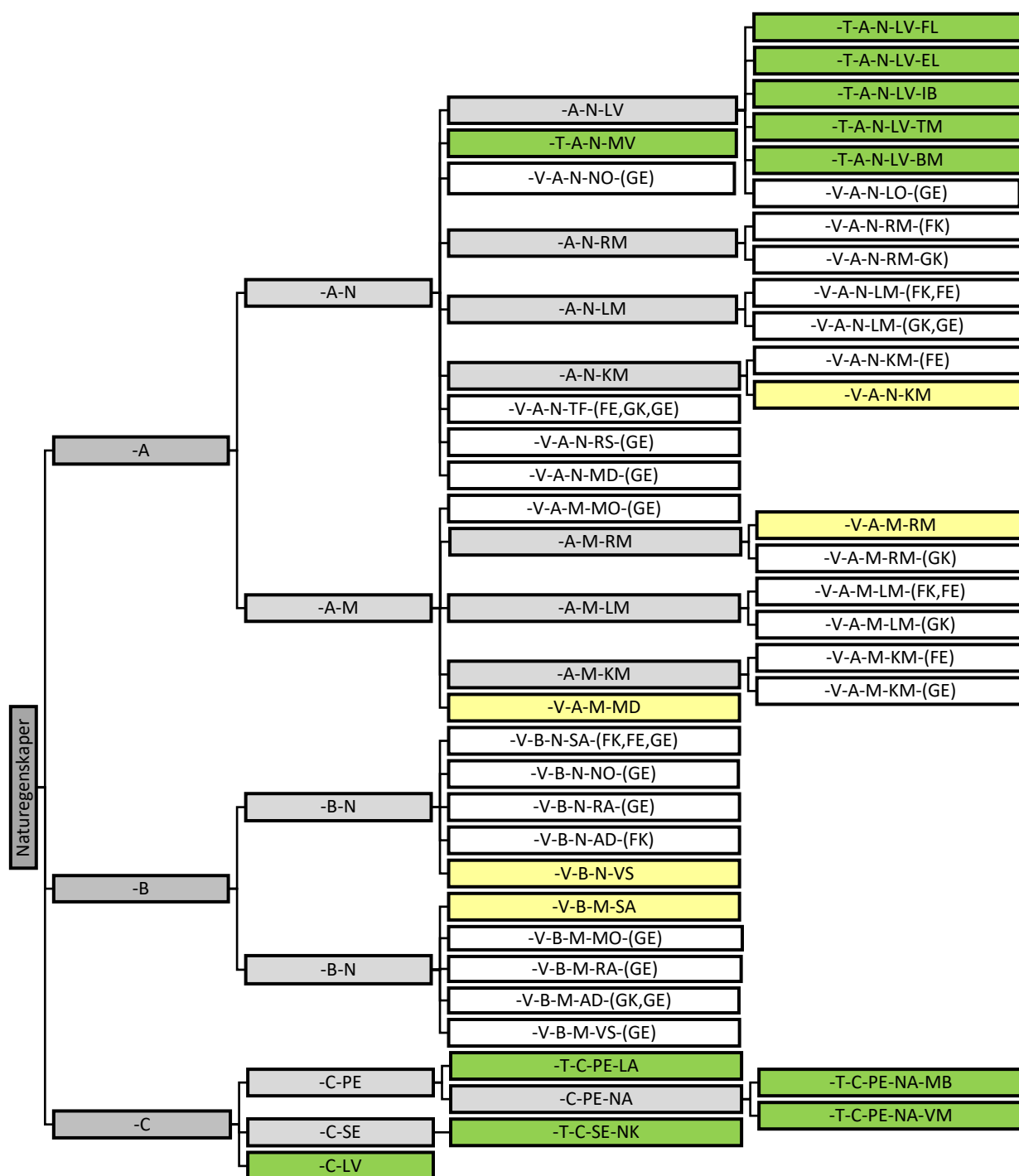


Fig. 42. Forenklet naturegenskapstre der bare kategorier som er operasjonalisert i NiN 3.0 er vist og kategorinavn er erstattet med koder (leddene 2–5, evt. 6). Grå boks = kategorier som er delt videre opp; hvit boks = operasjonalisert med variabler; grønn boks = operasjonalisert med typesystem. For fulle kategorinavn, se Fig. 3 eller Fig. 32.

Tabell 22. Kodeverk for variabelsystemet i NiN 3.0.

Ledd #	Betegnelse	Gyldige verdier	Kommentar
0	System	NiN	Fast ledd
1	Versjon	Versjonskode med inntil to sifre, f.eks. 3.0	
2	Variabel/Type	V = variabel; T = type	Se Tabell 24 for kodeverk for typer
3	Naturegenskap, nivå 1	A = abiotisk; B = biotisk	Følger naturegenskapstreet
4	Naturegenskap, nivå 2	M = menneskebetinget; N = naturgitt	Følger naturegenskapstreet
5	Naturegenskap, nivå 3	AD = artssammensetningsdynamikk KM = korttidsmiljøvariabel LM = lokal miljøvariabel LO = landformobjekter MD = miljødynamikk MO = menneskeskapt objekt NO = naturgitt objekt RA = romlig artsfordelingsmønster RM = regional miljøvariabel RS = romlig strukturvariasjon SA = strukturerende og funksjonelle artsgrupper TF = terrengformvariasjon VS = vertikal struktur	Denne inndelingen i 13 <i>aggregerte egenskapskategorier</i> blir benyttet ved konstruksjon av kortkoder.
6	Naturegenskap, nivå 4	FE = enkel, ikke-ordnet faktorvariabel FK = kompleks, ikke-ordnet faktorvariabel GE = enkel gradient GK = kompleks gradient	
7	Variabelbetegnelse, overordnet	Inntil firesifret bokstavkode (eller W) som indikerer variabelens plassering i et systematiseringshierarki innenfor kategorien som er gitt av leddene 1–6	Erstatter leddene over sjølve variabelkoden i NiN 2, der variablene i beskrivelsessystemet ble oppfattet som sammensatte, med inntil fire nivåer. For variabelgrupper (som f.eks. komplekse miljøvariabler der hver variabel har en entydig tobokstavskode) benyttes ikke dette nivået og leddverdien settes lik W
8	Variabelbetegnelse	Inntil to store bokstaver som fortrinnsvis reflekterer variabelnavnet. Koden for variabelbetegnelse (ledd 7) skal sammen med koden for aggregert egenskapskategori (ledd 5) være entydig.	Strukturen på koder for variabelbetegnelser som inkluderer artsnavn (ledd 5-kode = RA) må avklares. Fordi to tegn ikke er tilstrekkelig for disse variablene, er et eget, spesifiserende ledd 9 inkludert for dette.
9	Artskode	S = standard; inntil 8 (tall eller kombinasjon av store og små bokstaver) som angir taksonnavn.	I NiN 2 ble en kombinasjon av 4 store og 4 små bokstaver benyttet for forkortete latinske navn. Dette kodesystemet er imidlertid ikke entydig med mindre det lages en standard kodeliste for disse akronymene. Et annet og sannsynligvis bedre alternativ er en fem- eller sekssifret artsnavnekode med referanse til ADBs artsnavnebase. Dersom taksontilhørighet ikke er relevant settes verdien til W. Per 16. november 2023 er det ikke fattet noen endelig avgjørelse om hvordan artsnavn skal spesifiseres i variabelkoder.
10	Måleskala	B = binær D0 = telleskala, observert antall D1a/D1b = telleskala, 2-logaritmisk K0 = kontinuerlig, observert verdi SI = variabelspesifikk trinndeling for ikke-ordnet faktorvariabel (hvis flere alternativer: SI1, SI2 ..) SO = variabelspesifikk trinndeling for ordnet faktorvariabel (evt. SO1, SO2 ..) Pnm = generisk måleskala for andelsvariabel, der <i>n</i> angir antall trinn og <i>m</i> angir variant T1a/T1b/T1c = tetthetsskala, 2-logaritmisk	
11	Trinnbetegnelse	Variabelspesifikk (SI eller SO) eller gitt av valget av standardisert måleskala (ledd 10)	

Tabell 23. Gyldige variabelverdier (generiske verdier og tilpassete verdier, det vil si verdier tilpasset måleskalaen og/eller den spesifikke variabelen) for hver kombinasjon av kodeleddene 6 (naturegenskap, nivå 4), 10 (måleskala) og 11 (variabelverdi); jf. Tabell 22. Klammeparenteser er brukt for trinnbetegnelser som kan brukes når det er relevant. # = indikator for antall klasser eller trinn, inkludert nullklasse eller nummtrinn. Generiske verdier: 0 = reelt nulltrinn (fravær); U = uspesifisert forekomst (brukes for variabeltypen FE for å angi forekomst av egenskapen når ingen av de spesifiserte klassene passer); W,w = ikke relevant; X,x = ikke forsøkt registrert; y = absolutt øvre endetrinn; z = overgangstrinn. Alle variabler med tall ≥ 10 som største gyldige verdi skal ha ledende null. Måleskalaer på grå bakgrunn innebærer registrering av faktisk antall, mengde eller tetthet, mens alle andre måleskalaer innebærer standardisert forenkling.

Kode- ledd 6	Kode- ledd 10	Gyldige variabelverdier (kodeledd 11)		Kommentar
		generiske	tilpassete	
FE	SI	U,W,X	K0, KA–(K#–1) eller [0] Axx–Txx	To alternativer: (1) K (for klasse) + 0 eller store bokstaver fra A til og med den (#–1)-te bokstaven i alfabetet (# < 21); <i>og/eller</i> (2) 0 og inntil tre tegn hvorav det første er en stor bokstav og de påfølgende er valgfrie (tall, små eller store bokstaver)
FK	SI	W,X	[0] A–T	Variabelverdier ABC... fortløpende inntil rett antall
GE	B	w,x	0,1	
GE	D0	w,x	0, positive heltall	
GE	D1a, T1a	w,x	0, 1–6	DT* i variabeloversikter betyr at D- og/eller T-måleskalaer (eventuelt forenklet til variabeltype B) er særlig relevant for variabelen
GE	D1b, T1b, T1c	w,x	0, 01–10(–15)	DT* i variabeloversikter betyr at D- og/eller T-måleskalaer (eventuelt forenklet til variabeltype B) er særlig relevant for variabelen
GE	K0	w,x	alle tall i verdiområdet	
GE	P0	w,x	alle tall mellom 0 og 1	
GE	P#	w,x	0, 1–(#–1)	Løpende nummerering av trinn fra det laveste, som skal være 0, til det høyeste (#–1). P* i variabeloversikter betyr at P-måleskalaer (eventuelt forenklet til variabeltype B) er særlig relevant for variabelen
GE	SO	w,x,y,z	[0], [0]1–(#–1)	Løpende nummerering av trinn fra det laveste, som kan være 0, til det høyeste (#–1). Dersom flere spesifikke måleskalaer er angitt, betegnes disse SO1, SO2 etc.
GK	SO	w,x,y,z	[0], abc.. [y,z]	Variabelverdier abc... fortløpende inntil rett antall; 0 for reelt nulltrinn, y og z hvis relevant

artsfordelingmønster. I ledd 10 angis måleskala, som i stor grad følger statistisk variabeltype (se kapitlene 6.1 og 6.2). Kodeledd 5, som betegnes **aggregert egenskapskategori**, dvs. "gruppering av

basale egenskapskategorier med fellestrekk som gjør det hensiktsmessig å presentere dem samlet", har stor praktisk betydning fordi tobokstavskoden i dette leddet (se Tabell 22) er første ledd i kortkoden. I Artsdatabankens nettinnsynsløsning til NiN 3.0 er det dette leddet som benyttes til å sortere og presentere variablene. Der blir dette leddet betegnet "egenskapskategori".

Eksempler på langkoder for noen av variablene som er omtalt i kapitlene 6.1 og 6.2 er gitt nedenfor. Ledd som inngår i kortkoder er skrevet i **feit skrift**, ledd som angir sortering innenfor basal egenskapskategori og variabelnavn er skrevet i *kursiv*.

- (1) NiN-3.0-V-A-**N-LM-GK-W-*KA***-W-SO (kalkinnhold, jf. kapittel 6.1.1)
- (2) NiN-3.0-V-A-**M-LM-FK-W-*HR***-W-SI (hevdregime, jf. kapittel 6.1.1)
- (3) NiN-3.0-V-A-**M-KM-FE-*SB-HS***-W-SI (lukket selektiv hogst, jf. kapittel 6.1.2)
- (4) NiN-3.0-V-A-**N-LM-GE-*EE-HE***-W-SO (elveløpshelning, jf. kapittel 6.1.3)
- (5) NiN-3.0-V-B-N-**RA-GE-*MB***-W-***JUN******comm-P6c*** (smårutefrekvens for einer, jf. kapittel 2.20.2, 6.1.3–4, 6.2.2)
- (6) NiN-3.0-V-B-N-**RA-GE-*MB***-W-***JUN******comm-B*** (forekomst/fravær av einer, jf. kapittel 2.20.2, 6.1.3–4, 6.2.2)
- (7) NiN-3.0-V-**B-N-NO-GE-*DL-L04***-W-T1c (liggende død ved av bartrær, middels dimensjon og lite nedbrutt, jf. kapittel 6.1.4)
- (8) NiN-3.0-V-**B-N-SA-GE-*AG-AT***-W-P9a (totaldekning av tresjiktet; jf. kapittel 6.2.3)
- (9) NiN-3.0-V-**B-N-SA-GE-*AR-AB***-W-P5 (relativ dekning av bartrær i tresjiktet; jf. kapittel 6.2.3)
- (10) NiN-3.0-V-B-**N-SA-FE-*AR-AD***-W-SI (treslagsdominans; jf. kapittel 6.2.3)

Både lang- og kortkoden for variabler avsluttes med variabelverdien, som skilles fra den delen av koden som spesifiserer hvilken egenskap variabelen uttrykker, ved bruk av tegnet "**_**" underscore (se kapittel 6.1.1). Bruk av forskjellige tegn for å skille leddene som spesifiserer egenskapen fra variabelverdien letter lesing av kodene. Tabell 23 oppsummerer innholdet i kapittel 6.2 om sammenhenger mellom variabelegenskaper som kommer til uttrykk i ledd 6 (enkel eller kompleks; faktor eller gradient), måleskala og gyldige variabelverdier. Det skilles mellom generiske verdier, som gjelder alle variabler av gitt type uavhengig av måleskala og ordinære verdier, som er måleskala- eller variabelspesifikke. Ordinære variabelverdier er satt opp på forskjellige måter for de fire ledd 6-kategoriene (FE, FK, GE, GK) slik at variabelverdien aleine i de fleste tilfeller vil tilkjenne hvilken egenskapskategori variabelen tilhører. Faktorvariabelklasser angis med store bokstaver; bokstavene A, B, etc. benyttes for komplekse faktorvariabler, mens det for enkle faktorvariabler benyttes utvalg av K + store bokstaver eller tretegnskoder som begynner med stor bokstav. For gradientvariabler benyttes små bokstaver for komplekse variabler, tall for enkle variabler. Ledende 0 benyttes for variabler der ikke måleskalaen begrenser gyldige verdier til et ensifret tall.

6.3.3 Kodeverk for typesystemene

Forklaring til hvert av de 12 leddene i kodeverket for typesystemene er vist i Tabell 24. Liksom for variabelsystemet, plasserer leddene 3–6 typen entydig i naturegenskapstreet ved å spesifisere hvilket typesystem den tilhører (Fig. 42). Leddene 7–11 plasserer typen i generaliseringshierarkiet og spesifiserer hvilken type det er tale om. Fordi de 11 typesystemene benytter ulike antall hierarkiske nivåer, fra to i landforminndelingene og typesystemet for naturkomplekser til tre i inndelingene av primære økodiversitetsnivåer og livsmedier, er inntil tre av leddene uten relevans for det aktuelle typesystemet. Siden bokstaver benyttes til å angi hovedtypegrupper (ledd 7) og prosesskategorier (ledd 8), benyttes 0 (som ellers ikke benyttes i kodeverket for typer) til å angi "ikke relevant".

Tabell 24. Kodeystem for typesystemene i NiN 3.0.

Ledd #	Betegnelse	Gyldige verdier	Kommentar
0	System	NiN	Fast ledd
1	Versjon	Versjonskode med inntil to sifre, f.eks. 3.0	
2	Variabel/Type	V = variabel; T = type	Se Tabell 22 for kodeverk for variabler
3	Naturegenskap, nivå 1	A = abiotisk; C = økodiversitet	Følger naturegenskapstreet
4	Naturegenskap, nivå 2	LI = livsmedium LV = landformvariasjon MV = marine vannmasser PE = primært økodiversitetsnivå SE = sekundært økodiversitetsnivå	Følger naturegenskapstreet
5	Naturegenskap, nivå 3	BM = bremassiv EL = elveløp FL = landformer i fast fjell og løsmasser IB = innsjøbasseng LA = landskapstype NA = natursystem NK = naturkompleks TM = torvmassiv	For typesystem som er entydig definert av koden på nivå 2 (LI og MV), settes leddverdien lik 0 (ikke relevant). Nivå 3-kategori skal spesifiseres for nivå 2-kategorier som teoretisk kan komme til å inneholde flere typesystemer LK = landskapskompleks og NO = naturkomponent er ikke operasjonalisert i NiN 3.0
6	Naturegenskap, nivå 4	VM = vannmassesystemer MB = mark- og bunnsystemer	For typesystem som er entydig definert av koden på nivå 2 (LI) eller 3 (alle bortsett fra NA) settes leddverdien lik 0 (ikke relevant)
7	Generaliseringsnivå 1	Stor bokstav eller 0	En stor bokstav som indikerer hovedtypegruppertilhørighet (ledd 4 = LI, PE), gruppertilhørighet (ledd 4 = LV, MV) eller 0 for ikke relevant (ledd 4 = SE)
8	Generaliseringsnivå 2A	Stor bokstav eller 0	For natursystemer (ledd 5 = NA) angis prosess- og prosedyrekategori (se Boks 9 og 11) med fast, stor bokstav ABC...O; for naturkomplekser (ledd 5 = NK) angis prosesskategori for definerende kompleks miljøvariabel; for alle andre typesystemer angis 0 for ikke relevant
9	Generaliseringsnivå 2B	Heltall 01–99 eller 001–999 (ledd 5 = LA)	Fortløpende nummerering av hovedtype innenfor hver hovedtypegruppe (ledd 4 = LI, LA), enhet innenfor gruppe (ledd 4 = LV, MV) eller hovedtype innenfor prosesskategori (ledd 5 = NA, NK)
10	Generaliseringsnivå 3, kategori	G = grunntype 005K = kartleggingsenhet tilpasset 1:5000 010K = kartleggingsenhet tilpasset 1:10 000 020K = kartleggingsenhet tilpasset 1:20 000 050K = kartleggingsenhet tilpasset 1:50 000 100K = kartleggingsenhet tilpasset 1:100 000	Relevant for ledd 6 = MB, for alle andre typesystemer 0 for ikke relevant
11	Generaliseringsnivå 3	Heltall 01–99	Fortløpende nummerering av kartleggingsenhet innenfor hovedtype; bare relevant for ledd 4 = LI, PE); for andre typesystemer 0 for ikke relevant

Kartleggingsenheter avledet fra grunntypene for mark- og bunnsystemer kodes etter mønster av grunntyper ved spesifikasjon av målestokk i ledd 10.

Typekoden inneholder ikke definisjonsgrunnlaget for grunntypene av natursystemer og landskapstyper, bare en fortløpende nummerering av grunntypene.

Eksempler på langkoder for et utvalg typer er gitt nedenfor. Ledd som inngår i kortkoder er skrevet i feit skrift, ledd som angir plassering i typehierarkiet og typenavn er skrevet i kursiv.

- (1) NiN-3.0-T-A-LV-**EL-0-A-003-0** [elveløpsenheden "elveløp i karstfjell"(EL-A03) i gruppa "elveløp i fast fjell" (gruppe A)]
- (2) NiN-3.0-T-A-LV-**IB-0-D-006-0** [innsjøbassengenheden "torvdemt skålbasseng" (IB-D06) i gruppa "breerosjonsbasseng" (gruppe D)]
- (3) NiN-3.0-T-C-PE-LA-0-**K002-G-21** [landskapstypegrunntypen "nedskåret fjordlandskap med tettsted/småby og jordbruk" [grunntypen K02-21 i hovedtypen "fjordlandskap" i hovedtypegruppa "kystlandskap"(K)]
- (4) NiN-3.0-T-C-PE-NA-MB-TB01-0 [hovedtypen "fastmarksskogsmark" (NA-TB01) i prosesskategori B i hovedtypegruppa "fastmark" (T)]
- (5) NiN-3.0-T-C-PE-NA-**MB-TB01-G-01** [grunntypen TB01-01 "blåbærskogsmark" i hovedtypen "fastmarksskogsmark" (TB01) i hovedtypegruppa "fastmark" (T)]
- (6) NiN-3.0-T-C-PE-NA-**MB-TB01-005K-01** [kartleggingsenheden tilpasset kartlegging i målestokk 1:5 000, som omfatter grunntypen "blåbærskogsmark"]

Både lang- og kortkoden avsluttes med grunntypetilhørighet eller tilhørighet til kartleggingsenhet. Typesystemet benyttes til typetilordning, og hver typeangivelse er i realiteten en registrering av en binær variabel for typen (forekomst), mens ikke-registrering angir fravær. I NiN 2 utviklet det seg etter hvert en litt divergerende praksis for koding av hovedtyper. I landskapstypeinndelingen der antallet hovedtyper i hver hovedtypegruppe var tre, blir hovedtypen angitt med en stor bokstav, mens det i natursysteminndelingen ble benyttet fortløpende nummerering av hovedtyper innenfor hver hovedtypegruppe. Denne inkonsistensen er rettet opp i NiN 3 slik at alle typesystemer nå har fortløpende nummerering av hovedtyper innenfor hver hovedtypegruppe. Ledende 0 benyttes for nummerering av hovedtyper og grunntyper. Kortkoden for hovedtypen har typesystemet (ledd 5) som første ledd, mens dette leddet droppes i kortkoden for grunntyper (se eksemplene ovenfor).

6.4 Navnsetting

6.4.1 Generelle retningslinjer for navnsetting

Som de fleste andre vitenskaper, er økologien preget av en nesten ugjennomtrengelig begrepsjungel. Begrepet begrepsjungel (*terminological jungle*) ble først brukt av den amerikanske økologen Robert Whittaker (1920–1980) i 1953 om mangfoldet av begreper for klimakstyper (Whittaker 1953). Seinere har begrepet blitt brukt til å beskrive en situasjon der et mangfold av begreper og definisjoner blir brukt om mer eller mindre samme fenomen. Killingbeck (1986) gir et eksempel på dette, og drøfter 16 ulike begreper som inntil da hadde blitt foreslått for den fysiologiske prosessen hvorved planter trekker organiske og/eller uorganiske stoffer ut av vev som visner og lagrer disse i mer langlivete organer. Et annet eksempel er de årelange diskusjonene om bruk av nisjebegrepet i utbredelsesmodellering, som skyldes ulike oppfatninger av hva begrepet nisse egentlig skal bety (se f.eks. Whittaker et al. 1973, Hirzel & Le Lay 2008, Halvorsen 2012, McInerney & Etienne 2012).

Boks 16. Seks stikkord som er retningsgivende for valg av begreper i NiN.

1. Utvetydig
2. Beskrivende
3. Så kort og enkelt som mulig (helst bare ett ord)
4. Mye brukt (innarbeidete begreper foretrekkes framfor nyord)
5. Verdinøytralitet
6. Konsistens (på tvers av sammenliknbare kategorier)

Arbeidet med å finne gode begreper for de naturfenomenene som blir beskrevet, samt å gi mest mulig presise definisjoner av disse begrepene, har stått sentralt i NiN siden arbeidet med NiN 1 startet i 2005. Halvorsen et al. (2019a) lister seks stikkord som retningsgivende for valg av begreper i NiN 2. Disse er videreført i NiN 3 (Boks 16).

De fire første stikkordene, som er hentet fra Killingbeck (1986), er ikke tilstrekkelige som retningslinjer for valg av begreper i NiN, som har verdinøytralitet som en uttalt målsetting (se kapittelene 1.4 og 5.1 og Boks 3). Verdinøytralitet er derfor føyd til lista. I kravet til verdinøytralitet ligger at begrepene skal oppfattes som kun beskrivende av alle, eller i hvert fall de aller fleste potensielle NiN-brukere. Kritikken mot kunstmarksbegrepet som ble benyttet i NiN 1 og som er referert i kapittel 5.1, illustrerer betydningen av verdinøytrale begreper.

6.4.2 Navnsetting av typer og variabler

Prinsippene for navnsetting av typer (inkludert kartleggingsenheter som er definert ved å kombinere grunntyper på natursystemnivået) i NiN versjon 3.0 tar utgangspunkt i stikkordene i Boks 16. Disse er imidlertid ikke på langt nær tilstrekkelig detaljerte til å oppnå målsettingen om konsistens (punkt 6 i Boks 16). Derfor ble stikkordene i Boks 16 utviklet til et sett av detaljerte navnsettingsprinsipper i NiN 2 (Halvorsen et al. 2019). Under arbeidet med NiN 3 er disse revidert, forenklet og tilpasset den nye NiN-versjonen. De reviderte navnsettingsprinsippene i Boks 17 dekker ikke alle navnsettingsproblemstillinger; tvilstilfeller må avgjøres på grunnlag av skjønn basert på generelle regler for god språkføring.

I NiN versjon 1 ble det åpnet for to sett av grunntypenavn, *beskrivende navn* ("langnavn") laget av navnene på trinnene langs de karakteriserende "lokale økoklinene" og *praktiske navn* ("kortnavn") basert på eksisterende navnetradisjon eller liknende (Halvorsen et al. 2009: kapittel E7). Denne tradisjonen ble videreført i NiN 2 (Halvorsen 2019a). I praktisk bruk har det vist seg at kortnavnet nesten uten unntak blir foretrukket framfor langnavnet. Tradisjonen med to sett typenavn er derfor ikke videreført i NiN versjon 3. I gjeldende NiN-versjon blir hovedtypene navnsatt med kortest mulige beskrivende navn, mens det ved navnsetting av natursystemgrunntyper er lagt større vekt på presisjon, som har resultert i lengre navn.

Konsistens (punkt 6 i Boks 16) er en særlig krevende navnsettingsutfordring når antallet typer og variabler er så stort. Punkt 13 i Boks 17 har til hensikt at navnsettingen av trinn langs komplekse miljøvariabler, og dermed grunntyper som er definert på grunnlag av (delvis) samme sett av komplekse miljøgradienter, skal bli konsistent. Punktet adresserer både komplekse miljøgradienter med 2, 3 eller 4 trinn og gradienter med mange "hovedtrinn", som f.eks. kalkinnhold (KA), som er delt i 10 basistrinn (a–j). "Hovedtrinnene", det vil si de vanligste aggregeringen av basistrinn, omfatter kalkfattig (basistrinn KA_abc), intermediær og litt kalkrik (KA_def) og sterkt kalkrik (KA_ghi). I tillegg kommer et nytt endetrinn i NiN 3 for ekstremt kalkrik og saltanrikt mark (KA_j). De kalkfattige basistrinnene navnsattes i henhold til punkt 13b henholdsvis litt, temmelig og svært kalkfattig; de intermediære basistrinnene navnsattes svak og sterk (punkt 13c), og de kalkrike basistrinnene navnsattes litt, temmelig, svært og ekstremt kalkrik (punkt 13a). Som samlebegreper for "litt" og "temmelig" benyttes begrepet "svak(t)", som samlenavn for begrepene "svært" og "ekstremt" benyttes "sterkt". For komplekse miljøgradienter som ender i et trinn preget av disruptiv forstyrrelse eller miljøstress kan "klart" brukes i stedet for "svært". For slike KM vil det disruptive endetrinnet svare til begrepet "ekstrem" i punkt 13a og begrepene for øvrige trinn må justeres i henhold til dette. I noen tilfeller gir ikke retningslinjene i punkt 13 et tilfredsstillende resultat (jf punkt 2 i Boks 17). Et eksempel på en kompleks miljøgradient der unntak fra punkt 13a er nødvendig, er uttørkingseksposering (UE). Denne gradienten omfatter fem navnsatte trinn som henholdsvis betegnes ikke uttørkingseksposert, (UE_0), minimalt

Boks 17. Prinsipper for navnsetting av typer og variabler i NiN versjon 3.0

Generelle prinsipper for navnsetting av typer:

1. Alle typer, på alle generaliseringsnivåer og i alle typesystemer, skal ha ett beskrivende navn.
2. Hovedtypenavn skal fortrinnsvis være korte, gi intuitive assosiasjoner til det som definerer og kjennetegner typen.
3. Typenavn skal ha entallsform.
4. Negasjoner bør ikke brukes i typenavn.
5. I navn med to ledd skal det korteste leddet eller leddet med færrest stavelser settes først.
Eksempel: "lav- og lyngskog"
6. Navn skal representere hele enheten.
Eksempel: Navn som karakteriserer én utforming av en grunntype (f.eks. kalkrik lågurtslåtteeng; én av flere utforminger av kalkrik semi-naturlig lågurteng) skal ikke benyttes som grunntypenavn.
7. Navn skal være unike, også mellom typesystemer; navn på typer i ett typesystem skal ikke benyttes som navn på typer i et annet system.

Spesielle prinsipper for konstruksjon av grunntypenavn:

8. Artsnavn eller artsgruppenavn bør ikke benyttes i navn på natursystemgrunntyper med mindre:
 - a. begrepene er presise og godt innarbeidet, f.eks. blåbærskog, storbregneskog og høgstaudeskog;
 - b. navnene blir mye kortere og/eller mer intuitive; eller
 - c. det ikke finnes bedre alternativer
9. Begrepene *og/til* skal brukes på følgende måte i navnsetting av typer:
 - a. Et intervall som omfatter to påfølgende navnsatte trinn langs en KM skal beskrives ved å forbinde de to trinns navne med *og*.
Eksempel: Uttrykket "kalkfattig og intermediær" omfatter alle kalkfattige og intermediære basistrinn langs LKM kalkinnhold (LM-KA), det vil si *fra og med* LM-KA_a *til og med* LM-KA_e.
 - b. Et intervall som omfatter trinnene mellom to navnsatte trinn langs en KM som ikke er nabotrinns skal beskrives ved å forbinde de to trinns navne med *til*.
Eksempel: Uttrykket "temmelig kalkfattig til intermediær" omfatter intervallet langs LKM kalkinnhold (LM-KA) *fra og med* LM-KA_b (temmelig kalkfattig) *til og med* LM-KA_e (sterkt intermediær).
10. Grunntypenavn skal fortrinnsvis inneholde navn på de klasser og trinn i hovedtypens kompleksvariabelgruppe som identifiserer grunntypen, men skal velges som kompromiss mellom lengde (kortest mulig) og andre hensyn (gitt av øvrige prinsipper).
11. Navn på grunntyper som er definert for normaltrinnet langs en KM i hovedtypens kompleksvariabelgruppe skal ikke inneholde navnet på denne KM-en; at et KM-navn mangler i et grunntypenavn skal i utgangspunktet bety at grunntypen er definert for normaltrinnet.
Merk: Dette gjør typenavnene mindre entydige, men oppveies av kortere og mer konsise navn.
12. Navn på grunntyper som er definert for spesielle trinn langs én eller flere KM behøver ikke inneholde navn på KM som definerer grunntypen med normaltrinnet.

Prinsipper for navnsetting av trinn og klasser for komplekse miljøvariabler:

13. Navn på basistrinn og basisklasser skal henspille på allmenne egenskaper, det vil si kjemiske, fysiske eller andre egenskaper som er relevante på tvers av hovedtyper. Begreper som "observerbar", "klar forskjell i artssammensetning" etc. skal bare benyttes ved navnsetting og karakterisering av hovedtypetilpassete trinn og klasser.

14. Følgende gradsadverb skal fortrinnsvis benyttes til å karakterisere trinn langs KM:

- a. (Normaltrinn +) 4 trinn: (ingen/ikke); lite/litt; temmelig (mye); svært (mye); ekstremt (mye).
- b. (Normaltrinn +) 3 trinn: (ingen/ikke); lite/litt; temmelig (mye); svært (mye).
- c. (Normaltrinn +) 2 trinn: (ingen/ikke) og ett av følgende par: lite/litt og mye; litt og klart; svak og sterk; kald og varm eller veldrenert og fuktig.

uttørkingsekspontert (UE_a), temmelig lite uttørkingsekspontert (UE_bc), temmelig uttørkingsekspontert (UE_de) og svært uttørkingsekspontert (UE_fg). Dermed stemmer begrepsbruken overens med gjengs oppfatning av graden av uttørkingsekspontering på de ulike trinnene.

Prinsippene for navnsetting av trinn er, så langt det har vært mulig, også blitt lagt til grunn ved navnsetting av klasser for komplekse miljøfaktorer.

6.4.3 Begreper som knytter artsrespons til typer og variabler

Arters respons på (kompleks) miljøvariasjon er ikke bare nøkkelen til å dele natursystemer inn i typer, men også til å karakterisere og identifisere disse typene. Dette kapittelet inneholder forklaring til begreper som benyttes i NiN-dokumentasjonen (systemdokumentasjon og kartleggingsveiledere) for å beskrive arters tilknytning til naturtyper.

Begrepet **diagnostisk art** er et "*samlebegrep som omfatter mengdeart, vanlig art, tyngdepunktart og skilleart*", altså et fellesbegrep for arter som kan benyttes til å identifisere natursystemtyper og skille dem fra nabotyper i det økologiske rommet. Begrepet **mengdeart** omfatter "*art med gjennomsnittlig dekning eller biomasseandel større enn 1/8 i et utvalg av enkeltobservasjonsenheter*". Formuleringen "utvalg av observasjonsenheter" er inkludert i definisjonen fordi arters mengde varierer geografisk. En art kan være mengdeart i en natursystemtype i én del av landet og mangle i en annen del av landet. Dersom "utvalget av observasjonsenheter" får omfatte deler av landet utenfor en arts utbredelsesområde, vil artens samlede mengde være mindre enn om bare de delene der arten forekommer blir tatt i betraktning. Mengdeartsbegrepet presiseres derfor slik at en art som bare finnes innenfor en begrenset del av et større område (f.eks. Norge) skal anses som en mengdeart når den tilfredsstiller 1/8-kriteriet innenfor et representativt utvalg observasjonsenheter innenfor artens utbredelsesområde. For å beskrive arter med enda sterkere dominans, f.eks. gran som dominerende treslag i blåbærskog, brukes begrepet **dominerende mengdeart** om "*art med gjennomsnittlig dekning eller biomasseandel større enn 1/4 i et utvalg av enkeltobservasjonsenheter og som forekommer i minst 4/5 i et utvalg av observasjonsenheter på 100 m²*". Begrepet dominerende mengdeart brukes for å karakterisere arter med en særlig nøkkelrolle i typer, f.eks. fysiognomisk. Tilleggskravet i definisjonen om forekomst i 4/5 av observasjonsenheterne ... er nytt i forhold til Halvorsen et al. (2019a), og tatt inn for at definisjonen skal stemme overens med begrepet slik det brukes i veilederen for beskrivelse av kartleggingsenheter (Bratli et al. 2019).

Begrepet **vanlig art** defineres som "*art med frekvens større enn 1/8 i et utvalg enkeltobservasjonsenheter*". Begrepet "vanlig art" er valgt fordi det er det enkleste og mest intuitive begrepet som kan tenkes for en art med høy frekvens. For at en art skal være "vanlig", må den tilfredsstille kravet om frekvens > 1/8 i hele naturtypens utbredelsesområde, ikke bare innenfor artens utbredelsesområde. Frekvenskravet svarer til mengdeverdi 3 eller høyere på måleskalaen P6c (Tabell 18). Definisjonen sier ikke noe om størrelsen på observasjonsenheterne fordi det er underforstått at standardstørrelsen 100 m² brukes gjennomgående i NiN. Begrepet **konstant art** brukes om "*art med frekvens større enn 4/5 i et utvalg enkeltobservasjonsenheter*". Dette er en klassisk definisjon som er brukt i vegetasjonsøkologi (se kapittel 6.1.3), og som er benyttet til å definere topptrinnet på 6-trinnskalaen som benyttes for artsmengde i generaliserte artslistedatasett (se kapittel 6.1.3). En

dominerende mengdeart må, i tillegg til å tilfredsstille krav til dekning eller biomasseandel, være en konstant art.

Begrepet **tyngdepunktart** brukes om "*art med høyere frekvens og dekning i en aktuell naturtype (hovedtype eller grunntype) enn i et sammenliknbart utvalg typer (f.eks. andre hovedtyper som tilhører samme hovedtypegruppe eller andre grunntyper som tilhører samme hovedtype)*". Grunnen til at tyngdepunktartsbegrepet er foretrukket framfor det alternative begrepet "optimalart" til tross for at Fremstad (1997) benytter det i en annen betydning, er at det gir en svært presis karakteristikk av en arts relasjon til en type – punktet i det økologiske rommet der arten har sitt tyngdepunkt. Merk at en tyngdepunktart vanligvis også finnes i andre naturtyper eller grupper av naturtyper enn der den har sitt tyngdepunkt. Det er mulig å ordne arter langs en gradient fra indifferente arter via tyngdepunktarter med økende grad av tilknytning til en naturtype eller gruppe av naturtyper, til en art som er mer eller mindre bundet til en bestemt naturtype. Begrepet "trofasthet" kan om nødvendig benyttes for å beskrive arters grad av tilknytning til en naturtype, som en oversettelse av det engelske begrepet *fidelity* (jf. Westhoff & van der Maarel 1978). To begreper benyttes i NiN for tyngdepunktarter med spesifikke tilleggsegenskaper. En **kjennetegnende tyngdepunktart** er en "*tyngdepunktart som utelukkende eller nesten utelukkende forekommer i én naturtype eller gruppe av naturtyper på et eller annet generaliseringsnivå (hovedtypegruppe, hovedtype eller grunntype)*" og en **gradienttyngdepunktart** er en "*art med høyere frekvens og dekning på et gitt trinn langs en lokal kompleks miljøgradient (LKMg) enn på ethvert annet trinn langs den samme LKMg (gitt at variasjonen langs alle andre lokale komplekse miljøvariabler holdes konstant)*". Begrepet "karakterart", som er et sentralt begrep i klassisk plantesosiologi etter mellomeuropeisk tradisjon (Braun-Blanquet-skolen), blir ikke benyttet i NiN fordi det har en sterkt innarbeidet, spesifikk betydning innenfor denne tradisjonen (se f.eks. Westhoff & van der Maarel 1978, R. Økland 1990a).

Arter som kan brukes til å skille mellom nærstående naturtyper, f.eks. grunntyper som avløser hverandre langs en kompleks miljøgradient, er særlig nyttige ved identifisering av naturtyper. Slike arter kalles med et samlebegrep for **skilleart**; "*art med høyere frekvens og/eller dekning i én av to eller flere naturtyper som sammenliknes*". Skillearter karakteriseres ved å kombinere to kriterier; (i) hvorvidt arten mangler i den ene av de to typene som sammenliknes; og (ii) hvor stor forskjell det er i mengde av arten mellom typene. På grunnlag av kriterium (i) skilles mellom **absolutt skilleart**, "*art som normalt bare forekommer i én blant to eller flere naturtyper som sammenliknes*" og **relativ skilleart**, "*art med høyere frekvens og/eller dekning i én av to eller flere naturtyper som sammenliknes, men som forekommer i begge/alle*". På grunnlag av kriterium (ii) skilles mellom **svak skilleart**, "*art med litt høyere frekvens og/eller dekning i én blant to eller flere naturtyper som sammenliknes; forskjellen utgjør ett trinn på den standard 7-trinnsskalaen O7 for angivelse av artsmengder i generaliserte artslistedatasett i NiN*" (se kapittel 6.1.3); **sterk skilleart**, "*art med betydelig høyere frekvens og/eller dekning i én blant to eller flere naturtyper som sammenliknes; forskjellen utgjør to trinn på den standard 7-trinnsskalaen O7 for angivelse av artsmengder i generaliserte artslistedatasett i NiN*"; og **svært sterk skilleart** = "*art med så mye høyere frekvens og/eller dekning i én blant to eller flere naturtyper som sammenliknes at forskjellen utgjør tre eller flere trinn på den standard 7-trinnsskalaen O7 for angivelse av artsmengder i generaliserte artslistedatasett i NiN*". Begrepene for de to kriteriene kombineres fritt, f.eks. svak absolutt skilleart og svært sterk relativ skilleart.

Referanser

- Abrahamsen, J., Jacobsen, N.K., Kalliola, R., Dahl, E., Wilborg, L. & Pålsson, L. 1984. Naturgeografisk regioninndeling av Norden, 2. utg. – Nordiska Ministerrådet, Helsingfors.
- Ahlmann, H.W. 1919. Geomorphological studies in Norway. – *Geogr. Annlr* 1: 1–252.
- Ahti, T., Hämet-Ahti, L. & Jalas, J. 1968. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. – *Annls bot. fenn.* 5: 169–211.
- Alexander, R. & Millington, A.C. (Red.) 2000. Vegetation mapping: from patch to planet. – Wiley, Chichester.
- Allen, T.F.H. & Hoekstra, T.W. 1990. The confusion between scale-defined levels and conventional levels of organization in ecology. – *J. Veg. Sci.* 1: 5–12.
- Allen, T.F.H. & Starr, T.B. 1982. Hierarchy: perspectives for ecological complexity. – University of Chicago Press, Chicago.
- Almås, R. 2002. Norges landbrukshistorie IV. 1920–2000. Frå bondesamfunn til bioindustri. – Det norske samlaget, Oslo.
- Anonym, 1909. Jordbrukstællingen i kongeriget Norge 30 september 1907. Første hefte. Utsæd, landbruksredskaper, kreaturhold, sæterbruk. – *Norg. off. Stat.* 5: 1–191.
- Anonym, 1980. Norges første folketelling 1769. – Statistisk Sentralbyrå, Oslo.
- Anonym, 1992. Convention on biological diversity. – United Nations Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal, Canada.
- Anonym, 2000. European landscape convention. – Europarådet, Strasbourg.
- Anonym, 2004. Lov om bevaring av natur, landskap og biologisk mangfold (Naturmangfoldloven). – *Norg. off. Utredn.* 2004: 28: 1–839.
- Anonym, 2005. Global forest resources assessment update 2005: terms and definitions (final version). – Forestry Department, Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Rome.
- Anonym, 2007a. Editorial: the legacy of Linnaeus: taxonomy in an age of transformation. – *Nature* 446: 231–232.
- Anonym, 2007b. Aichi biodiversity targets. – Convention on Biological Diversity. Montreal, QC. (<https://www.cbd.int/sp/targets>)
- Anonym, 2009. Lov 2009-06-19 nr 100: Lov om forvaltning av naturens mangfold (naturmangfoldloven). – Miljøverndepartementet, Oslo.
- Anonym, 2011a. Veileder. Metode for landskapsanalyse i kommuneplan. – Direktoratet for naturforvaltning & Riksantikvaren, Trondheim & Oslo.
- Anonym, 2011b. Landsskogtakseringens feltinstruks 2011. – *Håndb. Skog Landsk.* 2011: 1: 1–119.
- Anonym, 2013. Planting av skog på nye arealer som klimatiltak: Egnede arealer og miljøkriterier. – *Miljødir. Rapp.* 2013: 26: 1–149.
- Anonym, 2014. Representantforslag 89 S (2013–2014) fra stortingsrepresentantene Per Olaf Lundteigen og Marit Arnstad om tiltak for en kunnskapsbasert naturforvaltning. – Stortinget, Oslo.
- Anonym, 2015a. Innst. 144 S (2014–2015). Dokument 8: 89S (2013–2014). Innstilling fra energi- og miljøkomiteen om representantforslag fra stortingsrepresentantene Per Olaf Lundteigen og Marit Arnstad om tiltak for en kunnskapsbasert naturforvaltning. – Stortinget, Oslo.
- Anonym, 2015b. Stortingsmelding 14 (2015–2016). Natur for livet. Norsk handlingsplan for naturmangfold. – Klima- og miljøverndepartementet, Oslo.
- Anonym, 2018a. Norsk rødliste for naturtyper 2018. – Artsdatabanken, Trondheim.
- Anonym, 2018b. Askeladden versjon 3.0 brukerveiledning. Versjon 1.2. – Riksantikvaren, Oslo.

- Anonym, 2018c. Klassifisering av miljøtilstand i vann. Økologisk og kjemisk klassifiseringssystem for kystvann, grunnvann, innsjøer og elver. – DirGrp Gjennomføring Vannforskr. Veil. 2018: 2: 1–220.
- Anonym, 2019. Veileder for kartlegging av MiS-livsmiljøer etter NiN. Veileder versjon 1.0.2. – Landbruksdirektoratet, Oslo.
- Anonym, 2020. Preparation of the post-2020 global biodiversity framework. – Convention on Biological Diversity, Montreal, QC. – (<https://www.cbd.int/doc/c/9a1b/c778/8e3ea4d851b7770b59d5a524/wg2020-02-l-02-en.pdf>)
- Arnborg, T. 1942. De viktigaste norrländska skogstyparna. – Svenska Vall- MosskultFör. Kvartalsskr. 4: 183–198.
- Arnesen, G., Elven, R. & Hassel, K. 2018. Svalbard – terrestrisk. – In: Anonymous (Ed.), Norsk rødliste for naturtyper 2018, Artsdatabanken, Trondheim.
https://www.artsdatabanken.no/Pages/259203/Svalbard_-_terrestrisk (accessed 2021 10 13).
- Auffret, A.G. & Cousins, S.A.O. 2011. Past and present management influences the seed bank and seed rain in a rural landscape mosaic. – J. appl. Ecol. 48: 1278–1285.
- Austad, I. & Hauge, L. 1999. Høstingsskog. – In: Norderhaug, A., Austad, I., Hauge, L. & Kvamme, M. (Ed.), Skjøtselsboka for kulturlandskap og gamle norske kulturmarker, Valdres Trykkeri, Fagernes, pp. 67–74.
- Austin, M.P. 1980. Searching for a model for use in vegetation analysis. – Vegetatio 42: 11–21.
- Austin, M.P. 1985. Continuum concept, ordination methods, and niche theory. – A. Rev. Ecol. Syst. 16: 39–61.
- Austin, M.P. 1990. Community theory and competition in vegetation. – In: Grace, J.B. & Tilman, D. (Ed.), Perspectives on plant competition, Academic Press, San Diego, pp. 215–238.
- Austin, M.P. 1999. A silent clash of paradigms: some inconsistencies in community ecology. – Oikos 86: 170–178.
- Austin, M.P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. – Ecol. Modelling 157: 101–118.
- Austin, M.P. 2005. Vegetation and environment: discontinuities and continuities. – In: van der Maarel, E. (Ed.), Vegetation ecology, Blackwell, Oxford, pp. 52–84.
- Austin, M.P., Cunningham, R.B. & Fleming, P.M. 1984. New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures. – Vegetatio 55: 11–27.
- Austin, M.P. & Gaywood, M.J. 1994. Current problems of environmental gradients and species response curves in relation to continuum theory. – J. Veg. Sci. 5: 473–482.
- Austin, M.P. & Smith, T.M. 1989. A new model for the continuum concept. – Vegetatio 83: 35–47.
- Austrheim, G., Olsson, E.G.A. & Grøntvedt, E. 1999. Land-use impact on plant communities in semi-natural sub-alpine grasslands of Budalen, central Norway. – Biol. Conserv. 87: 369–379.
- Backéus, I. 1972. Bog vegetation re-mapped after sixty years: studies on Skagershultamossen, central Sweden. – Oikos 23: 384–393.
- Bailey, R.G. 2014. Ecoregions: the ecosystem geography of the oceans and continents, ed. 2. – Springer, New York.
- Baird, A.J., Green, S.M., Brown, E. & Dooling, G.P. 2019. Modelling time-integrated fluxes of CO₂ and CH₄ in peatlands: a review. – Mires Peat 24: 16: 1–15.
- Bakkestuen, V., Erikstad, L. & Halvorsen, R. 2008. Step-less models for regional environmental variation in Norway. – J. Biogeogr. 35: 1906–1922.
- Barber, K.E. 1981. Peat stratigraphy and climatic change: a palaeoecological test of the theory of cyclic bog regeneration. – Balkema, Rotterdam.
- Barth, A. 1916. Norges skoger med stormskridt mot undergangen. – Tidsskr. Skogbr. 24: 123–154.

- Beier, C.M., Caputo, J. & Groffman, P.M. 2015. Measuring ecosystem capacity to provide regulating services: forest removal and recovery at Hubbard Brook (USA). – *Ecol. Appl.* 25: 2011–2021.
- Bekkby, T. & Rosenberg, R. 2006. Marine habitaters utbredelse – terrengmodellering i Gullmarsfjorden. – Länsstyr. V. Götalands Län Rep. 2006: 7: 1–33.
- Bele, B. & Norderhaug, A. 2013. Traditional land use of the boreal forest landscape: examples from Lierne, Nord-Trøndelag, Norway. – *Norsk geogr. Tidsskr.* 67: 12–23.
- Bell, J.N.B. & Tallis, J.H. 1974. The response of *Empetrum nigrum* L. to different mire water regimes, with special reference to Wybunbury Moss, Cheshire and Featherbed Moss, Derbyshire. – *J. Ecol.* 62: 75–95.
- Bendiksen, E., Økland, R.H., Høiland, K., Eilertsen, O. & Bakkestuen, V. 2004. Relationships between macrofungi, plants and environmental factors in boreal coniferous forests in the Solhomfjell area, Gjerstad, S Norway. – *Sommerfeltia* 30: 1–125.
- Bergès, L., Pellissier, V., Avon, C., Verheyen, K. & Dupouey, J.L. 2013. Unexpected long-range edge-to-forest interior environmental gradients. – *Landsc. Ecol.* 28: 439–453.
- Birks, H.J.B. 1993. Quaternary palaeoecology and vegetation science – current contributions and possible future developments. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 79: 153–177.
- Bjørndal, I. 2007. Markslagsklassifikasjon i økonomisk kartverk. – *Handb. Skog Landsk.* 2007: 1: 1–89.
- Bojinski, S., Verstraete, M., Peterson, T.C., Richter, C., Simmons, A. & Zemp, M. 2014. The concept of essential climate variables in support of climate research, applications, and policy. – *Bull. Am. meteorol. Soc.* 95: 1431–1443.
- Boyko, H. 1947. On the role of plants as quantitative climate indicators and the geo-ecological law of distribution. – *J. Ecol.* 35: 138–157.
- Bratli, H. & Halvorsen, R. 2014. Vegetasjonsøkologiske undersøkelser av gjengroing og restaurering i semi-naturlig eng i Nordherad, Vågå kommune, Oppland. – *Norsk Inst. Naturforsk. Rapp.* 1047: 1–88.
- Bratli, H., Halvorsen, R., Bryn, A., Arnesen, G., Bendiksen, E., Jordal, J.B., Svalheim, E.J., Vandvik, V., Velle, L.G., Øien, D.-I. & Aarrestad, P.A. 2019. Beskrivelse av kartleggingsenheter i målestokk 1:5000 etter NiN (2.2.0). Utgave 1. – *Nat. Norge (NiN) Kartleggingsveil.* 4: 1–312.
- Bratli, H., Halvorsen, R., Høitomt, T., Ihlen, P.G. & Brynjulvsrud, J.G. 2021. Utvikling av kunnskapsgrunnlaget for beskrivelse av fossesprutsoner i Natur i Norge (NiN). – *Univ. Oslo NatHist. Mus. Rapp.* 99: 1–142.
- Bratli, H., Økland, T., Økland, R.H., Dramstad, W.E., Elven, R., Engan, G., Fjellstad, W., Heegaard, E., Pedersen, O. & Solstad, H. 2006. Patterns of variation in vascular plant species richness and composition in SE Norwegian agricultural landscapes. – *Agric. Ecosyst. Environm.* 114: 270–286.
- Braun-Blanquet, J. 1921. Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. – *Jb. St. Gallen naturw. Ges.* 57: 305–351.
- Braun-Blanquet, J. 1928. Pflanzensoziologie. Gründzuge der Vegetationskunde. – Springer, Berlin.
- Breeuwer, A., Heijmans, M., Robroek, B.J.M., Limpens, J. & Berendse, F. 2008. The effect of increased temperature and nitrogen deposition on decomposition in bogs. – *Oikos* 117: 1258–1268.
- Brudvig, L.A. 2017. Toward prediction in the restoration of biodiversity. – *J. appl. Ecol.* 54: 1013–1017.
- Bruteig, I.E., Austrheim, G. & Norderhaug, A. 2003. Beiting, biologisk mangfold og rovviltforvaltning. Utgreiingar i samband med ny rovviltforvaltning. – *Norsk Inst. Naturforsk. Fagrapp.* 71: 1–65.
- Bryn, A. 2001. Plantemangfold og gjengroing etter nedlagt seterdrift. – *Sau Geit* 6: 46–48.
- Bryn, A. 2006. Vegetation mapping in Norway and a scenario for vegetation changes in a mountain district. – *Geogr. pol.* 79: 41–64.
- Bryn, A. 2008. Recent forest limit changes in south-east Norway: effects of climate change or regrowth after abandoned utilisation? – *Norsk geogr. Tidsskr.* 62: 251–270.

- Bryn, A., Bekkby, T., Dervo, B., Dolan, M. & Halvorsen, R. 2020. Hovedveileder for kartlegging av terrestrisk, limnisk og marin naturvariasjon etter NiN, utgave 1. – Nat. Norge (NiN) Kartleggingsveil., 1: 1–103.
- Bryn, A. & Halvorsen, R. 2015. Veileder for kartlegging av terrestrisk naturvariasjon etter NiN(2.0.2). Veileder versjon 2.0.2a. – Artsdatabanken, Trondheim.
- Bryn, A., Halvorsen, R. & Ullerud, H.A. 2018. Hovedveileder for kartlegging av terrestrisk naturvariasjon etter NiN (2.2.0) – Utgave 1. – Nat. Norge (NiN) Kartleggingsveil. 1: 1–217.
- Bryn, A. & Potthoff, K. 2018. Elevational treeline and forest line dynamics in Norwegian mountain areas – a review. *Landsc. Ecol.* 33: 1225–1245.
- Buch, H. 1947. Über die Wasser- und Mineralstoffversorgung der Moose. II. – *Soc. scient. fenn. Commentes biol.* 20: 16: 1–49.
- Buffington, J.M. & Montgomery, D.R. 2013. Geomorphic classification of rivers. – In: Schroder, J., Wohl, E. & (Red.), *Treatise on geomorphology*, Vol. 9, Academic Press, San Diego, pp. 730–767.
- Burkholder, P.R. 1952. Cooperation and conflict among primitive organisms. – *Am. Scient.* 40: 601–631.
- Børset, O. 1985. Skogskjøtsel. I. Skogøkologi. – Landbruksforlaget, Oslo.
- Cajander, A.K. 1909. Über Waldtypen. – *Acta for. fenn.* 1: 1–175.
- Cajander, A.K. 1921. Über Waldtypen II. I. Über Waldtypen im allgemeinen. – *Acta for. fenn.* 20: 1: 1–41.
- Christensen, A.L. 2002. Det norske landskapet – om landskap og landskapsforståelse i kulturhistorisk perspektiv – Pax, Oslo.
- Collins, S.L., Glenn, S.M. & Roberts, D.W. 1993. The hierarchical continuum concept. – *J. Veg. Sci.* 4: 149–156.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. – *Science* 199: 1302–1310.
- Constable, A.J., Costa, D.P., Schofield, O., Newman, L., Urban Jr, E.R., Fulton, E.A., Melbourne-Thomas, J., Ballerini, T., Boyd, P.W., Brandt, A., de la Mare, W.K., Edwards, M., Eléaume, M., Emerson, L., Fennel, K., Fielding, S., Griffiths, H., Gutt, J., Hindell, M.A., Hofmann, E.E., Jennings, S., La, H.S., McCurdy, A., Mitchell, B.G., Moltmann, T., Muelbert, M., Murphy, E., Press, A.J., Raymond, B., Reid, K., Reiss, C., Rice, J., Salter, I., Smith, D.C., Song, S., Southwell, C., Swadling, K.M., van de Putte, A. & Willis, Z. 2016. Developing priority variables (“ecosystem Essential Ocean Variables” – eEOVs) for observing dynamics and change in Southern Ocean ecosystems. – *J. mar. Syst.* 161: 26–41.
- Cousins, S.A.O., Lindborg, R. & Mattsson, S. 2009. Land use history and site location are more important for grassland species richness than local soil properties. – *Nord. J. Bot.* 27: 483–489.
- Crawford, R.M.M. 1983. Root survival in flooded soils. – In: Gore, A.J.P. (ed.), *Ecosystems of the world*. 4A. Mires: swamp, bog, fen and moor. General studies, Elsevier, Amsterdam, s. 257–283.
- Crawley, M.J. 2013. *The R book*, ed. 2. – Wiley, Chichester.
- Crutzen, P.J. 2002. Geology of mankind. – *Nature* 415: 23.
- Curtis, J.T. & McIntosh, R.P. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. – *Ecology* 32: 476–496.
- Dahl, E. 1957. Rondane: mountain vegetation in South Norway and its relation to the environment. – *Skr. norske Vidensk.-Akad. Oslo mat.-naturvid. Klasse* 1956: 3: 1–374.
- Dahl, E. 1960. Some measures of uniformity in vegetation analysis. – *Ecology* 41: 805–808.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or preservation of favoured races in the struggle for life.* – Murray, London.
- Davies, C.E., Moss, D. & Hill, M.O. 2004. EUNIS habitat classification revised 2004. – <http://eunis.eea.eu.int/related-reports.jsp>, European Environment Agency, Brussel.
- Dawkins, R. 2009. *The greatest show on earth: evidence for evolution.* – Transworld publishers, London.
- de Humboldt, A. & Bonpland, A. 1805. *Géographie des plantes; accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales, fondé sur des mesures exécutées, depuis le dixième degré de latitude*

- boréale jusqu'au dixième degré de latitude australe, pendant les années 1799, 1800, 1801, 1802 et 1803. – Levrault, Schoell et compagnie, Paris.
- Dervo, B.K., Brabrand, Å., Erikstad, L., Halvorsen, R., Mjelde, M., Schartau, A.K. & Zinke, P. 2022. Metodehåndbok. Kartleggingsmetodikk for NiN limnisk med vekt på natursystemet. – Norsk Inst. Naturforsk. Temahefte 84: 1–79.
- Dewey, M. 2002. Deweys desimalklassifikasjon. 5. norske forkortede utgave ved Isabella Kubosch. Bind 1. Hovedtabell. – Nasjonalbiblioteket, Oslo.
- Díaz, S. & Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. – *J. Veg. Sci.* 8: 463–474.
- Diamond, J. 2005. Collapse: how societies choose to fail or succeed. – Viking Press, New York.
- Dinerstein, E., Olson, D., Joshi, A., Wynne, C., Burgess, N.D., Wikramanayake, E., Hahn, N., Palminteri, S., Hedao, P., Noss, R., Hansen, M., Locke, H., Ellis, E.C., Jones, B.G., Barber, C.V., Hayes, R.C., Kormos, C., Martin, V., Crist, E., Sechrest, W., Price, L., Baillie, J.E.M., Weeden, D., Suckling, K., Davis, C., Sizer, N., Moore, R., Thau, D., Birch, T., Potapov, P., Turubanova, S., Tyukavina, A., de Souza, N., Pintea, L., Brito, J.C., Llewellyn, O.A., Miller, A.G., Patzelt, A., Ghazanfar, S.A., Timberlake, J., Klözer, H., Shennan-Farpón, Y., Kindt, R., Lillesø, J.-P.B., van Breugel, P., Graudal, L., Voge, M., Al-Shammari, K.F. & Saleem, M. 2017. An ecoregion-based approach to protecting half the terrestrial realm. – *BioScience* 67: 534–545.
- Dingman, S.L. 2009. Fluvial hydraulics. – Oxford University Press, Oxford.
- Drake, J.A. 1991. Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. – *Am. Nat.* 137: 1–25.
- Du Rietz, G.E. 1921. Zur metodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. – Holzhausen, Wien.
- Du Rietz, G.E. 1932. Vegetationsforschung auf Soziationsanalytischer Grundlage. – I: Abderhalder, E. (Red.), *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*, Urban & Schwarzenberg, Berlin, s. 293–480.
- Du Rietz, G.E. 1936. Classification and nomenclature of vegetation units 1930–1935. – *Svensk bot. Tidskr.* 30: 580–589.
- Du Rietz, G.E. 1945. Om fattigbark- och rikbarksamhällen. – *Svensk bot. Tidskr.* 39: 147–150.
- Du Rietz, G.E. 1954. Sydväxtberg. – *Svensk bot. Tidskr.* 48: 164–187.
- Du Rietz, G.E., Fries, T.C.E. & Tengwall, T.Å. 1918. Vorschlag zur Nomenklatur der Soziologischen Pflanzensoziologie. – *Svensk bot. Tidskr.* 12: 145–170.
- Dunn, C. & Freeman, C. 2011. Peatlands: our greatest source of carbon credits? – *Carbon Mgmt* 2: 289–301.
- Eggeling, W.J. 1947. Observations on the ecology of the Budongo rain forest, Uganda. – *J. Ecol.* 34: 20–87.
- Eidesen, P.B., Arnesen, G., Elven, R. & Sjøli, G. 2018. Kartlegging av Ringhornsdalen, Wijdefjorden: en utforsket arktisk oase. – Svalbards miljøvernfond, Longyearbyen.
- Eldegard, K., Totland, Ø. & Moe, S.R. 2015. Edge effects on plant communities along power line clearings. – *J. appl. Ecol.* 52: 871–880.
- Ellis, E.C. 2015. Ecology in an anthropogenic biosphere. – *Ecol. Monogr.* 85: 287–331.
- Elvebakk, A. & Nilsen, L. 2002. Indre Wijdefjorden med sidefjorder: eit botanisk unikt steppeområde. Rapport til Sysselmannen på Svalbard. – Universitetet i Tromsø, Tromsø.
- Elven, H. & Sjøli, G. (red.) 2021. Kunnskapsstatus for artsmangfoldet i Norge 2020. – Utredn. Artsdatabanken 2021: 1: 1–116.
- Emanuelsson, U. 1988. A model for describing the development of the cultural landscape. – I: Birks, H.H., Birks, H.J.B., Kaland, P.E. & Moe, D. (red.). *The cultural landscape, past, present and future*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, s. 111–122.

- Emanuelsson, U. 2009. Europeiska kulturlandskap: Hur människan format Europas natur. – Formas, Stockholm.
- Engelmark, O. & Hofgaard, A. 1985. Sveriges äldsta tall. – Svensk bot. Tidskr. 79: 415–416.
- Eriksson, O. 1993. The species-pool hypothesis and plant community diversity. – Oikos 68: 371–374.
- Eriksson, O., Cousins, S.A.O. & Bruun, H.H. 2002. Land-use history and fragmentation of traditionally managed grasslands in Scandinavia. – J. Veg. Sci. 13: 743–748.
- Erikstad, L., Uttakleiv, L.A. & Halvorsen, R. 2015. Characterisation and mapping of landscape types, a case study from Norway. – Belgio 2015: 17412: 1–16.
- Erkamo, V. 1958. Kesän 1955 kuivuudesta ja sen vaikutuksesta kasveihin erityisesti Etelä-Suomessa (Deutsches Ref.: Über die Dürre des Sommers 1955 und deres Einwirkung auf die Pflanzen besonders in Südfinnland). – Annls bot. Soc. zool.-bot. fenn. Vanamo 30: 2: 1–45.
- Ferretto, A., Brooker, R., Aitkenhead, M., Matthews, R. & Smith, P. 2019. Potential carbon loss from Scottish peatlands under climate change. – Reg. Environ. Change 19: 2101–2111.
- Fjellstad, W., Dramstad, W. & Huso, B. 2007. 3Q: Jordbrukets kulturlandskap – status og utviklingstrekk. – Dokum. Skog Landsk. 2007: 4: 1–54.
- Flensburg, T. & Malmer, N. 1970. Studies on mire vegetation in the Archaean area of South-Western Götaland (South Sweden). IV. Benthic algae and their distribution on the Åkhult mire. – Bot. Not. 123: 269–299.
- Forman, R.T.T. & Godron, M. 1986. Landscape ecology. – Wiley, New York.
- Fox, J.W. 2013. The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. – Trends Ecol. Evol. 28: 86–92.
- Franklin, J. 2010. Moving beyond static species distribution models in support of conservation biogeography. – Divers. Distrib. 16: 321–330.
- Franklin, J.F., Cromack, K.J., Denison, W., McKee, A., Maser, C., Sedell, J., Swanson, F. & Juday, G. 1981. Ecological characteristics of old-growth douglas-fir forests. – U.S. Dept Agric. For. Serv. Pacif. N.W. Res. Stn gen. tech. Rep. 118: 1–48.
- Fransson, S. 1972. Myrvegetation i sydvästra Värmland. – Acta phytogeogr. suec. 57: 1–133.
- Fredriksen, S., Christie, H. & Sæthre, B.A. 2005. Species richness in macroalgae and macrofauna assemblages on *Fucus serratus* L. (Phaeophyceae) and *Zostera marina* L. (Angiospermae) in Skagerrak, Norway. – Mar. Biol. Res. 1: 2–19.
- Fremstad, E. 1981. Flommarksvegetasjon ved Orkla, Sør-Trøndelag. – Gunneria 38: 1–90.
- Fremstad, E. 1997. Vegetasjonstyper i Norge. – Norsk Inst. Naturforsk. Temahefte 12: 1–279.
- Fremstad, E. & Elven, R. (Red.) 1987. Enheter for vegetasjonskartlegging i Norge. – Økoforsk Utredn. 1.
- Fryirs, K.A. & Brierley, G.J. 2013. Geomorphic analysis of river systems: an approach to reading the landscape. First edition. – Blackwell, London.
- Fægri, K. 1960. Maps of distribution of Norwegian plants. – Univ. Bergen Skr. 26: 1–134.
- Gaines, R.W., Skinner, H.C.W., Foord, E.E., Mason, B. & Rosenzweig, A. (1997). Dana's new mineralogy: the system of mineralogy of James Dwight Dana and Edward Salisbury Dana, ed. 8. Wiley-Interscience, Hoboken, NJ.
- Galten, L. 2008. Karplantefloraen i Engerdal. – Eget forlag, Støren.
- Gams, H. 1918. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. – Vjschr. naturf. Ges. Zürich 63: 293–493.
- Gea-Izquierdo, G., Allen-Díaz, B., San Miguel, A. & Cañellas, I. 2010. How do trees affect spatio-temporal heterogeneity of nutrient cycling in mediterranean annual grasslands? – Ann. For. Sci. 67: 112: 1–11.
- Gerhold, P., Carlucci, M.B., Procheş, Ş. & Prinzing, A. 2018. The deep past controls the phylogenetic structure of present, local communities. – A. Rev. Ecol. Evol. Syst. 49: 477–497.
- Giesecke, T. & Bennett, K.D. 2004. The Holocene spread of *Picea abies* (L.) Karst. in Fennoscandia and adjacent areas. – J. Biogeogr. 31: 1523–1548.

- Gjærevoll, O. 1956. The plant communities of the Scandinavian alpine snow-beds. – K. norske Vidensk. Selsk. Skr. 1956: 1: 1–405.
- Gjærevoll, O. 1966. Vegetasjon i sørberg i Nord-Gudbrandsdalen. – Blyttia 24: 182–187.
- Gjærevoll, O. 1990. Maps of distribution of Norwegian vascular plants. 2. The alpine plants. – Tapir, Trondheim.
- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. – Bull. Torrey bot. Club 53: 7–26.
- Gleason, H.A. 1939. The individualistic concept of the plant association. – Am. Midl. Nat. 21: 92–110.
- Goldberg, D.E. 1990. Components of resource competition in plant communities. – In: Grace, J.B. & Tilman, D. (Ed.), Perspectives on plant competition, Academic Press, San Diego, pp. 27–49.
- Goldberg, D.E. & Landa, K. 1991. Competitive effects and response: hierarchies and correlated traits in the early stages of competition. – J. Ecol. 79: 1013–1030.
- Gray, M. 2004. Geodiversity: valuing and conserving abiotic nature. – Wiley, Chichester.
- Gray, M. 2008a. Geodiversity: the origin and evolution of a paradigm. – Geol. Soc. Lond. Spec. Publs 300: 31–36.
- Gray, M. 2008b. Geodiversity: developing the paradigm. – Proc. Geol. Ass. 119: 287–298.
- Gray, M. 2013. Geodiversity: valuing and conserving abiotic nature, ed. 2. – Wiley, Chichester.
- Grime, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. – Wiley, Chichester.
- Guan, Y., Kang, R. & Liu, J. 2019. Evolution of the field of ecological restoration over the last three decades: a bibliometric analysis. – Rest. Ecol. 27: 647–660.
- Günther, A., Barthelmes, A., Huth, V., Joosten, H., Jurasinski, G., Koebisch, F. & Couwenberg, J. 2020. Prompt rewetting of drained peatlands reduces climate warming despite methane emissions. – Nature Commun 11: 1644: 1–5.
- Gunnarsson, B., Hake, M. & Hultengren, S. 2004. A functional relationship between species richness of spiders and lichens in spruce. – Biodivers. Conserv. 13: 685–693.
- Gurnell, A.M., Bussettini, M., Camenen, B., González del Tánago, M., Grabowski, R.C., Hendriks, D., Henshaw, A., Latapie, A., Rinaldi, M. & Surian, N. 2014. A hierarchical multiscale framework and indicators of hydromorphological processes and forms. Deliverable 2.1, Part 1, of REFORM (REstoring rivers FOR effective catchment Management). – European Commission, Brussel.
- Gustavsson, E. 2007. Grassland plant diversity in relation to historical and current land use. – Acta Univ. agric. suec. 2007: 106: 1–27.
- Gaarder, G. & Wangen, K. 2019. Kartlegging og verdisetting av naturtyper. – In: Ingierd, I.H., Bay-Larsen, I. & Hauge, K.H. (Red.), Interessekonflikter i forskning, Cappelen Damm Akademisk, Oslo, pp. 191–214.
- Hæggström, C.-A. 1983. Vegetation and soil of the wooded meadows in Nåtö, Åland. – Acta bot. fenn. 120: 1–66.
- Hafsten, U. 1992. The immigration and spread of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in Norway. – Norsk geogr. Tidsskr. 46: 121–158.
- Halvorsen, R. 2012. A gradient analytic perspective on distribution modelling. – Sommerfeltia 35: 1–165.
- Halvorsen, R. (red.) 2015. Grunnlag for typeinndeling av natursystem-nivået i NiN – analyser av generaliserte artslistedatasett. – Nat. Norge (NiN) Artik. 2: 1–283.
- Halvorsen, R., Andersen, T., Blom, H.H., Elvebakk, A., Elven, R., Erikstad, L., Erikstad, L., Gaarder, G., Moen, A., Mortensen, P.B., Norderhaug, A., Nygaard, K., Thorsnes, T. & Ødegaard, F. 2009. Naturtyper i Norge (NiN) – Teoretisk grunnlag, prinsipper for inndeling og definisjoner. – NatTyper Norge Vers. 1 Artik. 1: 1–210.
- Halvorsen, R. & Bratli, H. 2019 [2018]. Veileder for beskrivelsessystemet i kartlegging av terrestrisk naturvariasjon etter NiN (2.2.0) – tilpasset målestokk 1:5 000 og 1:20 000 – utgave 1. – Nat. Norge (NiN) Artik. 11: 1–218.

- Halvorsen, R., Bratli, H. & Wollan, A.K. 2019c. Vegetasjonundersøkelser av boreal barskog i Solhomfjell 2018. – Norsk Inst. Naturforsk. Rapp. 1692: 46–79.
- Halvorsen, R., Bryn, A. & Erikstad, L. 2015a. NiNs systemkjerne – teori, prinsipper og inndelingskriterier. – Nat. Norge (NiN) Artik. 1: 1–328.
- Halvorsen, R., Bryn, A. & Erikstad, L. 2019a [2016]. NiN systemkjerne – teori, prinsipper og inndelingskriterier. Versjon 2.2. – Nat. Norge (NiN) SystDokumn 1: 1–291.
- Halvorsen, R., Mazzoni, S., Bratli, H., Engan, G., Fjeldstad, H., Gaarder, G., Larsen, B.H. & Nordbakken, J.-F. 2011. Utprøving av NiN versjon 1.0 som naturtypekartleggingssystem. – Univ. Oslo NatHist. Mus. Rapp. 11: 11–98.
- Halvorsen, R., Medarbeidere & Samarbeidspartnere 2015b. NiN – typeinndeling og beskrivelsessystem for natursystemnivået. – Nat. Norge (NiN) Artik. 3: 1–510.
- Halvorsen, R., Medarbeidere & Samarbeidspartnere 2019b [2016]. NiN – typeinndeling og beskrivelsessystem for natursystemnivået. – Nat. Norge (NiN) SystDokumn 3: 1–525.
- Halvorsen, R. & Skarpaas, O. 2022. Skogens dynamikk, struktur og arts mangfold – bakgrunnskunnskap for en ny beskrivelse av skogbestandsdynamikk i NiN. 1. Innledning: Behovet for en konsistent og omforent beskrivelse av skogdynamikk. – NatHist. Mus. Rapp. 111: 13–20.
- Halvorsen, R., Skarpaas, O., Bryn, A., Bratli, H., Erikstad, L., Simensen, T. & Lieungh, E. 2020. Towards a systematics of ecodiversity: the EcoSyst framework. – Global Ecol. Biogeogr. 29: 1887–1906.
- Halvorsen, R., Wollan, A.K., Bryn, A., Bratli, H. & Horvath, P. 2021. Naturtypekart etter NiN for området omkring Veia (Nedre Eiker og Øvre Eiker, Buskerud). – Univ. Oslo NatHist. Mus. Rapp. 100: 1–120.
- Hamberg, L., Lehtvähvirta, S. & Kotze, D.J. 2009. Forest edge structure as a shaping factor of understorey vegetation in urban forests in Finland. For. Ecol. Mgmt 257: 712–722.
- Hamre, L.N., Domaas, S.T., Austad, I. & Rydgren, K. 2007. Analyses of land-cover and structural changes in a western Norwegian cultural landscape since 1865, using an old cadastral map and a field survey of the present landscape. – Landsc. Ecol. 22: 1563–1574.
- Hanski, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. – Oikos 38: 210–221.
- Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Lienkaemper, G.W., Cromach, K.J. & Cummins, K.W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. – Adv. ecol. Res. 15: 133–302.
- Harper, J.L. & Hawksworth, D.L. 1994. Biodiversity: measurement and estimation. Preface. – Phil. Trans. r. Soc. Lond. Ser. B 345: 5–12.
- Harper, J.L. & White, J. 1974. The demography of plants. – A. Rev. Ecol. Syst. 5: 419–463.
- Hassel, K., Kyrkjeeide, M.O., Yousefi, N., Prestø, T., Stenøien, H.K., Shaw, J.A. & Flatberg, K.I. 2018. *Sphagnum divinum* (sp. nov.) and *S. medium* Limpr. and their relationship to *S. magellanicum* Brid. – J. Bryol. 40: 197–222.
- Hazen, R.M. & Morrison, S.M. 2022. On the paragenetic modes of minerals: a mineral evolution perspective. – Am. Mineralogist 107: 1262–1287.
- Hazen, R.M., Morrison, S.M., Krivovichev, S.V. & Downs, R.T. 2022. Lumping and splitting: toward a classification of mineral natural kinds. – Am. Mineralogist 107: 1288–1301.
- Hesjedal, O. 1973. Vegetasjonskartlegging. – Landbruksbokhandelen, Ås.
- Hesselbarth, M.H.K., Sciaini, M., With, K.A., Wiegand, K. & Nowosad, J. 2019. *landscapemetrics*: an open-source R tool to calculate landscape metrics. – Ecography 42: 1648–1657.
- Hey, J. 2006. On the failure of modern species concepts. – Trends Ecol. Evol. 21: 447–450.
- Hill, M.O. 1979. DECORANA – A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. – Cornell University, Ithaca, New York, USA.

- Hill, M.O. & Gauch, H.G., Jr 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. – *Vegetatio* 42: 47–58.
- Hilmo, O. & Holien, H. 2002. Epiphytic lichen response to the edge environment in a boreal *Picea abies* forest in central Norway. – *Bryologist* 105: 48–56.
- Hirzel, A.H. & Le Lay, G. 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. – *J. appl. Ecol.* 45: 1372–1381.
- Hjulström, F. 1935. Studies on the morphological activity of rivers as illustrated by the River Fyris. – *Bull. geol. Instn Univ. Uppsala* 25: 221–527.
- Hobbs, R.J. & Cramer, V.A. 2008. Restoration ecology: interventionist approaches for restoring and maintaining ecosystem function in the face of rapid environmental change. – *A. Rev. Environm. Resour.* 33: 39–61.
- Hofgaard, A. 1993. Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. – *J. Veg. Sci.* 4: 601–608.
- Hultén, E. & Fries, M. 1986. Atlas of North European vascular plants north of the Tropic of Cancer. I–III. – Koeltz, Königstein.
- Hutchings, M.J. 1997. The structure of plant populations. – In: Crawley, M.J. (Ed.), *Plant ecology*, Blackwell, Oxford, pp. 325–358.
- Hutchinson, G.E. 1957a. A treatise on limnology. I. Geography, physics, and chemistry. – Wiley, New York.
- Hutchinson, G.E. 1957b. Concluding remarks. – *Cold Spring Harbor Symp. quantve Biol.* 22: 415–427.
- Huxley, J. 1942. *Evolution: the modern synthesis*. – Allen & Unwin, London.
- Hylander, K., Jonsson, B.G. & Nilsson, C. 2002. Evaluating buffer strips along boreal streams using bryophytes as indicators. – *Ecol. Appl.* 12: 797–806.
- Hytteborn, H., Packham, J.R. & Verwijst, T. 1987. Tree population dynamics, stand structure and species composition in the montane virgin forest of Vallibäcken, northern Sweden. – *Vegetatio* 72: 3–19.
- Jackson, S.T. & Sax, D.F. 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. – *Trends Ecol. Evol.* 25: 153–160.
- Jakobsson, S., Plue, J., Cousins, S.A.O. & Lindborg, R. 2019. Exploring the effects of pasture trees on plant community patterns. – *J. Veg. Sci.* 30: 809–820.
- Jelinski, D.E. & Wu, J. 1996. The modifiable areal unit problem and implications for landscape ecology. – *Landsc. Ecol.* 11: 129–140.
- Jennings, M.D., Faber-Langendoen, D., Loucks, O.L., Peet, R.K. & Roberts, D. 2009. Standards for associations and alliances of the U.S. National Vegetation Classification. – *Ecol. Monogr.* 79: 173–199.
- Johansson, C.E. (red.), Alapassi, M., Andersen, S., Erikstad, L., Geirsson, K., Jansson, A. & Suominen, V. 2001. *Geodiversitet i nordisk naturvård*. – *Nord* 2000: 8: 1–149.
- Jones, A., Montanarella, L., Stolbovoy, V., Broll, G., Tarnocai, C., Spaargaren, O. & Ping, C.-L. 2010. *Soil atlas of the northern circumboreal region*. – European Commision, Joint Research Centre, Brussels.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. – *Oikos* 69: 373–386.
- Joosten, H., Tanneberger, F., Moen, A. & (eds.) 2017. *Mires and peatlands of Europe: status, distribution and conservation*. – Schweizerbart, Stuttgart.
- Jordan, T.H., Ashley, G.M., Barton, M.D., Burges, S.J., Farley, K.A., Freeman, K.A., Jeanloz, R., Marshall, C.R., Orcutt, J.A., Richter, F.M., Royden, L.H., Scholz, C.H., Tyler, N. & Wilding, L.P. 2001. *Basic research opportunites in earth science*. – National Academy Press, Washington, D.C.
- Jørgensen, P., Sørensen, R. & Prestvik, O. 2013. *Norske jordarter*. – Bioforsk, Ås.
- Kalela, A. 1954. Zur Stellung der Waldtypen im System der Pflanzengesellschaften. – *Vegetatio* 5–6: 50–62.

- Kalliola, R. 1939. Pflanzensoziologische Untersuchungen in der Alpinen Stufe Finnish-Lapplands. – *Annls bot. Soc. zool.-bot. fenn. Vanamo* 13: 2: 1–328.
- Kielland-Lund, J. 1981. Die Waldgesellschaften SO-Norwegens. – *Phytocoenologia* 9: 53–250.
- Killingbeck, K.T. 1986. The terminological jungle revisited: making a case for use of the term resorption. – *Oikos* 46: 263–264.
- Kjekstad, E. 2013. Et Bygde-Norge uten 'kunstmark'. – *Nationen* 9. september 2013: 3.
- Klanderud, K. & Birks, H.J.B. 2003. Recent increases in species richness and shifts in altitudinal distributions of Norwegian mountain plants. – *Holocene* 13: 1–6.
- Kling, J. 2016. Vattendragsmorfologi. – Upubl. manuskript.
- Koskinen, M., Maanavilja, L., Nieminen, M., Minkkinen, K. & Tuittila, E.-S. 2016. High methane emissions from restored Norway spruce swamps in southern Finland over one growing season. – *Mires Peat* 17: 2: 1–13.
- Kull, K. & Zobel, K. 1991. High species richness in an Estonian wooded meadow. – *J. Veg. Sci.* 2: 711–714.
- Kullman, L. 1979. Change and stability in the altitude of the birch tree-limit in the southern Swedish Scandes 1915–1975. – *Acta phytogeogr. Suec.* 65: 1–121.
- Kvamsdal, L.O. 2017. Alfabetisk liste over mineraler funnet i Norge. – In: Garmo, T.T. & Selbekk, R.S. (Ed.), *Norsk mineralbok*, Fossheim Steinsenter, Lom, pp. 325–343.
- Larsson, J.Y. & Hylen, G. 2007. Skogen i Norge. Statistikk over skogforhold og skogressurser i Norge registrert i perioden 2000–2004. – *Viten Skog Landsk.* 2007: 1: 1–91.
- Lawler, J.J., Ackerly, D.D., Albano, C.M., Anderson, M.G., Dobrowski, S.Z., Gill, J.L., Heller, N.E., Pressey, R.L., Sanderson, E.W. & Weiss, S.B. 2015. The theory behind, and the challenges of, conserving nature's stage in a time of rapid change. – *Conserv. Biol.* 29: 618–629.
- Lawton, J.H. 1999. Are there general laws in ecology? – *Oikos* 84: 177–192.
- Lennartsson, T. & Svensson, R. 1996. Patterns in the decline of three species of *Gentianella* (Gentianaceae) in Sweden, illustrating the deterioration of semi-natural grasslands. – *Symb. bot. upsal.* 31: 3: 170–184.
- Lidmar-Bergström, K. 2020. The major landforms of the bedrock of Sweden – with a view on the relationships between physical geography and geology. – *Geogr. Annlr Ser. A phys. Geogr.* 102: 1–11.
- Lindborg, R. & Eriksson, O. 2004. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. – *Ecology* 85: 1840–1845.
- Lindgaard, A., Henriksen, S. & (eds.) 2011. Norsk rødliste for naturtyper 2011. – Artsdatabanken, Trondheim.
- Linnæi [von Linné; Linnaeus], C. (1753). *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. Salvius, Holmiae [Stockholm].
- Liu, H.Y., Økland, T., Halvorsen, R., Gao, J.X., Liu, Q.R., Eilertsen, O. & Bratli, H. 2008. Gradient analyses of forests ground vegetation and its relationships to environmental variables in five subtropical forest areas, S and SW China. – *Sommerfeltia* 32: 1–196.
- Locke, H. 2013. Nature needs half: a necessary and hopeful new agenda for protected areas. – *Parks* 19: 2: 13–22.
- Loreau, M., Mouquet, N. & Holt, R.D. 2003. Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. – *Ecol. Letters* 6: 673–679.
- Losvik, M.H. 2000. The effect of an increasing tree canopy on hay meadow vegetation in south-west Norway. – *Norsk geogr. Tidsskr.* 54: 65–73.
- Lundqvist, J. 1968. Plant cover and environment of steep hillsides in Pite Lappmark. – *Acta phytogeogr. suec.* 53: 1–153.

- Lyngstad, A., Moen, A., Halvorsen, R. & Øien, D.-I. 2023. Beskrivelse av torvmassivenheter. Kunnskapsgrunnlag for NiN versjon 3.0. – Norg. tekn.-naturvit. Univ. VitenskMus. Rapp. 2023: 4: 1–102.
- Löffler, J., Lundberg, A., Rössler, O., Bräuning, A., Jung, G., Pape, R. & Wundram, D. 2004. The alpine treeline under changing land use and changing climate: approach and preliminary results from continental Norway. – Norsk geogr. Tidsskr. 58: 183–193.
- McGarigal, K. & Marks, B.J. 1995. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. – U.S. Dept Agric. For. Serv. Pacif. NW Res. Stn. gen. tech. Rep. 351: 1–122.
- McGill, B.J. 2010. Matters of scale. – Science 328: 575–576.
- McHarg, I.L. 1969. Design with nature. – Natural History Press, Garden City, N.Y.
- McInerny, G.J. & Etienne, R.S. 2012. Ditch the niche – is the niche a useful concept in ecology or species distribution modelling? – J. Biogeogr. 39: 2096–2102.
- McIntosh, R.P. 1967. The continuum concept of vegetation. – Bot. Rev. 33: 130–187.
- Magga, O.H. & Mattsson Magga, L. 2013. Sørsamisk snøterminologi: snømengde, snøkvalitet og skare. – Saemien Sitje Årb. 11: 73–82.
- Malmer, N. 1962. Studies on mire vegetation in the Archaean area of Southwestern Götaland (South Sweden). I. Vegetation and habitat conditions on the Åkhult mire. – Opera bot. 7: 1: 1–322.
- Mathiassen, G. & Økland, R.H. 2007. Relative importance of host tree species and environmental gradients for epiphytic species composition, exemplified by pyrenomycetes s. lat. (Ascomycota) on *Salix* in central north Scandinavia. – Ecography 30: 251–263.
- Mathiesen, B. 1987. Floraen i Øvre Eiker. – Eget forlag, Hokksund.
- Matless, D. 2002. The properties of landscape. – In: Anderson, K., Domosh, M., Pile, S. & Thrift, N. (Ed.), Handbook of cultural geography, Sage, London, pp. 227–232.
- Matthews, J.A. 1979a. The vegetation of the Storbreen gletschervorfeld, Jotunheimen, Norway. I. Introduction and approaches involving classification. – J. Biogeogr. 6: 17–47.
- Matthews, J.A. 1979b. The vegetation of the Storbreen gletschervorfeld, Jotunheimen, Norway. II. Approaches involving ordination and general conclusions. – J. Biogeogr. 6: 133–167.
- Mayr, E. 1988. Toward a new philosophy of biology. – Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Metsävainio, K. 1931. Untersuchungen über das Wurzelsystem der Moorpflanzen. – Annls bot. Soc. zool.-bot. fenn. Vanamo 1: 1–422.
- Mills, S.J., Hatert, F., Nickel, E.H. & Ferraris, G. 2009. The standardisation of mineral group hierarchies: application to recent nomenclature proposals. Eur. J. Mineral., 21: 1073–1080.
- Minchin, P.R. 1989. Montane vegetation of the Mt. Field massif, Tasmania: a test of some hypotheses about properties of community patterns. – Vegetatio 83: 97–110.
- Mitchell, R., J., Auld, M.H.D., le Duc, M.G. & Marrs, R.H. 2000. Ecosystem stability and resilience: a review of their relevance for the conservation management of lowland heaths. – Perspect. Pl. Ecol. Evol. Syst. 3: 142–160.
- Mithen, R., Harper, J.L. & Weiner, J. 1984. Growth and mortality of individual plants as a function of 'available area'. – Oecologia 62: 57–60.
- Moen, A. 1973. Landsplan for myrreservater i Norge. – Norsk geogr. Tidsskr. 27: 173–193.
- Moen, A. 1990. The plant cover of the boreal uplands of Central Norway. I. Vegetation ecology of Sølendet nature reserve; haymaking fens and birch woodlands. – Gunneria 63: 1–451.
- Moen, A. 1995. The Norwegian national plan for mire nature reserves: methods, criteria and results. – Gunneria 70: 159–176.
- Moen, A. 1998. Nasjonalatlas for Norge: Vegetasjon. – Statens Kartverk, Hønefoss.
- Mork, E. & Heiberg, H.H.H. 1937. Om vegetasjonen i Hirkjølen forsøksområde. – Meddr norske SkogforsVeser 5: 614–684.

- Mucina, L., Bültmann, H., Dierßen, K., Theurillat, J.-P., Raus, T., Čarni, A., Šumberová, K., Willner, W., Dengler, J., Gavilán García, R., Chytrý, M., Hájek, M., di Pietro, R., Iakushenko, D., Pallas, J., Daniëls, F.J.A., Bergmeier, E., Santos Guerra, A., Ermakov, N., Valachovič, M., Schaminée, J.H.J., Lysenko, T., Didukh, Y.P., Pignatti, S., Rodwell, J.S., Capelo, J., Weber, H.E., Solomeshch, A., Dimopoulos, P., Aguiar, C., Hennekens, S.M. & Tichý, L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. – *Appl. Veg. Sci.* 19: 3–264.
- Murphy, M.A., Evans, J.S., Cushman, S.A. & Storfer, A. 2008. Representing genetic variation as continuous surfaces: an approach for identifying spatial dependency in landscape genetic studies. – *Ecography* 31: 685–697.
- Myklebust, I. & Halvorsen, R. 2013. Om begrepet 'kunstmark'. – *Nationen* 17. september 2013: 19.
- Naveh, Z. 1994. From biodiversity to ecodiversity: a landscape ecology approach to conservation and restoration. – *Rest. Ecol.* 2: 180–189.
- Nekola, J.C. & White, P.S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. – *J. Biogeogr.* 26: 867–878.
- Niemelä, J., Ranta, E. & Haila, Y. 1985. Carabid beetles in lush forest patches on the Åland Islands, south-west Finland: an island-mainland comparison. – *J. Biogeogr.* 12: 109–120.
- Niemelä, T., Wallenius, T. & Kotiranta, H. 2002. The kelo tree, a vanishing substrate of specified wood-inhabiting fungi. – *Pol. bot. J.* 47: 91–101.
- Nilsson, S.G. & Nilsson, I.N. 2004. Biologisk mångfald i Linnés hembygd i Småland. 4. Kärlväxtfloran och dess förändring i Stenbrohults socken. – *Svensk bot. Tidskr.* 98: 65–160.
- Noble, D. 2015. Evolution beyond neo-Darwinism: a new conceptual framework. – *J. exp. Biol.* 218: 7–13.
- Norderhaug, A. 1988. Urterike slåtteeenger i Norge. Rapport fra forprosjekt. – *Økoforsk Utredn.* 1988: 3: 1–92.
- Norderhaug, A. 1996. Hay meadows: biodiversity and conservation. – Fil. dr. Thesis, Univ. Göteborg, unpubl., Göteborg.
- Norderhaug, A., Austad, I., Hauge, L. & Kvamme, M. (Red.) 1999. Skjøtselsboka for kulturlandskap og gamle norske kulturmarker. – Valdres Trykkeri, Fagernes.
- Norderhaug, A., Bele, B., Bratli, H. & Stabbetorp, O. 2010. Naturindeks for Norge 2010: Åpent lavland. – *Dir. Naturforv. Utredn.* 2010: 3: 70–78.
- Norderhaug, K.M. & Christie, H. 2007. Reetablering av tareskog i områder av midt-Norge som tidligere har vært beitet av kråkebolle. – *Norsk Inst. Vannforsk. Rapp.* 5516: 1–20.
- Norderhaug, K.M. & Christie H.C. 2009 Sea urchin grazing and kelp re-vegetation in the NE Atlantic. – *Mar. Biol. Res.* 5: 515–528.
- Nordhagen, R. 1920. Om nomenklatur og begrepsdannelse i plantesociologien. – *Nyt Mag. Naturvid.* 57: 17–128.
- Nordhagen, R. 1928. Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes. – *Skr. norske Vidensk.-Akad. Oslo mat.-naturvid. Klasse* 1927: 1: 1–612.
- Nordhagen, R. 1924. Om homogenitet, konstans og minimiareal. – *Nyt Mag. Naturvid.* 61: 1–51.
- Nordhagen, R. 1943. Sikilsdalen og Norges fjellbeiter. – *Bergens Mus. Skr.* 22: 1–607.
- Noss, R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. – *Conserv. Biol.* 4: 355–364.
- Nybø, S., Arneberg, P., Framstad, E., Ims, R.A., Lyngstad, A., Schartau, A.K., Sickel, H.K., Sverdrup-Thygeson, A., & Vandvik, V. 2017. Fagsystem for fastsetting av god økologisk tilstand – forslag fra et ekspertråd. – *Ekspertrådet for økologisk tilstand, Trondheim.*
- Nybø, S., Certain, G. & Skarpaas, O. 2010. Naturindeks for Norge 2010: Naturindeks, hovedresultater og kunnskapsbehov. – *Dir. Naturforv. Utredn.* 2010: 3: 9–24.

- O'Neill, R.V., DeAngelis, D.L., Waide, J.B. & Allen, T.F.H. 1986. A hierarchical concept of ecosystems. – Princeton University Press, Princeton, N, J.
- Oksanen, J. & Minchin, P.R. 2002. Continuum theory revisited: what shape are species responses along ecological gradients? – *Ecol. Modelling* 157: 119–129.
- Ohlson, M. & Dahlberg, B. 1991. Rate of peat increment in hummock and lawn communities on Swedish mires during the last 150 years. – *Oikos* 61: 369–378.
- Ohlson, M. & Økland, R.H. 1998. Spatial variation in rates of carbon and nitrogen accumulation in a boreal bog. – *Ecology* 79: 2745–2758.
- Ohlson, M., Økland, R.H., Nordbakken, J.-F. & Dahlberg, B. 2001. Fatal interactions between Scots pine and *Sphagnum* mosses in bog ecosystems. – *Oikos* 94: 425–432.
- Olsen, H., Svendgård-Stokke, S. & Hofmeister, F. 2012. Jordsmonnsskartlegging. – Fakta Skog Landskap 2012: 12: 1–2.
- Openshaw, S. & Taylor, P.J. 1979. A million or so correlation coefficients: three experiments on the modifiable areal unit problem. – In: Wrigley, N. (Ed.), *Statistical applications in the spatial sciences*, Pion, London, pp. 127–144.
- Osborn, L. 2022. Number of species identified on Earth. – *Curr. Res.*
(<https://www.currentresults.com/Environment-Facts/Plants-Animals/number-species.php>)
- Osvald, H. 1923. Die Vegetation des Hochmoores Komosse. – *Svenska växtsociol. Sällsk. Handl.* 1: 1–436.
- Osvald, H. 1964. Äng är åkers moder. Några drag ur ängskötselns historia. – *Bygd Nat. Årsb.* 1964: 48–57.
- Päivänen, J. 1966. Sateen jakaantuminen erilaisissa metsiköissä (Eng. summ.: The distribution of rainfall in different types of forest stands). – *Silva fenn.* 119: 1–37.
- Paine, R.T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. – *Am. Nat.* 103: 91–93.
- Parks, K.E. & Mulligan, M. 2010. On the relationship between a resource based measure of geodiversity and broad scale biodiversity patterns. – *Biodivers. Conserv.* 19: 2751–2766.
- Parry, G.D. 1981. The meanings of r- and K-selection. – *Oecologia* 48: 260–264.
- Pearson, K. 1901. On lines and planes of closest fit to systems of points in space. – *Phil. Mag.* 6. Ser. 2: 559–572.
- Pedersen, B. 1990. Distributional patterns of vascular plants in Fennoscandia: a numerical approach. – *Nord. J. Bot.* 10: 163–189.
- Pereira, H.M., Ferrier, S., Walters, M.B., Geller, G.N., Jongman, R.H.G., Scholes, R.J., Bruford, M.W., Brummitt, N.A., Butchard, S.H.M., Cardoso, A.C., Coops, N.C., Dulloo, E., Faith, D.P., Freyhof, J., Gregory, R.D., Heip, C., Höft, R., Hurtt, G., Jetz, W., Karp, D.S., McGeoch, M.A., Obura, D., Onoda, Y., Pettorelli, N., Reyers, B., Sayre, R., Scharlemann, J.P.W., Stuart, S.N., Turak, E., Walpole, M. & Wegmann, M. 2013. Essential biodiversity variables. – *Science* 339: 277–278.
- Perring, M.P., Standish, R.J., Price, J.N., Craig, M.D., Erickson, T.E., Ruthrof, K.X., Whiteley, A.S., Valentine, L.E. & Hobbs, R.J. 2015. Advances in restoration ecology: rising to the challenges of the coming decades. – *Ecosphere* 6: 131: 1–25.
- Pettorelli, N., Wegmann, M., Skidmore, A., Múcher, S., Dawson, T.P., Fernandez, M., Lucas, R., Schaepman, M.E., Wang, T., O'Connor, B., Jongman, R.H.G., Kempeneers, P., Sonnenschein, R., Leidner, A.K., Böhm, M., He, K.S., Nagendra, H., Dubois, G., Fatoyinbo, T., Hansen, M.C., Paganini, M., de Klerk, H.M., Asner, G.P., Kerr, J.T., Estes, A.B., Schmeller, D.S., Heiden, U., Rocchini, D., Pereira, H.M., Turak, E., Fernandez, N., Lausch, A., Cho, M.A., Alcaraz-Segura, D., McGeoch, M.A., Turner, W., Mueller, A., St-Louis, V., Penner, J., Vihervaara, P., Belward, A., Reyers, B. & Geller, G.N. 2016. Framing the concept of satellite remote sensing essential biodiversity variables: challenges and future directions. – *Remote Sensing Ecol. Conserv.* 2: 122–131.
- Phillips, J.D. 2007. The perfect landscape. – *Geomorphology* 84: 159–169.

- Preston, F.W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. – *Ecology* 43: 185–215, 410–432.
- Proffitt, D.R. 1993. A hierarchical approach to perception. – *Adv. Psychol.* 99: 75–111.
- Pulliam, H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. – *Am. Nat.* 132: 652–661.
- Purves, D.W. & Law, R. 2002. Fine-scale spatial structure in a grassland community: quantifying the plant's eye view. – *J. Ecol.* 90: 121–129.
- Puschmann, O. 2005. Nasjonalt referansesystem for landskap. – Norsk Inst. Jord- Skogkartlegging Rapp. 2005: 10: 1–196.
- Puschmann, O., Dramstad, W. & Hoel, R. 2006. Tilbakeblikk – norske landskap i endring. – Tun, Oslo.
- Pykälä, J. 2000. Mitigating human effects on European biodiversity through traditional animal husbandry. – *Conserv. Biol.* 14: 705–712.
- Pykälä, J. 2007. Maintaining plant species richness by cattle grazing: mesic semi-natural grasslands as focal habitats. – *Publs Bot. Univ. Helsinki* 36: 1–37.
- Raunkjær, C. 1918. Recherches statistiques sur les formations végétales. – *Biol. Meddr k. Vidensk. Selsk.* 1: 1–80.
- Rekdal, Y. & Larsson, J.Y. 2005. Veiledning i vegetasjonskartlegging M 1:20 000 – 50 000. – Norsk Inst. Jord- Skogkartlegging Rapp. 2005: 5: 1–108.
- Ramberg, I.B., Bryhni, I., Nøttvedt, A. & (eds.) 2007. Landet blir til. Norges geologi, ed. 2. – Norsk geologisk forening, Trondheim.
- Reitalu, T., Helm, A., Pärtel, M., Bengtsson, K., Gerhold, P., Rosén, E., Takkis, K., Znamenskiy, S. & Prentice, H.C. 2014. Determinants of fine-scale plant diversity in dry calcareous grasslands within the Baltic Sea region. – *Agric. Ecosyst. Environm.* 182: 59–68.
- Reitalu, T., Purschke, O., Johansson, L.J., Hall, K., Sykes, M.T. & Prentice, H.C. 2012. Responses of grassland species richness to local and landscape factors depend on spatial scale and habitat specialization. – *J. Veg. Sci.* 23: 41–51.
- Reitalu, T., Sykes, M.T., Johansson, L.J., Lonn, M., Hall, K., Vandewalle, M. & Prentice, H.C. 2009. Small-scale plant species richness and evenness in semi-natural grasslands respond differently to habitat fragmentation. – *Biol. Conserv.* 142: 899–908.
- Richter, D.D., Billings, S.A., Groffman, P.M., Kelly, E.F., Lohse, K.A., McDowell, W.H., White, T.S., Anderson, S., Baldocchi, D.D., Banwart, S., Brantley, S., Braun, J.J., Brecheisen, Z.S., Cook, C.W., Hartnett, H.E., Hobbie, S.E., Gaillardet, J., Jobbagy, E., Jungkunst, H.F., Kazanski, C.E., Krishnaswamy, J., Markewitz, D., O'Neill, K., Riebe, C.S., Schroeder, P., Siebe, C., Silver, W.L., Thompson, A., Verhoef, A. & Zhang, G. 2018. Ideas and perspectives: strengthening the biogeosciences in environmental research networks. – *Biogeosciences* 15: 4815–4832.
- Rinde, E., Storeid, S.-E., Bakkestuen, V., Bekkby, T., Erikstad, L. & Longva, O. 2004. Modellering av utvalgte marine naturtyper og EUNIS-klasser. – Norsk Inst. Naturforsk. Oppdragsmeld. 807: 1–33.
- Robinson, R.A. & Sutherland, W.J. 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. – *J. appl. Ecol.* 39: 157–176.
- Rolstad, J., Framstad, E., Gundersen, V. & Storaunet, K.O. 2002. Naturskog i Norge. Definisjoner, økologi og bruk i norsk skog- og miljøforvaltning. – *Akt. Skogforsk.* 2002: 1: 1–53.
- Rolstad, J., Rolstad, E. & Groven, R. 1996. Nordens eldste gran? – *Blyttia* 54: 7–8.
- Romell, L.G. 1935. Ecological problems of the humus layer in the forest. – *Corn. Univ. agr. Exp. Stn Mem.* 170: 1–28.
- Root, R. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. – *Ecol. Monogr.* 37: 317–350.
- Rotherham, S. 1967. Immune surfaces of eggs of a parasitic insect. – *Nature* 214: 700.

- Ruggiero, M.A., Gordon, D.P., Orrell, T.M., Bailly, N., Boutgoin, T., Brusca, R.C., Cavalier-Smith, T., Guiry, M.D. & Kirk, P.M. 2015. A higher level classification of all living organisms. – PLoS ONE 10: e0119248: 1–60.
- Ryberg, M. 1968. Vegetationen, floran och förändringarna i landskapet –Sveriges Natur Årsb. 59: 139–168.
- Rydgren, K., Cronberg, N. & Økland, R.H. 2006. Factors influencing reproductive success in the clonal moss, *Hylocomium splendens*. – Oecologia 147: 445–454.
- Rydgren, K., Auestad, I., Halvorsen, R., Hamre, L.N., Jongejans, E., Töpper, J.P. & Sulavik, J. 2020. Assessing restoration success by predicting time to recovery—but by which metric? – J. appl. Ecol. 57: 390–401.
- Rydgren, K., Auestad, I., Hamre, L.N., Hagen, D., Rosef, L. & Skjerdal, G. 2016. Long-term persistence of seeded grass species: an unwanted side effect of ecological restoration. – Environm. Sci. Pollut. Res. 23: 13591–13597.
- Rydgren, K., Halvorsen, R., Töpper, J.P., Auestad, I., Hamre, L.N., Jongejans, E. & Sulavik, J. 2019. Advancing restoration ecology: a new approach to predict time to recovery. – J. appl. Ecol. 56: 225–234.
- Rydgren, K., Økland, R.H. & Økland, T. 2003. Species response curves along environmental gradients: a case study from SE Norwegian swamp forests. – J. Veg. Sci. 14: 869–880.
- Rydin, H. 1986. Competition and niche separation in Sphagnum. – Can. J. Bot. 64: 1817–1824.
- Rydin, H. 1993. Mechanisms of interactions among Sphagnum species along water-level gradients. – Adv. Bryol. 5: 153–185.
- Røsberg, I. & Øvstedal, D.O. 1987. Phytosociology and soil properties of *Corylus avellana* coppices on the coast of western Norway. – Nord. J. Bot. 7: 169–185.
- Røyraane, E. & Apneseth, O. 2014. Norges låver. – Skald, Leikanger.
- Sakshaug, E., Bjørge, A., Gulliksen, B., Loeng, H. & Mehlum, F. (red.) 1994. Økosystem Barentshavet. – Universitetsforlaget Oslo.
- Šantl-Temkiv, T., Amato, P., Casamayor, E.O., Lee, P.K.H. & Pointing, S.B. 2022. Microbial ecology of the atmosphere. – FEMS Microbiol. Rev. 46: 4: 1–18.
- Schaaf, A.A., Ruggera, R.A., Vivanco, C.G., Tallei, E., Benavidez, A., Albanesi, S., Rivera, L.O. & Politi, N. 2020. Tree use, niche breadth and overlap for excavation by woodpeckers in subtropical piedmont forests of northwestern Argentina. – Acta ornithol. 55: 111–119.
- Schaetzl, R.J., Burns, S.F., Johnson, D.L. & Small, T.W. 1989. Tree uprooting: review of impacts on forest ecology. – Vegetatio 79: 165–176.
- Schimper, A.F.W. 1898. Pflanzen-geographie auf physiologischer Grundlage. – Fischer, Jena.
- Schrodt, F., Bailey, J.J., Kissling, W.D., Rijdsdijk, K.F., Seijmonsbergen, A.C., van Ree, D., Hjort, J., Lawley, R.S., Williams, C.N., Anderson, M.G., Beier, P., van Beukering, P., Boyd, D.S., Brilha, J., Carcavilla, L., Dahlin, K.M., Gill, J.C., Gordon, J.E., Gray, M., Grundy, M., Hunter, M.L., Lawler, J.J., Monge-Gazunas, M., Royse, K.R., Stewart, I., Record, S., Turner, W., Zarnetske, P. & Field, R. 2019. To advance sustainable stewardship, we must document not only biodiversity but geodiversity. – Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A. 116: 16155–16158.
- Selbekk, R.S. 2010. Norges mineraler, ed. 2. – Tapir, Trondheim.
- Selbekk, R.S. 2017. Hva er et mineral? – In: Garmo, T.T. & Selbekk, R.S. (Ed.), Norsk mineralbok, Fossheim Steinsenter, Lom, pp. 8–15.
- Shmida, A. & Wilson, M.V. 1985. Biological determinants of species diversity. – J. Biogeogr. 12: 1–20.
- Simensen, T., Erikstad, L. & Halvorsen, R. 2019. NiN landskapstyper – en kort innføring. – Artsdatabanken, Trondheim.
- Simensen, T., Erikstad, L. & Halvorsen, R. 2021. Diversity and distribution of landscape types in Norway. – Norsk geogr. Tidsskr. 75: 79–100.

- Simensen, T., Halvorsen, R. & Erikstad, L. 2018. Methods for landscape characterisation and mapping: a systematic review. – *Ld Use Policy* 75: 557–569.
- Simensen, T., Halvorsen, R. & Erikstad, L. 2022. Gradient analysis of landscape variation in Norway. – *Sommerfeltia* 40: 1–193.
- Sjörs, H. 1948. Myrvegetation i Bergslagen. – *Acta phytogeogr. suec.* 21: 1–299.
- Sjörs, H. 1954. Slätterängar i Grangärde finnmark. – *Acta phytogeogr. suec.* 34: 1–135.
- Sjörs, H. 1967. Nordisk växtgeografi, ed. 2. – Svenska bokförlaget, Stockholm.
- Skinemoen, K. 1969. Skogskjøtsel. – Landbruksforlaget, Oslo.
- Skoglund, T. 2013. Fra jordbruk til tjenester. – *Økon. anal.* 2013: 5: 53–55.
- Skyllberg, U. 1991. Seasonal variation of pH_{H2O} and pH_{CaCl2} in centimeter-layers of mor humus in a *Picea abies* (L.) Karst. stand. – *Scand. J. For. Res.* 6: 3–18.
- Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. – *A. Rev. Ecol. Syst.* 15: 353–391.
- Stearns, S.C. 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. – *A. Rev. Ecol. Syst.* 8: 145–171.
- Steneck, R.S., Graham, M.H., Bourque, B.J., Corbett, D., Erlandson, J.M., Estes, J.A. & Tegner, M.J. 2002. Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. – *Environm. Conserv.* 29: 436–459.
- Steneck, R.S., Vavrinec, J. & Leland, A.V. 2004. Accelerating trophic-level dysfunction in kelp forest ecosystems of the Western North Atlantic. – *Ecosystems* 7: 323–332.
- Stokland, J.N., Siitonen, J. & Jonsson, B.G. 2012. Biodiversity in dead wood. – Cambridge University Press, Cambridge.
- Storaunet, K.O. & Rolstad, E. 2020. Naturskog i Norge. En arealberegning basert på bestandsalder i Landsskogtakseringens takstomdrev fra 1990 til 2016. – *Norsk Inst. Bioøkon. Rapp.* 6: 44: 1–37.
- Storaunet, K.O., Rolstad, J. & Groven, R. 2000. Reconstructing 100–150 years of logging history in coastal spruce forest (*Picea abies*) with special conservation values in central Norway. – *Scand. J. For. Res.* 15: 591–604.
- Streckeisen, A. 1976. To each plutonic rock its proper name. – *Earth-Sci. Rev.* 12: 1–33.
- Strunz, H. & Nickel, E.H. 2001. Strunz mineralogical tables: chemical-structural mineral classification system, ed. 9. – Schweizerbart, Stuttgart.
- Suding, K.N. 2011. Toward an era of restoration in ecology: successes, failures, and opportunities ahead. – *A. Rev. Ecol. Syst.* 42: 465–487.
- Sulebak, J.R. 2007. Landformer og prosesser. En innføring i naturgeografiske tema. – Fagbokforlaget, Bergen.
- Sutherland, W.J., Freckleton, R.P., Godfray, H.C.J., Beissinger, S.R., Benton, T., Cameron, D.D., Carmel, Y., Coomes, D.A., Coulson, T., Emmerson, M.C., Hails, R.S., Hays, G.C., Hodgson, D.J., Hutchings, M.J., Johnson, D., Jones, J.P.G., Keeling, M.J., Kokko, H., Kunin, W.E., Lambin, X., Lewis, O.T., Malhi, Y., Mieszkowska, N., Milner-Gulland, E.J., Norris, K., Phillimore, A.B., Purves, D.W., Reid, J.M., Reuman, D.C., Thompson, K., Travis, J.M.J., Turnbull, L.A., Wardle, D.A. & Wiegand, T. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. – *J. Ecol.* 101: 58–67.
- Svensson, B.M. 1995. Competition between *Sphagnum fuscum* and *Drosera rotundifolia*: a case of ecosystem engineering. – *Oikos* 74: 205–212.
- Sverdrup-Thygeson, A., Bratli, H., Brandrud, T.E., Endrestøl, A., Evju, M., Hanssen, O., Skarpaas, O., Stabbetorp, O. & Ødegaard, F. 2011. Hule eiker – et hotspot-habitat. Sluttrapport under ARKO-prosjektets periode II. – *Norsk Inst. Naturforsk. Rapp.* 710: 1–47.
- Swanson, F.J., Kratz, T.K., Caine, N. & Woodmansee, R.G. 1988. Landform effects on ecosystem patterns and processes. – *BioScience* 38: 92–98.
- Tamm, C.O. & Hallbäcken, L. 1986. Changes in soil pH over a 50-year period under different forest canopies in SW Sweden. – *Wat. Air Soil Pollut.* 31: 331–334.

- Tandstad, H.R. 2018. Vegetation-environment analysis of the transition between avalanche meadows and semi-natural grasslands in Nærøyfjorden, Western Norway. – M. Sc. Thesis, Dept of Biosciences & Natural History Museum, Univ. of Oslo, unpubl., Oslo.
- Tansley, A.G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. – *Ecology* 16: 284–307.
- Taylor, D.R., Aarssen, L.W. & Loehle, C. 1990. On the relationship between r/k selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategies. – *Oikos* 58: 239–250.
- ter Braak, C.J.F. 1985. Correspondence analysis of incidence and abundance data: properties in terms of a unimodal response model. – *Biometrics* 41: 859–873.
- ter Braak, C.J.F. & Prentice, I.C. 1988. A theory of gradient analysis. – *Adv. ecol. Res.* 18: 271–317.
- Thoen, E., Aas, A.B., Vik, U., Brysting, A.K., Skrede, I., Carlsen, T. & Kauserud, H. 2019. A single ectomycorrhizal plant root system includes a diverse and spatially structured fungal community. – *Mycorrhiza* 29: 167–180.
- Tilman, D. 1990. Mechanisms of plant competition for nutrients: the element of a predictive theory of competition. – In: Grace, J.B. & Tilman, D. (Ed.), *Perspectives on plant competition*, Academic Press, San Diego, pp. 117–141.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L. & Nowak, M.A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. – *Nature* 371: 65–66.
- Tolonen, K. 1971. On the regeneration of Northeuropean bogs. I. Klaukkalan Isosuo in S. Finland. – *Acta agr. fenn.* 123: 143–166.
- Troedsson, T. & Lyford, W.H. 1973. Biological disturbance and small-scale spatial variations in a forested soil near Garpenberg, Sweden. – *Stud. for. suec.* 109: 1–23.
- Trømborg, D. 2006. *Geologi og landformer i Norge*. – Landbruksforlaget, Oslo.
- Turesson, G. 1925. The plant species in relation to habitat and climate. – *Hereditas* 6: 147–236.
- Tuomikoski, R. 1942. Untersuchungen über die Untervegetation der Bruchmoore in Ostfinnland I. Zur Methodik der pflanzensoziologischen Systematik. – *Annls bot. Soc. zool.-bot. fenn. Vanamo* 17: 1: 1–203.
- Turkington, R. & Harper, J.L. 1979. The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. I. Ordination, pattern and contact. – *J. Ecol.* 67: 201–218.
- Tvedt, T. 2020. *Verrdenshistorie med fortiden som spill*. – Stenersen, Oslo.
- Tyler, C. 1981. Soil acidity and distribution of species on tussocks and interspaces in *Schoenus* vegetation of South and Southeast Sweden. – *Vegetatio* 44: 25–35.
- Uuemaa, E., Antrop, M., Roosaare, J., Marja, R. & Mander, Ü. 2009. Landscape metrics and indices: an overview of their use in landscape research. – *Living Rev. Landsc. Res.* 3: 1–28.
- van der Maarel, E. 1975. The Braun-Blanquet approach in perspective. – *Vegetatio* 30: 213–219.
- van Groenendael, J., Ehrlén, J. & Svensson, B.M. 2000. Dispersal and persistence: population processes and community dynamics. – *Folia geobot.* 35: 107–114.
- van Son, T.C., Halvorsen, R., Norling, K., Bakke, T., Kaurin, M. & Melsom, F. 2014. Identification of fine-scale marine benthic ecoclines by multiple parallel ordination. – *J. Mar. Biol.* 2014: 462529: 1–23.
- Visted, K. & Stigum, H. 1971. *Vår gamle bondekultur*. Bind 1, ed. 3. – Cappelen, Oslo.
- von Humboldt, A. & Bonpland, A. [1807] 2009. *Essay on the geography of plants*. Reprint, translated by Sylvie Romanowski, edited with an introduction by S. T. Jackson. – University of Chicago Press, Chicago.
- von Post, L. & Sernander, R. 1910. Pflanzen-physiognomische Studien auf Torfmooren in Närke. – *XI int. geol. Congr. Exc. Guide* 14 (A7): 1–48.

- Wallén, B., Falkengren-Grerup, U. & Malmer, N. 1988. Biomass, productivity and relative rate of photosynthesis of *Sphagnum* at different water levels on a South Swedish peat bog. – *Holarct. Ecol.* 11: 70–76.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. – *J. Ecol.* 35: 1–22.
- Wentworth, C.K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. – *J. Geol.* 30: 377–392.
- Westhoff, V. & van der Maarel, E. 1978. The Braun-Blanquet approach. – I: Whittaker, R.H. (red.), *Classification of vegetation*, Junk, The Hague, pp. 287–399.
- Whittaker, R.H. 1953. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. – *Ecol. Monogr.* 23: 41–78.
- Whittaker, R.H. 1954. Plant populations and the basis of plant indication. – *Angew. PflSoz. (Wien) Festschr. Aichinger* 1: 183–206.
- Whittaker, R.H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. – *Ecol. Monogr.* 26: 1–80.
- Whittaker, R.H. 1960. Vegetation in the Siskiyou Mountains, Oregon and California. – *Ecol. Monogr.* 30: 279–338.
- Whittaker, R.H. 1962. Classification of natural communities. – *Bot. Rev.* 28: 1–239.
- Whittaker, R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. – *Biol. Rev. Camb. phil. Soc.* 42: 207–264.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. – *Taxon* 21: 213–251.
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and ecosystems*, ed. 2. – Macmillan, New York.
- Whittaker, R.H., Levin, S.A. & Root, R.B. 1973. Niche, habitat and ecotope. – *Am. Nat.* 107: 321–338.
- Wiens, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. – *Funct. Ecol.* 3: 385–397.
- Wiens, J.A., Moss, M.R., Turner, M.G., Mladenoff, D.J. (red.) 2007. *Foundation papers in landscape ecology*. – Columbia University Press, New York.
- Wilkinson, D.M. 1999. The disturbing history of intermediate disturbance. – *Oikos* 84: 145–147.
- Willis, K.J. & Whittaker, R.J. 2002. Species diversity – scale matters. – *Science* 295: 1245–1248.
- Wilson, J.B. 2011. Cover plus: ways of measuring plant canopies and the terms used for them. – *J. Veg. Sci.* 22: 197–206.
- Wilson, M.V. & Mohler, C.L. 1983. Measuring compositional change along gradients. – *Vegetatio* 54: 129–141.
- Zarnetske, P.L., Read, Q.D., Record, S., Gaddis, K.D., Pau, S., Hobi, M.L., Malone, S.L., Costanza, J., Dahlin, K.M., Latimer, A.M., Wilson, A.M., Grady, J.M., Ollinger, S.V. & Finley, A.O. 2019. Towards connecting biodiversity and geodiversity across scales with satellite remote sensing. – *Global Ecol. Biogeogr.* 28: 548–556.
- Økland, R.H. 1986a. Rescaling of ecological gradients. I. Calculation of ecological distance between vegetation stands by means of their floristic composition. – *Nord. J. Bot.* 6: 651–660.
- Økland, R.H. 1986b. Rescaling of ecological gradients. II. The effect of scale on symmetry of species response curves. – *Nord. J. Bot.* 6: 661–670.
- Økland, R.H. 1989a. Hydromorphology and phytogeography of mires in inner Østfold and adjacent part of Akershus, SE Norway, in relation to regional variation in SE Fennoscandian mires. – *Opera bot.* 96: 1–122.
- Økland, R.H. 1989b. A phytoecological study of the mire Northern Kisselbergmosen, SE Norway. I. Introduction, flora, vegetation and ecological conditions. *Sommerfeltia* 8: 1–172.
- Økland, R.H. 1990a. Vegetation ecology: theory, methods and applications with reference to Fennoscandia. – *Sommerfeltia Suppl.* 1: 1–233.
- Økland, R.H. 1990b. A phytoecological study of the mire Northern Kisselbergmosen, SE Norway. II. Identification of gradients by detrended (canonical) correspondence analysis. – *Nord. J. Bot.* 10: 79–108.
- Økland, R.H. 1990c. A phytoecological study of the mire Northern Kisselbergmosen, SE Norway. III. Diversity and habitat niche relationships. *Nord. J. Bot.* 10: 191–220.

- Økland, R.H. 1992. Studies in SE Fennoscandian mires: relevance to ecological theory. – J. Veg. Sci. 3: 279–284.
- Økland, R.H. 1996. Are ordination and constrained ordination alternative or complementary strategies in general ecological studies? – J. Veg. Sci. 7: 289–292.
- Økland, R.H. & Bendiksen, E. 1985. The vegetation of the forest-alpine transition in the Grunningsdalen area, Telemark, SE Norway. – Sommerfeltia 2: 1–224.
- Økland, R.H., Bratli, H., Dramstad, W.E., Edvardsen, A., Engan, G., Fjellstad, W., Heegaard, E., Pedersen, O. & Solstad, H. 2006. Scale-dependent importance of environment, land use and landscape structure for species richness and composition of SE Norwegian modern agricultural landscapes. – Landsc. Ecol. 21: 969–987.
- Økland, R.H. & Eilertsen, O. 1993. Vegetation-environment relationships of boreal coniferous forests in the Solhomfjell area, Gjerstad, S Norway. – Sommerfeltia 16: 1–254.
- Økland, R.H. & Nordbakken, J.-F. 2004. Vegetasjonsøkologiske undersøkelser av boreal barskog i Solhomfjell – fjerde gangs reanalyse 2003. – Norsk Inst. Naturforsk. Oppdragsmeld. 839: 14–31.
- Økland, R.H., Rydgren, K. & Økland, T. 2003. Plant species composition of boreal spruce swamp forests: closed doors and windows of opportunity. – Ecology 84: 1909–1919.
- Økland, R.H., Økland, T. & Rydgren, K. 2001. Vegetation-environment relationships of boreal spruce swamp forests in Østmarka Nature Reserve, SE Norway. – Sommerfeltia 29: 1–190.
- Økland, T. 1996. Vegetation-environment relationships of boreal spruce forest in ten monitoring reference areas in Norway. – Sommerfeltia 22: 1–349.
- Økland, T., Halvorsen, R., Lange, H., Nordbakken, J.-F. & Clarke, N. 2023. Climate change drives substantial decline of understorey species richness and abundance in Norway spruce forests during 32 years of vegetation monitoring. – J. Veg. Sci. 34: e13191: 1–22.
- Økland, T., Økland, R.H., Bratli, H. & Eilertsen, O. 2004. Nasjonalt nettverk av flater for intensivovervåking i skog: Endringer i planteartsmangfold i granskog i perioden 1988–2002. – Norsk Inst. Jord- Skogkartlegging Rapp. 2004: 6: 1–55.
- Økland, T., Økland, R.H. & Steinnes, E. 1999. Element concentrations in the boreal forest moss *Hylocomium splendens*: variation related to gradients in vegetation and local environmental factors. – Pl. Soil 209: 71–83.
- Aas, W., Solberg, S., Manø, S. & Yttri, K.E. 2011. Overvåking av langtransportert forurensset luft og nedbør. Atmosfærisk tilførsel, 2010. – St. Progm. ForurensnOvervåking Rapp. 1099: 1–218.

Stikkordliste

- absolutt øvre endetrinn, 153
- absolutt skilleart, 174
- aggregert artsmengde, 92
- aggregert egenskapskategori, 167
- aktiv forstyrrelse, 67
- allelopati, 62
- allment observerbar egenskap, 114
- allogen suksesjon, 87
- alternativt semi-stabilt system, 74
- amensalisme, 62
- andelsvariabel, 112
- annen menneskebetinging forstyrrelse, 69
- arealandel innenfor kroneperiferi, 78
- artsmengde, 92
- artssammensetning, 32
- artssammensetningsdynamikk, 44
- artssammensetningsvariabler, 112
- artstilfang, 40
- artsutynningsintervaller, 125
- autogen suksesjon, 87
- avkryssingsterskel, 155

- bakgrunnsforstyrrelse, 64
- bakgrunnsmiljøstress, 64
- basal egenskapskategori, 17
- basal geologisk prosess, 59
- basal økologisk prosess, 60
- basisklasse, 119
- basistrinn, 115
- basistrinninndeling, 115
- benthos, 123
- betydelig forskjell i artssammensetning, 119
- binær variabel, 112
- biodiversitet, 21
- biologisk mangfold, 21
- biotisk objekt, 52
- brepassiv, 47
- bunn, 123
- bunnsjikt, 160
- busk, 76
- busksjikt, 160

- C-art, 96

- definerende kompleks miljøvariabel, 135
- dekning, 112
- demersalsonen, 123
- demografisk prosess, 62
- demografisk prosess innen populasjoner, 62
- destabiliserende forstyrrelse, 62
- diagnostisk art, 173
- disrupsjon, 125
- disruptiv forstyrrelse, 64
- disruptivt miljøstress, 64
- diversitet, 22
- dominans, 160
- dominerende mengdeart, 173
- dominerende naturkomponenter, 122

- ekstensiv hevd, 69, 70
- ekstremverdiregulering, 66
- elveløp, 46
- empirisk skoggrense, 80
- endringsskjel, 83
- ettersuksesjonsstadium, 83
- evolusjon, 59

- faktisk skoggrense, 80
- feltsjikt, 160
- fitness, 91
- forstyrrelse, 62
- forstyrrelsesintensitet, 63
- førsuksesjonsstadium, 83
- fortidig forstyrrelse, 67
- forutsigbar forstyrrelse, 66
- fossil forstyrrelse, 67
- frosset suksesjon, 87
- funksjonell artsgruppe, 52

- generaliseringsnivå, 121
- generalisert gradientanalyseperspektiv, 97
- generaliserte artslistedata, 117
- generell økodiversitetsmodell, 97
- geodiversitet, 21
- geologisk mangfold, 21
- geomorfologisk prosess, 59

gjenveksttre, 160
 gradientanalyse, 90
 gradientanalyseperspektivet, 90
 gradientavhengig, 64
 gradientavhengig forstyrrelse, 64
 gradientlengde, 101
 gradienttyngdepunktart, 174
 gradvis menneskepåvirkning, 84
 gradvis varierende, 15

helhetlighet, 68
 hevd, 69
 historisk forstyrrelsesbegivenhet, 67
 historisk semi-naturlig jordbruksmark, 70
 hovedkompleksgradient, 98
 hovedkompleksmiljøgradient, 95
 hovedkompleksmiljøvariabel, 98
 hovedkompleksvariabel, 98
 hovedkomponent, 21
 hovedtypetilpasset trinninndeling, 115

ikke-ordnet faktorvariabel, 112
 immigrasjonskreditt, 83
 initialstadiet, 83
 inngrep, 68
 innsjøbasseng, 46
 intensiv hevd, 69, 70
 interspesifikk interaksjon, 62

jordart, 48
 jordbruksmark, 70
 jordbruksproduksjon, 69
 jordsmonn, 48

karakteriserende kilde til variasjon, 97
 karakteriserende naturegenskap, 97
 karakteristisk romlig skala, 18
 karakteristisk tidsskala, 21
 kategorisk naturegenskap, 15
 kjennetegnende tyngdepunktart, 174
 kjerneart, 96
 klart endret system, 69
 klasse, 36
 klinal naturegenskap, 15
 kommensalisme, 62
 kompleks landskapsvariabel, 99
 kompleks miljøgradient, 36
 komplekse landskapsgradienter, 99

kompleksvariabelgruppe, 129
 konkurranse, 62
 konstant art, 173
 kontinuerlig variabel, 112
 kontinuitetsteorien, 89
 kontramensalisme, 62
 korttidsmiljøvariasjon, 34
 kortvarig suksesjon, 84
 kronetetthet, 77

LAE, 120
 landbruk, 70
 landformer i fast fjell og løsmasser, 47
 landformobjekter, 47
 landformvariasjon, 45
 landskap, 27
 landskapsavstandsenhet, 120
 landskapselement, 27, 99
 landskapskompleks, 28
 landskapstype, 27
 landskapstypekompleks, 28
 langvarig suksesjon, 84
 langvarig suksesjonsstadium, 87
 lavt tre, 76
 lineær utstrekning, 18
 lite endret system, 69
 livsmedium, 28
 lokal miljøvariasjon, 34

makrofauna, 118
 marin vannmasse, 49
 mark, 123
 megafauna, 118
 meiofauna, 118
 mellomsjikt, 160
 mellomsuksesjonsstadium, 87
 mengdeart, 173
 menneskebetinget forstyrrelse, 68
 menneskebetinget vertikal struktur, 52
 menneskeskapt objekt, 50
 middelveidiregulering, 66
 mikrofauna, 118
 miljødynamikk, 44
 miljøfaktor, 35
 miljøgradient, 35
 miljøgradientrommet, 95
 miljøstress, 62
 miljøstressintensitet, 63

- miljøvariasjon, 32
- moderat modifisert livsmedium, 50
- måleskala, 153

- natur, 15
- naturegenskap, 15
- naturegenskapstreet, 17
- naturfunksjon, 59
- naturgitt forstyrrelse, 68
- naturgitt vertikal struktur, 52
- naturkompleks, 28
- naturkomponent, 27
- naturlig klassesdelt, 15
- naturmangfoldnivå, 22
- naturesammensetning, 55
- naturstruktur, 55
- naturesystem, 26
- naturesystemkompleks, 28
- naturesystemkomponent, 27
- naturtype, 17
- nekton, 123
- neuston, 123
- normal kompleks hovedmiljøvariabel, 129
- normal variasjonsbredde (innenfor ei hovedtypegruppe), 127
- nullklasse, 154
- nulltrinn, 153
- næringsstoffhypotesen, 71
- nøkkelart, 74
- nøkkelegenskapsområde, 159
- nøkkelvariabel, 158

- objekt, 49
- observerbar forskjell i artssammensetning, 119
- oppdyrket mark, 70
- ordnet faktorvariabel, 112
- organismesamfunn, 51
- overgangstrinn, 153
- overstander, 160

- plankton, 123
- plassmangel, 62
- pleuston, 123
- populasjonsprosess, 62
- primær suksesjon, 87
- primært økodiversitetsnivå, 26
- proporsjonal dissimilaritet, 100
- prosess- og prosedyrekategori, 129
- prosess- og prosedyreunderkategori, 129
- påvirkning utenfra (som arter har begrenset toleranse overfor), 63
- påvirkningsintensitet, 63

- R-art, 96
- regional miljøvariasjon, 34
- regulerende forstyrrelse, 62
- relativ dominans, 160
- relativ dominant, 162
- relativ meddominant, 162
- relativ samdominant, 162
- relativ skilleart, 174
- romlig abiotisk strukturvariasjon, 49
- rural art, 96

- samfunn, 90
- samfunnsenhetsteorien, 89
- S-art, 97
- satelittart, 97
- sekundær suksesjon, 87
- sekundært økodiversitetsnivå, 26
- semi-naturlig mark, 70
- sirkulær variabel, 112
- skilleart, 174
- skogbestand, 81
- skogsmark, 81
- smårutefrekvens, 112
- spesiell variasjonsbredde, 128
- spredning til nye levesteder, 62
- standardtrinn, 115
- stasjonær megafauna, 160
- sterk skilleart, 174
- sterkt endret system, 69
- sterkt modifiserte livsmedium, 50
- strukturerende artsgruppe, 51, 73
- strukturerende prosess, 63
- substratfrie livsmedier, 122
- substratlivsmedium, 122
- suksesjon, 83
- suksesjonstid, 83
- svært sterk skilleart, 174
- svak skilleart, 174
- svakt modifisert livsmedium, 50

- tellevariabel, 112
- teoretisk skoggrense, 80
- terrengformvariasjon, 46

tetthetsvariabel, 112
toppsjikt, 160
torvmassiv, 46
total endringsgjeld, 83
total grunnflatesum, 162
tre, 76
treklynge, 80
trelinje, 80
tresatt areal, 80
tresjikt, 160
trinn, 35
tyngdepunktart, 174
type, 25, 111
typesystem, 111

U-art, 96
uforutsigbar forstyrrelse, 66
uinnløst endringsgjeld, 83
umodifisert livsmedium, 50
undersjikt, 160
urban art, 96
utdøingsgjeld, 83

utspringsområde, 141

vanlig art, 173
variabel, 15
variabelsystem, 109
variasjon, 15
vekstbegrenset tre, 76
vekstbegrenset tresatt areal, 80
vesentlig forskjell i artssammensetning, 118
 økodiversitet, 22

økodiversitetsavstandsenhet, 101
økoklin, 43
økologisk avstand, 100
økologisk avstandsenhet, 100
økologisk mangfold, 22
økologisk rom, 95
økologisk strukturerende prosess, 60
økosystem, 26
økosystemdynamikk, 45
økosystemingeniør, 74