

SUSERUP

Suserup Skov 1992

opmåling og strukturanalyse af
en dansk naturskov

af Morten Christensen, Jacob Heilmann-Clausen
og Jens Emborg



Anvendelse af rapportens data må gerne ske med henvisning til kilden, der forslås citeret som følger:

Christensen, M. & Heilmann-Clausen, J, 1993: Suserup Skov 1992. Opmåling og strukturanalyse af en dansk naturskov. - Skov- og Naturstyrelsen.

Layout: Morten Christensen
Projektansvarlig i Skov- og Naturstyrelsen: Pelle Andersen-Harild
Oplag: 150
Udgivet af: Skov- og Naturstyrelsen,
Naturovervågningskontoret
Haraldsgade 53
2100 København Ø
tlf: 39 47 20 00
ISBN: 87-601-3834-3
Tryk: Skov- og Naturstyrelsen
Pris: 40 kr (kan købes ved henvendelse til Skov- og Naturstyrelsen, Informationsafdelingen)

Suserup økologiske Feltstation
Hørhavevej 3
4250 Fuglebjerg

Tlf: 53 64 90 34

INDHOLD

Forord.....	3
1. Beskrivelse af Suserup Skov	5
2. Suserup Skovs historie.....	6
3. Metoder: Opmåling af skoven	9
Måling af træhøjder.....	10
Kortlægning af skovens faser.....	10
Silvi-star plot.....	10
Årringsanalyse.....	10
Detailstudie af foryngelsesplanter i gap.....	10
4. Suserup Skov i tal - en oversigt:	
Stamtal	12
Basalareal (grundflade)	13
Biomasse og Vedmasse	13
5. Suserup Skov - en dynamisk mosaik:	
Succession og klimaks.....	14
Model af den cycliske mosaikstruktur i Suserup Skov	15
Beskrivelse af de enkelte faser i modellen:	
Modningsfase	18
Ældningsfase.....	19
Sammenbrudsfase	19
Foryngelsesfase.....	21
Opvækstfase	22
Blandingsfase.....	23
Udbredelse af de forskellige faser i Suserup Skov	24
6. Gennemgang af de enkelte træarters rolle i skoven:	
Alm hyld (<i>Sambucus nigra</i>).....	26
Alm røn (<i>Sorbus aucuparia</i>).....	27
Ask (<i>Fraxinus excelsior</i>).....	27
Bened (<i>Euonymus europaeus</i>).....	30
Birk (<i>Betula</i> spp)	31
Bøg (<i>Fagus silvatica</i>)	31
Fugle-kirsebær (<i>Cerasus avium</i>).....	33
Hassel (<i>Corylus avellana</i>)	34
Hestekastanie (<i>Aesculus hippocastanum</i>)	35
Hvidtjørn (<i>Crataegus</i> spp).....	37
Kvalkved (<i>Viburnum opulus</i>).....	38
Mirabel (<i>Prunus cerasifera</i>).....	38
Pil (<i>Salix</i> spp).....	38
Rød-el (<i>Alnus glutinosa</i>).....	38
Skov-elm (<i>Ulmus glabra</i>).....	40
Skov-æble (<i>Malus sylvestris</i>)	42
Spids-løn (<i>Acer platanoides</i>)	43
Stilk-eg (<i>Quercus robur</i>).....	43
Storbladet lind (<i>Tilia platyphyllos</i>).....	46
Ær (<i>Acer pseudoplatanus</i>).....	47

7. Succession og gapdynamik:	
Gaps og mikro-succession	49
Aske-bøge dynamik i Suserup Skov:	
Askegruppe A, bøg under ask - samtidig etablering.....	50
Askegruppe B. bøg under ask - forskudt etablering.....	52
Skov-elms rolle i askegruppe B.....	52
Prøveflade C, foryngelse af ask og bøg i større gap.....	53
8. Diskussion: Suserup modellens gyldighed i andre danske skove.....	55
Sammenligning med andre naturskove.....	55
Stabiliteten i naturskoven	58
Artsdiversiteten i naturskoven.....	58
Dynamikkens betydning for diversiteten	59
Mikropatches og makropatches	60
Forskning i Suserup Skov	61
Tak til.....	62
9. Summary.....	63
Litteratur.....	64
Appendix:	
Appendix I: Beregningsmetoder	69
Appendix II: Samlede resultater	70
Appendix III: Figurer over højde/diameter relation.....	71
Appendix IV: Hyppigste planter i Suserup Skov	74
Appendix V: Planteliste	75
Appendix VI: Kort over store træer i skoven	

FORORD

Miljøministerens "naturskov-strategi" der blev lanceret i december 1992, har sat focus på de beskedne rester af urørt naturskov der endnu findes i Danmark. Suserup Skov regnes af mange som perlen blandt de østdanske naturskove og det er hævet over enhver tvivl at den rummer videnskabelige kvaliteter i international klasse. Som en udløber af den stigende interesse for naturskov besluttede Skov- og Naturstyrelsen i 1992 at sætte en grundig undersøgelse og opmåling af Suserup Skov i værk. Målet var at skaffe viden om skovens overordnede struktur og dynamik. Den indhøstede viden skal gerne danne basis for mere detaillerede undersøgelser af bl.a. føryngelsesdynamik, flora, fauna og jordbund.

Der skal i nær fremtid træffes afgørende nationale og internationale beslutninger, om hvorledes man bedst sikrer biodiversiteten, skovenes økologiske stabilitet og flersidige produktion (opfølgning af naturskovstrategi, Rio-møde osv.) De fleste spørgsmål med rod i disse problemstillinger har en tydelig vinkel til naturskovforskningen. I vores del af verden er selv de allermest urørte klatter af skov imidlertid mere eller mindre kulturpåvirkede - det er et problem når man netop ønsker at studere funktionen, strukturen og dynamikken i urørte skovøkosystemer. Det bedste vi kan gøre er imidlertid at studere de mest naturlige skove vi har. Rapporten her tager således udgangspunkt i Suserup Skov der for danske forhold er relativt urørt. Vi sigter med dette arbejde mod at åbne for en mere kvalificeret besvarelse af de aktuelle spørgsmål fra omverdenen, og vi håber andre vil følge op i fremtiden.

Rapporten er blevet til i et inspirerende samarbejde mellem Morten Christensen, Århus Universitet, Jacob Heilmann-Clausen, Københavns Universitet og Jens Emborg fra Landbohøjskolen. Mange andre har leveret konstruktive bidrag fra sidelinien - I skal alle have mange tak for hjælpen og den viste interesse. Til slut vil vi gerne opfordre og invitere andre forskere til fremtidigt samarbejde. Denne tværfaglighed bliver nødvendig på vejen frem mod en bedre forståelse af naturskovens funktion og dynamik.

Morten Christensen

Jacob Heilmann-
Clausen

Jens Emborg

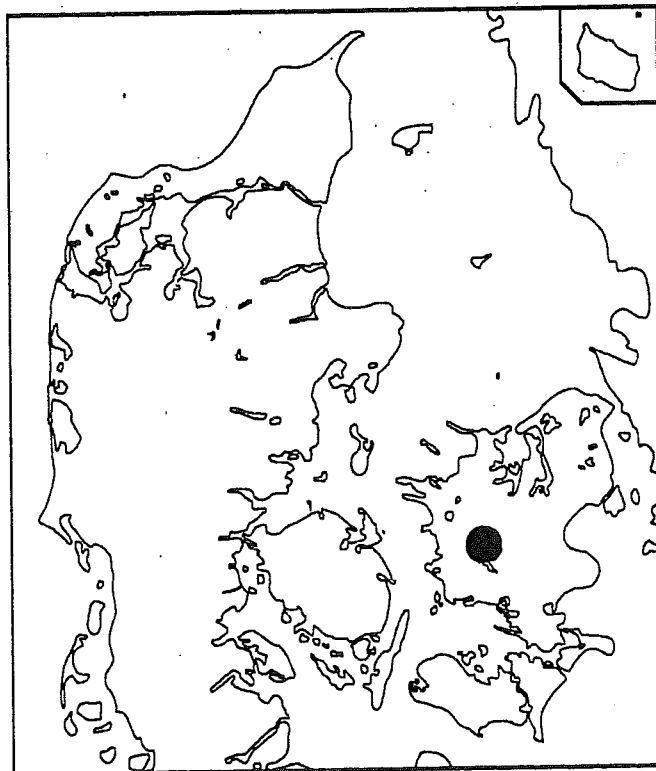
1. BESKRIVELSE AF SUSERUP SKOV.

Suserup Skov syd for Sorø på Sjælland er et af de mest urørte stykker naturskov i Danmark. Den er knap 20 hektar stor og ligger på nogle kuperede bakkeskråninger ned mod Tystrup Sø. Skoven er en blandingsskov med bøg, ask, eg og elm som de dominerende arter. Bøgen er hyppigst i skovens vestlige ende, mens en del store ege præger den østlige ende. Langs søbredden findes en række kildevæld og i sumpene ned mod søen ses en del rødæl.

Jordbunden varierer en del i Suserup Skov, der ligger i et kuperet morænelandskab fra sidste istid. De laveste dele af skoven er tidligere, nu tilgroet søbund, hvor jorden er humusrig og fugtig. I vældpartierne forekommer der kildekalk. På den høje bund varierer jordens indhold af ler, sand og grus betydeligt. Generelt er jorden i skovens høje partier veldrænet med en dyb jordbundsudvikling, bla. pga. et betydeligt indhold af større sten.

Vand er der generelt rigeligt af, men i de øvre dele har vinden en vis udtørrende effekt, og jordoverfladen kan i perioder være stærkt udtørret. Skoven grænser i nord og øst op til dyrkede marker. Dog er marken nord for skoven fra og med 1992 taget ud af drift for at give skoven mulighed for at brede sig. Mod vest støder skoven op til et græsset overdrev og mod syd afgrænses den af Tystrup Sø. På overgangen mellem søen og skoven findes et bredt bælte af Tagrør og flere steder findes også pilekrat.

Især området langs søen og omkring kildevældene rummer en særdeles rig flora. Sjældnere plantearter som ægbladet fliglæbe (*Listera ovata*), glat hullæbe (*Epipactis confusa*) og firblad (*Paris quadrifolia*) findes flere steder i skoven (se iøvrigt plantelisten i appendix V). Overalt i skoven ligger store væltede træer der vidner om, at skoven i mange år har ligget urørt hen. De store stammer er levested for et væld af svampe og insekter, og skoven er da også berømt for sine sjældenheder inden for begge grupper (Knudsen og Vesterholt 1990, Vesterholt 1992 og Martin 1992).



Figur 1.1: Beliggenheden af Suserup Skov

2. SUSERUP SKOVS HISTORIE

I de senere år er Suserup skov flere gange blevet beskrevet, f.eks. Holst & Jørgensen (1987), Møller (1991), Christensen & Heilmann-Clausen (1991), Feilberg (1992). Der er i den forbindelse gjort en betydelig indsats for at udrede skovens historie, men meget er endnu uklart. Et egentligt historisk studie er meget ønskeligt.

Suserup Skovs historie kan ifølge Møller (1991) spores i det mindste tilbage til kort fra 1640, og der er derfor muligvis tale om en direkte efterkommer af de urskove, der før menneskets rydninger dækkede det meste af Danmark. Nielsen (1980) skriver dog, at der skulle forekomme højryggede agre i skoven, en oplysning der tyder på en hvis kultivering af området. I givet fald er det dog nok kun skovens øvre plane del, der har været under plov.

Ifølge Holst & Jørgensen (1987) fungerede skoven som græsningssskov for kreaturer op til 1790-erne, hvor den blev indhegnet. Særligt i skovens NØ-lige del er sporene af denne driftsform stadig tydelige, idet der her ses en skovtype karakteriseret af store lavbullede og temmeligt krogede ege, uden væsentlig indblanding af bøg. En sådan skovtype opstår typisk i forbindelse med kreaturgræsning, som det kan iagttages f.eks. i Langå Egeskov (Vorsø 1992b), idet egen bedre end bøgen modstår græssende kreaturer (Vedel 1980). Det er imidlertid interessant, at den egedominerede skovtype mod vest afgrænses ret markant af et gammelt dige, hvorefter bøg er dominerende. Ifølge Vedel (1980) er mange af vore dages bøgeskove opstået som følge af tidligere tiders svinedrift i skovene, idet svinene fremmer bøg frem for alle andre træarter. Det er på den baggrund nærliggende at antage, at det omtalte dige før indfredningen delte skoven i en østlig kvæggræsset del, mens der i den vestlige del var svinedrift.

Jf. Holst & Jørgensen (1987) blev der omkring 1810 indplantet stilkeg i skoven. Det vides ikke hvormange og hvor der blev plantet. I og omkring felt F4 (figur 3.1) findes en relativt homogen bestand af ensaldrende, retvoksende ege, der meget vel kunne stamme fra denne plantning. Vi har bestemt alderen på to tilfældigt udvalgte ege fra denne bestand ved at tælle årringe på boreprøver. De to ege var hhv. 160 og 162 år målt i brysthøjde, altså jævnaldrende og dermed formentlig plantet for omkring 165-170 år siden. Der kunne således meget vel være tale om de såkaldte flådeegge, der blev plantet mange steder i landet i årene efter tabet af flåden til englænderne i 1807.

I 1854 omtales skoven for første gang som lystskov i etatstabellerne (Bruun pers. medd.) og Vaupel (1863) beskriver følgerne af denne driftsform i Suserup Skov: "Dog er det især i Suserup Skov, at man kan iagttage Bøgeopvæxtens Forhold til Egene. Denne Skov er blevet behandlet som Lystskov, og det saaledes, at Alt fik Lov til at Voxe og Intet blev borttaget. Hermed har en Del af denne af denne Lystskov faaet et vildt Udseende. Men Opvæxtens har faaet Leilighed til at prøve Styrke med de gamle Træer. Egen har som sædvanlig ikke givet nogen Opvæxt, derimod er der meget af Alm og især af Bøg. De gamle Bøge have ikke kunnet holde Bøgeopvæxtens fra sig; dog er denne ranglet og svag under Kronerne; men Egene, der ere aldeles værgeløse, frembyde ynkkelige Former som Resultater af det frie Lystskovbrug."

I 1905 blev der foretaget udgrøftning i skoven (Møller 1991), men denne må have været af begrænset omfang, da skovens generelt er veldrænet, når der ses bort fra den nedre vældprægede del. Der ses da også kun et enkelt sted i den sydlige del (Felt G3SV) spor af en sådan aktivitet.

I 1925 blev skoven videnskabeligt fredet, og Ostenfeld (1926) beskriver på den baggrund skovens tilstand og fredningens hensigter: "For Nordenden af Tjustrup Sø, midt i Sjælland ligger Suserup Skov (...) Som ovenfor omtalt hører den under Sorø Akademi, og den har i en længere Aarrække været

behandlet med stor Varsomhed, idet navnlig de store Træer ikke er hugget bort. Der er i Ny og Næ fjernet enkelte enten fordi de var syge, eller udgaaede, eller fordi de tog Pladsen op for fri Udfoldelse af nærtstaaende særlig smukke Træer (....) Efter denne (fredningsbestemmelsen) gælder det om saa vidt muligt at bevare Skovens nuværende Udseende, først og fremmest de prægtige gamle Træer, som ved den mangeaarige Drift af Skoven som Lystskov hidtil er blevet skaanede. Skovens gamle Træer er Eg, ask, Elm og Bøg; i den vestlige Del af Skoven hovedsagelig Bøg, i den østlige Del mest Blanding af de 3 andre. Der skal nu særlig tages Sigte paa, at Eg og ask kan vedblive at være de vigtigste Træer, og at Bøgens Dominansen indskrænkes til den vestlige Del; ligeledes skal der passes paa, at den meget kraftige Elmeopvækst ikke bliver for stor, saaledes at den kommer til at genere Eg og Ask og den naturlige Underskov, som findes, hvor Eg og Ask er Højskov (....) Ned mod Søen findes paa flere Steder en smuk Underskov, foran hvilken der ligger blomsterrige Enge; denne blomsterrigdom baade hos Underskovens Buske og hos Urterne paa Engene bevirker et rigt Insektliv, og det er Hensigten at søge Underskoven udbedret, hvor den trænger til det. Endvidere vil der blive Forbud mod Græsning og Høslet af Engene ved Søbredden.

Skoven skulle gerne forny sig selv gennem naturlig Opvækst og Plantning kun Undtagelsesvis finde Sted, og da alene med Træarter, som i Forvejen findes i Skoven. Naar der skal foretages Hugst, maa det kun ske efter Overenskomst med det ovenfor nævnte Udvalg."

Som det ses er naturpleje ikke nogen moderne opfindelse, og fredningsbestemmelserne må betragtes, som et forsøg på at holde skoven i en kulturpåvirket status quo. Samtidig fremgår det dog, at skoven allerede dengang fremstod ret uberørt, åbenbart med den østlige, egedominerede del som den mest værdifulde. Omtalen af store elme og kraftig elmeopvækst (som skulle ayes) er interessant, idet der idag kun findes én stor elm i Skoven og meget få træer af en størrelse, der gør det rimeligt at antage, at de har været under opvækst i 20-erne.

Åbenbart blev elm anset som ødelæggende for skoven, og det angives hos Møller (1991), at der navnlig i 1940-44 blev gjort forsøg på ligefrem at udrydde arten. I samme periode blev der i øvrigt udført en begrænset pligthugst, og de spredte fældningstød der ses rundt om i skoven må stamme fra denne periode (se figur 2.1).

Buckwald (1959), der besøgte Suserup i 1955 skriver dog stadig om store elme i skoven, så udryddelseskampagnen har åbenbart ikke været 100% effektiv. Samtidig tyder hans angivelser på, at der også efter 1955 er blevet gjort indhug på elmebestanden, idet der som nævnt kun ses én stor elm i skoven. I øvrigt betegner Buckwald skovens østlige del som næsten "urskovsagtig", mens den vestlige del åbenbart gjorde mindre indtryk. Hvis ikke Buckwald med "urskovsagtig" decideret tænker på krogede egetræer kan denne oplysning betyde, at den vestlige bøgedominerede skovdel endnu i 50-erne stort set fremtrådte som en relativt ordinær "søjlehal" - eller at oplejede bøgeskove med faldne træer simpelt hen var mere almindelige dengang.

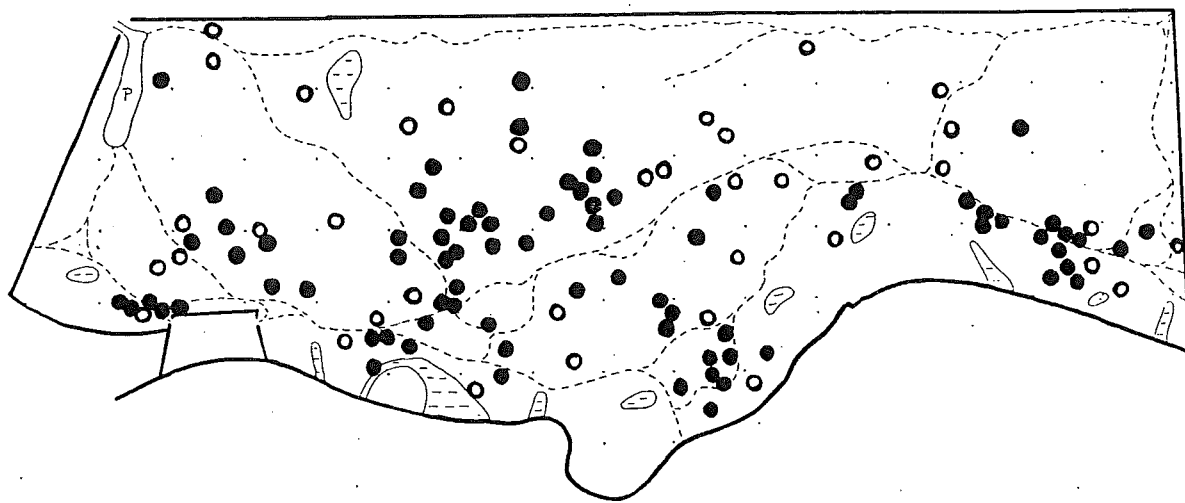
Indtil en brand i 1968 lå der i øvrigt et traktørsted, Sarauwsminde midt i skoven. På stedet ses stadig bygningsfundamenter samt murbrokker og diverse husgeråd. Den tidligere have er nu under tilgroning med især skov-elm, men endnu er dele af de tidligere plæner træfri. Stedvist kan man se rester af tidligere busketter bestående af diverse prydbuske, som dog for det meste vantrives.

Siden 1961 har skoven ligget urørt hen og de eneste indgreb har bestået i at holde stier og omkringliggende marker fri for væltede træer. Siden er også denne praksis mere eller mindre ophørt, og skovens karakter er således blevet stedse mere urskovsagtig.

Udover de relativt veldokumenterede forhold som er beskrevet i det

ovenstående, er der flere som endnu ikke er verificerede. En gammel kender af skoven fortalte således, at der helt op til anden verdenskrig hvert efterår blev drevet kvæg fra Tamosen i øst gennem Suserup Skov. Her fik dyrene lov til at græsse nogle dage inden de blev drevet videre. Denne begrænsede kvæggræsning var efter sigende nok til, at underskoven blev væsentligt begrænset, og kan af omfang måske sammenlignes med det græsningstryk, der har været naturligt for europæiske urskove.

Et andet interessant forhold er, at en stor del af skovens store bøgetræer er mærkede med et Z for Zier, en tysk skovbrugsbetegnelse, som tidligere blev brugt på træer der p.g.a. særlig skønhedsværdi ikke skulle fældes. Om disse træer blev mærket før eller efter fredningen er uvist, ligesom det ikke er klart om der blev fældet større mængder af store træer af mindre æstetisk værdi i forbindelse med mærkningen.



Figur 2.1: Kort over udbredelsen af gamle fældningsstød (○) og zier(Z)-mærkede bøgetræer (●) i Suserup Skov.

3. METODER

Undersøgelsens metoder er udviklet på grundlag af metoderne anvendt ved lignende opmålinger på Vorsø (Dal et al 1991). Derudover har diverse udenlandske publikationer været vigtige inspirationskilder. Metoderne til selve grundopmålingen er således influeret af Knapp & Jescke (1991), Wolf (1991) og Becker (1991), mens Mayer & Neuman (1981) og Oldeman (1990) har været vigtige i forbindelse med kortlægningen af skovens cykliske faser. De fleste opmålinger og registreringer er foretaget i løbet af sommeren 1992.

Opmåling af skoven:

Skoven inddeltes i 29 felter af 100x100m. Disse felter opdelt yderligere i delfelter på 50x50m for at forøge opløsningen i datamaterialet. Endvidere er felter af denne størrelse er det største man kan overskue i en middeltæt skov som Suserup Skov.

På alle træer over 3 cm i diameter målt diameteren i brysthøjde (DBH), ca 1,3m over skovbunden.

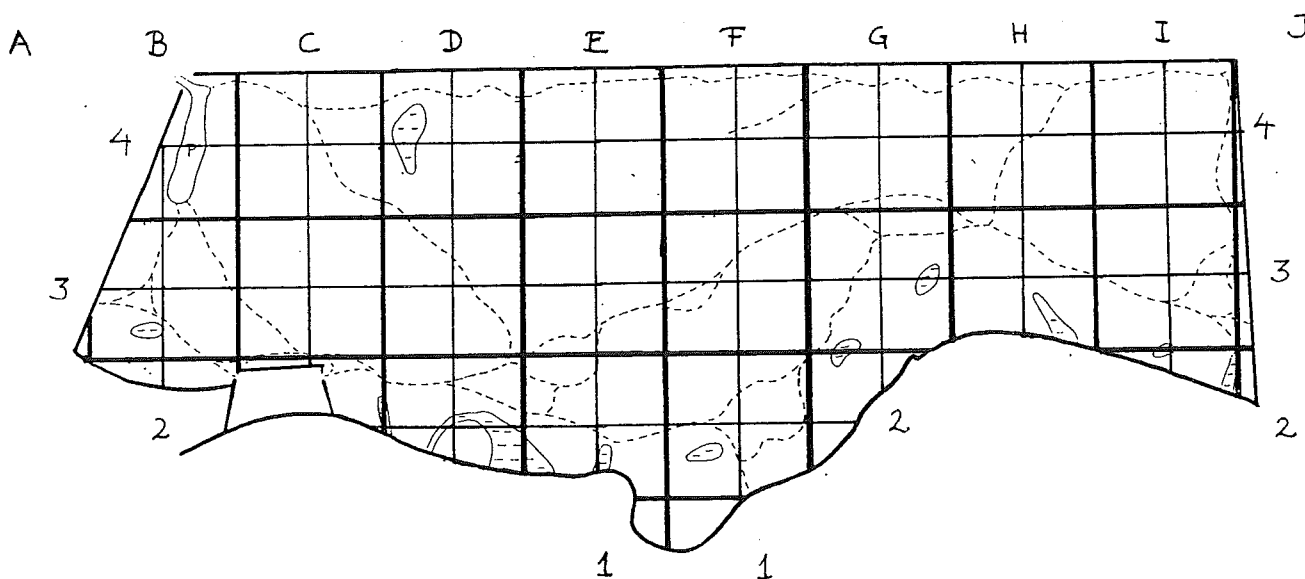
I hvert af felterne registreredes følgende:

Store træer: Alle træer over 91 cm i omkreds i brysthøjde (DBH >29 cm.), målt med målebånd, og hvert enkelt træ blev tildelt et nummer (f.eks. F4NØ-A1 for det første asketræ i feltet F4NØ) og træernes placering i feltet indtegnedes på et kort. Også døde træer over den nævnte størrelse blev registreret ligesom deres nedbrydningstilstand blev noteret.

Små træer: Alle levende træer over 3 cm DBH, men under 29 cm DBH målt med klup og blev efter art opført i registreringsskemaer, fordelt i 2 cm-størrelsesklasser (3,0 - 4,9cm, 5,0-6,9cm, 7,0-8,9cm, o.s.v.)

Urter og træer under 3cm DBH: Græs/urte-floraen, samt tilstedeværelsen af fremvoksende træer med DBH <3 cm. noteredes i hvert felt med henblik på senere udbredelsesanalyser.

Stier, sten, diger og andre lokale kendetegn indtegnedes på de ovennævnte kort.



Figur 3.1: Indelingen af skoven hvert felt er 50 x 50 meter eller 2500 m².

Måling af træhøjder:

Forholdet mellem diameteren og højden ved de almindeligste arter er belyst ved stikprøvevise målinger i hvert af de 92 50x50m felter. I praksis målt mellem 5 og 10 tilfældigt udvalgte træer i hvert felt. Hvilke træarter, der i hvert felt blev målt, afhang af feltets karakteristiske artsstruktur, men der blev også taget hensyn til at få hver enkelt art godt repræsenteret med jævne målinger over et bredt diameterspektrum over hele skoven. Træhøjderne blev målt med en "Silva Clinometer", Type 65 sigtemåler, hvor man ud fra vinkelen til træets top fra en given afstand kan aflæse træets højde. Usikkerheden i denne metode består især i problemerne med at se toppen på de store træer. Om sommeren vanskeliggøres arbejdet yderligere af det tætte løvdække. Derfor er de fleste af målingerne foretaget i december måned.

Kortlægning af skovens faser:

Ud fra de ovenfor nævnte opmålinger, suppleret med iagttagelser i felten, er skovens mosaik-struktur beskrevet og kortlagt. Det er især træernes gennemgående DBH og kronedækkets beskaffenhed der har indgået i disse bedømmelser.

Silvi-Star plot:

Som supplement til ovennævnte total-beskrivelse af Suserup skov er der udlagt et par mindre prøveflader til detaljerede studier af skovens struktur og dynamik bl.a. vha. det computerbaserede monitoringsprogram Silvi-Star (Koop 1989). Omkring skovmosen i skovens nordvestlige hjørne (fig 3.2) er der udlagt en rektangulær prøveflade på én hektar, hvor alle træer over 5 cm i diameter (DBH) er målt ind (stamme, diameter, højde, kronepereferi, kronebasis, social status, vitalitet, kronefyldte og eventuelle skader). Døde/væltede træer og nedfaldne grene over 10 cm midtdiameter er tilsvarende målt og registreret. Vha. disse data kan bevoksningen og dens struktur indgående beskrives, og der kan beregnes nøgletal som træartsfordeling, kroneprojektionsarealer/volumener for de forskellige træarter, mængden af dødt ved, diameterklassfordelinger, højdeklassefordelinger, højde/diameter-korrelationer, højde-kronevolumen-korrelationer mv.

Tolkning og formidling af resultaterne kan støttes af kroneprojektionskort og kroneprofilogrammer udtegnet vha. Silvi-Star (se mere i kap. 7).

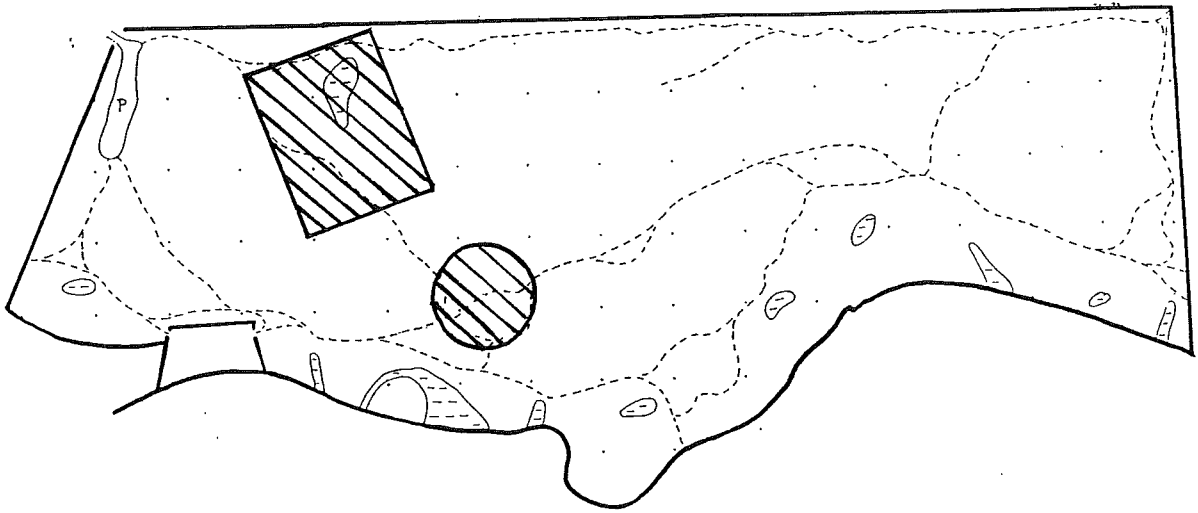
Årringsanalyse:

I en del af Silvi-Star plottet bestemmes alderen på alle træer ved at tælle årringe på borekerner udtaget med tilvækstbor. Aldersstrukturen kan på den baggrund kortlægges og de generelle korrelationer mellem alder, højde og diameter undersøges for hver træart.

Tilvækstforløbet for udvalgte enkelttræer og trægrupper kan rekonstrueres ud fra borekernerne for at opnå en bedre forståelse af konkurrencen og samspillet mellem de forskellige træarter.

Detailstudie af foryngelsesplanter i et "gap":

I en relativ stor lysåbning (et gap) er der udført lysmåling langs en lys-skygge gradient i sommeren 1992. Alder og højde er blevet målt på den etablerede foryngelse af primært ask og bøg. Sammenhængen mellem lystilgang, alder, overlevelse og højdevækst på foryngelsen kan da analyseres.



Figur 3.2: Prøvefladernes placering i skoven. Rektangel: 1-hektar silvistar-plot. Ring: Gap-studie-plot.

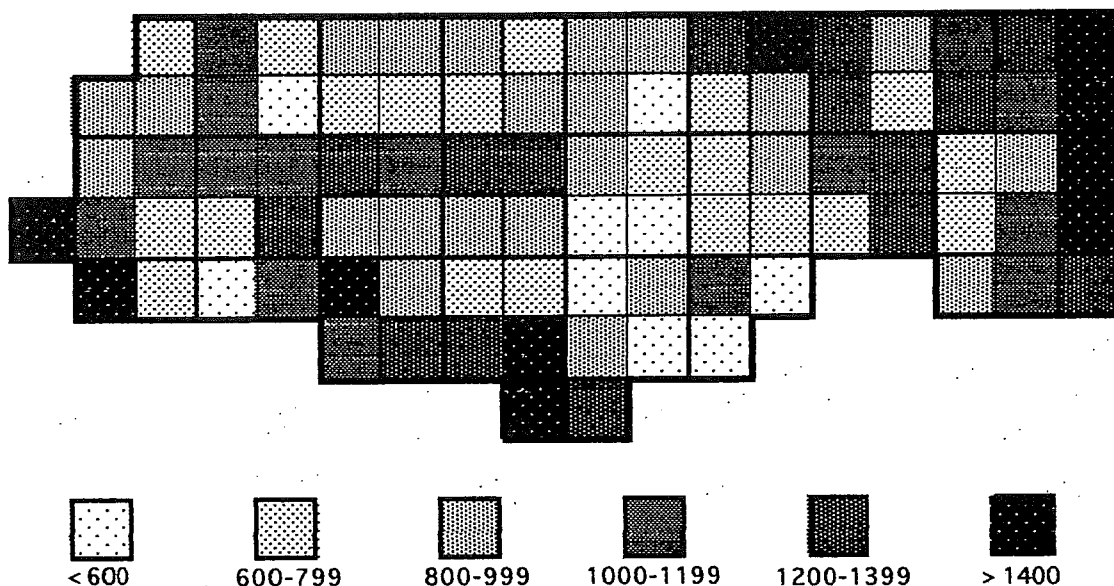
4. SUSERUP SKOV I TAL - EN OVERSIGT

I dette afsnit gives et hurtigt overblik over forholdene mellem de 4 mest dominerende træarter i Suserup Skov. Arterne er som tidligere nævnt ask (Fraxinus excelsior), bøg (Fagus silvatica), skov-elm (Ulmus glabra) og stilk-eg (Quercus robur). For de øvrige arter henvises til beskrivelserne i afsnit 6 og tallene i appendix II.

Stamtal.

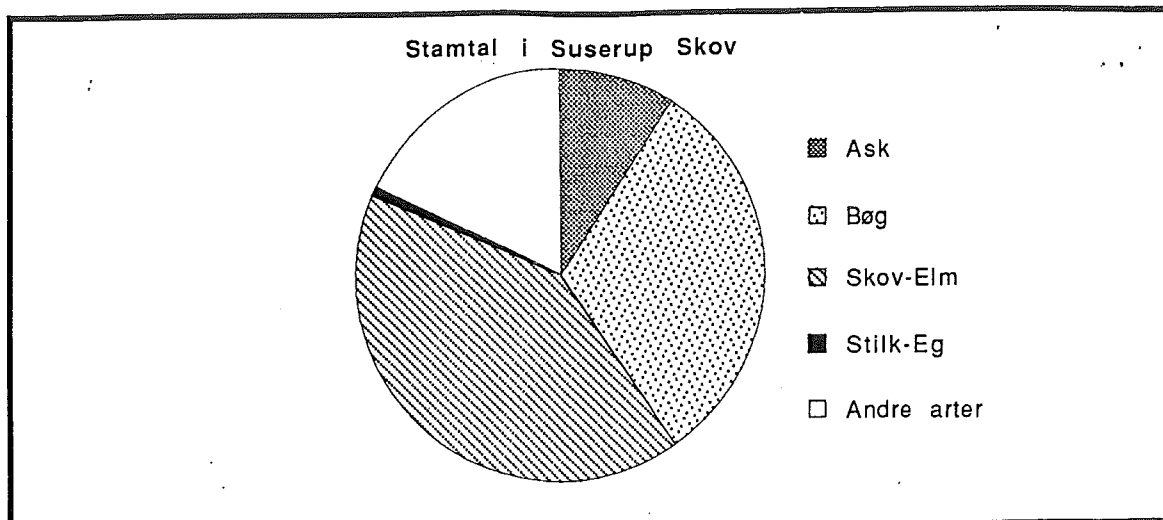
Stamtallet er for de fleste træarter det samme som antallet af individer, dog er der i de små størrelsesklasser en del tveger der for især skov-elm, alm. hylde (Sambucus nigra) og hassel (Corylus avellana) kan forstyrre billedet en del. I alt er der registreret 18451 stammer i Suserup Skov, hvilket svarer til 984 stk pr. ha.

Skov-elm er langt det hyppigste træ i skoven med et gennemsnitlig stamtal på 392 stk. pr. ha. herefter følger bøg med 302 stk. pr. ha.. Ingen af de øvrige træarter kommer over 100 stk. pr. ha.



Figur 4.1: Forskellene i stamtal (stk. pr. ha.) i de enkelte felter i skoven. Alle arter er medtaget

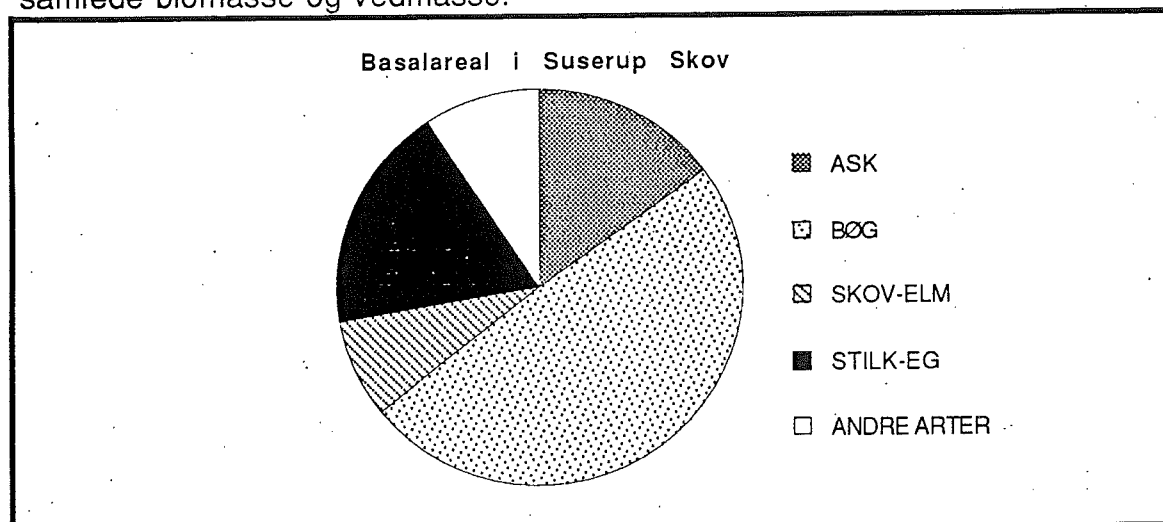
Som det kan ses varierer stamtallet en del fra felt til felt og dette er som det beskrives i de følgende afsnit typisk for en urørt naturskov. Ser man på forholdet mellem stamtallet for ask, bøg, skov-elm og stilk-eg ses det som før nævnt, at det er bøg og skov-elm der dominerer med tilsammen næsten 3/4 af det totale stamtal. Ask spiller dog også en betydelig rolle, mens stilk-eg kun er repræsenteret med ganske få individer (186 stk. i hele skoven).



Figur 4.1: Fordelingen af stamtallet i Suserup skov 1992.

Basalareal (Grundflade):

Basalarealet er i modsætning til stamtallet et udtryk for træernes størrelse, og er defineret som arealet af den vandrette flade der findes i træernes stammer i 1,3 meters højde. Målet giver et godt indtryk af hvilke træarter der dominerer i de store størrelser. Derimod spiller de små træer en yderst begrænset rolle i det samlede basalareal. Basalarealet bruges endvidere til at udregne skovens samlede biomasse og vedmasse.



Figur 4.2: Fordeling af basalarealet i Suserup Skov 1992.

Figur 4.2 viser at basalarealet tegner et andet billede af træarternes relative dominans end når stamtallet benyttes som mål. Vurderet ud fra basalarealet spiller elmen en begrænset rolle, hvilket skyldes at de fleste elmetræer er små og tynde. Bøgens dominerende rolle i store dele af skoven fremgår klart af ostediagrammet (fig. 4.2). Stilk-eg udgør en betydelig del af basalarealet, hvilket viser at ud af de 186 træer er de fleste store.

Biomasse og Vedmasse.

Biomasse og vedmasse kan bestemmes som afledede størrelser fra basalarealet og kan beregnes på forskellige måder. Det kan diskuteres hvilken beregningsmetode der er bedst egnet - vi har valgt at beregne biomassen og vedmassen i Suserup Skov ukritisk efter de samme principper som benyttet på Vorsø (Dal et. al. 1991) for at opnå det bedst mulige sammenligningsgrundlag. De enkelte træarters relative dominans vurderet ud fra biomasse- og vedmasseberegningerne svarer nogenlunde til når basalarealet benyttes som mål, og vil ikke blive behandlet videre i dette afsnit.

5. SUSERUP SKOV - EN DYNAMISK MOSAIK

Succession og klimaks.

Frederic Clements formulerede i starten af dette århundrede den klassiske successionsteori, senere benævnt monoklimaksteorien (Spurr & Barnes 1980). Når en succession er startet afløses det ene plantesamfund af det næste ind til successionen endelig afsluttes med et entydigt, stabilt, selvregulerende klimakssamfund i balance med det omgivende klima (Clements 1916). Fortolkningen af klimaksbegrebet er siden løbende blevet udfordret og revideret (Gleason 1926, 1927, Raup 1941, 1951, 1972, Odum 1969, Drury & Nisbeth 1973, Davis 1981, McIntosh 1985). Clements rigoristiske fortolkning er nu blødt op til en mere fleksibel og moderne fortolkning af begrebet: Klimakssamfundet er et mere eller mindre længe levende plantesamfund, der forekommer sent i vegetationsudviklingen på en given lokalitet. Klimakssamfundet er relativt stabilt og i dynamisk ligevægt med det omgivende miljø (Spurr & Barnes 1980).

I realiteten kommer systemet aldrig i fuldstændig ligevægt med omgivelserne, idet klimaet af naturlige årsager fluktuerer på kort såvel som på langt sigt (Davis 1981), og fordi systemet jævnligt forstyrres som følge af brand, storm, klimaekstremer eller f.eks. ændret vandstand (Raup 1957, 1972). Dvs. at klimakskonceptet ikke nødvendigvis passer lige godt til alle typer økosystemer (Kimmins 1987). Begreber som økologisk stabilitet og dynamisk ligevægt skal altid ses i relation til den betragtede skala i tid og rum (Raup 1971, Shugart 1984, Waring og Schlesinger 1985, Shugart og Urban 1988).

I de senere år har man ivrigt diskuteret betydningen af forstyrrelser i forskellige økosystemer. Katastrofer, dvs. forstyrrelser i stor skala, f.eks. skovbrand fremhersker bl.a. i de boreale skove. Mange undersøgelser har vist, at katastroferne her optræder så hyppigt, at klimakstilstanden stort set aldrig nås (Raup 1957, 1972, Bormann & Likens 1979, Oliver & Larson 1990).

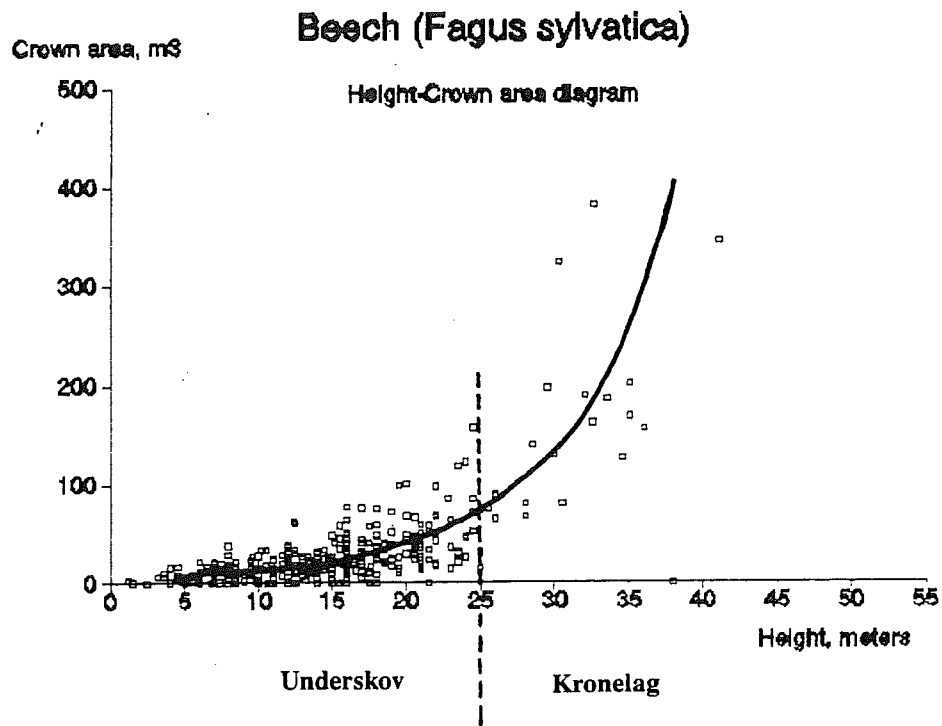
I tempereret løvskov er det som regel vind, storm eller f.eks. svampeangreb, der giver anledning til forstyrrelser. Forstyrrelserne opstår løbende, men følgerne for økosystemet er til gengæld af begrænset omfang, typisk svarende til nogle få træers død. Resultatet af de mange, men små forstyrrelser er, at den tempererede løvskov udvikler en patchwork-lignende struktur, med en typisk patch-størrelse på omkring 0,1-1 hektar. Den enkelte patch gennemløber et cyklisk forløb, der groft kan inddeles i en række karakteristiske faser: foryngelse, opvækst, modning, ældning og sammenbrud (Bormann & Likens 1979, Mayer & Neumann 1981, Kimmins 1987, Oldemann 1990, Oliver & Larson 1990, Remmert 1991, Röhrig 1991, Thomsen 1992a). I større skala kan skoven betragtes som en mosaik af patches i forskellige udviklingstrin. Teoretisk set vil skoven med tiden nærme sig en dynamisk ligevægt, den såkaldte shifting-mosaik steady state, hvor alle udviklingsfaser konstant er til stede med nogenlunde konstant arealrepræsentation. Det forudsætter naturligvis, at man betragter et tilstrækkeligt stort areal, i tempereret skov måske typisk 25-70 hektar (Koop 1989). Når steady state har indfundet sig, vil systemet ideelt være kendetegnet ved lukkede næringsstofkredsløb, stor resistens mod forstyrrelser, høj biodiversitet, stabil artssammensætning; ligesom der indfinder sig nogle karakteristiske, dynamiske biogeokemiske ligevægte: der opbygges ligeså meget biomasse, som der nedbrydes og nettoinput af næringsstoffer modsvares af et tilsvarende output (Odum 1969, Bormann & Likens 1979, Khanna & Ulrich 1991).

For en umiddelbar vurdering er den vestlige del af Suserup skov tæt på steady state, mens den østlige del stadig bærer præg af tidligere tiders græsning og træplantning. Efter disse menneskeskabte forstyrrelser kan man i den østlige del iagttage en sekundær successesjon, hvor bl.a. træartssammensætningen ændrer sig med tiden (fra eg mod ask, ær, elm og bøg).

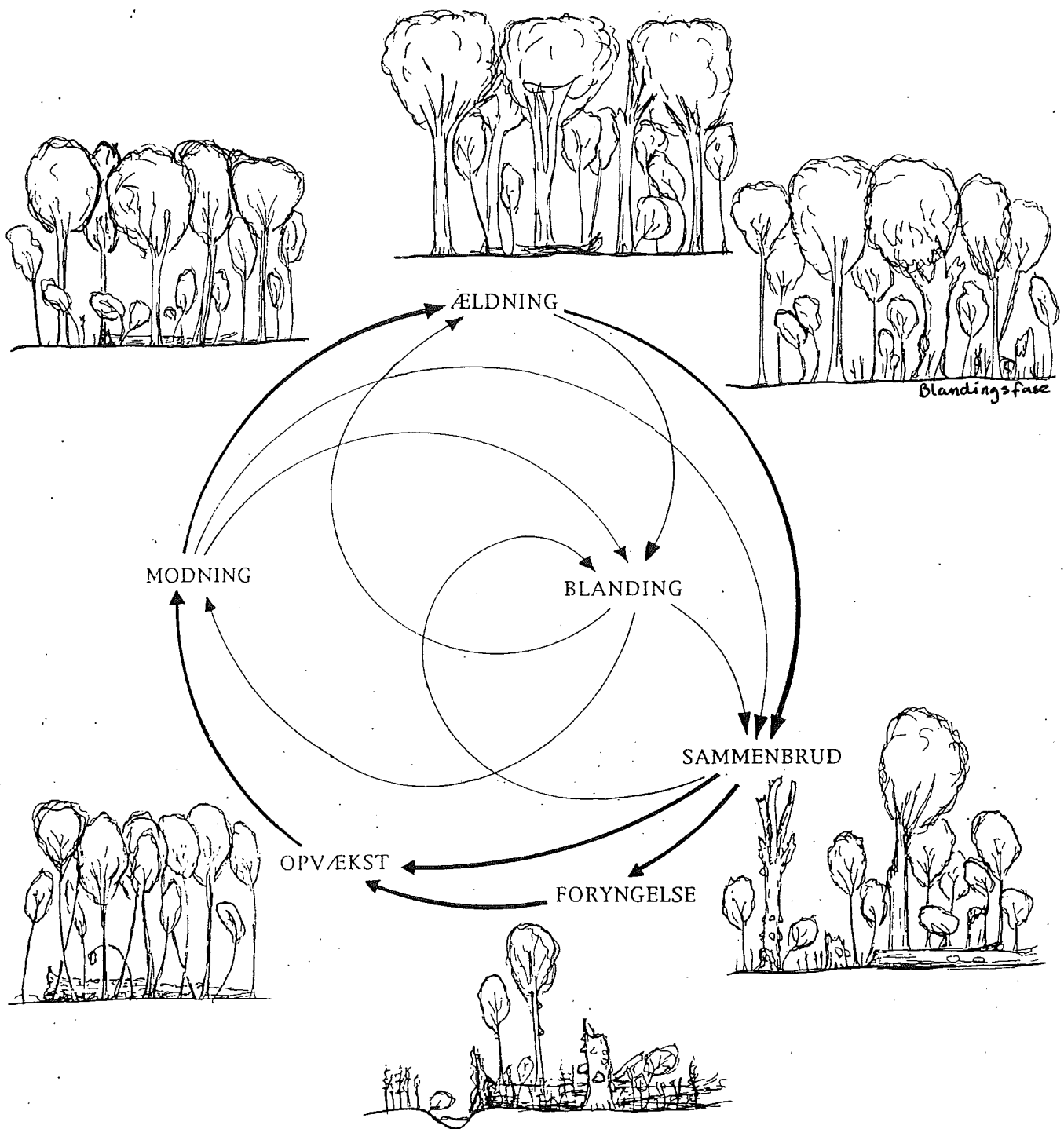
Model af den cykliske mosaikstruktur i Suserup Skov.

For at skabe overblik over den komplicerede dynamiske mosaikstruktur i Suserup skov har vi opstillet en model, et idealbillede, en forenklet abstraktion fra virkeligheden. Modellen er opstillet på baggrund af vore data og iagttagelser, støttet og inspireret af litteraturen. Der er generel enighed om, at tempererede løvskovøkosystemer kan beskrives som en dynamisk, cyklisk mosaik; men terminologien på dette felt er endnu ikke faldet på plads (Bormann & Likens 1979, Kimmins 1987, Oldemann 1990, Oliver & Larson 1990, Remmert 1991, Röhrig 1991, Thomsen 1992a). Vores terminologi er inspireret af Mayer & Neumann (1981), Oldemann (1990) og Thomsen (1992a). De nøjagtige inddelingskriterier er tilpasset de aktuelle forhold i Suserup Skov, hvor der kan identificeres seks rimeligt velafgrænsede udviklingsfaser: foryngelse, opvækst, modning, ældning, sammenbrud og blandingsfase. I princippet gennemløber alle patches i Suserup Skov disse faser, men vel at mærke asynkront. Hvis skoven er i steady state vil samtlige faser i princippet altid være til stede i skoven med rimelig konstant arealrepræsentation, men de enkelte udviklingsfaser findes forskellige steder på forskellige tidspunkter - en stadigt skiftende mosaik. Fig. 5.2 viser en principskitse over modellen og i de efterfølgende afsnit beskrives de enkelte udviklingsfaser nærmere.

Omtalen af de enkelte faser indledes med en kort generel beskrivelse, hvorefter skovens forskellige strata behandles systematisk efter følgende definitioner: **Kronelaget** er skovens øverste stratum og har sin nedere grænse i 25m. 25 meter er valgt fordi bøgen; der er den dominerende træart i Suserup, netop omkring denne højde afslutter sin udprægede højdevækst for i stedet at udvide kronens volumen (jf. appendix III). **Underskoven** defineres som laget fra 3-25 meter over skovbunden. 3 meter er valgt som nedre afgrænsning, fordi træarterne normalt i denne højde lukker sig effektivt over buske og urter. **Busk/urtelaget** defineres som rummet fra 3 meter og ned til jordoverflade.



Figur 5.1: Kroneprojektionsareal som funktion af træhøjden. Grænsen mellem kronelaget og underskovslaget defineres, som den højde hvor bøgen typisk på begynder en kraftig kroneekspansion på bekostning af højdertilvæksten. Af figuren fremgår, at dette sker i ca. 25 meters højde.



Figur 5.2: Den overordnede cyclus i Suserup Skov. De tykke pile angiver den hyppigste udviklingsvej, mens de tynde pile angiver mere usædvanlige forløb. Beskrivelse af de enkelte faser findes i teksten.

Beskrivelse af de enkelte faser i modellen:

I det følgende beskrives de seks typiske udviklingsfaser vi har kunnet identificere og som til sammen danner den overordnede cyclus i Suserup Skov. Naturen er præget af runde former og glidende overgange. Det har givet en del problemer og hovedbrud i arbejdsprocessen, hvor vi netop har søgt at adskille og sortere de runde former efter firkantede regler. Men efterhånden som vi arbejdede os ind i naturens virkelighed med reglerne i

hånden, syntes der dog at opstå en vis klarhed og knap så meget disharmoni i samspillet mellem regler og virkelighed.

Beskrivelsen af de forskellige udviklingsfaser og den senere opdeling af skoven til disse faser bygger i høj grad på iagttagelser fra vores feltarbejde. Der ligger således mange skøn og subjektive vurderinger til grund for præsentationen, ligesom flere faser f.eks. sammenbruds- og foryngelsesfase kun er svagt repræsenterede pga. skovens ringe størrelse. Alligevel har vi foretrukket at udtrykke os rimeligt uforbeholdent, i overensstemmelse med vore indtryk fra arbejdet i skoven. Derved bliver modellen mere klar og anvendelig.

Vi har valgt at starte præsentation med modningsfasen, fordi den minder om sluttet højskov og derfor vil være velkendt for de fleste.

MODNINGSFASE (Optimal, modenhed: Thomsen 1992, Optimal Phase: Mayer & Neumann 1981, early biostatic phase: Oldeman 1990)

Modningsfasen er karakteriseret af sunde, veludviklede træer, som danner et sluttet kronedække i 25-40 meters højde. Hos bøgen ses det i Suserup Skov, at højdetilvæksten mindskes når træerne har nået en højde på ca. 25 meter (jf. appendix III). I denne fase konkurrerer træerne først og fremmest ved at udvide kronerne i det vandrette plan. Modningsfasen starter således når træerne vokser fra underskovslaget op i kronelaget.

Varighed: 50-100 år

Kronelaget: Under hele modningsfasen er kronelaget veludviklet og sluttet. Fasen indledes som nævnt på det tidspunkt, hvor træerne afslutter den markante ungdoms-højdetilvækst og vokser fra underskoven op i kronelaget. På dette tidspunkt ses for bøg typisk tykkelser på 40-55 cm, mens ask typisk har en diameter på 35-40 cm. Fasen afsluttes hvor et flertal af dominerende træer når op over 80 cm DBH, og der ses en begyndende vitalitetsnedgang hos en del af træerne.

I løbet af modningsfasen er konkurrencen hård, og de sidste deciderede pionærtræer (bl.a. fuglekirsebær og alm røn) dør. Også blandt de øvrige træarter ses en vis mortalitet, måske mest udpræget hos ask. De huller, der skabes ved træfald i modningsfasen, lukkes dog meget hurtigt af de omkringstående træer, og kronedækket er under hele forløbet fuldstændigt. Tilvæksten er således stadig stor hos de fleste træer især opbygges kronerne og stammediameterenen øges, mens højdetilvæksten er mere beskedent. Under kraftige storme kan enkelte i øvrigt veludviklede træer falde, men stormfastheden og vitaliteten er generelt meget stor.

Underskoven: Mod modningsfasens slutning kan der især under ask forekomme en vis opvækst af skov-elm og bøg, mens der, hvor bøg er dominerende, kun ses spredt og undertrykt skov-elm.

Busk-/ urtelag: På grund af det massive kronedække er lystilgangen til skovbunden meget begrænset. Kun ganske få buske kan klare sig i den stærke skygge, først og fremmest kan der forekomme lidt stikkelsbær (*Ribes uva-crispa*) og spredt alm. hyld (*Sambucus nigra*), sidstnævnte på et absolut vegeterende stadie. hvid anemone (*Anemone nemorosa*), alm. bingelurt (*Mercurialis perennis*) og dunet steffensurt (*Circaea lutetiana*) er ofte de eneste forekommende urter, lokalt med indblanding af gul anemone (*Anemone ranunculoides*).

Fremspiring af forskellige træarter ses, men planterne overlever sjældent mere end få år. Mængden af dødt ved i skovbunden, rester fra den tidligere sammenbrudsfase, er aftagende.

ÆLDNINGSFASE (Ældning, slut: Thomsen 1992, Terminalphase: Mayer & Neumann 1981, Late biostatic phase: Oldeman 1990.)

Ældningsfasen er i forhold til modningsfasen karakteriseret ved en generel vitalitetsnedgang hos træbestanden. Kronelaget fremtræder dog stadig mere eller mindre sluttet og huller lukkes efterhånden af de omkringstående træer. Tidspunktet for vitalitetsnedgangen afhænger naturligvis af både træart og lokale vækstbetingelser. Vi har i Suserup Skov valgt at sætte grænsen mellem modnings- og ældningsfasen, hvor et flertal af de dominerende træer når op over 80 cm. DBH. I elle-sump zonen ved Tystrup Sø, er dog valgt en DBH på 50 cm.

Varighed: 100-200 år.

Kronlaget: Kronelaget er altså karakteriseret af træer med en stammediameter over 80 cm og af maksimal højde 30-40 m i Suserup Skov. Sundhedstilstanden er gennemgående god, men begyndende svampeangreb, fald af svagere enkelt-træer og tab af store grene fra sunde træer forekommer. De derved fremkomne huller lukkes dog efterhånden af de omkringstående træer, og eventuel opvækst når ikke for alvor op i kronelaget. Varigheden af ældningsfasen er stærkt varierende. Stormen i 1967 væltede således en relativ stor flade med bøg på et tidligt stadie i fasen. Omvendt kan den blive meget langvarig, hvor stilk-eg er den dominerende træart og formodentlig, hvor der forekommer successionsforløb fra især ask til bøg.

Underskoven: Som følge af de større eller mindre huller, der af og til dannes i løbet af ældningsfasen, får underskoven efterhånden bedre forhold, og der ses gerne en ret tæt bestand af bøg og skov-elm i venteposition under kronelaget. Ingen eller kun meget få af disse træer når dog under ældningsfasen op i kronelaget. Kun i periferien af store ege og aske kan bøg (og skov-elm?) af og til nå op, hvilket kan gøre ældningsfasen meget langvarig eller føre over i en blandingsfase (se under denne).

Busk/urtelag: Under ældningsfasen sker der ofte en gradvis eller evt. periodevis bedring af lysforholdene. Arterne fra den foregående fase vil dog stadig normalt være dominerende, men indvandring af arter som enblomstret flitteraks (*Melica uniflora*), skovstar (*Carex sylvatica*), skovbyg (*Hordelymus europaeus*), skovmærke (*Galium odoratum*) og guldnælde (*Liamiastrum galeobdolon*) forekommer i lysere partier. Fremspiringen af træer kan være ret markant under ældningsfasen, navnlig ses der stedvis megen ask. Mortaliteten er dog høj, og kun få planter klarer sig i mere end få år. Busklaget i ældningsfasen minder meget om det beskrevet under den modne fase, dog ses der muligvis en nedadgående tendens for stikkelsbær.

SAMMENBRUDSFASE (Fald, tilbagedøen: Thomsen 1992a, Zerfallsphase: Mayer & Neumann 1981, Degradation phase: Oldeman 1990).

Sammenbrudsfasen er karrakteriseret ved en fremadskridende fragmentering af kronelaget som følge af stormfald m.v. I modsætning til i de foregående faser er de omkringstående træer ikke i stand til at lukke opståede huller i

kronelaget og der ses i det hele taget en hurtig nedadgående vitalitet i bestanden. Foryngelse- og opvækstgrupper ses stedvist, men disses fremtidsudsigter er usikre p.g.a. risikoen for destruktion ved fald af nærtstående store træer.

Varighed: 1-20 år.

Kronlaget: Sammenbrudsfasen starter, i sin reneste form, pludseligt ved et eller flere store træers død, oftest ved stormfald, sjældnere direkte ved alvorlige svampeangreb, der kan få træer til at dø stående. Modsat ældningsfasen er de huller der opstår i krondækket for store til, at de omkringstående træer formår at lukke dem. Der er ligefrem en tendens til, at de omkringstående træer svækkes eller udsættes for forøgede fysiske påvirkninger, der kan være af fatal betydning. Således ses det ofte, at væltende træer under deres fald beskadiger stammer eller kroner på i øvrigt sunde træer, så at risikoen for svampeangreb hos disse øges. Samtidig er især bøgen følsom overfor pludselig øget solindstråling, der kan medføre barksprængning (Barkslag) og i øvrigt reduceret vitalitet. Oven i købet får vinden større råderum i den nu åbne skovstruktur så risikoen for stormfald øges.

I særlige tilfælde, typisk i forbindelse med kraftige storme, kan sammenbruddene forløbe meget voldsomt, således at adskillige nærtstående træer falder samtidigt. Det generelle billede i Suserup Skov synes dog at være det ovenfor skitserede, hvor sammenbruddet sker gradvist gennem et tidsrum på adskillige år.

Underskoven: Den underskov der typisk er etableret under ældningsfasen kan principielt gå to forskellige udviklinger i møde under sammenbrudsfasen:

- 1) Underetagen kan pludselig få stærkt forbedrede forhold pga. den øgede lystilgang, hvorefter området vil gå direkte fra sammenbrudsfasen over i opvækstfasen, eller
- 2) Underetagen kan blive knust under stammer og kroner fra de faldende træer, hvorefter området vil gå fra sammenbrudsfasen via en foryngelsesfase til opvækstfasen.

Hvis sammenbruddet sker gradvist over flere år vil de fysiske skader på underskoven være begrænsede hvorefter situation 1) vil opstå. Ved mere voldsomme samtidige fald af flere nærtstående træer vil underskoven derimod ofte blive så fragmenteret at situation 2) opstår.

De fleste sammenbrud fører til en udvikling et sted midt mellem de to skitserede scenarier. F.eks. opstår der ofte også ved gradvise sammenbrud mindre flader fri for underskov hvor fladeforyngelser af bl.a. ask kan opstå. Den etablerede foryngelse kan overleve, blive til opvækst eller den kan gå til pga. tiltagende skygge eller ved eventuelle senere træfald i sammenbruddet.

Alt i alt er også underskoven stærkt fragmenteret i sammenbrudsfasen, når denne forløber typisk, og det vil ofte være muligt at skelne mellem flere forskellige delfaser, der veksler indenfor sammenbrudsfasen i tid og rum.

Busk/ urtelaget: Også i græs/urte-floraen kan der ske dramatiske ændringer i løbet af sammenbrudsfasen, men igen er der stor variation afhængig af sammenbruddets forløb.

I de tilfælde, hvor underskoven kun i begrænset omfang ødelægges af de væltende træer, forbliver skovbunden generelt ret skygget, eller i hvert fald er tidsrummet med stor lystilgang kort. I sådanne tilfælde vil ændringerne i græs/urte-floraen i forhold til ældningsfasen være forholdsvis små. Hvor der sker en eliminering af underskoven sker der derimod store ændringer som følge af stærkt øget lystilgang, og en række mere lys- eller næringskrævende

arter, som feber-nellikerod (*Geum urbanum*), skov-gaitetand (*Stachys sylvatica*), stor nælde (*Urtica dioica*) og mælkebøtte (*Taxacum* spp.) kan indvandre, og delvis blive dominerende. Hvad angår træarterne er det allerede nævnt, at der på mindre partier indenfor sammenbrudsfasen kan forekomme fladeagtig foryngelse af især ask, men også f.eks. elm og bøg. I lysere områder kan rubus-arter, hyld (*Sambucus nigra*), hassel (*Corylus avellanus*) og benved (*Eonymus europaeus*) forekomme, mens ændringerne er små i mere skyggede dele.

løvrigt ses i skovbunden en markant ophobning af dødt ved, som en følge af omfattende træfald.

FORYNGELSESFASE (Nyvækst, foryngelse: Thomsen 1992, Verjüngungsphase: Mayer & Neumann 1981, Innovation phase: Oldemann 1990)

Foryngelsesfasen er karakteriseret ved fladeagtig foryngelse over store arealer (>200m²). Græs-, urte og buskvegetationen er meget veludviklet og i skovbunden ses store mængder af dødt ved i svære dimensioner. Forudsætningen for foryngelsesfasen er at der opstår et markant sammenbrud - et gap - hvor såvel kronlaget som underskoven stort set elimineres. I sammenbruddet, gap'et skabes betingelser for en nogenlunde samtidig etablering af en ny trægeneration, den såkaldte zero-event (Oldemann 1990). Fasen afsluttes når træforyngelsen når en højde på ca. 3 meter (se iverigt under opvækstfasen).

Varighed: 10-20 år.

Kronlaget: For at foryngelsesfasen overhovedet kan indtræde, kræves det, at kronlaget er så godt som fraværende. Enkeltstående store træer, som har overlevet sammenbrudsfasen kan dog forekomme, men vil have minimal skyggevirksomhed.

Underskoven: Ligesom kronlaget skal underskovslaget være uden større betydning for, at en foryngelsesfase kan opstå. Faktisk ses det flere steder, at den underskov, som egentlig har overlevet et markant pludseligt sammenbrud er fysisk skadet, vantrives eller dør som følge af svampeangreb og måske udtørring i foryngelsesfasen.

Busk/urte-laget: Under foryngelsesfasen er græs/urte-laget overordentligt artrigt, med dominans af meget lys/næringskrævende arter som gederams (*Chamaenerion angustifolium*), arter af dueurt (*Epilobium montanum* & *E. hirsutum* m.fl.) og burrenerre (*Galium aparine*) foruden de under sammenbrudsfasen nævnte arter. Selv deciderede åbenlandsarter som horse-tidsel (*Cirsium vulgare*), alm. røllike (*Achillea millefolium*), glat vejbred (*Plantago major*) og følfod (*Tussilago farfara*) er observeret, sidstnævnte på lerede rodskager af væltede træer. De egentlige skovbundsarter som f.eks. hvid anemone (*Anemone nemorosa*), alm. bingelurt (*Mercurialis perennis*) og formodentlig hulrodet lærkespore (*Corydalis bulbosa*) spiller derimod en underordnet rolle, dog kan dunet steffensurt (*Circaea lutetiana*) være fremtrædende.

Ellers er det træarterne, der spiller den afgørende rolle i Busk/urte-laget. En tæt fladeforyngelse domineret af ask og bøg er tilsyneladende almindeligt, ofte med indblanding af diverse hurtigtvoksende deciderede pionerarter som birk (*Betula* spp.), fugle-kirsebær (*Prunus avium*), alm. røn (*Sorbus aucuparia*) og selje-pil (*Salix caprea*). Også stilk-eg (*Quercus robur*), og storbladet lind

(*Tilia platyphyllos*) m.fl. kan forekomme som spredt indblanding. Skov-elm spiller til gengæld ingen større rolle i den egentlige fladeforyngelse. Til gengæld har arten en forbløffende evne til at komme igen efter at være blevet lagt ned af væltede træer, og arten kan på den måde lokalt få et forspring i forhold til de øvrige træarter. Hvor busklaget er særligt veludviklet, hæmmes træforyngelsen betydeligt, og foryngelsesfasen kan her blive ret langvarig.

De lyskrævende buskarter har meget gode forhold under foryngelsesfasen. Her er de begunstiget af deres meget hurtige vækst, og især alm. hylde (*Sambucus nigra*) og brombær (*Rubus fruticosus* coll.) kan udvikle sig voldsomt. hassel (*Corylus avellanus*), hindbær (*Rubus idaeus*), korbær (*Rubus caesius*) og måske skov-abild (*Malus sylvestris*) og hvid-tjørn (*Crataegus* spp.) er andre arter, der kan profilere sig.

Det ovenfor beskrevne scenarie er først og fremmest beskrevet ud fra et enkelt større område i foryngelsesfase i den bøge-dominerede del af Suserup Skov. Det synes rimeligt at antage, at de forskellige urte- og træarters dominansforhold vil fremstå anderledes i andre dele af skoven, omend det samme overordnede udviklingsforløb må forventes.

OPVÆKSTFASE (Fremvækst, opbygning: Thomsen 1992, Initial-(Jungwuchs-) phase: Mayer & Neumann 1981, aggradation phase: Oldeman 1990)

Opvækstfasen er defineret ved en udpræget dominans af træer i underskovslaget 3-25 meter over skovbunden. Fasen kan enten afløse en gradvist forløbende sammenbrudsfasen eller afløse foryngelsesfasen (se figur 5.2). I sidstnævnte tilfælde påbegyndes fasen efter vores definition ved en gennemgående træehøjde på 3 meter, den højde, hvor træerne med deres skygge stortset eliminerer græs- og urtefloraen. Fasen afsluttes når træerne vokser ind i kronelaget, d.v.s. har nået en højde på 25 meter.

Varighed: 20-50 år:

Kronlaget: Der kan i opvækstfasen stadig forekomme enkelte overstandere fra den tidligere trægeneration i kronlaget, men disse træer vil have en begrænset skyggevirksomhed i forhold til opvæksten. Ofte ses der hos sådanne overstandere en stærkt forringet vitalitet, og de vil sjældent overleve fasen ud. Dette gælder dog næppe stilk-eg.

Underskoven: Det er selvsagt underskoven der næsten fuldt og helt karakteriserer og dominerer opvækstfasen. De rumlige strukturer under opvækstfasen varierer en del, bl.a. afhængigt af om udgangspunktet er sammenbrud eller foryngelse. Opstår opvækstfasen direkte efter et sammenbrud vil underskoven normalt være heterogen og ikke særlig tæt, mens opvæksten efter en egentlig foryngelse som regel vil være ensaldrende, homogen og tæt, med høje stamtal.

I de tilfælde, hvor opvækstfasen direkte følger sammenbrudsfasen, kan det være vanskeligt at trække grænsen mellem de to faser. Så længe de store træer står så tæt, at et stormfald vil føre til en omfattende decimering af underskoven, er det mest korrekt at tale om sammenbrudsfasen. Grænsen mellem foryngelses- og opvækstfase er derimod klart defineret som det punkt, hvor de opvoksende træer bliver 3 meter høje. Opvækstfasens varighed bestemmes af den foreliggende udviklingshistorie. Fasen kan således være ganske kort, når den afløser en langvarig sammenbrudsfasen.

Gennem hele opvækstfasen er konkurrencen om lys og vand markant og højdevæksten er udpræget. Mortaliteten er høj, navnlig i de tætte, homogene bestande og træerne kan umiddelbart fremtræde noget ynkelige

og ranglede med deres lange tynde stammer og smalle kroner. Pionerarterne som alm. røn og fugle-kirsebær har dog, p.g.a. hurtig ungdomsvækst, deres storhedstid mod periodens udløb med blomstring og frugtsætning.

Busk-/urte-laget: De buske, som nød godt af de gode lysforhold i de foregående faser, udsættes i løbet af opvækstperioden for stadigt faldende lysintensitet, og de fleste arter overgår til et vegeterende stadie, hvis ikke de helt forsvinder. Alm. hyld og benved synes at være de arter, der bedst klarer sig i den dybe skygge, og en art som stikkelsbær synes ligefrem at kunne indvandre. Af og til ses der inden for rammen af en homogen opvækststruktur holme af især hyld, der i længere tid formår at holde opvæksten af træer i ave. Sådanne holme må afspejle områder i det gamle sammenbrud, hvor buskarterne opnåede dominans.

Også græs og urter påvirkes stærkt af den faldende lysintensitet, og artsdiversiteten falder hurtigt. Snart er kun de egentlige skyggetolerante arter som alm. bingelurt og hvid anemone tilbage. Spredte fremspirende kimplanter af træarterne ses, men meget få overlever mere end det første år.

BLANDINGSFASE (Miks, blandingsstruktur: Thomsen 1992, Plenterphase og Regenerationsphase: Mayer & Neumann 1981, Eco-unit mixture: Oldeman 1990)

Blandingsfasen kan karakteriseres som en meget fintmasket mosaik, hvor ingen patches er større end 200 m², og hvor grænserne mellem de enkelte patches er vanskelige at drage. I princippet er således alle faser tilstede samtidig indenfor et begrænset område og heterogeniteten er udpræget.

Varighed: Sandsynligvis meget variabel.

Kronlaget og underskoven: Blandingsfasen er karakteriseret ved en udpræget uensaldrethed, således at træer af stærkt varierende størrelse veksler med hinanden indenfor et begrænset område. Hvis kun to veldefinerede trægenerationer vokser mellem hinanden, er det ikke korrekt at tale om en blandingsfase, selv ikke, hvor det er vanskeligt at udpege en af trægenerationerne som dominerende.

I Suserup Skov ses fasen typisk, hvor middelstore til store ege udgør kronlaget uden helt at kunne holde opvæksten fra sig. Derved er der flere steder dannet en meget fintmasket mosaik, hvor træer i alle stadier af fremvækst, modning, ældning og sammenfald forekommer samtidigt. Fasen forekommer dog også, hvor bøg er dominerende i kronlaget og er tilsyneladende også fremtrædende langs Tystrup Sø, hvor talrige træarter veksler med hinanden. Som sådan optræder fasen da meget variabel, men der er ofte tale om en relativt åben skovstruktur.

Fasens betydning i Suserup Skovs naturlige cyklus er ukendt, og det synes flere steder sandsynligt, at den er opstået som følge af tidligere tiders kulturpåvirkninger. Dette er f.eks. tilfældet i en stor del af felt F4NØ, hvor fasen optræder i forbindelse med en formodentlig plantet ege-bestand. At fasen dog kan opstå naturligt f.eks. i forbindelse med langvarige sammenbrudsfaser, ligesom den er karakteristisk i et bælte langs Tystrup Sø, er dog indlysende.

Busk-/urtelaget: Det er vanskeligt at komme med entydige bud på busklagets struktur i blandingsfasen, da denne som nævnt dækker over en betydelig variation. Fasen er dog gennemgående ret lys, og busklaget derfor ret veludviklet. På samme måde kan græs/urte-vegetationen være meget forskelligt udviklet, alt efter hvor og hvordan fasen optræder.

Udbredelse af de forskellige faser i Suserup Skov:

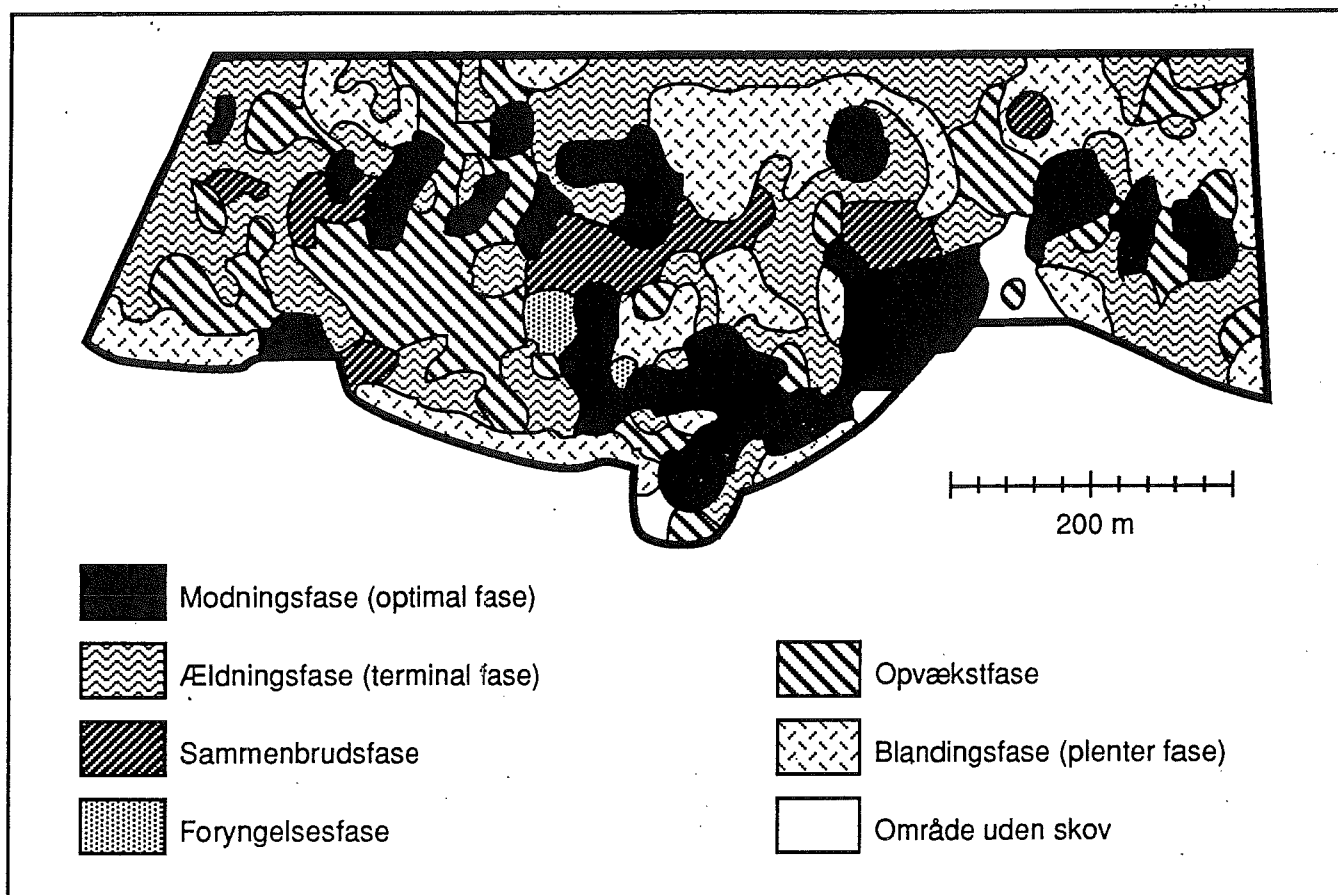
Vi har søgt at opdele skoven i overensstemmelse med vores definition og beskrivelse af de seks udviklingsfaser. Resultatet er indtegnet på kortet, figur 5.3. Suserup Skov er tydeligvis stykket sammen af en mængde patches der hver repræsenterer forskellige udviklingsfaser. Hele skoven får dermed en patchwork-lignende makro-struktur - skoven er en dynamisk mosaik i tid og rum. Makro-strukturen i Suserup Skov ligner på mange punkter strukturerne fundet ved lignende lignende undersøgelser i Kroatien og Østrig (Mayer & Neumann 1981) - f.eks. hvad angår den typiske patch-størrelse.

Spørgsmålet er nu hvorvidt skoven befinder sig i dynamisk ligevægt (steady state) med det omgivende miljø - primært klima og jordbund? Den teoretiske arealrepræsentation af de forskellige udviklingsfaser, hvis vel at mærke skoven befinder sig i dynamisk ligevægt med omgivelserne, kan beregnes ud fra den skønnede varighed af de forskellige udviklingsfaser. Resultatet af de beregnede forventede og de faktisk observerede fundne arealer for de forskellige udviklingsfaser ses i tabel 5.1. Bemærk at blandingsfasen er holdt ude fra regnestykket. Dels er det umuligt at vurdere blandingsfasens typiske varighed og dels er det måske mest logisk at se bort fra den i regnestykket, da den ikke indgår i den typiske cyklus.

De forventede og de observerede arealer viser en høj grad af overensstemmelse, hvilket kan ses som et indicium på at skoven ligger ganske tæt på "shifting-mosaic steady state".

Dog kan man bemærke at det observerede opvækstareal er større og det observerede ældningsareal er mindre end forventet, hvilket kan forklares ud fra stormfaldet i 1967 (se diskussionen om stabilitet i kap. 8). Endvidere fremgår at det faktiske foryngelsesareal er mindre end forventet. En del forklaringen kan være at foryngelsesfasen ofte springes over, i de tilfælde hvor sammenbrudsfasen går direkte over i opvækstfasen (se figur 5.2 samt afsnittet om sammenbrudsfasen).

Som nævnt har vi benyttet skønnede værdier for den teoretiske varighed af de forskellige faser, hvilket giver en vis usikkerhed ved beregningen af de forskellige fasers forventede arealer. En nærmere analyse af vore årringsdata kan formentlig føre til nogle mere velbegrundede skøn, selvom der under alle omstændigheder vil optræde en vis usikkerhed og variation på grund af tilfældige begivenheder som storm og lignende.



Figur 5.3: De enkelte fasers udbredelse i Suserup Skov 1992.

Område type	Areal i hektar	Areal i %	Obs. areal i % *	Varighed i år	forventet areal i % **
Foryngelsesfase	0,21	1,1	1,4	10-20 år	5,2***
Opvækst	3,71	19,3	25,2	20-50 år	12,1
Modningsfase (Optimal fase)	3,81	19,8	26,0	50-100 år	25,9
Ældningsfase (Terminal fase)	5,65	29,3	38,6	100-200 år	51,7
Sammenbrudsfase	1,27	6,6	8,7	(1)5-25 år	5,1
DYNAMISKE OMRÅDER I ALT	14,65	76,1	100,0		100,0
Blandingsfase	4,20	21,8		?	
Skovfrie områder	0,39	2,0		----	
I ALT	19,24	100,0			

Tabel 5.1: Tabel over fordelingen af de enkelte faser i skoven. *) Den faktiske fordeling af de enkelte faser set i forhold til det samlede dynamiske område. **) Den forventede fordeling af faserne udregnet ud fra faserens gennemsnitlige varigheder. ***) Denne fase springes dog ofte over i skovens cyclus, så dette tal vil normalt være mindre i virkeligheden.

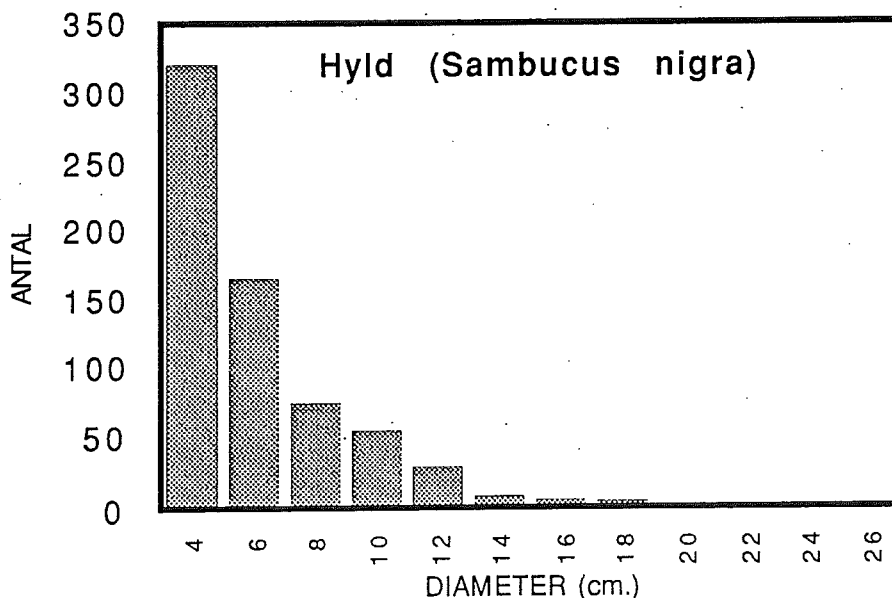
6. GENNEMGANG AF DE ENKELTE TRÆARTERS ROLLE I SKOVEN

ALM. HYLD (*Sambucus nigra*)

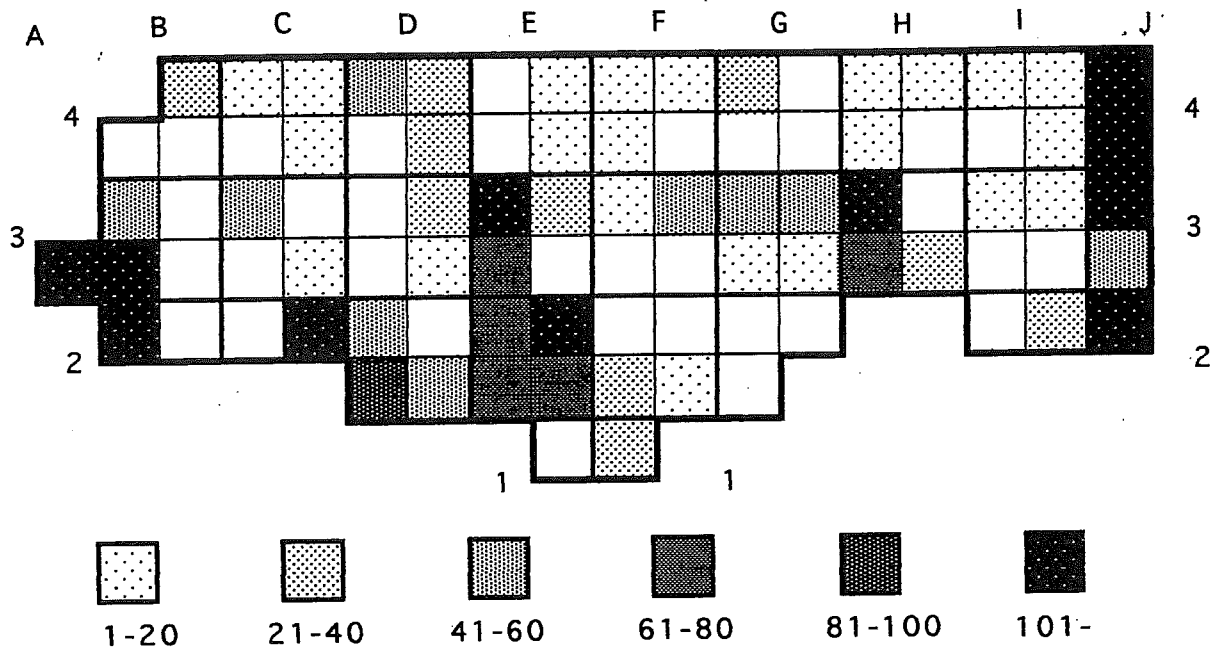
Historie: Buckwald (1956) nævner forekomsten af talrige store hyldebuske i skoven. Resterne af disse nu døde buske, som må have været næsten gigantiske for arten, gjorde flere steder vores registreringsarbejde meget vanskeligt. Det er muligvis forøget lystilgang i forbindelse med udryddelseskampagnen mod skov-elm, der har begunstiget arten, som næppe er blevet opfattet som en trussel i forhold til ask og eg.

Økologisk rolle: Hylde findes nu spredt over hele skoven. Således er den registreret i over 80 procent af kvadraterne og er derved overhovedet den mest udbredte træ/busk-art i skoven (se appendix IV). Artens styrke er, udover beskedne krav til jordbunden, evnen til at overleve selv i skovens meget mørke, bøgedominerede partier. I disse områder er væksten dog meget begrænset, og består ofte kun af få korte rodkud hvert år. En af årsagerne til at hylde kan klare sig i de mørke skovdele skal nok søges i det tidlige udsprings-tidspunkt. Ved at have blade i det tidlige forår kan arten ligesom anemonerne udnytte, at der er lys til at fotosyntetisere før bøgen først i maj springer ud og lukker for lyset. Allerede fra sidst på vinteren kan man således iagttage udsprungne hyldebuske.

Det er dog kun i sammenbruds- og foryngelsesområder, at hylde er iøjnefaldende. I disse er arten i høj grad begunstiget af ofte allerede at være repræsenteret på forhånd, selvom også de fuglespredte frø kan sikre artens etablering. Når først lysforholdene bedres udviser den en næsten eksplosiv vækst, og allerede efter få år når den en størrelse, hvor den kan blomstre og sætte frugt. Ellers ses blomstring kun i skovbrynene.



Figur 6.1: Antallet af træer i de enkelte 2cm-intervaller.



Figur 6.2: Stamtal (stk. pr. ha.) i de enkelte felter for hyld (*Sambucus nigra*).

Fremtid: Der er ingen grund til at tro, at hyldens forekomstmønster i nær fremtid vil ændres væsentligt.

ALM. RØN (*Sorbus aucuparia*)

Arten optræder i et mønster der minder noget om, det der er omtalt ved fuglekirsebær (*Prunus avium*). Den dukker op, spredt af fugle, i de større sammenbrud. Røns maksimale højde er omkring 15-20 meter (Møller 1965) og derfor vil den i løbet ca. 50 år blive overgroet af andre arter.

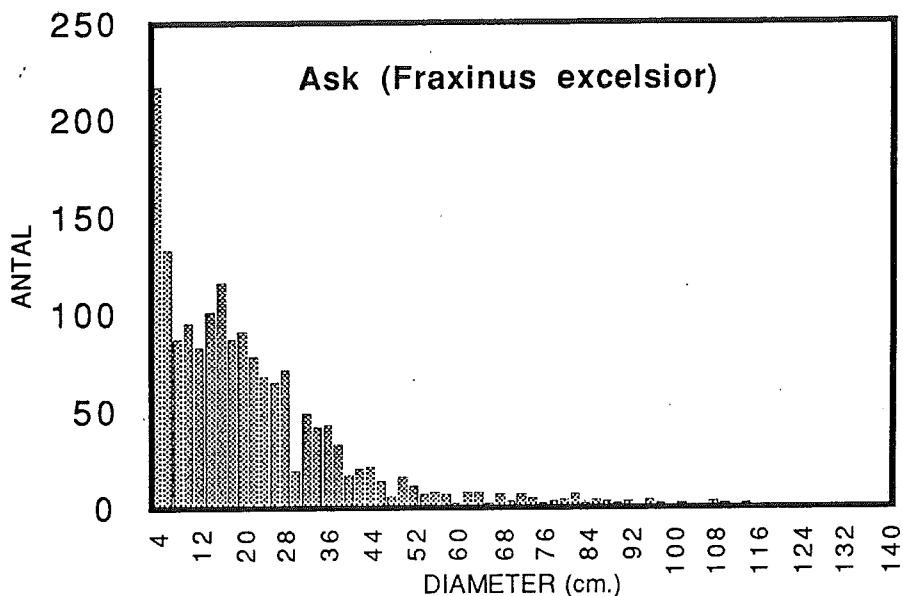
ASK (*Fraxinus excelsior*):

Historie: Ask er blandt de mest udbredte træarter i Suserup Skov. Og arten har formodentlig i lang tid spillet en betydelig rolle i skoven. Dette bekræftes af en del store levende og døde træer. Allerede hos Ostenfeld (1926) nævnes det at asken udgør en vigtig del af kronelaget i skovens østlige del.

Økologisk rolle: I dag ses såvel foryngelse opvækst af ask i alle dele af skoven og også store træer findes vidt udbredt. Arten synes i det hele taget at være den træart der i Suserup Skov har den bredeste økologiske niche, og den trives fra de vådeste vældpartier til de tørreste og mest vindblæste skovbryn.

I væld- og sumppartierne langs Tystrup Sø står asken ofte sammen med Rødel (*Alnus glutinosa*). Konkurrencen mellem de to arter synes at falde ud til asks fordel de fleste steder. Kun de vådeste steder, typisk med regelmæssige oversvømmelser i vinterhalvåret, er det rødellen der klarer sig bedst. (Se endvidere under denne art).

På den højere bund vokser asken sammen med eg i den østlige del af skoven, mens den i den vestlige del spiller en væsentlig rolle som indblanding i den bøgedominerede skovtype.



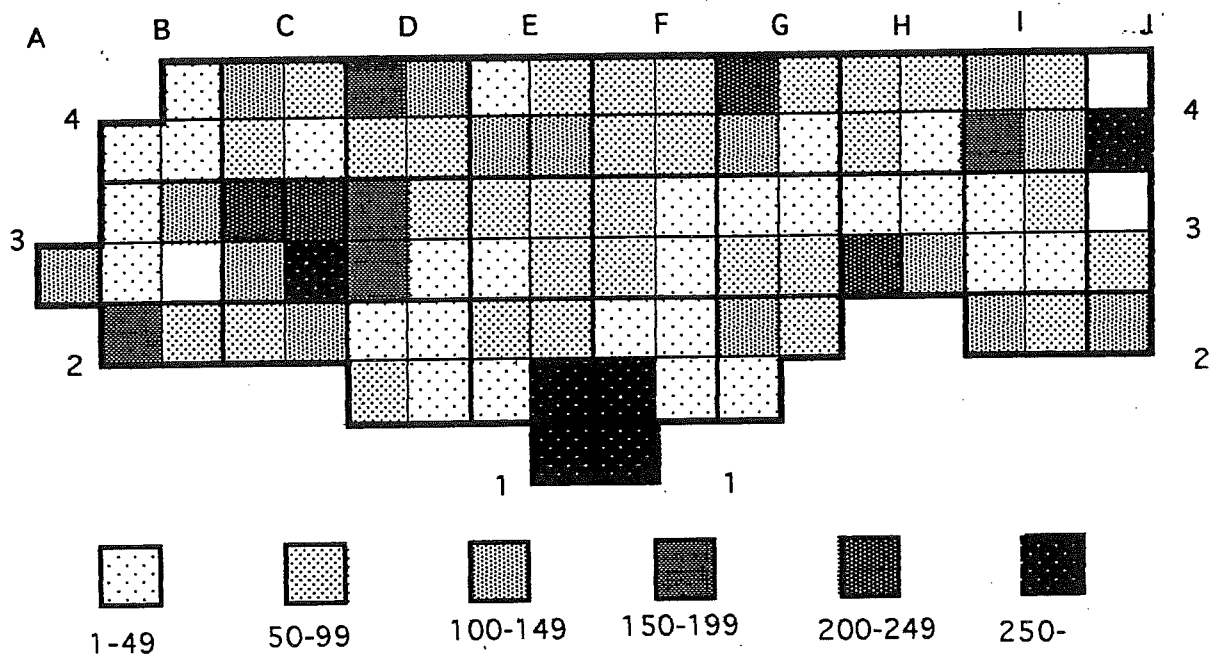
Figur 6.3: Antallet af Asketræer i de enkelte 2 cm intervaller

Selv om ask normalt betegnes som et lys- eller halvlystræ (Vedel 1980) er arten i stand til at fremspire også i skovens stærkt skyggede dele. Faktisk er arten sådanne steder tilsyneladende i stand til at klare sig længere tid end bøgen, som ellers traditionelt betragtes som skyggetræ. Fænomenet må anses for velkendt, da det beskrives hos både Watt (1925), Gia (1927) og Ødum (1963) og må have betydning for artens opvækststrategi. Det er dog kun under gode lysforhold, at asken har en reel chance for at komme op i kronlaget. I de bøgedominerede skovdele ses decideret opvækst kun i forbindelse med stormfald eller andre gabs. Her er arten til gengæld begunstiget af sine effektivt vindspredte frø og en markant højdetilvækst. Den formår således ofte at opnå dominans og at overvokse mere skyggende arter som skov-elm og bøg. I små gabs, og i sammenbrudsområder, hvor træer i opvækstfasen på forhånd er etableret, er artens overlevelsessevne begrænset på grund af de hurtigt forværrede lysforhold; arten er således afhængig af større gabs.

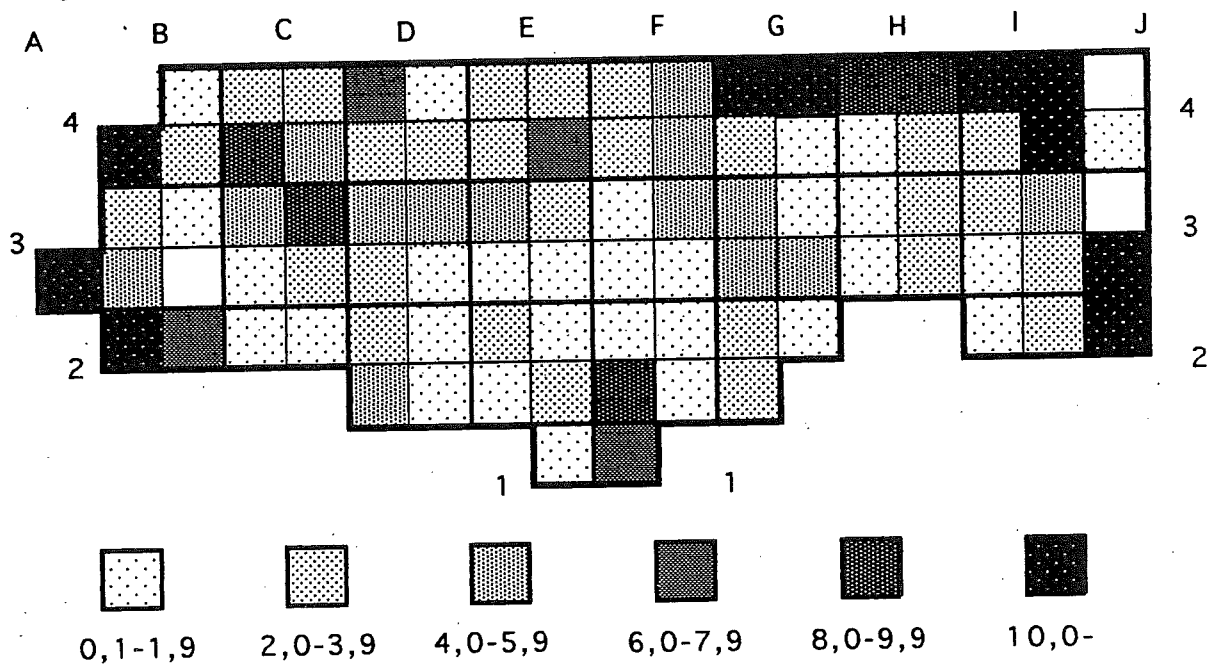
Den kraftige højdevækst fortsætter indtil træet når en højde på ca. 30 meter og en DBH. på ca. 40 cm. Derefter foregår højdetilvæksten i et mere roligt tempo indtil maximalhøjden på 35-42 m. nåes ved en DBH. på 60-80 cm. Asken etableres ofte gruppevist. I perioden med den hastige højdevækst sker der en kraftig stamtalsreduktion som følge af intraspecifik konkurrence. Hvornår den største udskillelse sker er ikke undersøgt nærmere i vores undersøgelse. Ved en DBH. på ca. 40 cm ses dog typiske tætheder på 200-300 træer pr. ha., mens der ved en DBH. på ca. 70 cm. er observeret tætheder på ca. 100 træer pr. ha.. Træer med DBH. over 1 m. står oftest enkeltvist.

I den østlige del af skoven, der er præget af tidligere tiders drift i form af græsning, er asken stedvist subdominant til dominant i kronlaget. Bøgen mangler her næsten helt og asken indgår i en typisk ege/aske-blandingsskov. Arten er i denne ret lyse skovtype i stand til at forynge sig også i ganske små gabs.

På det hestegræssede overdrev umiddelbart vest for skoven ses stedvis en meget tæt askeopvækst, mens bølgeopvækst næsten totalt mangler, tiltrods for at skovbrynet mod marken primært indeholder bøg. Dette viser askens egenskaber som pionertræ, men måske også bøgens ringere evne til at spire i et tæt græstæppe (jf. Ødum 1980).



Figur 6.4: Stamtal (stk. pr. ha.) i de enkelte felter for ask (*Fraxinus excelsior*).



Figur 6.5: Fordeling af biomasse (kg/m²) på de enkelte felter for Ask (*Fraxinus excelsior*).

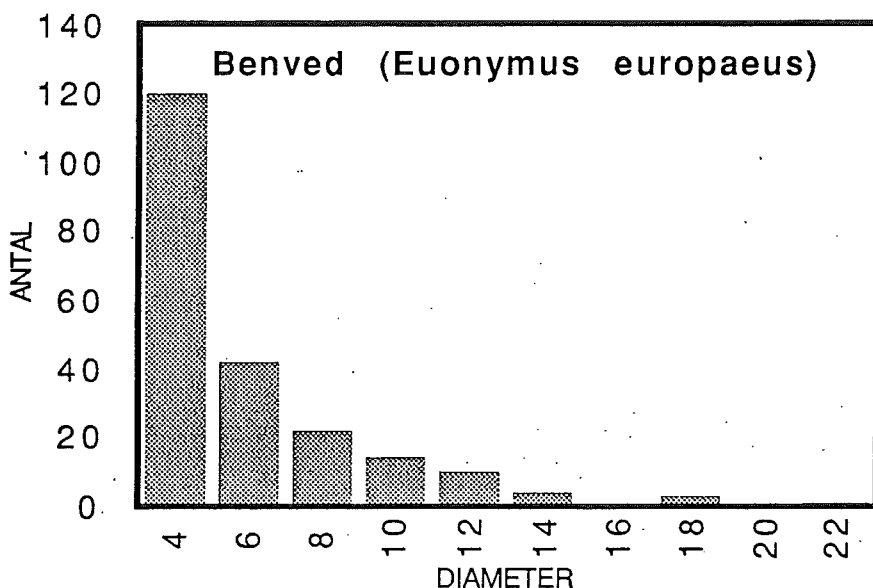
Fremtid: Der er ingen grund til at tro, at askens betydning i Suserup Skov fremover vil blive mindsket, snarere tværtimod. Stormen i 1967 betød, at en stor mængde bøgetræer væltede, hvilket mange steder gav plads for en kraftig opvækst af ask. I dag ses stormens følger som en tydelig pukkel på grafen over størrelsesklassernes fordeling.

Den tykkeste ask målt i Suserup har en DBH. på 136 cm., men er nu under forfald. Flere asketræer i skoven er målt til at være over 40 meter høje. Dette er betydeligt over det normale for Danmark (Ødum 1980 & Mitchell 1977). I England er der dog målt træer på op til 45 meter.

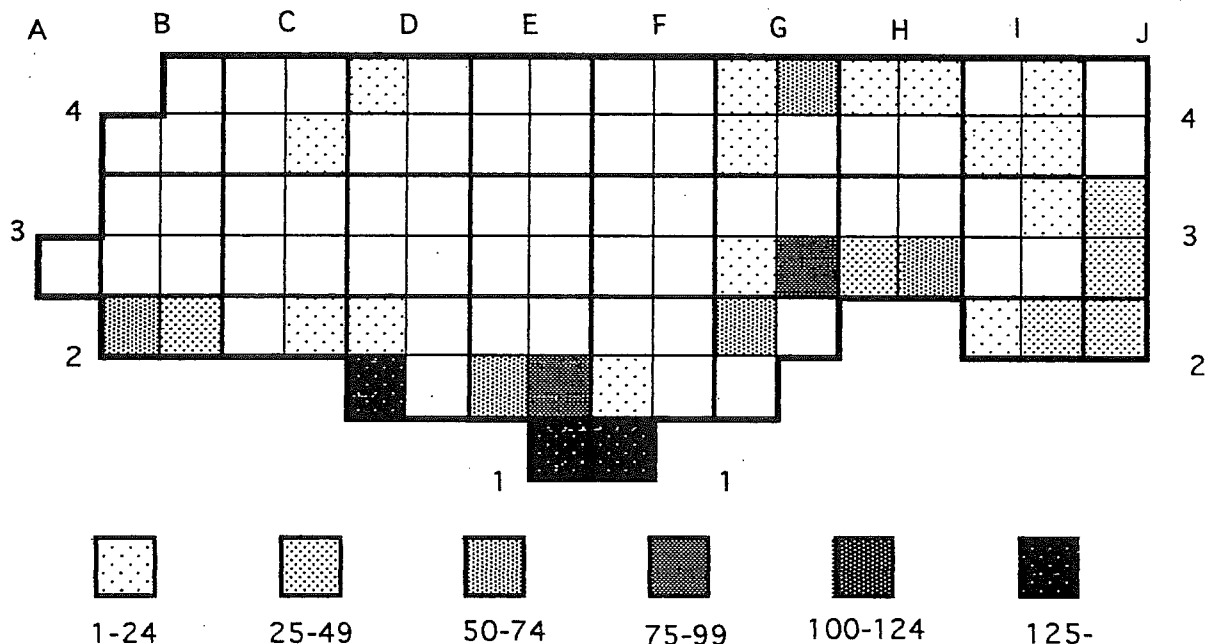
BENVED (*Euonymus europaeus*)

Økologisk rolle: Benved findes i Suserup Skov først og fremmest i zonen ud i mod Tystrup Sø. Dog synes arten at undgå de fugtigste steder hvor kun rødel (*Alnus glutinosa*) og forskellige pilearter (*Salix* sp.) kan klare sig. I de øvrige dele af skoven findes den hvor der er rimeligt med lys, typisk i kanten af sammenbrudene og i det nordlige skovbryn. Det synes således især at være lysforholdene, der sætter grænserne for artens udbredelse i Suserup Skov. Ødum (1963) betegner dog arten som skyggetålende, så jordbundens karakter må også have betydning, idet arten skulle foretrække god kalkholdig muld (Ødum 1980). Den mangler da også helt i skovens mere næringsfattige partier.

Benved har frøspredning med fugle og nye planter kan derfor etablere sig langt fra forældreplanterne. Dette har en vis betydning i forbindelse med sammenbrud, fordi arten hurtigt kan etablere sig i disse. Her bliver den dog snart overvokset og efterhånden udkonkurreret af de deciderede skovtræarter. Forinden vil den dog ofte nå at blomstre og sætte frugt.



Figur 6.6: Antallet af træer i de enkelte 2cm-intervaller.



Figur 6.7: Stamantal (stk. pr. ha.) i de enkelte felter for benved (*Euonymus europaeus*).

Fremtid: Benved vil nok også i fremtiden spille en mindre rolle i de lysåbne dele af skoven især lang søbredden.

Største målte eksemplarer havde en diameter på over 17 cm DBH og stod i en askesump ved søen.

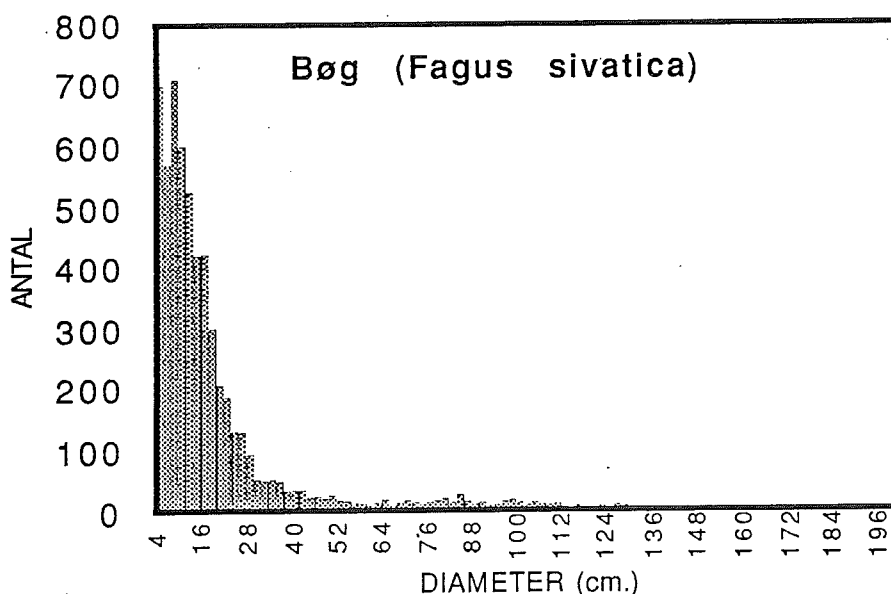
BIRK (*Betula pendula* & *pupescens*)

Både vorte- og dun-birk findes i Suserup Skov, begge arter dog i meget få eksemplarer. Den beskedne rolle skyldes nok først og fremmest jordbundforholdene. Andre steder i landet, hvor jorden er mere næringsfattig eller sandet, ses birk og bøg (*Fagus silvatica*) i en blandingskov, hvor birken vokser som pionertræ i bøgens sammenbrud. En sådan skovdynamik kan bl.a. ses på Hald Inderø ved Viborg og i Almindingen på Bornholm (Simon Lægård pers. komm. og egne iagttagelser), og er i øvrigt angivet fra Centraleuropa (Wissel 1991).

BØG (*Fagus silvatica*)

Historie: Udfra et stort antal meget krævende svampearter i Suserup Skov tilknyttet store bøgestammer (Knudsen og Vesterholt 1990 & Heilmann-Clausen in prep.) må det antages, at arten har en lang forhistorie på lokaliteten.

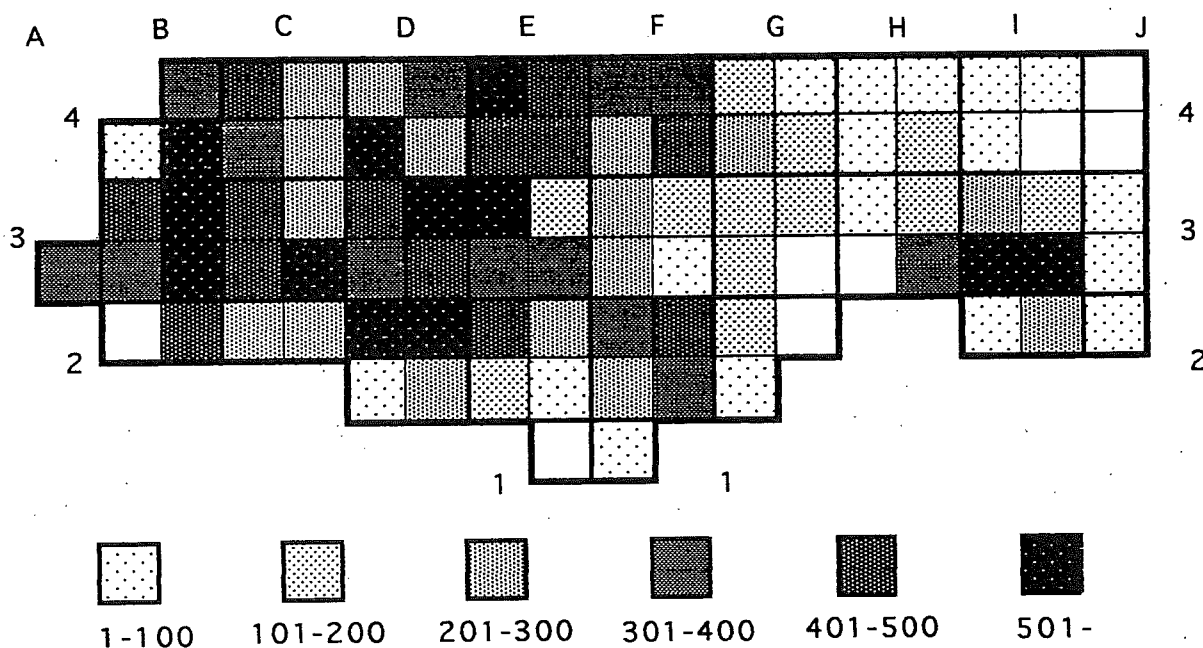
Økologisk rolle: I dag findes bøgen i de fleste dele af skoven. I de vestlige og centrale dele er den dominerende, mens den på den nordøstlige bakke og i væld- og sumppartier langs Tystrup Sø spiller en mere begrænset rolle. Årsagen til bøgens fravær i skovens nordøstlige hjørne skal nok først og fremmest findes i området historie som gammel græsningsskov. Bøgen tåler meget dårligt nedbidning (Vedel 1980 & Strandgaard 1992) i modsætning til arter som ask (*Fraxinus excelsior*) og eg (*Quercus robur*). I sumpene bliver bøgen afløst af mere udprægede sumparter som ask og rødel (*Alnus glutinosa*), omend den i nogle af vældpartierne klarer sig på overraskende våd bund.



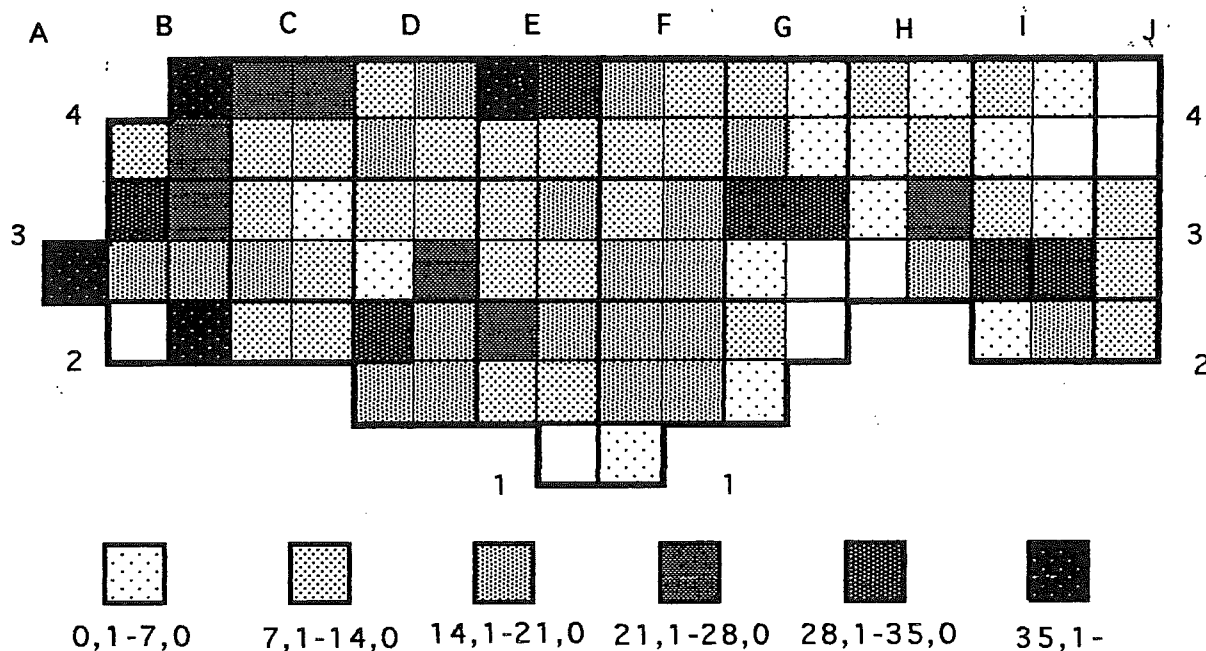
Figur 6.8: Antallet af træer i de enkelte 2cm-intervaller.

Bøgen angives normalt som et udpræget skyggetræ (Vedel 1980 m.fl.), og den modne bøgeskov er præget af et tæt kronedække, som kun tillader sparsom underskov. Kun skov-elm (*Ulmus glabra*), hyld (*Sambucus nigra*) og til dels benved (*Euonymus europaeus*) er i stand til at klare sig i mørket. Det er derimod sjældnere at se fremspiring og opvækst af bøg i den modne skyggefulde fase, og det er i den forbindelse værd at nævne, at Delcourt & Delcourt (1987) betegner arten som relativt skyggeintolerant. Det er dog uvist om bøgkimplanterne reelt skygges ihjel eller om der nærmere er tale om, at de modne bøge ændrer jordbundsforholdene. En hollandsk undersøgelse (Van Tol 1979), hvor man omkring et 1 m² stort område hakkede alle bøgerødderne over, resulterede i en pludselig forøget fremkomst af bøgkimplanter indenfor feltet. Det til trods for, at lysforholdene ikke var ændrede. Bøgs afhængighed af mineraljord for at spire (Vedel 1980) kan også have betydning især i områder med tykt løvdække.

Foryngelse af bøgen opstår primært i de større og mindre sammenbrud. Generelt kan man sige at bøgen i forhold til asken klarer sig bedre i de mindre huller, hvor lysmængden ikke når samme niveau som i de store sammenbrudsområder (jf. Watt 1925). Bøgen har i de første år en noget langsommere vækst end f.eks. ask, men er til gengæld, når den først er kommet op, i stand til at overleve kortere eller længere perioder med mindre lys. Ofte ses der således en kraftig opvækst af bøg under grupper af asketræer.



Figur 6.9: Stamtal (stk. pr. ha.) i de enkelte felter for bøg (*Fagus silvatica*).



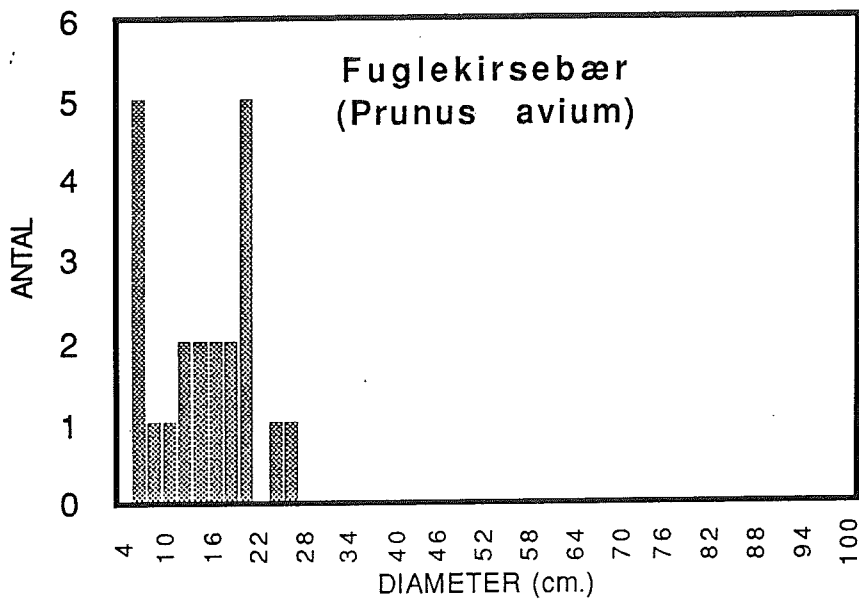
Figur 6.10: Fordeling af biomasse (kg/m^2) i de enkelte felter for bøg (*Fagus silvatica*)

Fremtid: Meget tyder på at bøgen vil bevare sin nuværende rolle som dominerende i dele af skoven, og den vil nok efterhånden også indvandre til det NØ-lige bakkeparti, hvor den nu er fraværende. Stedvist vil arten dog nok tabe terræn til især skov-elm, storbladet lind og ær.

Den største bøg i skoven står i den lave midterste del og har en DBH på 192 cm og en højde på 39 meter. Enkelte bøge i skoven når en højde på hele 41 meter, hvilket sandsynligvis er noget nær det maksimale for Danmark.

FUGLEKIRSEBÆR (*Cerasus avium*)

Arten optræder spredt over hele skoven, dog med de fleste eksemplarer lige omkring Suserup Laboratoriet. Frøspiring ses typisk i de store fornyelsesområder, hvortil arten hurtigt kan spredes med fugle og mennesker. Arten er en typisk pionerart, der har kraftig højdevækst i de første år. Arten klarer sig godt i konkurrencen med øvrige arter igennem opvækstfasen, men bliver næppe over ca. 25 meter høj (Møller 1965 & Ødum 1980). Derfor vil den blive overvokset og efterhånden skygget ud af arter som ask (*Fraxinus excelsior*) og bøg (*Fagus silvatica*) ved overgang til modningsfasen. Inden dette har den dog nået og blomstre og sætte frugt.

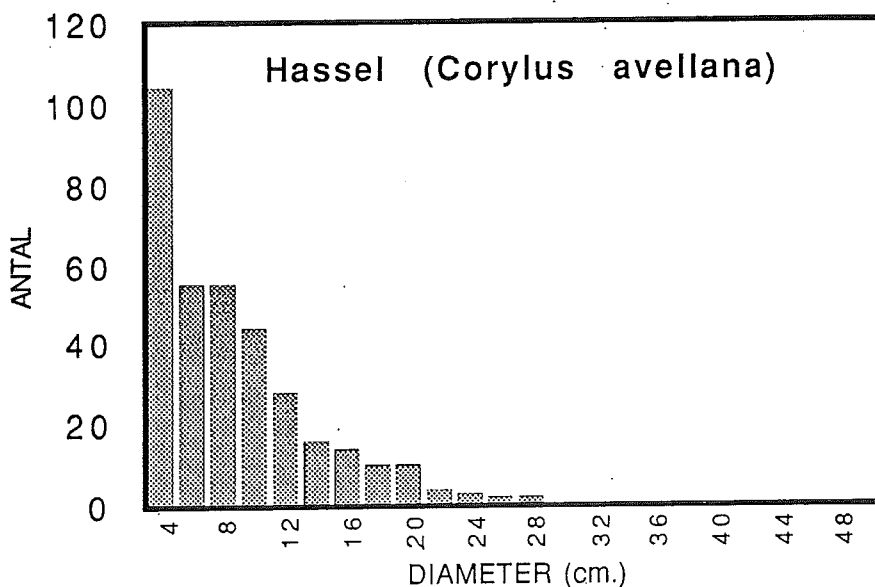


Figur 6.11: Antallet af træer i de enkelte 2cm-intervaller

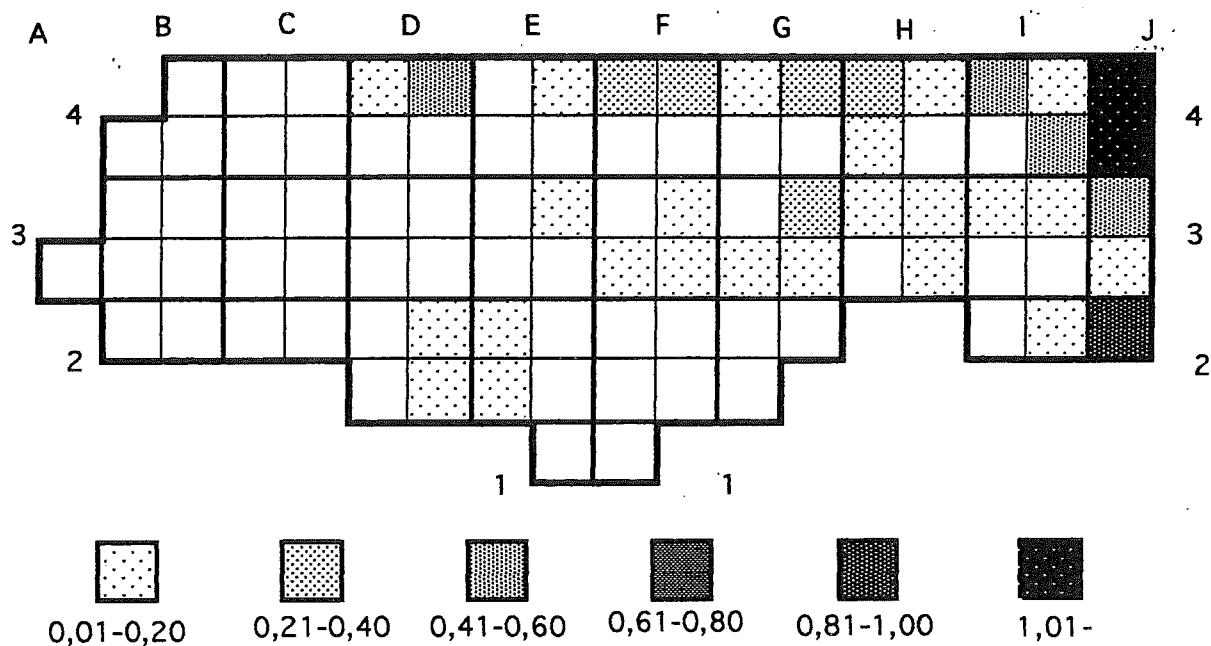
HASSEL (*Corylus avellana*)

Historie: De store buske som optræder i den østlige del af skoven, skal nok ses som et levn fra en mere lysåben skov drevet med kreaturgræsning.

Økologisk rolle: Arten fortrækker lysåbne steder i skoven og især skovbrynene. Flest hasselbuske findes i den østligste del af skoven, mens den slet ikke forekommer i den helt bøgedominerede del mod vest. I resten af skoven ses arten meget spredt; typisk i forbindelse med sammenbrud og andre lysninger i skoven. Hasselbuskene i den østlige del er generelt meget store og gamle, og der ses ikke mange unge planter. Årsagen til de mange små stammer i figuren over størrelsesklassefordeling er, at alle stammer i en busk med en DBH på over 3 cm er registreret. Stamallet er altså ikke direkte et udtryk for antallet af individer.



Figur 6.12: Antallet af træer i de enkelte 2cm-intervaller.



Figur 6.13: Fordeling af biomasse (kg/m²) på de enkelte felter for hassel (*Corylus avellana*).



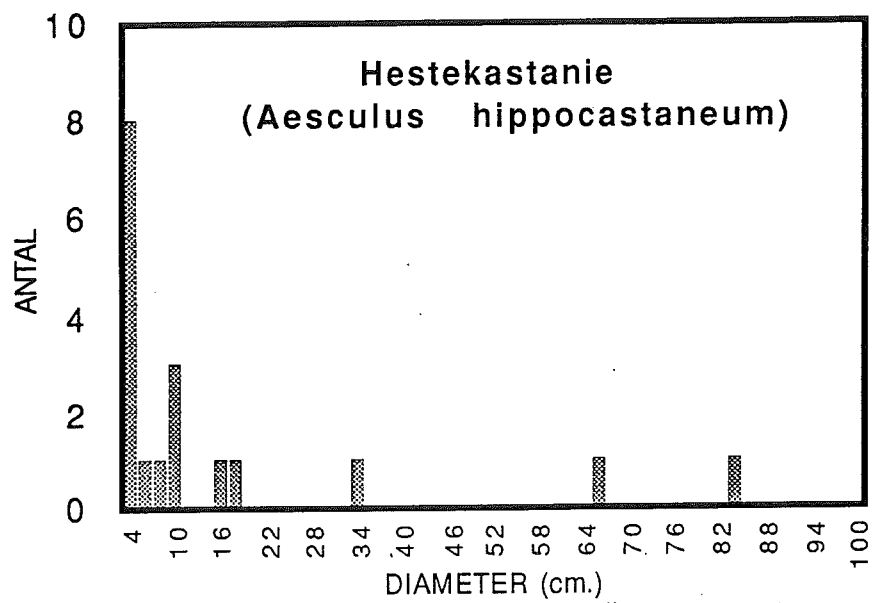
Figur 6.14: Udbreddelsen af store hasselbuske, Σ DBH > 30 cm, i Suserup Skov

Fremtid: Det er sandsynligt at hassel altid vil spille en vis, begrænset rolle i Suserup Skov. Især i yderkanten af skoven, hvor der er rigeligt med lys vil den kunne overleve, mens den nok efterhånden vil blive skygget langt tilbage i det nuværende kærneområde mod nordøst. Den begrænsede rolle i forbindelse med sammenbrud må forventes at være uforandret fremover.

HESTEKASTANIE (*Aesculus hippocastanum*)

I den østlige del af skoven står et enkelt stort gammelt træ som sandsynligvis er plantet engang i 1800tallet. Fra dette, og muligvis andre træer i og uden for skoven, er kastanier delvis ved menneskets hjælp spredt, og mindre eksemplarer har etableret sig flere steder i skoven. Det er dog næppe sandsynligt, at hestekastanie på noget tidspunkt vil komme til at spille

nogen vigtig rolle i skoven, da konkurrencen fra de naturligt forekommende arter vil være stor.



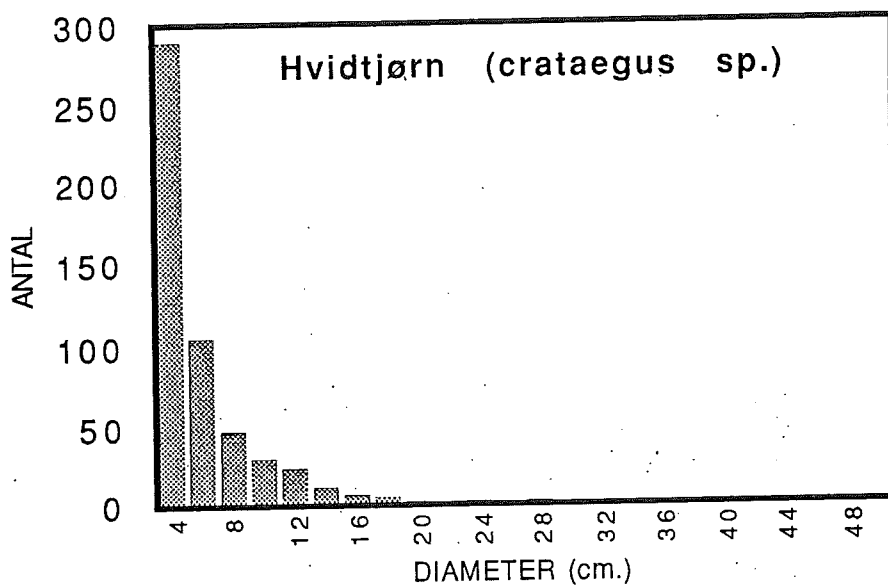
Figur 6.15: Antallet af træer i de enkelte 2cm-intervaller

HVIDTJØRN (*Crataegus* spp.)

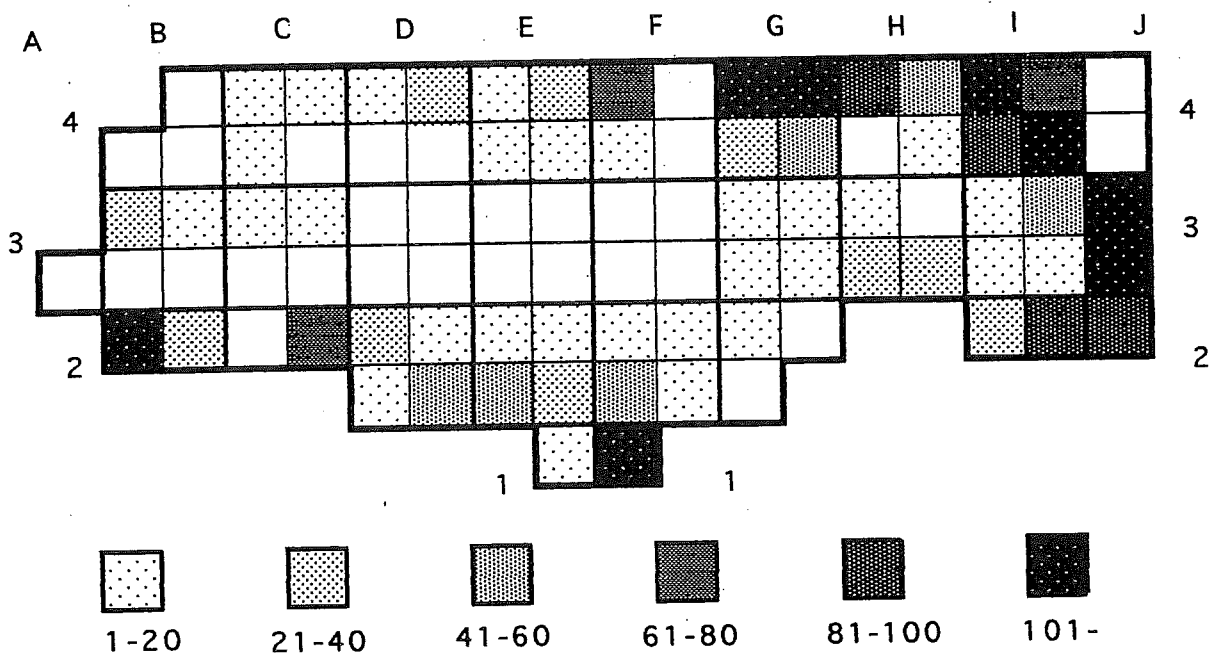
Historie: Arter af hvidtjørn er udbredt i det meste af skoven, men er hyppigst i den gamle græsningsskov mod nordøst. De mange torne gør at arten har klaret sig godt i konkurrencen med andre arter den gang skoven blev anvendt til kreaturgræsning.

Økologisk rolle: Hvidtjørn er formodentlig temmelig lyskrævende, omend der skulle være en vis variation arterne imellem (Ødum 1980). Det skal dog bemærkes, at den sandsynligvis ligesom hylde (*Sambucus nigra*) har en evne til at overleve "mørke perioder" ved at nedsætte al vækst til et minimum. I den bøgedominerede del ses arten især i forbindelse med sammenbrud, hvor den er begunstiget af de med fugle godt spredte frø.

I skovbrynene mod nord og øst og langs Tystrup Sø er arten hyppig. Den kan tilsyneladende både klare sig på de fugtige muldrige steder og på de noget forblæste og tørre bakker i skovens nordkant.



Figur 6.16: Antallet af træer i de enkelte 2cm-intervaller.



Figur 6.17: Stamtal (stk. pr. ha.) i de enkelte felter for hvidtjørn (*Crataegus* spp.).

Fremtid: Hvidtjørn vil nok altid spille en rolle i skovbrynene og i de større sammenbrud. En stigning i områdets rådyrbestand vil sandsynligvis betyde, at arten vil opnå en vis fremgang, idet de tornede skud da vil forbedre artens konkurrenceevne.

KVALKVED (*Viburnum opulus*)

Kvalkved optræder flere steder langs Tystrup Sø, men kun ét eksemplar når en størrelse på over 3 cm DBH. Arten spiller givet en naturlig rolle som underskov i de lysåbne skovbryn på næringsrig, fugtig muld mod søen.

MIRABEL (*Prunus cerasifera*)

Arten ses enkelte steder i lysninger og langs søen. Tilstedeværelsen af mirabel er nok først og fremmest et resultat af en menneskelig spredning, og det er uvist om den kan klare sig i skoven på længere sigt.

PIL (*Salix* spp.)

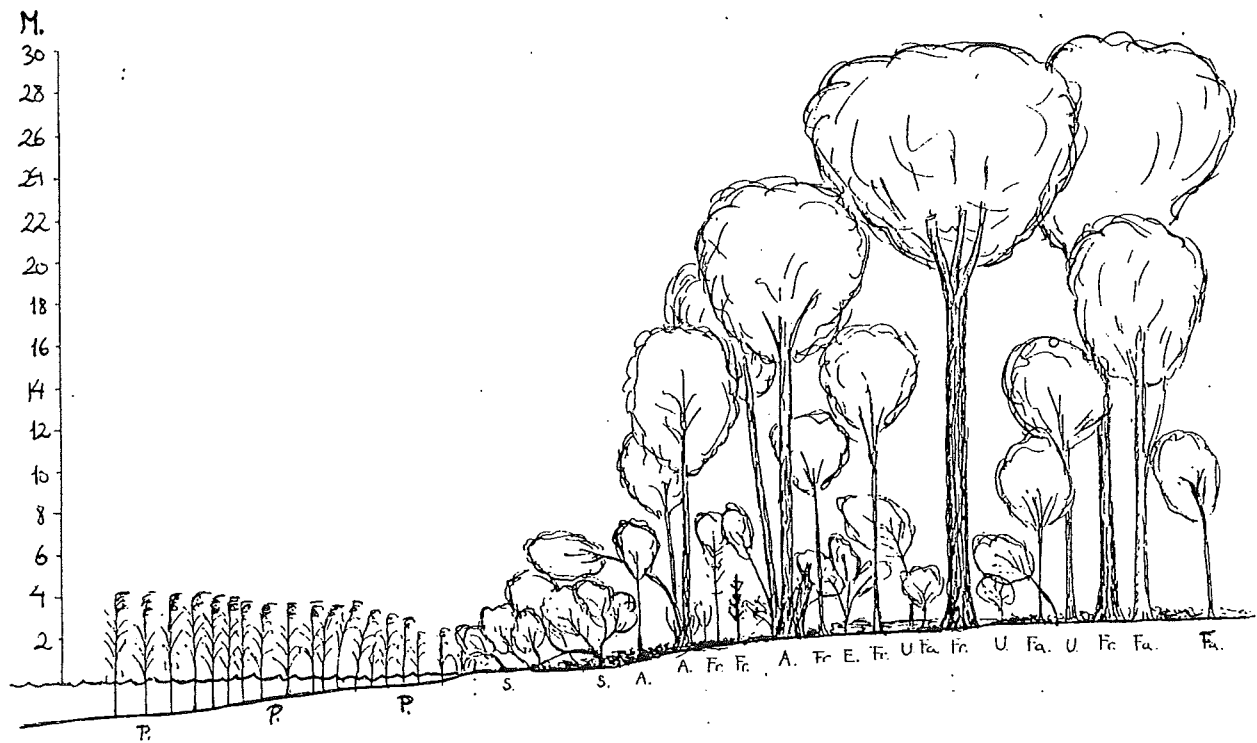
I området langs Tystrup Sø finder man en række pilearter bl.a. selje-pil (*S. caprea*), grå-pil (*S. cinerea*), skør-pil (*S. fragilis*) og bånd-pil (*S. viminalis*) samt krydsninger mellem disse. Pilearterne vokser i det yderste bælte mod søen, lige indenfor tagrørs-zonen, hvor de flere steder danner omfangsrige, uigennemtrængelige krat. Deres rolle i den overordnede dynamik i Suserup Skov er således begrænset, men pilearterne spiller til gengæld en vigtig rolle i en landvindende succession, som gradvist øger skovens areal mod Tystrup Sø. Ved vinter-højvande i søen skylles der ofte store mængder tagrør ind mellem pile-buskene og forbi dem. Ved faldende vandstand hen på foråret holder pilenes grenværk på tagrørene, som mange steder ophobes i tykke lag. Dette lag nedbrydes gradvist af svampe mv. til frugtbar muld, og ny skovbund er vundet. (Se i øvrigt under rød-el).

Omkring det i 1968 nedbrændte traktørsted Sarauwsminde, ses selje-pil endvidere som opvækst på ret tør bund, og det er derfor sandsynligt, at i det mindste denne art kan optræde som pioner-art i sammenbrud som beskrevet bl.a. fra Bialowieza i Polen (Falinski 1986 & 1988), fra England (Peterken & Jones 1987) og fra Sverige (Lindquist 1938). I det store sammenbrud i skovens centrale del er der da også registreret enkelte selje-pil.

RØDEL (*Alnus glutinosa*)

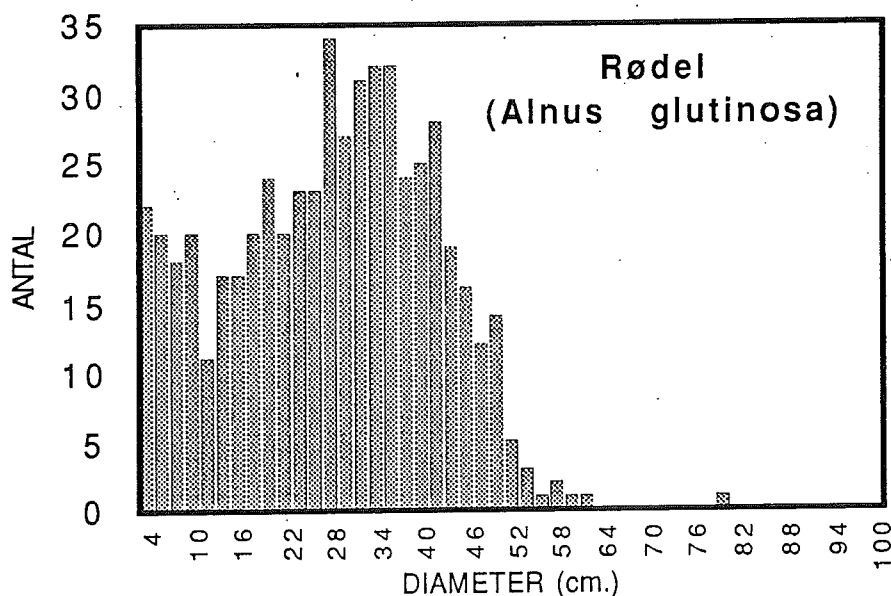
Historie: Rødel har højst sandsynligt en meget lang historie som bestanddanner i zonen ud mod Tystrup Sø. Kun ganske få steder ser man spor af stævning, et fænomen der ellers har overgået mange ellesumpe her til lands.

Økologisk rolle: Rødel er udbredt i et smalt bælte langs søen. Arten klarer sig på den meget fugtige bund langt bedre end andre træarter bortset fra pil, fordi den er i stand til at overleve med periodevis vanddækning af rødderne. Ellesumpen er et vigtigt led i en landvindende succesion, hvor tagrørssumpen gradvist omdannes til skov (Tansley 1939, Cousens 1974, Verwijst & Cramer 1986 & Tapper 1992). Denne landvinding i Suserup Skov er skematisk gengivet på figur 6.18.

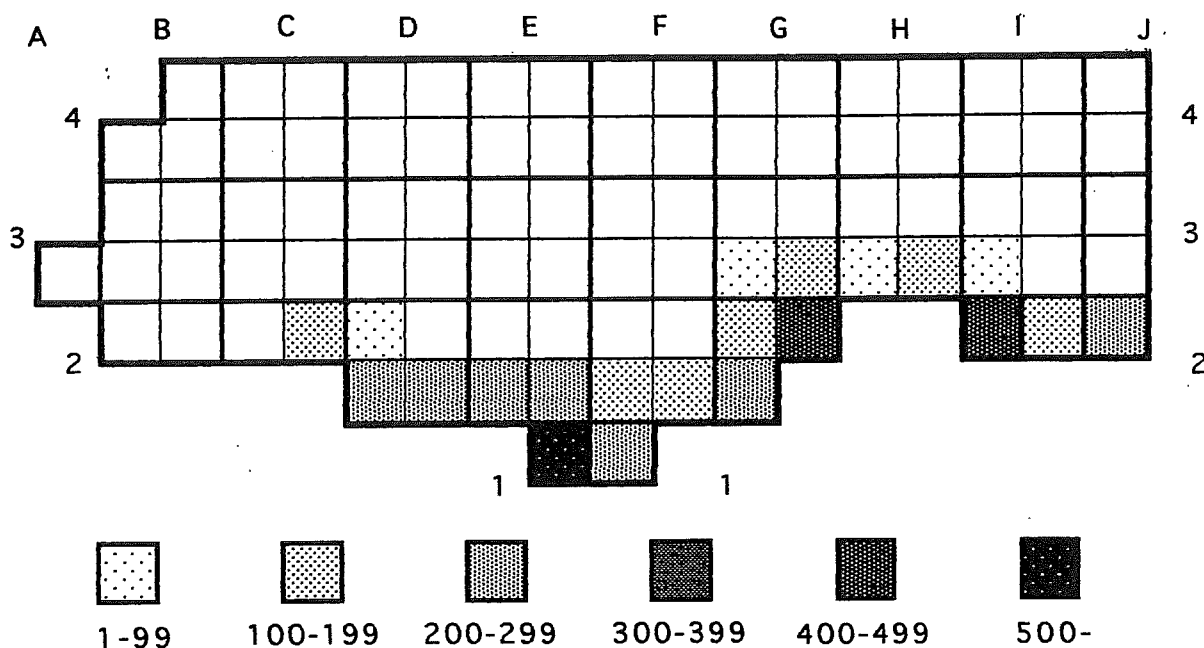


Figur 6.18: Landvindende succesion fra tagrørssump over ellesump til skov. A: Rødel (*Alnus glutinosa*), E: Benved (*Euonymus europaeus*), Fa: Bøg (*Fagus silvatica*), Fr: Ask (*Fraxinus excelsior*), P: Tagrør (*Phragmites australis*), S: Pil (*Salix* sp.) & U: Skov-elm (*Ulmus glabra*).

På den fugtige bund, der aldrig eller sjældent er direkte vanddækket, er ask åbenbart mere konkurrencedygtig, og arten formår gradvist at udkonkurrere rød-ellen, og derved overtage området. Sjovt nok er denne balance tilsyneladende omvendt i Bialowieza i det østlige Polen, hvor asken angives kun at gro på meget fugtige voksesteder bla. langs flodarme, mens rød-ellen endvidere optræder som pionerart i sammenbrud (Falinski 1986).



Figur 6.19: Antallet af træer i de enkelte 2cm-intervaller.



Figur 6.20: Stamtal (stk. pr. ha.) i de enkelte felter for rødæl (*Alnus glutinosa*).

Fremtid: På grundlag af ovenstående er det sandsynligt, at der altid vil være en bræmme af rødæl langs søen. Områder, som i dag er ellesump, vil indad med tiden udvikle sig til skov, mens der udad mod søen løbende vil dannes nye voksesteder for arten.

SKOV-ELM (*Ulmus glabra*)

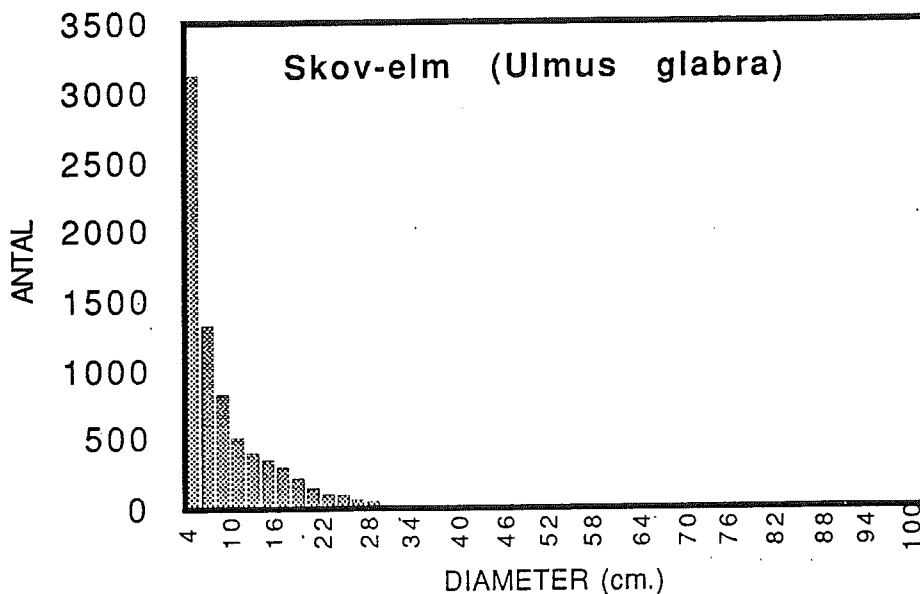
Historie: Såvel Vaupell (1863) som Warming (1916-1919) angiver fra Suserup Skov forekomsten af store elme. Ostenfeld (1926) anså ligefrem elmen som en trussel for asken og egen i skoven. Arten var i 40-erne udsat for en regulær udryddelseskampagne (Møller 1991). Dette har sat sit præg på elmebestanden og der findes idag kun ganske få store træer i skoven.

Økologisk rolle: Selvom der idag kun findes meget få større eksemplarer af skov-elm i Suserup Skov, er opvækst af arten allestedsnærværende. Grunden til, at arten så hurtigt har været i stand til at sprede sig fra de få træer der overlevede udryddelseskampagnen, er givet den lave reproduktionsalder kombineret med en meget effektiv frøspredning. Økologisk synes arten at spænde vidt, idet den forekommer rigeligt lige fra de våde partier langs Tystrup Sø til de tørre og forblæste dele mod nord. Dansk litteratur om emnet, f.eks. Møller (1965) og Vedel (1980) beskriver Skov-elm som et halvskyggetræ, der stiller krav om en god, dybmuldet jord.

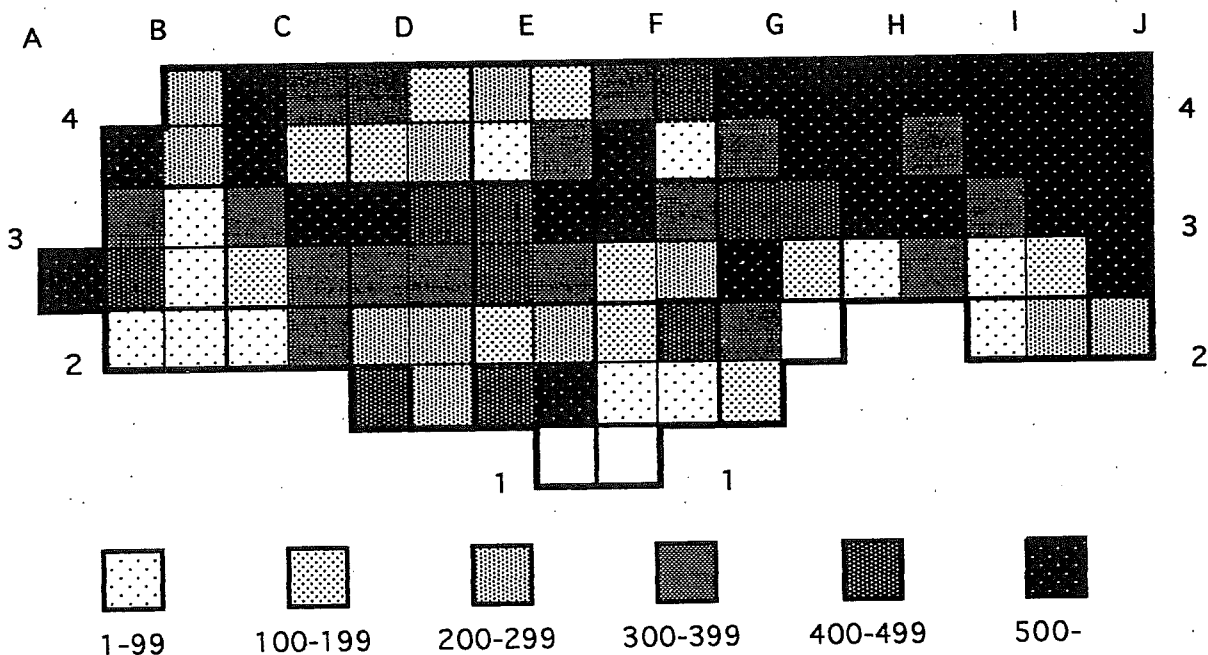
Det er påfaldende, at skov-elm er den art der i Suserup Skov tilsyneladende tåler den dybeste skygge. Det synes især at være dette forhold, der betinger artens evne til at etablere sig stort set over alt. I modnings- og ældningsfasen i de bøgedominerede skovdele er arten således ofte den eneste træart, der er i stand til at etablere sig. På samme måde er arten meget talrig i aske/ege-blandskoven mod nordøst, hvor den i høj grad truer med at ændre skovstrukturen, som allerede påpeget hos Ostenfeld (1926).

I de større sammenbrud, hvor der ses en decideret fladeforyngelse med arter som ask og bøg, er elmen derimod dårlig til at forynge sig. Artens strategi synes nærmere at gå ud på at nå en vis størrelse i løbet af ældningsfasen, således at den allerede er etableret inden overgangen til sammenbrudsfasen. Arten har en forbløffende evne til at skyde igen efter at

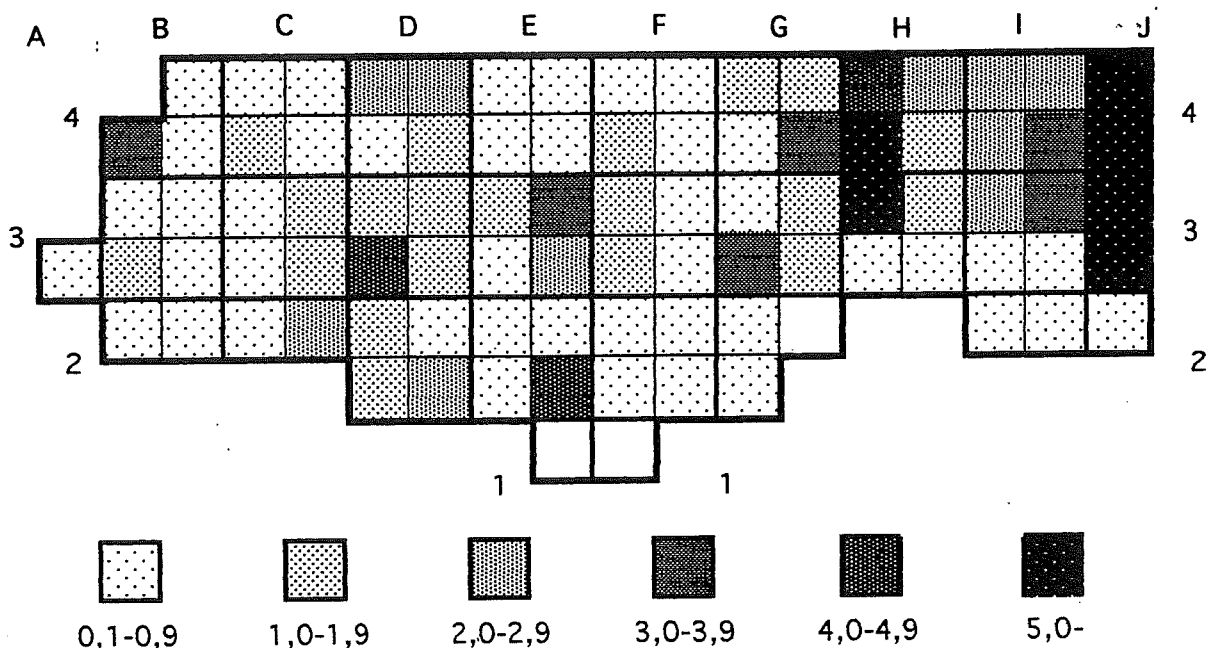
være blevet lagt ned af væltende træer, og først etableret lukker den effektivt af for foryngelse i kraft af den hurtige vækst og en veludviklet bladmosaik. Dette fænomen kan studeres flere steder i skovens centrale sammenbrudsområde.



Figur 6.21: Antallet af træer i de enkelte 2cm-intervaller.



Figur 6.22: Stamtablet (stk. pr. ha.) i de enkelte felter for skov-elm (Ulmus glabra).

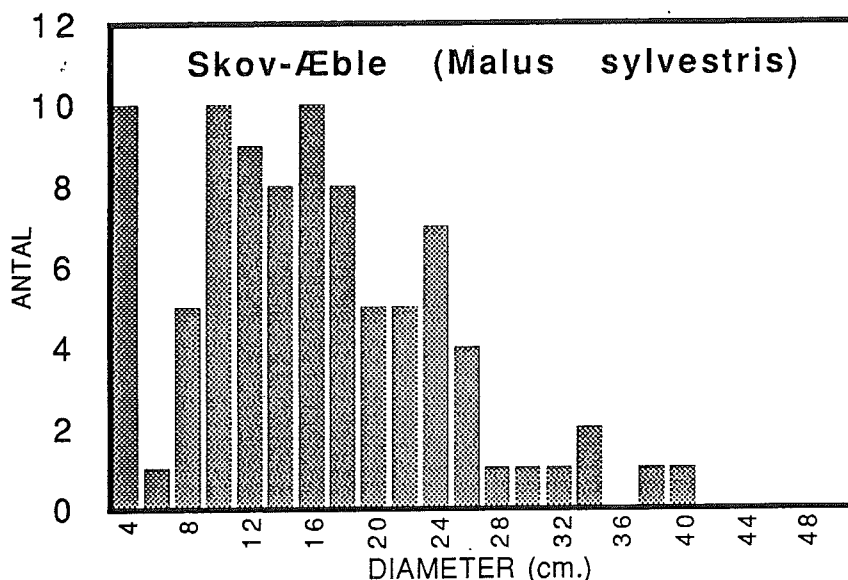


Figur 6.23: Fordelingen af biomasse (kg/m²) på de enkelte felter for skov-elm (*Ulmus glabra*).

Fremtid: Da skov-elm i Suserup Skov stort set kun er repræsenteret ved opvækst er det umuligt at vide om arten vil kunne spille en væsentlig rolle i kronelaget. Flere steder, især i forbindelse med stormfaldsområder fra 1967, ses dog stedvist ren elmeopvækst, og det virker helt indlysende, at arten her vil kunne dominere kronelaget i hvert fald for en periode. Elmesygen, der endnu ikke er konstateret i skoven udgør dog en tikkende bombe. Yde-Andersen (1989) skriver således at elmesygen er hyppig i den nordlige del af Vestsjællands Amt. Elmesyge vil i løbet af få år kunne forårsage en drastisk decimering af bestanden, som det f.eks er sket på Vorsø i Horsens Fjord (Dal & Fabricius 1993)

SKOV-ÆBLE (*Malus sylvestris*)

Ligesom hvid-tjørn (*Crataegus* sp.) ses skov-æble hyppigst i den gamle græsningsskov i det nordøstligste hjørne af skoven. Arten klarer sig bedst i den lysåbne skov under ask (*Fraxinus excelsior*) og stilk-eg (*Quercus robur*), mens den i den bøgedominerede del er meget spredt forekommende. Figuren over størrelsesklassfordelingen (Figur 6.24) viser, at arten kun i ret begrænset omfang reproducerer sig selv, og det er muligt, at arten på længere sigt kun vil overleve i skovbrynenene i skovens nordøstlige del og i området langs Tystrup Sø. Arten er dog spredt forekommende i sammenbruddene også i skovens bøgedominerede dele, men det er endnu uvist om artens vækst er hurtig nok til, at den kan klare sig i konkurrencen med andre mere skyggende arter. I en skov hvor nedgnavningen fra store pattedyr har større betydning vil arten, på grund af sine tornskud have et fortrin i større sammenbrud.



Figur 6.24: Antallet af træer i de enkelte 2cm-intervaller.

SPIDSLØN (*Acer platanoides*)

Der er i Suserup Skov kun 2 træer over 3 cm DBH af denne art. Disse står begge i skovbrynet ud imod Tystrup Sø, og arten formodes at være ført til skoven ved vandspredning fra en af de omliggende skove. Om arten på længere sigt formår at sprede sig fra søbredden til selve skoven er usikkert. Ødum (1963) antyder dog, at arten skulle kunne klare sig i gabs efter stormfald i bøgeskov.

STILK-EG (*Quercus robur*)

Historie: På baggrund af forekomsten af flere meget krævende svampearter tilknyttet store egestammer (Heilmann-Clausen in prep.) må det antages at egen har en meget lang forhistorie i Suserup Skov. Op til slutningen af 1700-tallet blev arten begunstiget af kreaturgræsning i dele af skoven, og også indplantning i 1800-tallets begyndelse (flådeegge?) har betydning for egens nuværende forekomst i skoven. Åringsanalyser fra egne i Felt F4 viser således at alderen i brysthøjde er ca. 170 år, hvilket passer fint med en indplantning i de første år af 1800-tallet.

Økologisk rolle: Selv om stilk-eg idag forekommer stort set overalt i Suserup Skov, er det let at konstatere, at artens tyngdepunkt ligger i skovens NØ-lige del. Her indgår den i en typisk ret åben ege/aske-blandskov med en varieret og artsrig underskov. Her er skov-elm og bøg dog mange steder under indvandring, og den åbne skovstruktur bliver gradvist mere og mere lukket. I de bøgedominerede skovdele indgår egen som mere spredt indblanding, ligesom den forekommer i enkelte eksemplarer i de fugtige skovpartier mod Tystrup Sø.

Overalt er det imidlertid karakteristisk, at egens reproduktionsevne er meget ringe. Det er tilsyneladende ikke spiringsevnen det er galt med, idet der i næsten halvdelen af felterne er registreret fremspirende eksemplarer. Derimod er der kun fundet 5 træer i opvækstfasen og 2 af disse findes endda uden for den sluttede skov i Sarauwsminde gamle have. stilk-egens problem synes især at være artens lyskrav kombineret med en ret lang etableringsfase, hvor højdetilvæksten er mindre end tilvæksten hos f.eks. ask. Selv hvor det

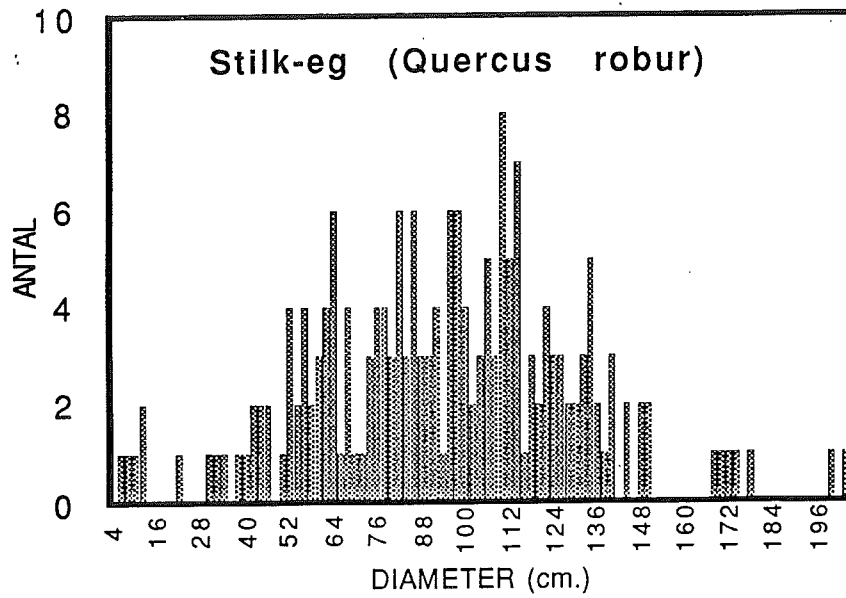
lykkes for egen at etablere sig i sammenbrud i den bøgedominerede skovtype ser det således ud til, at arten hurtigt udkonkurreres. I dens kærneområde, hvor sammenbruddene, pga. den kraftige opvækst, er lidet markante har den slet ingen chance i den skyggede skovbund. Egens reproduktionsmæssige fortrin, evnen til at modstå græssende dyr og til at spire, hvor der findes en sluttet græs/urte-flora (Ødum 1980, Vedel 1980), kan den, som Suserup Skov ser ud idag, praktisk taget ikke udnytte. Derimod vil arten have gode chancer for at indvandre på de græsningsarealer, der nu er udlagt nord for skoven, ligesom den har været i stand til det i den tætte urtevegetation i Sarauwsminde gamle have.

Stilk-eg har dog et par egenskaber, der gør, at dens ringe reproduktion i selve skoven måske ikke er af så fatal betydning, som det umiddelbart kunne formodes. Disse egenskaber er artens lange levetid i kombination med evnen til at modstå bla. ekstreme vejr-mæssige begivenheder, som stærke storme og tørkeår (Vedel 1980 mfl.). I kraft af disse er arten ikke afhængig af regelmæssig foryngelse, men kan overleve i kraft af sjældne begivenheder, f.eks. meget store og markante sammenbrud. Watt (1925) har beskrevet, hvordan fremkomsten af brombær (*Rubus fruticosus* coll.) ved især at hæmme ask og bøg kan forbedre egens opvækstmuligheder i sammenbrud betydeligt. Det må antages at brombær og andre skyggende buskarter har de bedste chancer for at blive dominerende i store sammenbrud, hvor også græs/urte-floraen, ikke mindst ved et let forøget græsningstryk, kan blive så markant, at den kan virke hæmmende på andre træarter end eg.

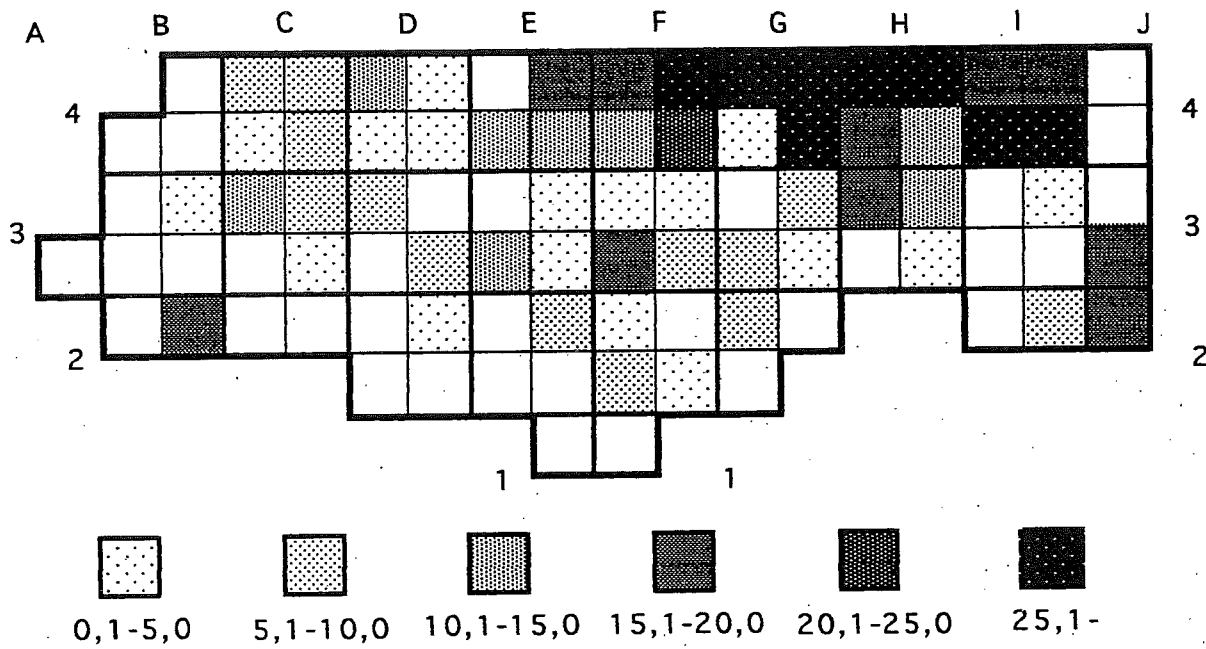
I kraft af sin relative stormfasthed og tolerance overfor periodevist højtstående grundvand er det sandsynligt, at egens største chance for at gøre sig gældende på langt sigt i Suserup ligger på den fugtige bund i overgangszonen mellem decideret lavbund og højbund. I denne del af skoven hæmmes bøgens konkurrenceevne pga. periodevist højtstående grundvand, med deraf følgende flade rodsystemer og øget risiko for stormfald. I disse områder vil der endvidere, alt andet lige, være større chancer for, at der opstår store stormfalds/sammenbruds-områder - ligeledes til egens fordel. Denne teoretiske overvejelse underbygges imidlertid ikke umiddelbart af egens stamtalsfordeling over skoven jf. figur 6.26, idet der ses relativt få stammer i områderne ned mod søen. Forklaringen er dels den antropogent betingede overrepræsentation af ege i skovens nord-østlige del. Men en del af forklaringen kan også være at andre arter f.eks. ask, lind og rødél på den fugtige bund dominerer på bekostning af egen på tilsvarende måde som bøgens dominerer på den høje bund. Endelig kan man ikke forvente et éntydigt og klart billede af egens stamtalsfordeling i betragtning af dens lange livscyklus og dens afhængighed af sjældne økologiske begivenheder.

Det er i den forbindelse interessant at Wolf (1991), der i en 14-årig periode undersøgte ændringer i vegetationen i en naturskov i Vesttyskland, kun ét år registrerede egekimplanter af betydning. Dette ene år var egen til gengæld fuldstændig dominerende i forhold til skovens øvrige træarter, bla. bøg, avnbøg og lind, og der blev registreret tætheder på over 30 planter/m². Alt i alt er det således ikke umuligt, at egen indgår i en endnu uopklaret, meget langvarig cyklus, som i tid inkluderer store svingninger i stamtal og diameterfordeling.

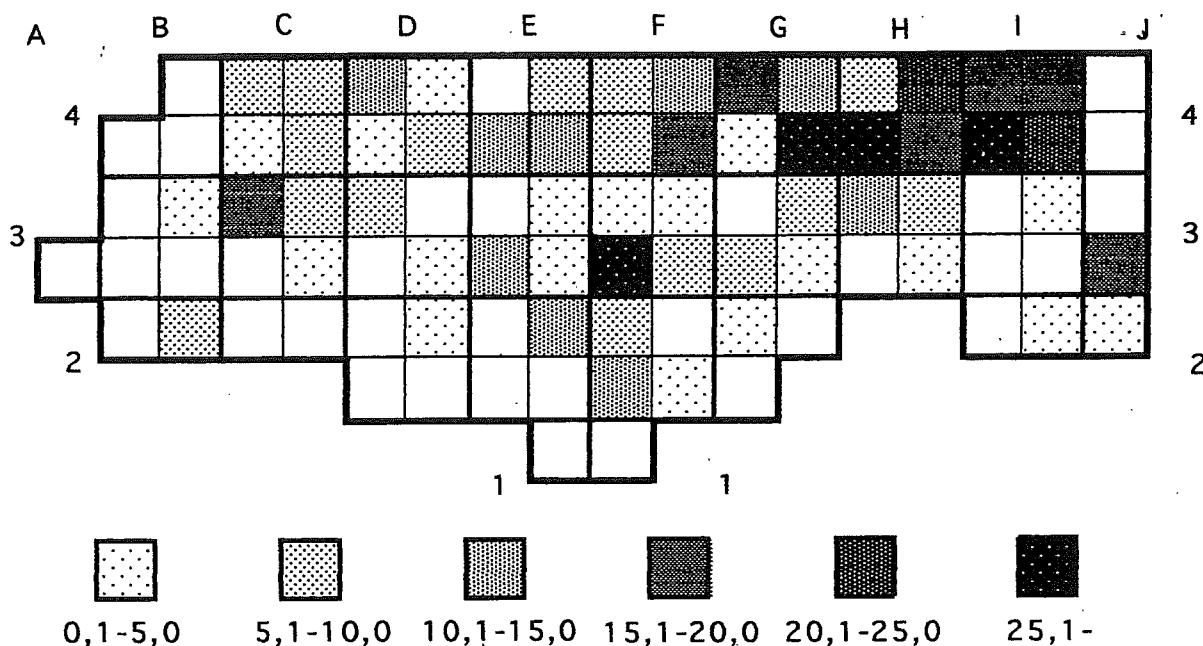
På den anden side er det dog påfaldende, at der fra tidligere græssede naturskove i både Sverige (Lindquist 1938), Polen (Falinski 1986), Frankrig (Lemée et. al. 1986) og Østrig (Zukrigl 1991) meldes om de samme problemer som i Suserup Skov med manglende foryngelse hos eg i en nu mere lukket skovstruktur. Lindquist (1938) fremsætter ligefrem den hypotese, at egen ikke hører hjemme i den sydsandinaviske naturskov på mere næringsrig bund, og dermed kun forekommer i resterne af disse som følge af kulturpåvirkninger.



Figur 6.25: Antallet af træer i de enkelte 2cm-intervaller.



Figur 6.26: Stamtal (stk. pr. ha.) i de enkelte felter for stilk-eg (Quercus robur).



Figur 6.27: Fordelingen af biomasse (kg/m^2) på de enkelte felter for stilk-eg (*Quercus robur*).

Fremtid: I det ovenstående er egens fremtidsudsigter i Suserup Skov allerede skitserede. Tendensen for arten er stærkt nedadgående og mangelen på unge træer er iøjnefaldende. Bestandens tyngdepunkt udgøres af træer med en DBH. på ca 1 m., og selvom mange træer stadig er meget vitale og konkurrencedygtige i forhold til bla. bøg er mortaliteten gennemgående ret høj. Det kan således frygtes, at stilk-eg på længere sigt vil forsvinde helt eller delvis fra skoven, men som skitseret ovenfor er det nok for tidligt at fremsætte skråsikre udtalelser. I det mindste vil arten have gode muligheder for at indvandre på græsningsarealerne nord for skoven, hvilket nok vil kunne forlænge dens forekomst på lokaliteten i nogle århundreder.

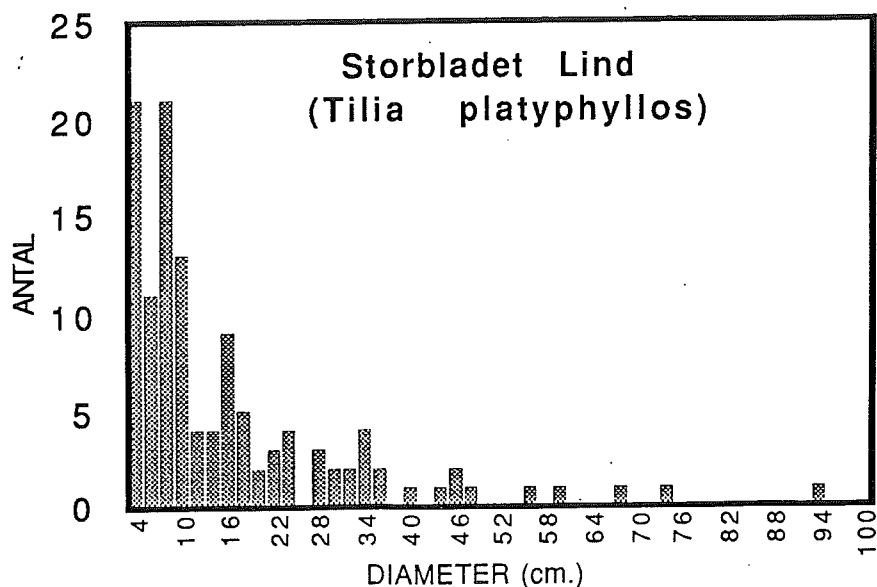
STORBLADET LIND (*Tilia platyphyllos*)

Historie: Det må antages at storbladet lind oprindeligt er indplantet i Suserup Skov. Det kan dog ikke med sikkerhed udelukkes at arten forekommer naturligt i området, da dens udbredelsesmæssige nordgrænse ligger på den sydlige del af Sjælland (Ødum 1980). Den meget koncentrerede forekomst i skoven tyder dog i retning af indplantning. Hvorvidt der er tale om en naturlig bestand vil forhåbentlig senere afsløres i de i skoven igangværende pollenanalyser. Småbladet lind er tidligere angivet fra skoven (jf. appendix V), men arten er ikke registreret i nærværende undersøgelse.

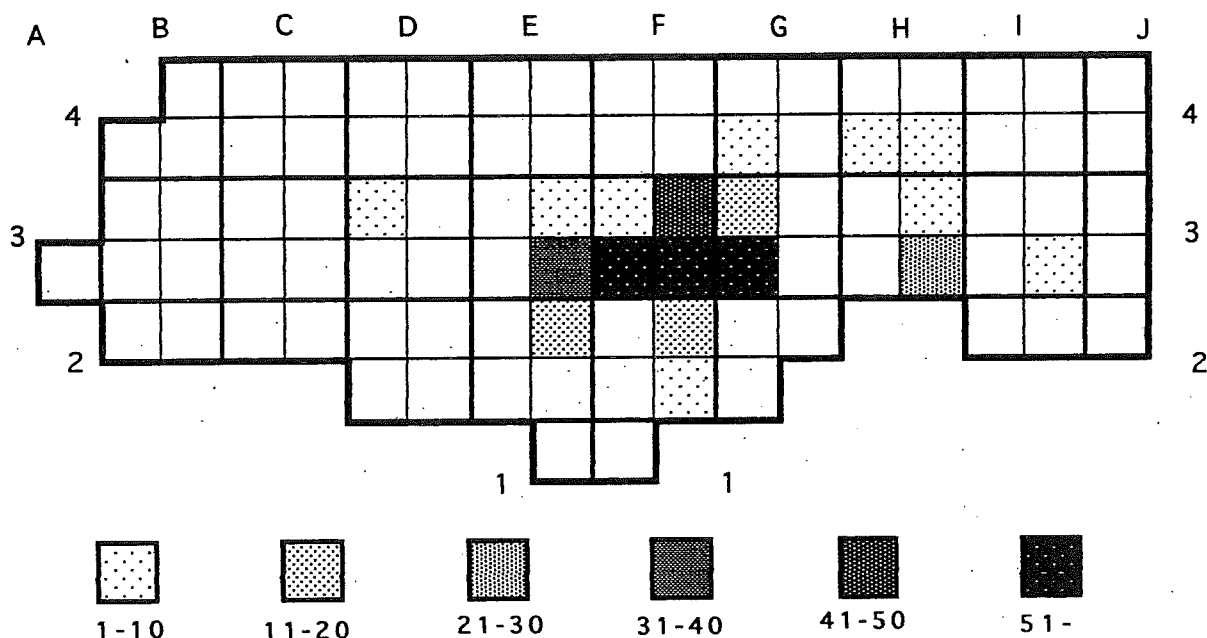
Økologisk rolle: Lindetræerne i Suserup Skov står i et ret lille område i den lave muldrige del af skoven. Bestanden består af nogle få store træer og en del opvækst. Arten klarer sig tilsyneladende godt og opvækst af frøplanter ses også langt fra modertræerne.

Storbladet Lind er et skyggetræ, dog ikke helt så udpræget som bøg (*Fagus silvatica*) (Møller 1965). De unge lindetræer klarer sig godt også i de mørkere partier i skoven, men den største højdetilvækst ses i mindre sammenbrud, hvor den klarer sig godt i konkurrencen med skovelm (*Ulmus glabra*) og bøg.

Når linden sidst i juni måned blomstrer, præges dele af skoven af en liflig duft og det sommer med insekter i trækroneerne.



Figur 6.28: Antallet af træer i de enkelte 2cm-intervaller.



Figur 6.29: Stamtablet (stk. pr. ha) i de enkelte felter for storbladet lind (*Tilia platyphyllos*).

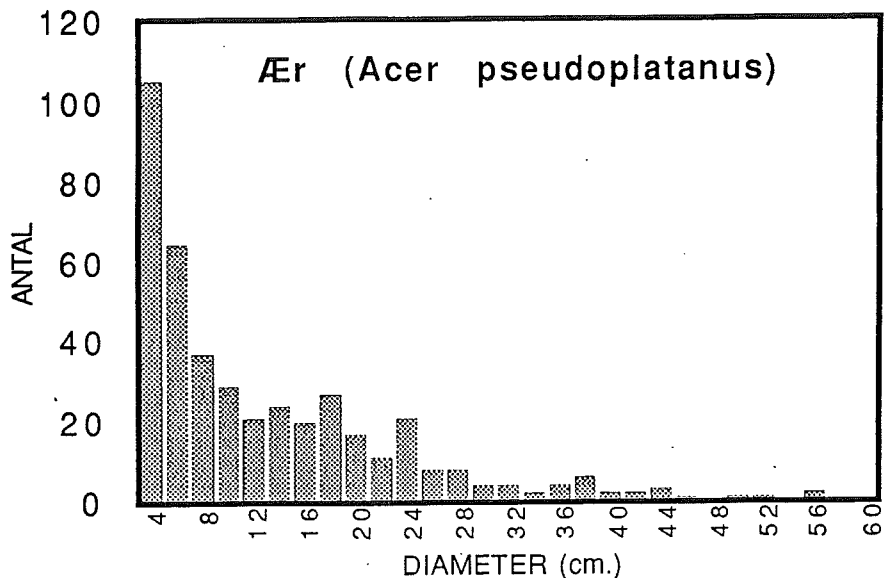
Fremtid: Meget tyder på en svag fremgang for denne art. Det er dog måske kun i den beskyttede midterste del af skoven, den vil have en reel chance i konkurrencen med de andre træarter. Dette skyldes, at den er væsentlig mindre frosttolerant end f.eks. ask og bøg (Møller 1965 & Ødum 1980)

ÆR (*Acer pseudoplatanus*)

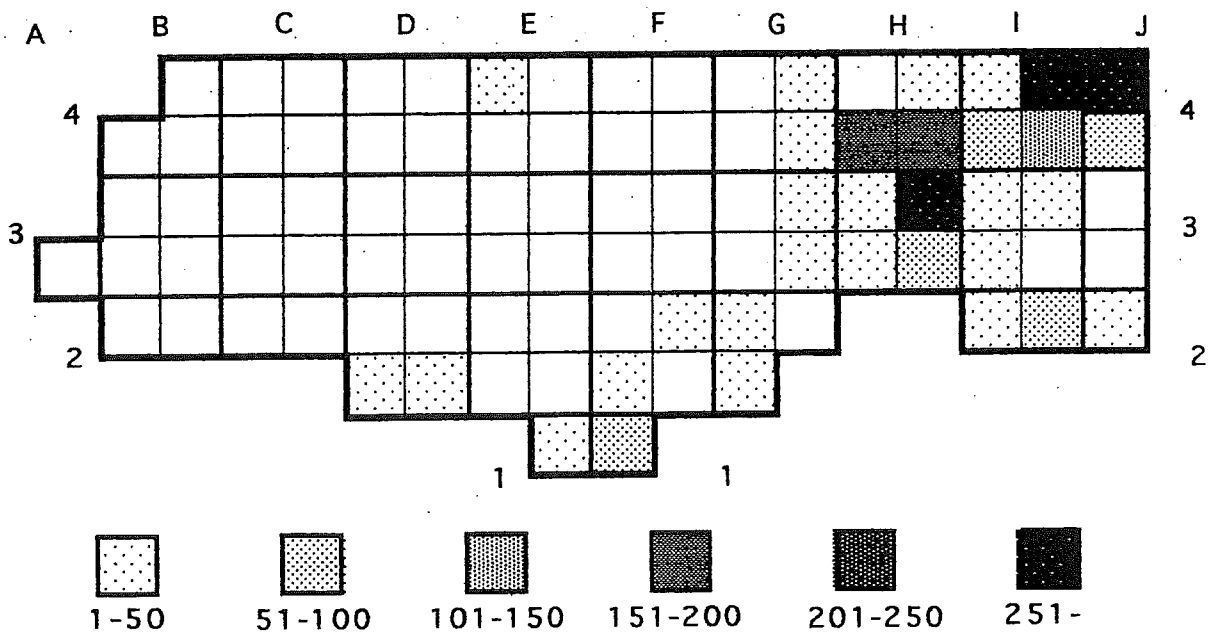
Historie: Ær er ikke naturlig hjemmehørende i Suserup Skov, men spredt hertil fra en række store træer ved Suserup Gård, der ligger ved det nordøstlige hjørne af skoven.

Økologisk rolle: I dag findes en ret stor bestand ær i den østlige del af skoven. I den øvrige del optræder arten kun meget spredt, dog hyppigst i området langs søen, hvortil den sandsynligvis er vandspredt.

De fleste af træerne er i opvækstfasen, altså mindre end ca. 40 cm DBH. Kun ganske få træer har en større diameter og slet ingen træer kan siges at have nået ældningsfasen. På grundlag af dette er det endnu svært at sige ret meget om hvilken rolle ær vil få i forhold til skovens øvrige træarter. Meget tyder dog på at arten ligesom f.eks. ask (*Fraxinus excelsior*) vil kunne indgå i et successionslignende samspil med bøg. Arten har dog egenskaber der ligger mellem bøg og ask, især hvad angår lysbehovet (Vedel 1980, Gelder 1981). Dermed kan arten måske også vinde terræn fra bøgen som foreslået af Watt (1925).



Figur 6.30: Antallet af træer i de enkelte 2cm-intervaller.



Figur 6.31: Stamtablett (stk. pr. ha.) i de enkelte felter for ær (*Acer pseudoplatanus*).

Fremtid: Det er sandsynligt, at ær på længere sigt finder sin rolle i skoven. Efter vores opfattelse er der dog ingen fare for, at den vil blive så dominerende, at den kan true andre naturligt forekommende arter.

7. SUCCESSION OG GAPDYNAMIK

Gaps og mikro-succession.

I kapitel 5 opstillede vi en model for den overordnede cyklus i Suserup Skov og kvantificerede den forventede "shifting-mosaik steady state". I det følgende kommer vi nærmere ind på nogle vigtige elementer af Suserup-skovens dynamik.

Dynamik betyder bevægelse og måles som ændring over tiden. Et givet skovøkosystems langsigtede udvikling afhænger grundlæggende af forstyrrelses-regimet og de tilstedeværende og potentielt tilstedeværende træarters sprednings-, etablerings- og overlevelsessucces. Ingen danske træarter evner at udvikle sig til dominant i kronetaget, hvis etablering og opvækst udelukkende sker i skovens aller dybeste skygge. Periodevis øget lystilgang er dermed forudsætningen for, at et individ kan udvikle sig til et fuldvoksnet træ med andel i kronetaget og den permanente lystilgang. Åbninger ("gaps") i kronetaget er dermed den afgørende drivkraft, der skaber skovens dynamik (Poulson & Platt 1989, Runcle 1989, Whitmore 1989). Forstyrrelses-regimet i samspil med skovens resistens (defineret kap 8) og artsammensætning bestemmer størrelsen og hyppigheden af disse gaps og former derigennem det pågældende skovøkosystems karakteristiske struktur og dynamik.

Størrelsen af et givet gap er afgørende for hvor meget lys, der når skovbunden. Gapstørrelsen er dermed også afgørende for de forskellige træarters etablerings- og overlevelsessucces. Man kan groft sige at pionertræarter, der er hurtigtvoksende, men lyskrævende, har succes i store gaps, mens klimakstræarterne, der vokser langsomt, men tåler skygge, har succes i små gaps (Whitmore 1989). Principielt kan gaps variere fra nogle få kvadratmeter til flere tusinde hektar. I tempereret løvskov dominerer små og mellemstore gaps (mindre end ca. to hektar, typisk forårsaget af vind, lynnedslag og ælde) i modsætning til f.eks. de boreale skove, hvor store gaps dominerer (typisk forårsaget af brand) (Runkle 1985, Spies & Franklin 1989, Remmert 1991, Röhrig 1991). Små gaps udfyldes i løbet af nogle få år af omkringstående træers kroner, men giver dog ofte anledning til en periode med øget vækst i en eventuel underetage. Lidt større gaps giver mulighed for etablering af en ny generation af foryngelse i skovbunden. Da foryngelsens succes afhænger af, hvor hurtigt gap'et lukkes af de omkringstående træer, kan udviklingen tage flere retninger: a) foryngelsen skygges ihjel i løbet af få år, b) foryngelsen "bider sig fast" og danner underetage, eller c) foryngelsen kommer godt fra start, fortsætter helt til kronetaget og bliver et stabilt og dominerende element i skovens øverste stratum. Blottes et større areal på én gang, f.eks. efter brand, vil det udløse en egentlig (sekundær) succession. Først bliver arealet invaderet af pionertræarter, men på længere sigt overtager mere skyggetolerante arter arealet. Hvis ikke arealet på ny udsættes for større forstyrrelser, vil skoven med tiden nærme sig en klimakstilstand (shifting-mosaik steady state), hvor udprægede skyggetolerante arter dominerer i dynamisk ligevægt med klima og jordbund (Spurr & Barnes 1980).

Men også mindre gaps, f.eks. en halv hektar kan føre til massiv etablering af lyskrævende træarter og dermed udløse dynamiske forløb - såkaldte mikro-successioner, der minder om egentlige successionsforløb på store åbne flader (Remmert 1991, Röhrig 1991). Mikrosuccessioner vil generelt forløbe hurtigere, idet skyggetolerante træarter tidligt vil etablere sig og danne underetage under pionerarternes lysåbne kroner. Når pionerernes kronetag begynder at degradere, afløses de successivt af underetagens klimaksarter (Whitmore 1989).

Sådanne mikro-successioner findes der masser af eksempler på i Suserup Skov. Typisk har ask (*Fraxinus excelsior*) etableret sig effektivt i gaps af 0,1 til 0,5 hektars størrelse og dannet overetage, hvorunder der har udviklet sig en underetage af langsomt voksende bøg (*Fagus silvatica*). Enten overtager bøgene arealet, når askene er udlevede, eller også "møver" bøgene ganske enkelt op gennem askenes kroner og overtager arealet. Det er et åbent spørgsmål, om bøgene typisk etablerer sig samtidig, før eller efter askene i et givet gap. I det følgende belyses problemstillingen ud fra et par konkrete eksempler.

Aske-bøge dynamik i Suserup Skov.

Samspillet mellem bøg (*Fagus silvatica*) og ask (*Fraxinus excelsior*) er undersøgt nærmere i den vestlige del af Suserup Skov i to ensartede askegrupper indenfor Silvi-Star-plottet (figur 3.2). Grupperne er ca. 0,1 og 0,3 hektar store med 25-35 meter høje aske i kronetaget og 10-22 meter høje bøge i underetagen. Etablering og udvikling af bøge- og askeforyngelse er endvidere studeret i et ca. 0,2 hektar stort og ca. 5 år gammelt gap (se figur 3.2).

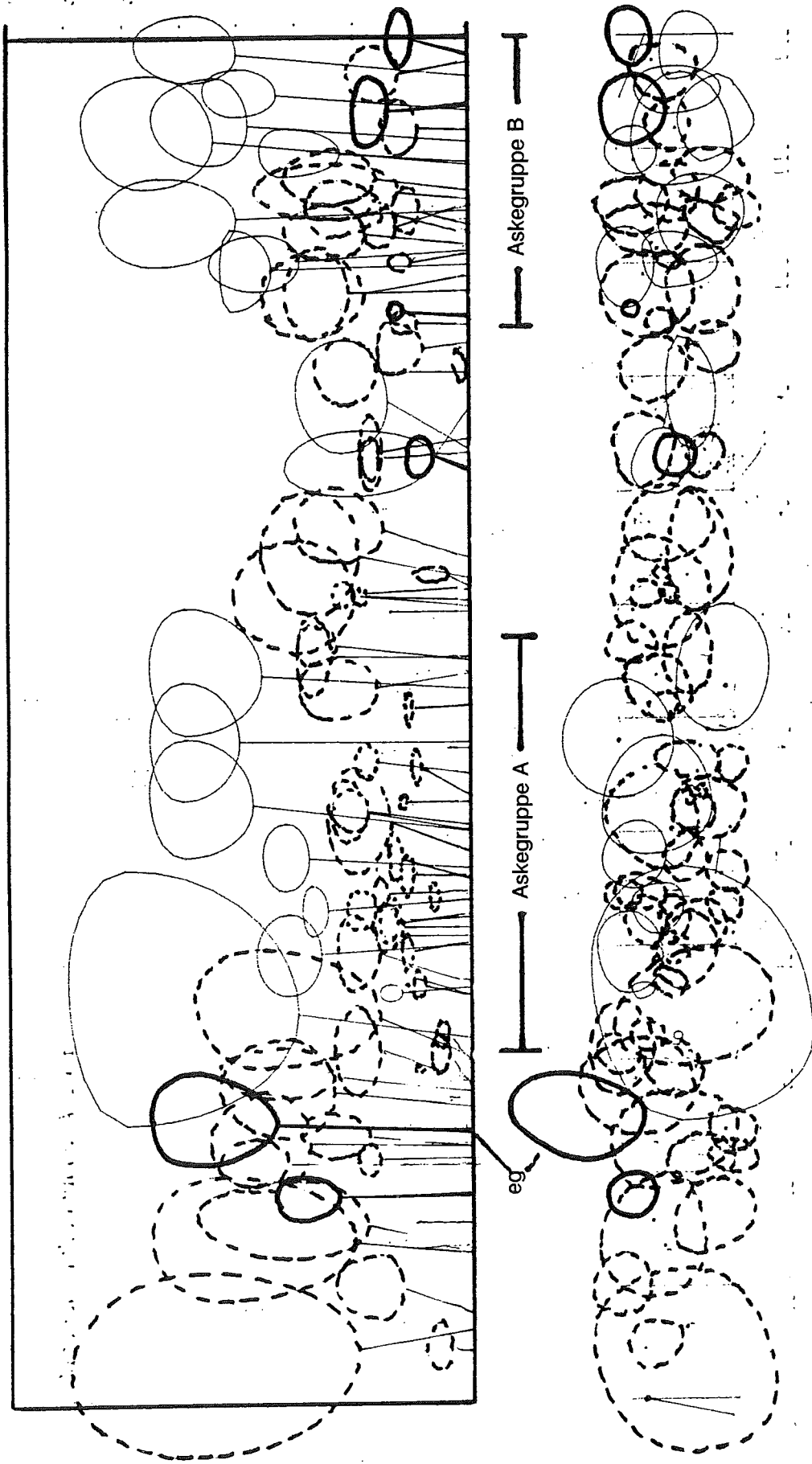
Askegruppe A, bøg under ask - samtidig etablering.

Foryngelse og etablering er sandsynligvis blevet udløst ved en åbning af kronetaget som følge af stormfald, den såkaldte zero-event (jf. Oldemann 1990). På arealet ses endnu de udjævnede relieffer fra to store rodvæltede begge med faldretningen stik nord. Veddet fra disse rodvæltede er nu væk - enten totalt formuldet, eller mere sandsynligt fjernet af mennesker (brænde?). Endelig ligger der en stor rodvæltet eg med faldretning stik syd, formentlig af lidt yngre dato.

Vegetationens struktur kan ses på kroneprojektionskortet og profildiagrammet fig. 7.1, der er udtegnet på baggrund af data fra Silvi-Star-plottet beskrevet i kapitel 3. Den viste transekt går gennem begge askegrupper (A og B). Alderen er bestemt på fem tilfældigt udvalgte aske fra overetagen ud fra borekerner udtaget med et tilvækstbor i brysthøjde. Alderen i brysthøjde varierede fra 70-74 år (+/- ca. 3 år da ikke alle borekerner havde ramt marven) med et gennemsnit på 73 år. Alderen på etableringstidspunktet kan ikke bestemmes nøjagtigt, da asken i etableringsfasen er uhyre skyggetolerant (nogenlunde som bøg), og da den tilmed ofte holdes effektivt nede af vildtet i en årrække. Asken kan derfor være væk mange eller få år om at nå brysthøjden (Friis 1925, Gia 1927, Ødum 1963, Fodgård 1990a, 1990b). Hvis askene har været 10-20 år fra frø om at nå brysthøjde er gap'et opstået for omkring 90 år siden, dvs. lige i starten af dette århundrede. Eventuelt kan gap'et være opstået som følge af "julestormen" i 1902 (Jacobsen 1986).

På fire tilfældigt udvalgte bøge under askene er alderen (i brysthøjde) bestemt til mellem 67 og 87 år (+/- ca. 5 år), med et gennemsnit på 76 år. Resultaterne tyder på, at bøgene i dette gap er etableret nogenlunde samtidigt med eller endog før askene, der altså sidenhen har indhentet og passeret bøgene (se figur 7.2).

Bøgenes højdeudvikling på ca. 20 meter på 76 år svarer nogenlunde til C.M. Møllers tilvækstoversigt, bonitet 3 (anonym 1990). Hvis bøgen i askens skygge fortsætter med at vokse svarende til bonitet 3, vil den nå kronetaget (25 meters højde) i en alder af ca. 120 år, altså om ca. 45 år. Spørgsmålet er da, om bøgene vil vokse igennem askene og derved overtage arealet, eller om askene kan holde bøgene stangen, indtil de selv er udlevede (måske 100 år fra nu). Iagttagelser i skoven tyder på, at begge scenarier er mulige.



Ask (*Fraxinus excelsior*)

Bøg (*Fagus silvatica*)

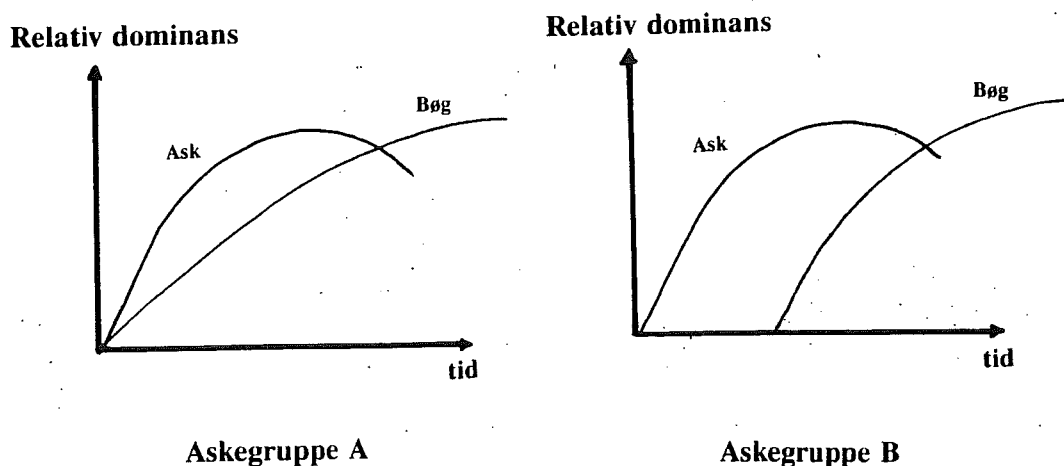
Skov-elm (*Ulmus glabra*) og stilk-eg (*Quercus robur*)

Figur 7.1: 10 meter bred og 120 meter lang transect fra Silvisat-plottet gennem askegruppe A og B.

Askegruppe B, bøg under ask - forskudt etablering.

En homogen gruppe af ask på mellem 25 og 35 meter danner kronetaget, og bøg på 10-20 meters højde danner underetage dog med et betydeligt indslag af elm. Alderen (i brysthøjde) på fire tilfældigt udvalgte aske fra overetagen blev bestemt til mellem 68 og 76 år (+/- ca. 3 år), svarende til en etablering samtidigt med askegruppe A i starten af dette århundrede. Alderen (i brysthøjde) på fire tilfældigt udvalgte bøge under askene blev bestemt til mellem 34 og 54 år (+/- ca. 3 år), med et gennemsnit på 40 år.

Resultatet viser, at bøgene er etableret væsentligt senere end askene, altså i modsætning til askegruppe A, hvor ask og bøg blev etableret nogenlunde samtidigt (se figur 7.2). Resultatet er interessant i relation til den heftige diskussion mellem reduktionister og holister i den økologiske debat (Finegan 1984). Den såkaldte IFC-model (Initial Floristic Composition) udgør en hjørnesten i reduktionisternes argumentation. De hævder, at de fleste successionsforløb kan forklares ud fra forskelle i enkeltarternes livsforløb, vækstrytme og størrelse, idet arterne, der indgår i successionen, som regel alle etableres ved successionens start (Finegan 1984).



Figur 7.2: principskitse for etablering af ask (*Fraxinus excelsior*) og bøg (*Fagus silvatica*) i Suserup Skov. A: samtidig etablering (IFC-model) og B: forskudt etablering (RFC-model).

Succession i klassisk (holistisk jf. Clements 1916) forstand bygger på en forestilling om, at det ene plantesamfund forbereder grunden for det næste, og at udviklingen er lovmæssig nærmest som en superorganisme, der vokser (Relay Floristic Composition, RFC-model). Denne tankegang medfører, at etableringen af pionérer nødvendigvis må ske før etableringen af klimaksarter (principskitse figur 7.2).

Det interessante er, at successionen i askegruppe A følger IFC-modellen (reduktionisterne), mens askegruppe B følger RFC-modellen (holisterne). Begge successions-idealer kan altså forløbe i det selvsamme økosystem med de selvsamme arter på det selvsamme tidspunkt. Eksemplet her tydeliggør således behovet for en rummelig og samlende successionsteori, der bygger på elementer fra såvel reduktionisternes som holisternes begrebsverden (jf. Finegan 1984).

Skov-elms rolle i askegruppe B.

I askegruppe B er der et betydeligt indslag af skov-elm (*Ulmus glabra*) i underetagen. Skov-elms naturlige økologiske rolle i Suserup er meget

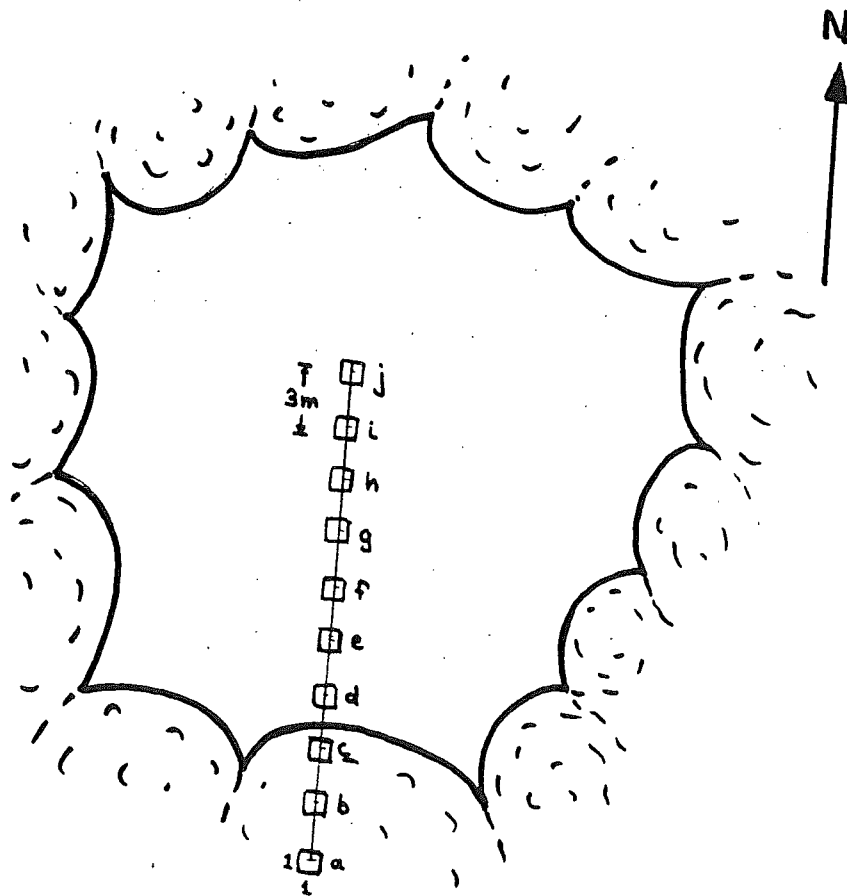
vanskelig at vurdere, fordi den blev bekæmpet i en årrække (jf. kap.2) - dens fulde højde kendes ikke, og ingen ved hvor længe skov-elm kan overleve, undertrykt i underetagen. Endelig er det ikke til at sige, hvornår elmesygen vil indfinde sig i Suserup. Man kan derfor forestille sig flere elme-scenarier i askegruppen:

- 1) Elmen følger med bøgen og forbliver i underetagen indtil askene er udlevede, hvorefter den enten bliver udkonkurreret af bøgen eller gør sig gældende i kronetaget sammen med bøgen. Elmen vil næppe være i stand til at udkonkurrere bøgen.
- 2) Elmen undertrykkes af ask og især bøg og forsvinder gradvist fra underetagen.
- 3) Elmen elimineres af elmesyge.

Vi tør ikke på det foreliggende grundlag sætte sandsynligheder på de enkelte scenarier.

Studie af aske- og bøgeforyngelse i større gap.

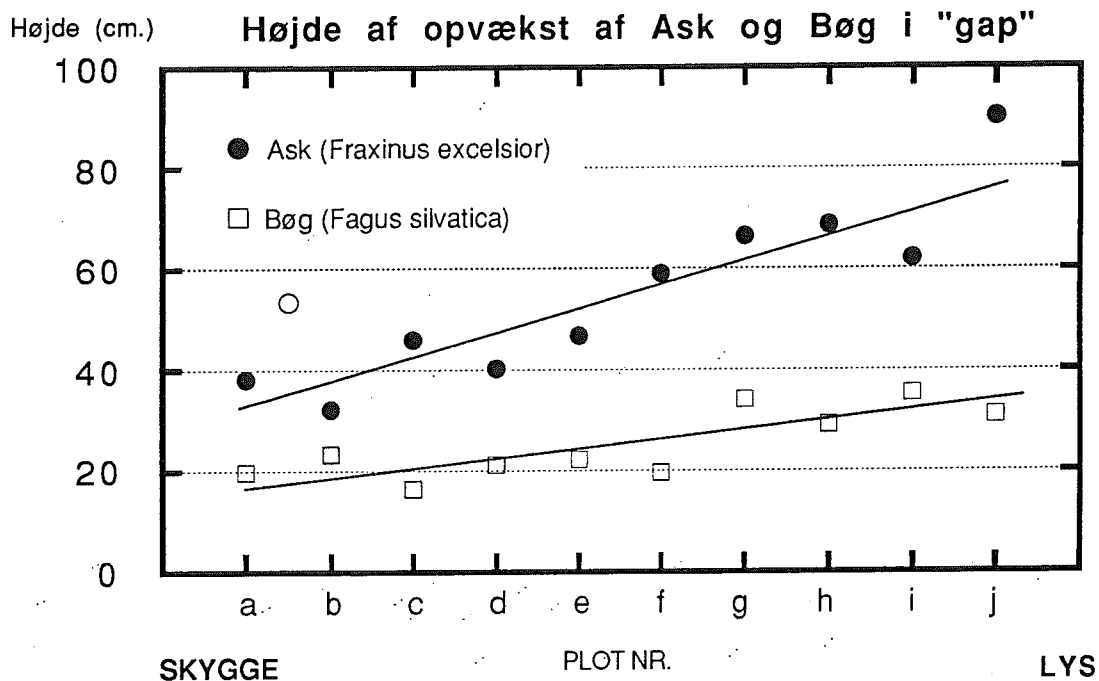
Detailstudiet er gennemført i et halvstort gap (ca. 0,2 hektar), hvor der har indfundet sig en rigelig foryngelse af både ask og bøg. Foryngelsen er undersøgt i 10 1x1-meter plots langs en lys-skygge-gradient fra gap'ets midte til gap'ets sydlige rand (figur 7.3). Alderen blev bestemt på 10 tilfældigt udvalgte foryngelsesplanter af hver art i hvert plot ud fra knopskælsar, og højden blev målt på samtlige foryngelsesplanter i hvert plot. I hvert plot er der foretaget lysmålinger umiddelbart over foryngelsens øverste blade.



Figur 7.3: Principskitse for gapstudiet. De 10 1x1 meter plots (a-j) er lagt med 3 meters afstand på en linie (nord-syd) fra gap'ets rand til gap-midten.

Aldersbestemmelsen tyder på at bøgen er etableret i det store oldenår 1989. Askeetableringen viser noget større aldersspredning fra 3 til 9 år, hvilket tyder på en løbende, mere jævn etablering af ask, svarende til det generelle indtryk af en alléstedsnærværende foryngelse af ask hver gang der opstår et gap.

Figur 7.4 viser højdeudviklingen af bøg og ask i de 10 plots. Asken har allerede overvokset bøgen i gap'ets midte, mens der kun er små højdeforskelle i gap'ets rand. Lysindstrålingen kan formentlig forklare en stor del af resultatet, dels direkte ved at påvirke væksten, dels indirekte ved at påvirke temperaturen og omsætningen i jordbunden. Endvidere må det forventes, at alderen kan forklare en del af askens højdevariation. Resultaterne er dog endnu ikke analyseret til bunds.



Figur 7.4: Totalhøjden for opvækst af ask (*Fraxinus excelsior*) og bøg (*Fagus silvatica*) langs linien a-j.

Man kan let forestille sig, at dette gap vil udvikle sig som den ovennævnte askegruppe A: Askene i gap'ets midte vil i de næste årtier yderligere øge deres forspring og danne overetage, mens bøgene langsomt men sikkert vil danne underetage. På lang sigt vil bøgene i kraft af deres højere levealder overtage arealet, måske endda før askene er udlevede ved at "møve" sig igennem askenes kroner.

8. DISKUSSION

Suserup-modellens gyldighed i andre danske skove.

Opstillingen af en model, som skitseret i afsnit 5, rejser selvfølgelig spørgsmålet om, hvor vidt modellen er almen gyldig for danske skove, eller om den kun kan bruges på Suserup Skov. Overvejelsen vanskeliggøres dog af en næsten total mangel på urørte skove; og af at der i de drevne skove stort set aldrig opstår naturlige strukturer. Der plantes og selekteres målrettet for at skabe homogene bestande, og træerne høstes i god tid før ældnings- og sammenbrudsfasen indtræder. Til trods for disse problemer forsøger vi i det følgende at foretage en grov indkredsning af områder i Danmark, hvor urørt skov vil kunne udvikle sig i retning af det, som vi har beskrevet for Suserup Skov.

Vi forventer at den dynamiske ligevægt, "shifting-mosaic steady state", i princippet vil opstå med tiden i de fleste urørte skove i Danmark. Dog er bl.a. varigheden af de forskellige faser stærkt afhængig af de arter som indgår. I Suserup Skov er de vigtigste arter bøg (*Fagus silvatica*), ask (*Fraxinus excelsior*), stilk-eg (*Quercus robur*) og skov-elm (*Ulmus glabra*). Bøgens naturlige udbredelse i Danmark er noget usikker (Møller pers. med.), formentlig begrænser udbredelsen sig til Øerne og Jylland øst for israndlinien (Ødum 1980), hvilket sætter den overordnede grænse for skove med samme artsammensætning som Suserup Skov. Ask synes dog at være noget mere krævende med hensyn til jordbunden end bøg, og vil derfor ikke være til stede overalt, hvor der er bøg. Dette gælder især områderne i Midtjylland, hvor bøgen ofte gror på dårligere boniteter end i Suserup Skov. I disse områder vil asks rolle som pionertræ rimeligvis blive overtaget af arter som birk (*Betula* spp.) og røn (*Sorbus* spp.). skov-elm og stilk-eg indsnævrer næppe området yderligere, sidstnævnte findes således over hele landet både på den sandede og lerede jord. Skov-Elms rolle i skovøkosystemer som Suserup er dog flere steder begrænset af elmesygen, der i de senere år har spredt sig over det meste af landet (Yde-Andersen 1989).

Selv om der naturligvis lokalt vil være stor variation i skovstrukturen, som følge af variation i jordbundsforholdene, finder vi det således rimeligt at konkludere, at man over det meste af Østdanmark vil kunne finde skove som stukturtelt og dynamisk vil minde meget om Suserup. Naturligvis under forudsætning af at disse skove overlades til en naturlig udvikling.

Sammenligning med andre naturskove.

I tabel 8.1 har vi forsøgt at sammenligne vores resultater fra Suserup Skov, med resultater fra lignende undersøgelser fra den nordlige tempererede zone. De fleste af undersøgelserne er fra rene løvskove, dog er undersøgelserne fra Polen, Kroatien og Østrig fra blandskov. Man må imidlertid være varsom, når man læser tabellen, idet metoderne til undersøgelse af skovøkosystemer ikke er standardiserede. Den nedre diametergrænse (DBH) for registrerede træer varierer i tabellen fra 0-20 cm. Dette giver især vanskeligheder ved sammenligning mellem stamtal, da størstedelen af stammerne normalt findes i de mindste kategorier. Indflydelsen på basalarealet er dog mere begrænset, da grundfladen af de små træer langt overskygges af grundfladen fra de større træer, på trods af disses lavere antal (Leibundgut 1982). Sammenligninger mellem biomasse og vedmasse er ofte vanskeliggjort af, at beregningsmetoderne er forskellige.

Suserup Skov placerer sig, hvad angår basalareal, vedmasse og biomasse, som det skulle forventes, i en mellemposition mellem undersøgelserne fra ungskeve (eks. Vorsø 1952) og undersøgelserne fra

ensaldrende men gamle skove (eks. Brahetrolleborg). Bemærk iøvrigt, at Suserup Skovs basalareal ligger meget tæt på niveauet i urskvsrester i Østrig og Kroatien, der ligesom Suserup Skov tilsyneladende befinder sig i dynamisk ligevægt med det omgivende miljø. En undersøgelse af denne "gennemsnitsværdi" forskellige steder i Europa ville være interessant, da den bl.a. vil kunne fortælle noget om, hvor meget kulstof, der ville være bundet i et Europa dækket af naturskov. En sådan oplysning ville måske være nyttig i forståelsen af miljøfaktorer som f.eks. drivhuseffekten.



LOKALITET	Stamtal (stk./ha.)	Basal areal (m ² /ha.)	Biomasse (t. tørvægt /ha.)	Vedmass e (m ³ /ha.)
Danmark:				
Vorsø, Vesterskov 1952 ¹	1111	23,2	103	230
Vorsø, Vesterskov 1962 ²	1038	28,7	136	314
Vorsø, Vesterskov 1972 ³	942	35,3	178	455
Vorsø, Vesterskov 1982 ⁴	756	38,1	207	544
Vorsø, Vesterskov 1992 ⁵	910	31,9	177	476
Vorsø, Østerskov 1952 ¹	929	38,3	198	429
Vorsø, Østerskov 1962 ²	720	42,7	234	519
Vorsø, Østerskov 1972 ³	645	47,5	273	612
Vorsø, Østerskov 1982 ⁴	506	45,2	268	615
Vorsø, Østerskov 1992 ⁵	958	17,8	104	247
Brahetrolleborg ⁶	399-487			1012-1020
Krenkerup Haveskov ⁷				785
Suserup Skov 1992⁸	976	41,1	293	717
Norden:				
Dalby Söderskog, Sverige ⁹	376			381
Vardsätra, Sverige ¹⁰	830	28,0		
Europa:				
Bannwald Untereck, Tyskland ¹¹		26,9		
Bialowiesa, Polen ¹²	275-382			
Corkova Uvala, Kroatien ¹³	599	46,0		
Dobra, Østrig ¹⁴		37,0		
Rotwald, Østrig ¹³	597	41,8		
Nordamerika:				
Tennessee ¹⁵			585	
Michigan ¹⁶	655	29,2		

Tabel 8.1: Kilder:

- | | |
|----------------------------|-----------------------------|
| 1: Müller & Nielsen (1953) | 9: Lindgren (1971) |
| 2: Müller & Nielsen (1964) | 10: Hytteborn (1986) |
| 3: Løhr & Nielsen (1975) | 11: Büking et al. (1986) |
| 4: Dal et al. (1991) | 12: Tomialojc (1991) |
| 5: Dal & Fabricius (1993) | 13: Mayer & Neumann (1981) |
| 6: Løhr & Nielsen (1975) | 14: Mayer & Reimoser (1978) |
| 7: Lundberg (1954) | 15: Whittaker (1975) |
| 8: Nærværende undersøgelse | 16: Spurr & Barnes (1980) |

Stabiliteten i naturskoven.

Mange har i tidens løb skrevet om stabilitet i forskellige typer økosystemer, og mange stabilitetsbegreber er blevet lanceret - konstans, enerti, resistens, resiliens, elasticitet og cyclicitet for at nævne de vigtigste (Etherington 1982, Orians 1975, Kimmins 1987, Larsen 1993, m.fl.). Stabilitetsbegrebet kan (jf. Larsen 1993, efter Webster et al. 1975) forenkles til to hovedbestanddele, nemlig:

1. Resistens: et systems evne til at modstå forstyrrelser. Et økosystem der er let at erstatte med et andet har lav resistens, mens et, der er vanskeligt at erstatte, er resistent og i denne betydning stabilt.

2. Resiliens: et systems evne til at vende tilbage til udgangstilstanden efter en forstyrrelse. Et system, der returnerer hurtigt og direkte til sin oprindelige steady-state er mere resilient end et system, der reagerer langsomt dvs. er lang tid om at vende tilbage.

Larsen (1993) foreslår, at stabile (forudsigelige) rammebetingelser fører til udvikling af komplekse økosystemer med stor resistens (tropisk regnskov), mens mere uforudsigelige forhold fører til udvikling af mere enkle økosystemer med lav resistens (boreal skov). Tilsyneladende er der en negativ korrelation mellem resistens og resiliens, således at øget kompleksitet i økosystemer medfører øget resistens, men til gengæld lavere resiliens.

For en umiddelbar vurdering placerer den tempererede løvskov i Suserup sig intermedieært i forhold til de to nævnte parametre. Det er klart, at stabilitet må diskuteres i relation de aktuelle forstyrrelses-parametre (storm, brand, insektangreb, antropogen påvirkning etc.). Storm og vind er jf. kap. 5 den hyppigste kilde til forstyrrelser i tempereret løvskov. Det er altså interessant at vurdere Suserup Skovs resistens overfor storm, også som reference for de drevne skove, hvor netop storm giver alvorlige stabilitetsproblemer.

I kapitel 5 blev den aktuelle "shifting mosaic" i Suserup sammenlignet med den beregnede, forventede "shifting-mosaic steady state". Den forbløffende overensstemmelse tyder på, at skoven ligger relativt tæt på steady state - hvilket igen vidner om, at skoven ikke er blevet slået dramatisk ud af ligevægt af voldsomme forstyrrelser indenfor de sidste par hundrede år. Konklusionen underbygges endvidere af de relativt beskedne forstyrrelser som "århundredets storm" i 1967 (jf. Jacobsen 1986) anrettede i Suserup Skov. Vi vurderer, at ca. 2-3 hektar væltede i 1967 fordelt på ét større gap (ca. 1,5 hektar) og flere mindre gaps. Forstyrrelsen var dog stor nok til, at den kan spores i diameterklassfordelingen for pionertræarten ask med en lille "top" omkring 15-20 cm i diameter. Oktoberstormen'67 var specielt hård ved løvtræarterne, fordi de endnu bar blade. Vi kan på denne baggrund konkludere at, Suserup-økosystemet er ganske resistent overfor den almindeligste kilde til forstyrrelser i tempereret løvskov - storm.

Suserup-økosystemets resiliens er vanskeligere at vurdere, da der jo ikke har været større forstyrrelser af økosystemet i nyere tid. På gap-niveau (gaps < 1 hektar) er systemet tilsyneladende ganske resilient - opståede gaps udfyldes/invaderes hurtigt og direkte af systemets egne træarter - ofte via en mikro-succession (sensu Röhrig 1991) omtalt i kapitel 7. Bemærk dog den indtrængende ærs succes i skovens østlige del.

Artsdiversiteten i naturskoven.

Naturskove anses normalt for mere artsrige end tilsvarende konventionelt drevne skove. Deres værdi som fristeder for sjældne og truede plante- og

dyrearter er ofte blevet fremhævet (Løjtnant & Worsøe 1990, Møller 1992, Skov- og Naturstyrelsen 1992 etc.), men der foreligger i Danmark meget få undersøgelser der reelt har beskæftiget sig med denne problematik (se dog Brøgger-Jensen 1992 og Pedersen & Løjtnant 1992). Når mange såkaldte naturskove alligevel forekommer ret artsfattige skyldes det nok mest naturskovsbegrebets brede definition (se Møller 1988 og Skov og Naturstyrelsen 1992): Grunddefinitionen for naturskov har været genetisk kontinuitet, og begrebet dækker derfor over såvel unge bøgemonokulturer som længe urørte bevoksninger. De førstnævnte behøver langtfra at være særligt artsrige, selvom visse kontinuitetskrævere kan have overlevet fra de gamle urskove (Pedersen & Løjtnant 1992). Derimod må den urskovsagtige eller strukturelle naturskov, som beskrevet af Olesen (1992) betegnes som potentielt overordentlig artsrig. Dette skyldes, at skoven er det naturlige økosystem i det meste af Danmark, og har været det i en lang periode siden sidste istid. Mange arter har derfor fået mulighed for at invandre og tilpasse sig skovøkosystemet. Desuden byder den naturlige skov på særligt mange nicher p.g.a. sin mosaikstruktur og dynamik. I det følgende har vi især betragtet de strukturelle og dynamiske aspekter.

Suserup Skov hører til de meget få såkaldte urskovsagtige naturskove i Danmark (Møller 1992), og dens strukturelle og dynamiske tilstand placerer den i dansk særklasse. Skoven er da også kendt som en af landets vigtigste lokaliteter for vedboende svampe (Vesterholt 1992), ligesom den er af national værdi for smældere (Martin 1989,1992). Som det ses i appendix V er skoven også floristisk set artsrig, selvom antallet af sjældne og truede plantearter er lavt. I forhold til det botaniske klassifikationsystem for naturskove, foreslået af Pedersen & Løjtnant 1992, kan skoven således kun betegnes som en naturskov af lokal betydning! - Dog af regional betydning, hvis plantefund fra før 1970 medtages.

Dynamikkens betydning for diversiteten.

Som beskrevet i kap. 5 betragter vi Suserup Skov som et dynamisk system, en cyklisk mosaik, bestående af forskellige strukturelle faser, der afløser hinanden i tid og rum. De enkelte faser har forskellig varighed, nogle faser er præget af meget hurtige ændringer i såvel biotiske, som abiotiske forhold, mens der i andre kun er langsomme ændringer. Hver især tilbyder faserne således forskellige ressourcer og levesteder. Derved indeholder skoven som helhed et overordentligt varieret udbud af økologiske nicher, som alle er mere eller mindre fasespecifikke (jf. Oldeman 1990). Forskelle indenfor de enkelte faser, betinget af bl.a. deres rumlige udstrækning (patch-størrelsen), jordbundsforhold og træartssammensætning er naturligvis med til at gøre heterogeniteten endnu større. Da faserne rumligt danner en mosaikstruktur (se fig. 5.2) er de forskellige nicher og deres tilknyttede arter grundlæggende ujævnt fordelte (patchy) inden for skoven. Som system kan den strukturelle naturskov da, som beskrevet af Olesen (1992), karakteriseres ved en høj stabilitet på meta-populationsniveau, mens de mange småpopulationer konstant er underlagt forandringer og muligheden for udryddelse, f.eks. når den ene fase afløses af den næste.

Fremkomsten af gaps er den afgørende drivkraft i naturskovens dynamik, og især større gaps repræsenterer dramatiske ændringer i hele skovmiljøet: Med ét forsvinder en lang række nicher tilknyttet de store stående træer, dog kun for at blive erstattet af nye men meget anderledes nicher. Tilgangen af lys til skovbunden øges markant og hele skovklimaet ændres. Undersøgelser har vist, at såvel jordtemperaturen som jordfugtigheden generelt er markant højere i gaps end i den omgivende skov (Collins et. al 1985). Gap-faserne (sammenbrudfase og foryngelsesfase) er dog karakteriseret ved hurtige forandringer. Den åbne stuktur giver mindre

beskyttelse mod variation i temperatur vejrforhold. Vegetationen ændrer hurtigt stuktur og artsammensætningen forandres. Flere arter af urter, der er tilknyttet bestemte niches vil således typisk kun forekomme i ganske få år. Alt i alt skaber gaps'ne livsmuligheder for en række lys- og varmekrævende organismer tilpasset et miljø med hurtige omskiftelser og ringe stabilitet. I Suserup Skov er vegetationen i gap-faserne typisk karakteriseret ved en markant fremvækst af lyskrævende urter, buske og træarter - heriblandt udprægede pionerarter. En række arter, der normalt betegnes som tilknyttede overdrev, enge og andet kulturland er således observeret i skovens gaps og må formodes reelt at have haft deres naturlige voksesteder i den gamle urskoven. (jf. Thomsen 1992a & b)

Modsat gapfaserne er modnings- og ældningsfaserne karakteriseret af lang varighed og langsomme ændringer. Dette begunstiger konkurrencedygtige organismer tilpasset stabile, men ofte stressede forhold, hvor konkurrencen om lys, vand og næring er udpræget. Hvad angår urterne er modnings- og ældningsfaserne i Suserup Skov karakteriseret af arter med særlig tilpasning til lys- og vandbegrænsede forhold - Typisk flerårige urter med tidligt udspringstidspunkt (før træerne) og/eller underjordiske oplagsorganer.

Dynamikken i naturskovens urtevegetation er dokumenteret i talrige undersøgelser (f.eks. Watt 1925, Collins et. al. 1985, Vasicek & Klino 1985, Koop 1989, Oldeman 1990, Fischer 1992). Derimod kender vi kun til yderst få undersøgelser der konkret sammenholder andre organismegrupperes forekomstmønstre med naturskovens dynamik. (se dog Oldeman 1990 og Schaefer 1991). Remmert (1991) foreslår ikke desto mindre, at diversiteten i naturskoven generelt er størst i gapfaserne. Vores iagttagelser i Suserup Skov tyder på, at antagelsen er rigtig for de højere planter, men inkluderes øvrige organismegrupper bliver billedet mere nuanceret. Studier af Suserup Skovs svampeflora (Heilmann-Clausen in. prep.) viser således, at svampene i deres forekomstmønster adskiller sig klart fra de højere planter. For de vedboende svampe findes den højeste diversitet således efter al sandsynlighed i opvækstfasen, mens fornyelsesfasen ikke er særligt artsrig (jf. Lange 1992). Omvendt synes floraen af mykorrhizadannende svampearter at være mest divers omkring ældningsfasen. På lignende måde må forskellige økologiske grupper af insekter antages at være tilknyttet forskellige faser i skovens cyklus. Martin (1992) angiver således, at mange smælder-arter er varmeelskende, hvorfor de foretrækker en lysåben skovstruktur med fritstående træer - hvilket er typisk for sammenbrudsfasen. Hvad angår fuglene er den urørte naturskov især værdifuld i kraft af de mange redemuligheder for hulrugende fuglearter, bla. huldue (*Columba oenas*), spætter (*Dendrocopos* m.fl.), nat-ugle (*Strix aluco*) og rødstjert (*Phoenicurus phoenicurus*), Brøgger-Jensen (1992). Redemulighederne, og dermed den største artsdiversitet, er typisk tilknyttet de meget store træer i ældningsfasen.

Mikropatches og makropatches.

Reelt kan man opfatte patches i naturskoven på mange forskellige niveauer, og det er langt fra altid fyldestgørende at betragte eller undersøge naturskovens organismer ud fra en forestilling om, at de alle er tilknyttet ganske bestemte faser i skovens cyklus. For mange organismer frembyder de skovstrukturelle patches (figur 5.2) således alt for grove byggesten. Mange små organismer er således afhængige af hvad man kunne kalde mikropatches, f.eks. fugtige smålavninger, nedfaldne grene eller ekskrementer. Sådanne mikropatches forekommer ofte mere eller mindre uafhængigt af skovens overordnede cyklus, og kan frembyde selvstændige successionsforløb (s.s. Schaefer 1991). Dette er f.eks. tilfældet for en gren der langsomt nedbrydes i skovbunden.

Omvendt er mange større, mobile organismer, bl.a. fugle og pattedyr afhængige af flere skovstrukturelle patches for at overleve. Et godt eksempel her på er småfugle, som f.eks. fluesnappere, der har deres rede i huller i gamle træer, typisk i ældnings- eller sammenbrudsfasen. Føden søges dog primært i randområderne til områder med foryngelsesfase, hvor stor mængde af blomstrende urter og buske tiltrækker mange insekter. Lignende forhold gælder for store herbivorer (Hjorte etc.), der om dagen typisk vil søge skjul i områder med tæt opvækst, mens urter og unge træer i gaps'ne udgør fourageringområder i døgnets mørke timer.

Andre organismer er tilknyttet særlige levesteder eller patches, som kan krydse flere strukturelle patches, uden dette i væsentlig grad har betydning for de tilknyttede organismer. Svampearterne tilknyttet en rådende bøgestamme, der strækker sig fra en opvækst-patch ind i en modningspatch klarer sig givet lige godt i begge ender af stammen. En skovbæk er et andet eksempel på et sådant grænseoverskridende levested.

I øvrigt udgør grænsezonerne mellem de enkelte patches ofte helt specielle levesteder. F.eks. har vi i Suserup Skov observeret en særligt rigeligt fruktifikation af mykorrhizadannende svampearter netop i grænsezonen, hvor foryngelse afløses af mere sluttet skov.

Den relativt enkle model, efter hvilken naturskoven beskrives som en mosaik af strukturelle faser i tid og rum (kap. 5 & 7) er således kun fyldestgørende, når skoven betragtes som et samfund af træer og til nøds højere planter. Når skoven betragtes som et samfund af mange forskellige organismer fungerer modellen kun som en værdifuld rettesnor i et meget komplekst mønster.

Forskning i Suserup Skov.

Med denne rapport overordnede total-registrering af trævegetationen i Suserup Skov er der skabt et sæt grunddata, som udgør et godt udgangspunkt for yderligere forskning. Der er allerede en del forskningsaktiviteter i gang i skoven: Pollen- og makrofossilanalyse af Suserup Skovs vegetationsudvikling siden sidste istid, detailstudie af trævegetationens struktur og dynamik, undersøgelse af jordbundsudviklingen, insekter, svampe, højere planter, fugle o.m.a. (jf. Emborg 1993). Der er ingen tvivl om, at Suserup rummer videnskabelige kvaliteter i international klasse, hvilket bl.a. afspejles i Suserups tiltrækning af udenlandske forskere: Richard Bradshaw (Sveriges Lantbruks Universitet), Gina Hannon (Lunds Universitet), Rob Peters (Wageningen, NL), Hirozumi Kataoka (Nihon University, Tokyo)....

Det vil være hensigtsmæssigt med en vis koordinering og prioritering af forskningsaktiviteterne i Suserup. Dette søges bl.a. sikret via Suserup-udvalget (formand pt. Søren Ødum, Arboretet i Hørsholm) og ved afholdelse af årlige møder for aktive Suserup-forskere. Et vigtigt mål med disse aktiviteter er at skabe et frugtbart samarbejde mellem de involverede forskere - bl.a. for at sikre en optimal udnyttelse af de eksisterende data. For en oversigt over tilgængelige data henvises til Emborg (1993).

Der er fine muligheder i Suserup for at gennemføre såvel grundvidenskabelig økologisk/biologisk forskning, som mere praktisk orienteret forskning, f.eks. med relation til naturnær skovdyrkning eller naturskovstrategi. Specielt må vi fremhæve behovet for et tilbunds gående studium af skovens historie (gamle kort og skrifter, udtalelser fra folk på egnen etc.). Et historisk studium vil være et uvurderligt grundlag for stort set alle øvrige forskningsaktiviteter i skoven. Det bør derfor prioriteres højt og sættes i værk snarest muligt.

Tak til.

Tak til naturvejleder John Holst for floralisten og for hjælp med en række praktiske ting. En særlig tak til dr. Henk Koop, IBN-DLO i Holland, der har stillet Silvi-star programmelt til rådighed. En særlig tak skal ligeledes lyde til Anne Poulsen for uvurderlig hjælp i forbindelse med opmålingens sidste hektiske fase. Thor Bue Hansen og Mark Desholm takkes for hjælp med indtastning af data m.m..

Sorø Akademis Skovdistrikt repræsenteret ved skovrider Jørgen Bruun takkes for med stor imødekommenhed at have stillet skoven til disposition. Pelle Andersen-Harild og Claus Helweg Ovesen, Skov- og Naturstyrelsens Naturovervågningskontor takkes for den store tillid de har haft til os gennem hele projektet.

Desuden takkes følgende personer for, på den en eller den anden måde, at have bidraget til projektet: Lise Bak, Benny og Else-Marie Christensen, Kongskilde Friluftgård, Christian Lange, prof. J. Bo Larsen, Flemming Nielsen, Jens Mogens Olesen (Århus Universitet), Jens H. Petersen, Henrik Vejre, Jens Zøfting-Larsen.

Uden Skov- og Naturstyrelsens og Forskerakademiets økonomiske opbakning havde det ikke været muligt at gennemføre projektet.

9. SUMMARY.

In this report we consider the structure and dynamics of the semi-natural woodland, Suserup Skov, located in central Zealand. The forest have been divided into 50x50 metre squares, within which all trees (diameter (DBH) > 3 cm) have been monitored. All living, dead or fallen trees with DBH > 29 cm have been mapped in detail (stem-map appendix VI). The height of randomly selected trees belonging to the most common species was determined. The basal area, stem volume and total biomass have also been estimated (per species and total).

In chapter 5 we developed a model of the shifting mosaic present in the forest. We can distinguish and describe six developmental phases (terminology according to Oldemann 1990): early biostatic phase, late biostatic phase, degradation phase, innovation phase, aggradation phase and eco-unit mixture. There is a striking agreement between the measured areal representation of the six developmental phases and the expected representation were the the system in the theoretical dynamic equilibrium - "the shifting- mosaic steady state". This agreement gives some support to the claim that the Suserup forest ecosystem is fairly resistant to the major disturbance agency - windstorms.

Analysis of the data combined with field observations and literature studies form the basis for the ecological profile drawn in chapter 6 of all the tree species present in the forest. Size (diameter) distributions and spatial distribution in the forest are presented for each species.

In chapter 7 we present some preliminary results from more detailed studies of forest structure and the dynamic interplay between beech (*Fagus silvatica*) and ash (*Fraxinus excelsior*). We have used the computer-based monitoring system Silvi-star (Koop 1989) and we have reconstructed the age structure with the help of tree-ring samples. The results show that gaps of 0.1-0.2 hectares can initiate so called micro-successions from the pioneer species ash to the shade tolerant beech. The results support both the relay floristic composition model as well as the initial floristic composition model of succession. In Suserup examples of both succession-models can be seen - in the same forest ecosystem at the same time.

In the discussion (chapter 8) we compare the data from Suserup Skov with data from other semi-natural woodlands, discuss ecological stability and species diversity. Finally we give our suggestions for future research in Suserup.

Key words: *Fagus silvatica*, forest dynamics, forest structure, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, semi-natural woodland, shifting-mosaic steady state, stability, *Ulmus glabra*.

LITTERATUR

- Anonym 1990: Skovbrugstabeller. Udgivet af Statens Forstlige Forsøgsvæsen, København.
- Becker, A. 1991: Waldkundliche beobachtungen in drei Naturwaldzellen Nordrhein-Westfalens. Naturwaldreservate/ Schriftenreihe für Vegetationskunde 21: 219-232.
- Bormann, F. H. & Likens, G. E. 1979: Pattern and Process in a Forested Ecosystem. Springer-Verlag, New York. 253 pp.
- Brøgger-Jensen, S. 1992: Fuglesamfund i naturskove. I Danmarks naturskove, Rapport fra symposium på Aarhus Universitet d. 28. marts 1992. Nephentes: 25-31.
- Bücking, W. 1986: Study of vegetation changes in natural forest reserves in southwest Germany. In Fanta, J. ed.: Forest dynamics research in Western and Central Europe, Wageningen, Netherland, Pudoc 1986: 231-241.
- Bücking, W., Kätzler, W., Lange, E., Reinhardt, W. & Weishaar, H. 1986: Methods for documenting succession in forests as developed and applied in south-west Germany. In Fanta, J. ed.: Forest dynamics research in Western and Central Europe, Wageningen, Netherland, Pudoc 1986: 265-273.
- Buckwald, F. 1956: Ekskursion til Kastrup Dyrehave, Kastrup Storskov og Suserup Skov d. 11. sept. 1955. Friesia VI (I-II): 83-86.
- Christensen, M & Heilmann-Clausen, J 1991: Studier af vedmasse og flora i Suserup Skov. (upubl.).
- Clements, F. E. 1916: Plant succession: An Analysis of the development of Vegetation. Publication No. 242. Washington, D. C.: Carnegie Institution of Washington.
- Collins, B. S., Dunne, K. P. & Pickett, S. T. A. 1985: Responses of Forest Herbs to Canopy Gaps. In Pickett, S. T. A. & White, P. S.: The Ecology of Natural Disturbance, Academic Press - Orlando: 218-234.
- Cousens, J. 1974: An Introduction to Woodland Ecology, Oliver & Boyd. Edinburgh.
- Dal, T. & Fabricius, P. 1993: Vorsø V. Registrering af vedvegetation i skovene og udvalgte prøveflader på Vorsø 1992. Skov og Naturstyrelsen (in press).
- Dal, T., Fabricius, P., Nielsen, J., 1991: The forest of Vorsø, Denmark: Succession towards a natural, deciduous boreal forest influenced by breeding cormorants. - Nord. J. Bot. 11: 641-649. Copenhagen
- Dal, T., Fabricius, P., Søndergaard, K. 1988: Naturskove - undersøgelser af løvtræers sameksistens i tid og rum. Specialeprojekt, Roskilde Universitetscenter, upubl.
- Davis, M. B. 1981: Quarternary History and the Stability of Forest Communities. pp. 132-153 in West, D. C., Shugart, H. & Botkin, D. B. (eds.): Forest Succession, Concepts and Application. Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin.
- Delcourt, P. A. & Delcourt, H. R. 1987: Long-term Forest Dynamics of the Temperate Zone, Ecological studies 63, Springer-Verlag.
- Drury, W.H. and Nisbeth, I.C.T. 1973: Succession. Journal of the Arnold Arboretum: 54(3):331-368.
- Emborg, J. (red.) 1993: Suserup-mødet 1993. Oversigt over aktuel forskning i Suserup Skov. 17pp.
- Etherington, J. R. 1982: Environment and Plant Ecology, John Wiley & Sons, Chichester, New York. 487 pp.
- Falinski, J. B. 1986: Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests: ecological studies in Bialowieza Forest. W. Junk Publ., Dordrecht. 537 p.
- Falinski, J. B. 1988: Succession, regeneration and fluctuation in Bialowieza Forest (NE Poland). Vegetatio 77: 115-128, 1988
- Feilberg, J. 1992a: Botaniske referenceområder i Rejnstrup Holme, Borup Gade, Susåen og Suserupgård. Feltstationsrapport fra Suserup, Skov- og Naturstyrelsen, Miljøministeriet.
- Feilberg, J. 1992b: Skovvegetation i Tystrup-Bavelse området, Feltstationsrapport fra Suserup, Skov- og Naturstyrelsen, Miljøministeriet.
- Fisher, A. 1992: Longterm vegetation development in Bavarian Mountains forest ecosystem following natural destruction, Vegetatio 103: 93-104.
- Finegan, B. 1984: Forest succesion, Nature vol 312, p. 109-114, Cambridge UK.
- Fodgård, S. 1978: Dyrkningsbetingelser for ask. Hovedopgave for skovbrugsstudiet. Sektion for Skovbrug, Kgl. Vet. og Landbohøjskole. 80p.
- Fodgård, S. 1990a: Askens vækstbetingelser. Skoven 9:358-359.
- Fodgård, S. 1990b: Dyrkning af ask. Skoven 9:356-357.
- Friss, G. P. 1925: Dansk Skovforenings tidskrift 10: side ??

- Gelder, T. de: 1981: Bossen en het Gelders riviereengebied, in het bijzonder de bosontwikkeling in de landgoedbossen. AUW Silviculture/RIBL "De Dorschkamp", Wageningen
- Gia. T.D. 1927: Beitrag zur Kenntnis der Schattenfestigkeit verschiedener Holzarten. Forstwissenschaftliches Centralblatt.
- Gleason, H. A. 1926: The individualistic concept of the plant association. Bull. Torr. Bot. Club 53:7-16 (Amer. Midland Nat. 21:91-108. 1939.
- Gleason, H. A. 1927: Further views on the succession concept. Ecol. 8: 299-326.
- Hansen, K. 1988: Dansk feltflora, Gyldendal.
- Heilmann-Clausen, J. (In prep.): Svampefloraen i Suserup Skov.
- Henriksen, H. A. 1988: Skoven og dens dyrkning, Nyt Nordisk Forlag Arnold Busck. København.
- Holst, J. & Jørgensen, L. R. 1987: Suserup Skov - En vegetationsanalyse af en naturskov. Upubl.
- Holst, J. 1993: Artsliste for højereplanter og mosser i Suserup Skov, Upubl.
- Hytteborn, H. 1986: Methods of forest dynamics research. In Fanta, J. ed.: Forest dynamics research in Western and Central Europe, Wageningen, Netherland, Pudoc 1986: 17-31.
- Jacobsen, B. 1986: Abiotiske skader i danske skove i tiden 1890-1984. Beretning (nr. 342) fra Det Forstlige Forsøgsvæsen i Danmark, bd. 40: 213-224.
- Khanna, P.K. & Ulrich, B. 1991: Ecochemistry of temperate deciduous forests. In Röhrig, E. & Ulrich, B.: Temperate Deciduous Forests, Ecosystems of the World 7. Elsevier, Amsterdam, London, New York, Tokyo. pp. 121-163.
- Kimmins, J.P. 1987: Forest Ecology. Macmillan Publishing Company, New York.
- Knapp, H. D. & Jeschke. 1991: Naturwaldreservate und Naturwaldforschung in den Ostdeutschen Bundesländern. Naturwaldreservate/Schriftenreihe für Vegetationskunde 21: 21-54
- Knudsen, H. & Vesterholt, J. 1990: Truede storsvampe i Danmark - en rødliste. Foreningen til Svampekundskabens Fremme/Skov og Naturstyrelsen.
- Koop, H. 1989: Forest Dynamics. SILVI-STAR: A Comprehensive Monitoring System. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong. 229 pp.
- Koop, H. & Hilgen, P. 1987: Forest Dynamics and Regeneration Mosaic Shifts in Unexploited Beech (*Fagus sylvatica*) Stands at Fontainebleau (France). Forest Ecology and Management 20: 135-150.
- Lange, M. 1992: Sequence of Macromycetes on decaying beech logs - *Persoonia* 14(4): 449-456.
- Larsen, J.B. 1993: Stability of forest ecosystems and silviculture. Manuskript, Sekt. for Skovbrug, Kgl. Vet. og Landbohøjskole. 20 pp.
- Leibundgut, H. 1982: Europäische Urwälder der Bergstufe - Bern, Stuttgart.
- Lemée, G., Faille, A. & Pontailier, J. Y. 1986: Dynamic de cicatrization des ouvertures naturelles dans des réserves biologiques de la Forêt de Fontainebleau. In Fanta, J. ed.: Forest dynamics research in Western and Central Europe, Wageningen, Netherland, Pudoc 1986: 170-183.
- Lieberman, M., Lieberman, D. & Peralta, R. 1989: Forest are not just swiss cheese: Canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology* 70(3): 550-552
- Lindgren, L. 1971: Skötsel av Lövskögsområden. Vegetationsförändringar i Dalby Söderskog. - Meddelanden nr. 11 från forskergruppen för skötsel av naturreservat. Inst. of Ecological Botany, University of Lund, Sweden.
- Lindquist, B. 1938: Dalby Söderskog - En skånsk Lövskog i Fortid och Nutid - *Acta Phytogeographica Svecica* X. Stockholm
- Löhr, E. & Nielsen, J. 1975: Vørsø skov III, Botanisk Tidskrift 69: side 271-290.
- Lundberg, J. 1954: Urskog og stærk hugst i bøg på Krenkerup. - Dansk Skovforen. Tidskr. 39: 229-237.
- Løjtnant, B. & Worsøe, E. 1980: Om anvendelse af begrebet "naturskov" i Danmark. - *Flora og Fauna* 96(1): 11-16.
- Martin, O. 1989: Smældere (Coleoptera, Elateridae) fra gammel løvskog i Danmark. - *Ent. Medd.* 57(1-2): 1-107
- Martin, O. 1992: Økologiske krav hos smældere fra skov. I Danmarks naturskove, Rapport fra symposium på Aarhus Universitet d. 28. marts 1992. *Nephentes*: 32-37.
- Mayer, H. & Neumann, M. 1981: Struktureller und entwicklungsdynamischer Vergleich der Fichten-Tannen-Buchen-Urwälder Rothwald/Niederösterreich und Corkova Uvala/Kroatien. *Forwiss. Centralblatt* 100: 111-132.

- Mayer H. & Reimoser, F. 1978: Die Auswirkungen des Ulmensterbens im Buchen-Naturwaldreservat Dobra (Niederösterreiches Waldviertel). Forstwiss. Zentralblatt 97: H. 6, s. 314-321.
- McIntoch, R. P. 1985: The background of ecology. Concept and theory. Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Sydney, Melbourne. 383 pp.
- Mitchell, A. 1977: Træer i Nordeuropa, på dansk ved Søren Ødum. Gad. København.
- Mueller-Dombois, D. 1987: Natural Dieback in Forest, Bio science 7(8) p. 575-583.
- Mueller-Dombois, D. 1991: The Mosaic Theory and the Spatial Dynamics of Natural Dieback and Regeneration in Pacific Forests. In Remmert, H.: The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems, Ecological Studies 85: 46- 60.
- Müller, D. & Nielsen, J. 1953: Vorsø Skov. - Bot. Tidskr. 50: 35-55
- Müller, D. & Nielsen, J. 1964: Vorsø skov II, Botanisk Tidskrift 60: 58-89
- Møller, C. M. 1933: Bonitetsvise tilvækstoversigter for bøg, eg og rødgran i Danmark. Dansk Skovforenings Tidskrift 18.
- Møller, C. M. 1965: Vore Skovtræer og deres dyrkning, København.
- Møller, P. F. 1988: Overvågning af naturskov 1987 - registrering af gammel naturskov i statsskovene. Skov- og Naturstyrelsen
- Møller, P. F. 1990: Naturskov i Danmark. En foreløbig opgørelse over danske naturskove udenfor statsskovene. Intern DGU-rapport nr. 39. Skov- og Naturstyrelsen.
- Møller, P. F. 1992: Naturskovedefinitioner og registreringer. I Danmarks naturskove, Rapport fra symposium på Aarhus Universitet d. 28. marts 1992. Nephentes: 8-13.
- Nielsen, V. 1980: Agerlandets historie. Danmarks Natur 8: 9-34.
- Nihlgård, B. 1972: Plant biomass, primary production and distribution of chemical elements in a beech and a planted spruce forest in South Sweden, Oikos 23 p. 69-81.
- Odum, E. P. 1969: The Strategy of Ecosystem Development. Science 164: 262-270.
- Oldeman, R. A. A. 1990: Forest: Elements of Silvology. Springer-Verlag.
- Olesen, J. M. 1992: Populationer, patchiness og naturskove. I Danmarks naturskove, Rapport fra symposium på Aarhus Universitet d. 28. marts 1992. Nephentes: 52-56.
- Oliver, C.D. & Larson, B.C. 1990: Forest Stand Dynamics. McCraw-Hill, Inc. New York, Hamburg, London, Tokyo. 467 pp.
- Orians, G. H. 1975: Diversity, Stability and maturity in natural ecosystem. In W.H. van Dobben, R. H. Lowe-McConnel (eds.): Unifying concept in ecology. Junk, Den Hage, Wageningen, p. 139-150.
- Ostenfeld, C. H. 1926: Naturvidenskabelige Fredninger. Naturens Verden 10: 166-174.
- Packham, J. R., Harding, D. J. L., Hilton, G. M. & Stuttard, R. A. 1992: Functional Ecology of Woodland and Forests, Chapman & Hall, London.
- Pedersen, H. Æ. & Løjtnart, B. 1992: Praktisk anvendelse af naturskovsindikatorer - vist med karplanterne som eksempel. Gejrfuglen 28(4): 132-144.
- Peterken, G. F. & Jones, E. W. 1987: Forty years of change in Lady Park Wood: The old-growth stands. Journal of Ecology 75: 477-512.
- Petersen, J. H. & Vesterholt, J. (red) 1990: Danske storsvampe (basidiesvampe). Gyldendal, København.
- Poulsen, T. L. & Platt, W. J. 1989: Gap light regimes influence canopy tree diversity. Ecology 70(3): 553-555.
- Raup, H. M. 1941a: Trends in the development of geographic botany. Assoc. Amer. Geogr. 32:319-354.
- Raup, H. M. 1951: Vegetation and cryoplanation. Ohio Jour. Sci. 51:105-116.
- Raup, H. M. 1957: Vegetational adjustment to the instability of the site. In Proc. 6th Techn. Meeting, Internat. Union Conserv. Nat. & Nat. Resources, Edinburgh 1956, pp. 36-48.
- Raup, H. M. 1971: The environmental revolution, by Max Nicholson, review. In Jour. Ecol. 59:312-316.
- Raup, H. M. 1972: Speech at the Ecology Program Seminar at Rutgers University. In Stout, B. B. (ed.) 1981: Forests in the Here and Now. Montana Forest and Conservation Experiment Station. 132 pp.
- Reichle, D. E. 1981: Dynamic properties of forest ecosystems, Cambridge University Press.
- Remmert, H. 1987: Sukzession im klimax-system. Verh. Ges. Ökol. Gießen, B XVI: 27-34.

- Remmert, H. 1991: The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems - An Overview. In Remmert, H.: The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems. Ecological Studies 85: 1-21.
- Runkle, J.R. 1985: Disturbance Regimes in Temperate Forests. In Pickett & White (1985) pp. 17-33.
- Runkle, J. R. & Yetter, T. C. 1987: Treefalls revisited: Gap dynamics in the southern Appalachians. Ecology 68(2): 417-424.
- Runkle, J. R. 1989: Synchrony of regeneration, gaps, and latitudinal differences in tree species diversity. Ecology 70(3): 546-547.
- Röhrig, E. 1991: Vegetation Structure and Forest Succession. In Röhrig, E. & Ulrich, B.: Temperate Deciduous Forests. Ecosystems of the World 7. Elsevier, Amsterdam, London, New York, Tokyo. pp. 35-49.
- Röhrig, E. & Ulrich, B. (eds.) 1991: Temperate deciduous forests, Ecosystems of the World 7. Elsevier, Amsterdam, London, New York, Tokyo.
- Schaefer, M. 1991: The Animal Community: Diversity and resources, In Röhrig & Ulrich 1991. p. 51-120.
- Shugart, H. H. 1984: A theory of forest dynamics, Springer, New York.
- Shugart, H. H. & Urban, D. L. 1988: Scale, Synthesis and Ecosystem Dynamics. In Pomeroy, L. R. & Alberts, J. J. (eds.): Concepts of Ecosystem Ecology. pp. 279-289. Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, London, Paris, Tokyo.
- Skov og Naturstyrelsen 1992: Strategi for de danske naturskove og andre bevaringsværdige skovtyper.
- Spies, T. A. & Franklin, J. F. 1989: Gap characteristics and vegetation response in coniferous forest of the Pacific Northwest. Ecology 70(3): 543-545.
- Spurr, S. H., and Barnes, B. V. 1980: Forest Ecology, 3. edition. John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto. 687 pp.
- Strandgaard, H. 1992: Pattedyr - skovens regulatorer. I Danmarks naturskove, Rapport fra symposium på Aarhus Universitet d. 28. marts 1992. Nephentes: 20-24.
- Tapper, P. G. 1992: On Ash. Botaniska Institutionen Stockholms Universitet.
- Tansley, A. G. 1939: The British Isles and their Vegetation. Cambridge University Press.
- Thomsen, K. 1992a: Urskoven er ikke død. I Danmarks naturskove, Rapport fra symposium på Aarhus Universitet d. 28. marts 1992. Nephentes: 14-19.
- Thomsen, K. 1992b: Nyt syn på skoven. - Gejrfuglen 28(4): 145-147
- Tilman, D. 1988: Dynamics and Structure of Plant Communities, Monographs in population biology. Princeton, New Jersey.
- Tol, G. van 1979: Naturlijke verjonging van beuk op de Veluwe. Ned. Bosbouw tijdschrift 51(4): 106-112.
- Tomialojc, L. 1991: Characteristics of Old Growth in the Bialowieza Forest, Poland, Natural Areas Journal, vol 11(1).
- Torp, E. 1992: Nogle svirrefluer fra danske naturskove. Gejrfuglen 28(4): 156-167.
- Vasicek, F. & Klimo, E. 1986: Plant succession in a man-made Norway spruce ecosystem on a clear-cut area as related to soil processes and nutrient balance. In Fanta, J. ed.: Forest dynamics research in Western and Central Europe, Wageningen, Netherland, Pudoc 1986: 170-183.
- Vaupell, Chr. 1863: De danske Skove. P. G. Phillipsens forlag/Skippershoved 1986.
- Vedel, H. 1980: Kulturskov. Danmarks natur, skovene (bind 6), Politiken: 200-240.
- Verwijst, T. & Cramer, W. 1986: Age structure of Woody Species in Primary Succession on a Rising Bothnian Sea-Shore. In Fanta, J. ed.: Forest dynamics research in Western and Central Europe, Wageningen, Netherland, Pudoc 1986: 145-163.
- Vesterholt, J. 1992: Om bevaring af truede svampe. I Danmarks naturskove, Rapport fra symposium på Aarhus Universitet d. 28. marts 1992. Nephentes: 42-45.
- Warming, E. 1916-19: Skovene. Botanisk Tidsskrift 35.
- Warning, H.R. & Schlesinger, W.H. 1985: Forest Ecosystems, Concepts and Management. Academic Press, New York, London, Tokyo. 340 pp.
- Watt, A. S. 1925: On the ecology of British beechwoods with special reference to their regeneration. Part II, sections II & III. Journal of Ecology 13: 27-73.
- Webster, J. R., Waide, J. B. & Patten, B. C. 1975: Nutrient recycling and the stability of ecosystem. In Howell, F. G., Gentry, J. B. & Smith, M. H. (eds.): Mineral cycling in southeastern ecosystems, ERDA Symp. series (CONF-740513), p. 139-150.
- Werger, M. J. A., Zukrigl, K. & Kleij, A. 1984: Struktur einiger Laubwälder im niederösterreichischen Weinviertel. Flora 175: 31-44.
- West, D.C., Shugart, H.H. & Botkin, D.B. 1981: Forest succession, New York, Springer-Verlag.

- Whitmore, T. C. 1982: On pattern and process in forests. In Newman, E. I., ed. : The Plant Community as a Working Mechanism. Special publications of the British ecological society 1: 45-59.
- Whitmore, T. C. 1989: Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70(3): 536-538.
- Whittaker, R. H. 1975: *Communities and ecosystems*. 2nd ed. - Macmillan Publ. Co.
- Wissel, C. 1991: A Model for the Mosaic-Cycle Concept. In Remmert, H.: The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems. *Ecological Studies* 85: 22-45.
- Wolf, G. 1991: Vegetationskundliche Dauerbeobachtung auf Probestreifen am Beispiel der Naturwaldzelle "Obere Jägerkreuz". *Naturwaldreservate/Schriftenreihe für Vegetationskunde* 21: 185-208.
- Worsøe, E. 1992a: Lidt om østjyske naturskove. *Gejrfuglen* 28(4): 116-125.
- Worsøe, E. 1992b: Danmarks Naturfond erhverver jysk naturskov: *Natur og Miljø* 4/1992: 18-21.
- Yde-Andersen 1989: Ti år med elmesyge. *Skoven* 3(1989): side 116-119.
- Zukrigl, K. 1991: Ergebnisse der Naturwaldforschung für den Waldbau (Österreich). *Naturwaldreservate/Schriftenreihe für Vegetationskunde* 21: 233-247.
- Ødum, S. 1963: Temperatur- og lysfaktorens betydning for de nordiske træers og buskes regionale og lokale udbredelse. Skoleembedseksamensopgave i naturhistorie og geografi, del III - Botanik, Københavns Universitet. Upubl.
- Ødum, S. 1980: De vildtvoksende Træer og Buske, side 143-199 i *Danmarks natur, Politiken*.

APPENDIX I: Beregningsmetoder.

Ud fra antallet af træer i de enkelte 2cm-intervaller (DBH) (3-5cm, 5-7cm, 7-9cm, o.s.v) er basalareal, biomasse og vedmasse udregnet for hver af de 20 træarter i skoven. Resultaterne fremgår af appendix II. For at muliggøre sammenligninger med andre skove er resultaterne også omregnet til enhed pr. ha. og enhed pr. m².

Basalareal (Grundflade) (BA):

Basalarealet er et udtryk for hvor stor en vandret flade træernes stammer har i brysthøjde (1,3m over jordoverfladen).

For hvert 2cm-interval udregnes

$$BA \text{ (m}^2\text{)} = \frac{\left(\frac{1}{2} D\right)^2 \cdot \pi \cdot n}{10000}$$

D = diameter, her anvendes middeldiameteren i hvert 2cm interval (ex. 4cm for intervallet 3-5cm.)

n = antal træer i pågældende 2cm-interval

Basalarealet i de enkelte størrelsesklasser summeres til et samlet basalareal for hver enkelt træart.

Vedmasse (VM):

Vedmassen er et gammelt skovbrugsmål der udtrykker mængden af gavntræ. For hvert 2cm-interval udregnes

$$VM = BA \cdot \text{Højden} \cdot \text{Formtallet}$$

BA = Basalarealet (se ovenfor)

Højden = Middelhøjden i 2cm-intervallet se appendix III

Formtallet = Efter Møller (1933) for eg og bøg - Bonitet I

Biomasse (BM):

Biomassen er et udtryk for mængden af træernes overjordiske tørvægt (tørret ved 100°C i 24 timer). Enheden er kg. For hvert 2cm-interval udregnes

$$\log_{10} (BM) = A + B \cdot \log_{10} (D)$$

D = Diameter, se under basalareal.

A og B er regressions konstanter (Dabel & Day 1977)

	A	B
Blade	-2,1381	2,1516
Grene	-1,4297	2,1880
Stamme	-1,0665	2,4064

Resultatet omregnes til tons tørvægt.

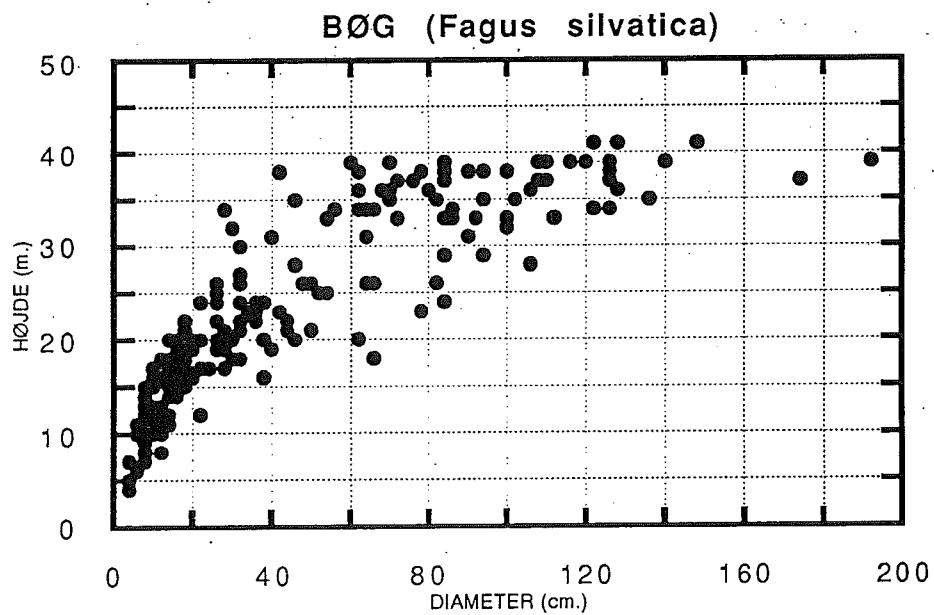
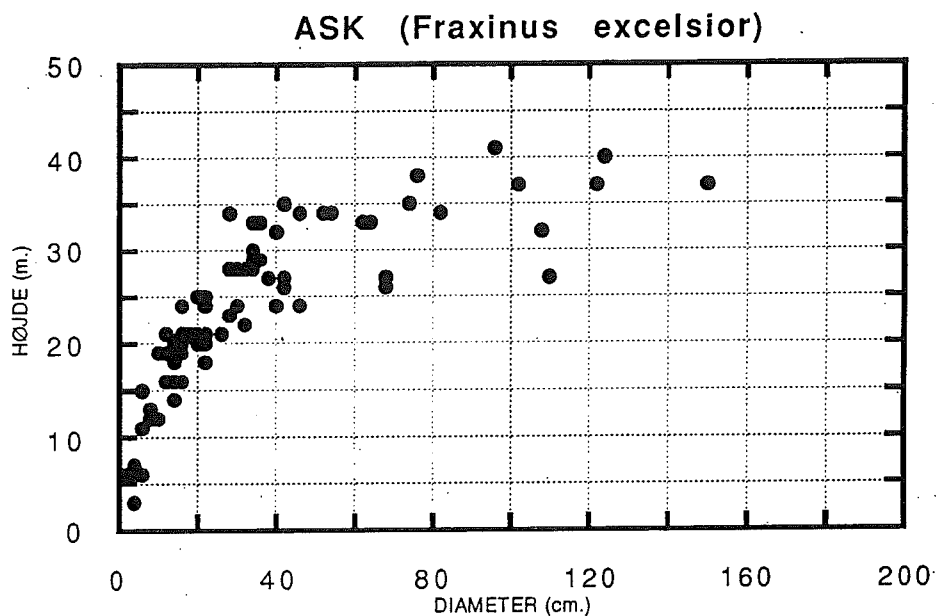
APPENDIX II: Samleresultater.

Suserup Skov har et samlet areal på 19,24 ha. Herunder er de samlede tal for opmålingen af skoven opgjort. I øvrigt se under metoder (Kap. 3) og beregningsmetoder (Appendix: 1)

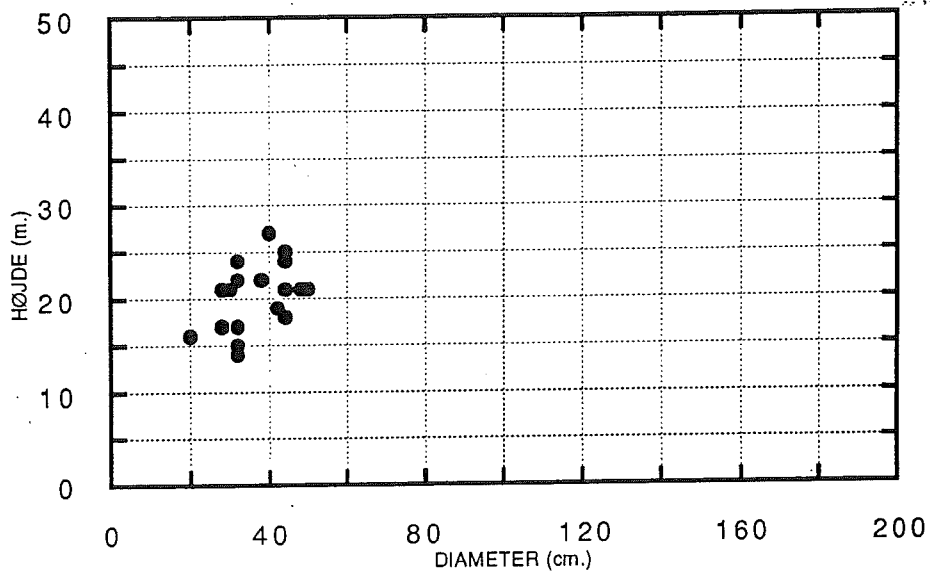
	STAMTAL		BASALAREAL		BIOMASSE.		GRENE (tons)	STAMME (tons)	TOTAL (tons)	tons pr. ha.	kg pr. m ²	VEDMASSE	
	Sik.	sik. pr. ha.	m ²	m ² .pr. ha.	BLADE (tons)	m ³						m ³ pr. ha.	
ASK	1700	88	118,59	6,16	19,95	117,79	653,81	791,56	41,14	4,114	2179	113,25	
ALM. HYLD	665	35	2,50	0,13	0,32	1,79	6,73	8,83	0,46	0,046	6	0,34	
ALM. RØN	22	1	0,25	0,01	0,04	0,20	0,84	1,07	0,06	0,006	3	0,15	
BENVED	216	11	0,78	0,04	0,10	0,56	2,10	2,75	0,14	0,014	7	0,35	
BIRK	2	0	0,10	0,01	0,02	0,09	0,41	0,51	0,03	0,003	2	0,08	
BØG	5806	302	389,37	20,24	67,97	405,09	2381,41	2854,47	148,36	14,836	7270	377,86	
FUGLEKIRSEBÆR	22	1	0,43	0,02	0,06	0,35	1,53	1,94	0,10	0,010	6	0,29	
HASSEL	347	18	2,84	0,15	0,39	2,20	9,09	11,68	0,61	0,061	31	1,60	
HESTEKASTANIE	18	1	1,07	0,06	0,19	1,11	6,39	7,69	0,40	0,040	20	1,04	
HVIDTJØRN	519	35	2,07	0,13	0,27	1,51	5,88	8,83	0,46	0,046	19	0,34	
KVALKVED	7	0	0,01	0,00	0,00	0,01	0,02	0,03	0,00	0,000	0	0,00	
MIRABEL	13	1	0,08	0,00	0,01	0,06	0,23	0,29	0,02	0,002	1	0,04	
PIL	212	11	2,11	0,11	0,30	1,67	7,04	9,00	0,47	0,047	24	1,24	
RØDEL	543	28	41,82	2,17	6,71	39,10	199,75	245,55	12,76	1,276	543	28,22	
SKOV-ELM	7538	392	63,73	3,31	9,02	51,12	221,48	281,62	14,64	1,464	551	28,64	
SKOV-JEBLE	89	22	2,26	0,12	0,34	1,92	8,77	11,02	0,57	0,057	32	1,65	
SPIDS-LØN	2	0	0,02	0,00	0,00	0,01	0,06	0,07	0,00	0,000	0	0,01	
STILK-EG	186	10	148,38	7,71	28,19	171,21	1116,75	1316,15	68,41	6,841	2880	149,69	
STORBLADET LIND	120	6	4,90	0,25	0,80	4,69	24,97	30,47	1,58	0,158	78	4,05	
JÆR	424	22	9,17	0,48	1,39	8,00	38,06	47,45	2,47	0,247	135	7,02	
TOTAL:	18451	984	790,48	41,09	136,06	530,75	4685,29	5630,98	292,67	29,267	13786	715,85	

APPENDIX III: Højde/diameter relation.

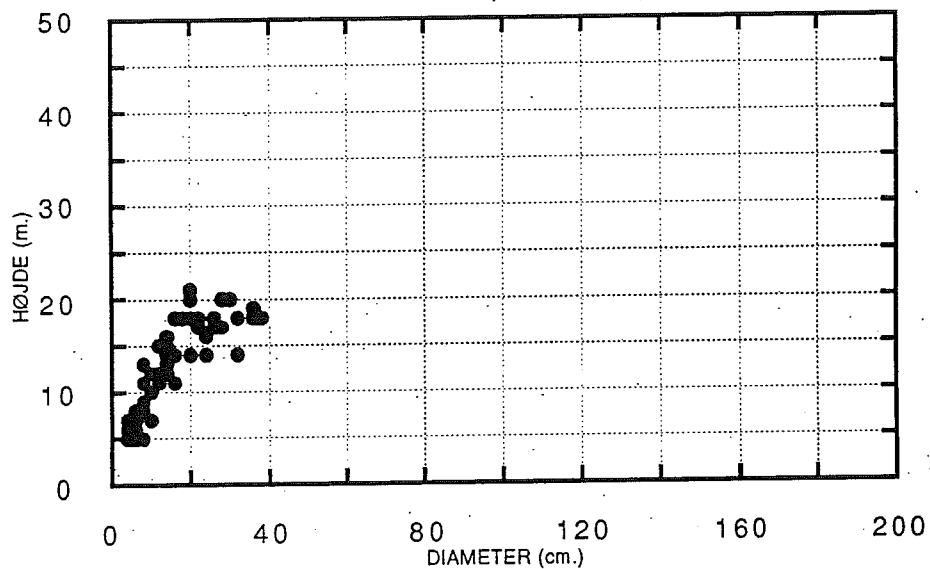
Kurverne i det følgende bygger på stikprøvevisе målinger fordelt over hele skoven. Højden er målt fra jordoverfladen til trækrønsens top. Diameteren er målt i brysthøjde (DBH).



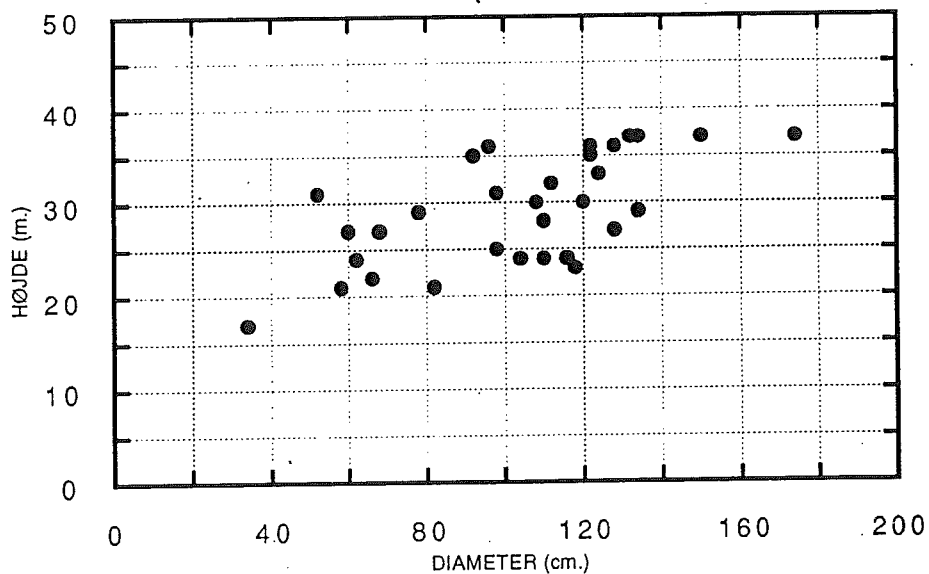
RØDEL (*Alnus glutinosa*)



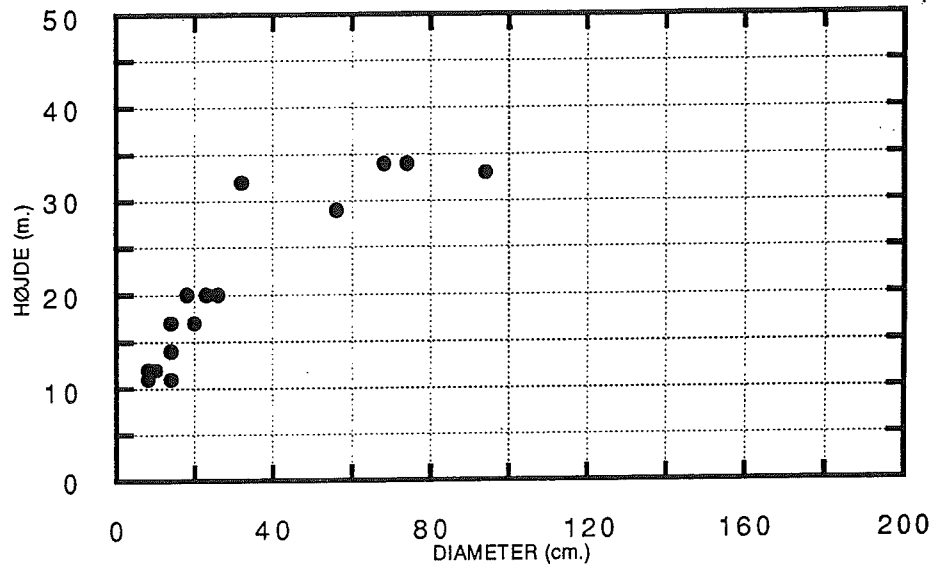
SKOV-ELM (*Ulmus glabra*)



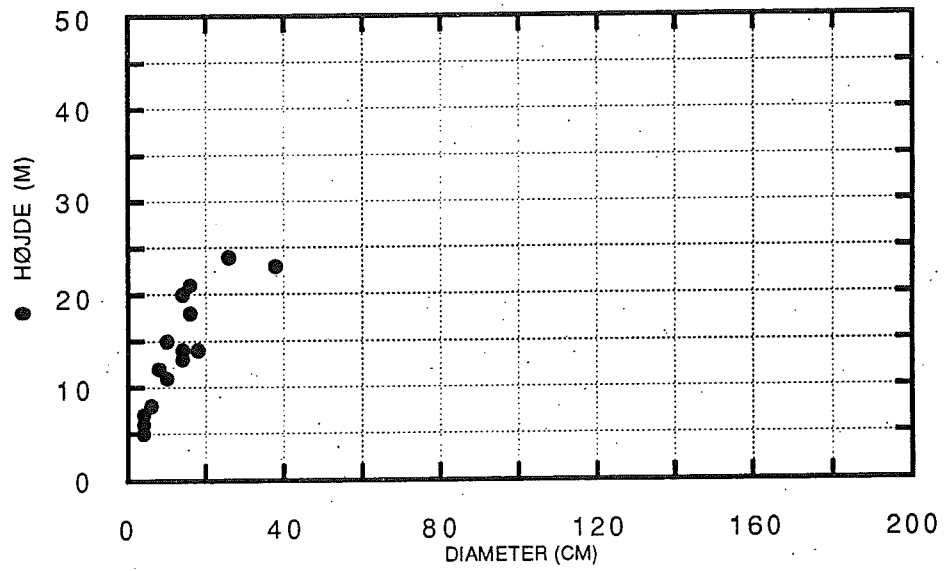
STILK-EG (*Quercus robur*)



STORBL. LIND (*Tilia platyphyllos*)

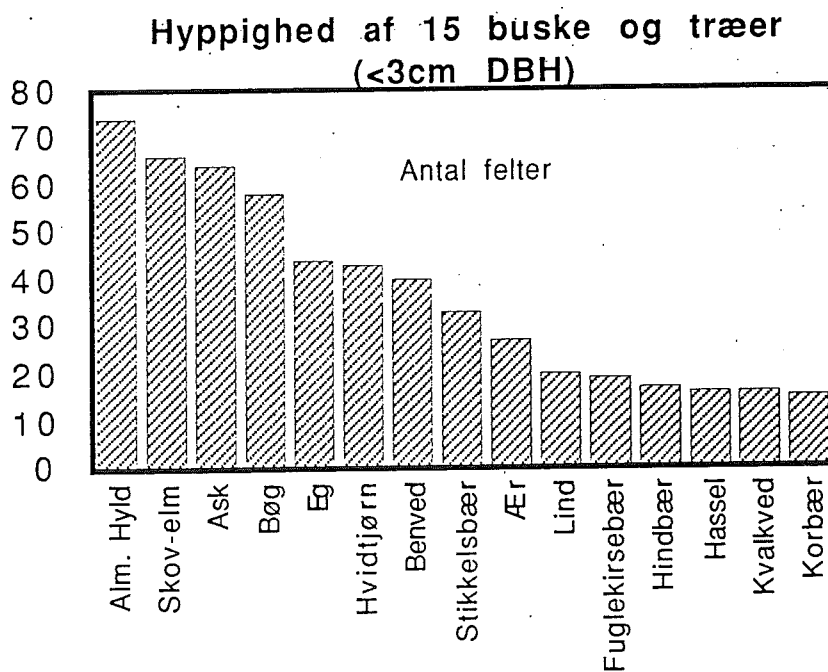
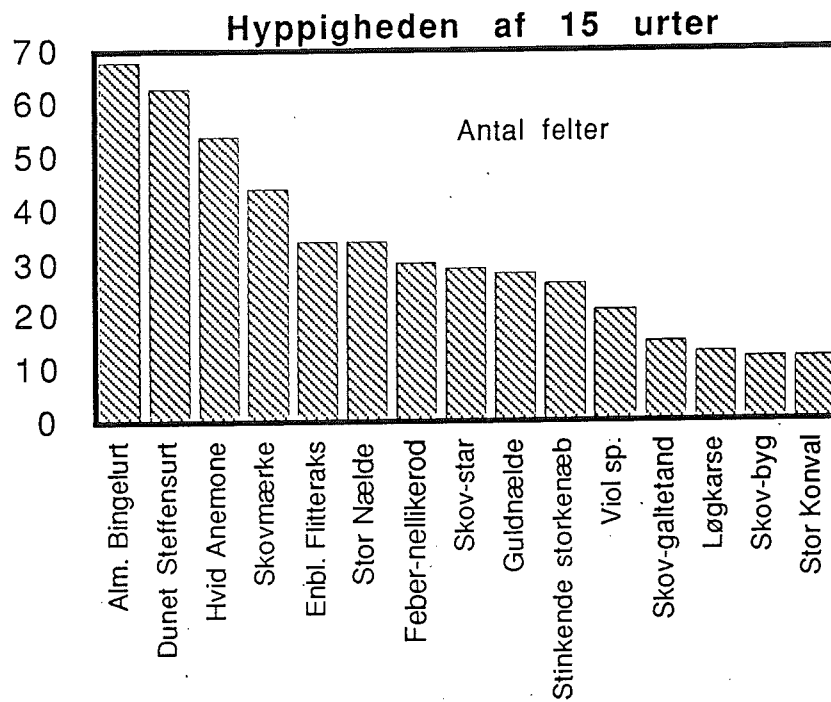


ÆR (*Acer pseudoplatanus*)



APPENDIX IV: Hyppigste planter i Suserup Skov.

I hver af de 92 felter på 50m x 50m er floraen noteret. Det skal bemærkes at ikke alle felter er af fuld størrelse fordi de ligger på skovkanterne. Alligevel giver nedenstående figurer et godt billede af hyppigheden af urter, Buske og unge træer. Registreringstidspunktet er fra juni til august og enkelte tidlige planter som f.eks. Hvid anemone er derfor underrepræsenterede.



Appendix V: Planteliste

Følgende liste bygger på registreringer af John & Lillian Holst (19??-1992)(JLH & JH), C.O.Egede-Jensen (1946-1990)(EJ), Helge Vedel (1966-1967)(HV), Jon Feilberg (1990-1992)(JF), Jacob Heilman-Clausen (1991-1992)(JHC), Morten Christensen (1991-1992)(MC), Aksel Jørgensen (1993)(AJ), m.fl.. Ukendte findere er angivet med NN. Oplysningerne er indsamlet af John Holst. De med * mærkede arter er arter der er registreret i nærværende undersøgelse.

Enklimbladede graminoider:

Kryb-Hvene (*Agrostis stoloifera*) (HV: 1967)
Draphavre (*Arrhenatherum elatior*) (EJ, HV)
Skov-Stilkaks (*Brachypodium sylvaticum*) (HV, EJ: 1980)
Hjertegræs (*Briza media*) (EJ)
Tidlig Skov-Hejre (*Bromus benekeni*) (HV: 1967)
Sildig Skov-Hejre (*Bromus ramosus*) (HV: 1967)
Kær-Star (*Carex acutiformis*) (HV, EJ: 1980)
Stiv Star (*Carex elata*) (HV: 1967)
Håret Star (*Carex hirta*) (EJ: 1980)
Bakke-Star (*Carex montana*) (HV: 1967)
Pigget Star (*Carex pairaei*) (HV: 1967)
Top-Star (*Carex paniculata*) (EJ: 1986)
Melleembrudt Star (*Carex polyphylla*) (MC/JHC: 1992)*
Akselblomstret Star (*Carex remota*) (MC/JHC/JLH: 1992)*
Tykakset Star (*Carex riparia*) (EJ: 1986)
Skov-Star (*Carex sylvatica*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Ræve-Star (*Carex vulpina*) (EJ)
Kamgræs (*Cynosurus cristatus*) (EJ: 1980)
Fladaks (*Cyperus fuscus*) (EJ/JH: 1986)
Alm. Hundegræs (*Dactylis glomerata*) (EJ/MC/JHC: 1992)*
Skov-Hundegræs (*Dactylis polygama*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Mose-Bunke (*Deschampsia caespitosa*) (EJ, MC/JHC/JLH: 1992)*
Bølget Bunke (*Deschampsia flexuosa*) (EJ, HV, MC/JHC: 1992)
Alm. Sumpstrå (*Eleocharis palustris*) (EJ, MC/JHC 1992)
Enskællet Sumpstrå (*Eleocharis uniglumis*) (EJ)
Kæmpe-Svingel (*Festuca gigantea*) (HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Rød Svingel (*Festuca rubra*) (EJ, HV, JLH: 1992)
Høj Sødgræs (*Glyceria maxima*) (EJ, HV, JLH: 1992)
Fløjlgræs (*Holcus lanatus*) (EJ: 1980)
Skovbyg (*Hordelymus europaeus*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Gul Iris (*Iris pseudacorus*) (EJ, HV)
Tudse-Siv (*Juncus bufonius*) (EJ: 1986)
Fladstrået Siv (*Juncus compressus*) (EJ: 1986)
Harril (*Juncus gerardi*) (EJ: 1986)
Alm. Rajgræs (*Lolium perenne*) (EJ, MC/JHC: 1992)*
Håret Frytle (*Luzula pilosa*) (HV, MC/JHC: 1992)*
Enblomstret Flitteraks (*Melica uniflora*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Miliegræs (*Milium effusum*) (HV, MC/JHC: 1992)*
Rørgræs (*Phalaris arundinacea*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Tagrør (*Phragmites australis*) (EJ, MC/JHC/JLH: 1992)*
Enårig Rapgræs (*Poa annua*) (EJ, HV, JLH: 1987)
Lund-Rapgræs (*Poa nemoralis*) (EJ, HV, JLH: 1992)*
Alm. Rapgræs (*Poa trivialis*) (EJ, HV, JLH: 1992)
Hunde-Kvik (*Roegneria canina*) (HV)
Skov-Kogleaks (*Scirpus sylvaticus*) (EJ, HV, MC/JHC: 1992)
Grenet Pindsvineknap (*Sparganium erectum s.lat.*) (EJ, HV)
Guldhavre (*Trisetum flavescens*) (EJ: 1980)
Bredbladet Dunhammer (*Typha latifolia*) (EJ)

Enklimbladede i øvrigt:

Vejbred-Skeblad (*Alisma plantago-aquatica*) (EJ)
Skov-Løg (*Allium scorodoprasum*) (EJ: 1986)
Vild Løg (*Allium scorodoprasum*) (HV: 1967)
Rams-Løg (*Allium ursinum*) (EJ, MC/JHC/JLH: 1992)*
Plettet Ingefær (*Arum maculatum*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Sværd-Skovlilje (*Cephalanthera longifolia*) (D.Bot.Herb., 1870)
Plettet Gøgeurt (*Dactylorhiza maculata* ssp. *maculata*) (NN: 1915)
Vandpest (*Elodea canadensis*) (EJ)
Glat Hullæbe (*Epipactis confusa*) (MC/JHC: 1992)*
Alm. Guldstjerne (*Gagea lutea*) (EJ, HV, JLH: 1992)
Liden Guldstjerne (*Gagea minima*) (EJ)
Hylster-Guldstjerne (*Gagea spathacea*) (EJ)
Vintergæk (*Galanthus nivalis*) (EJ)
Frøbid (*Hydrocharis morsus-ranae*) (EJ)
Liden Andemad (*Lemna minor*) (EJ: 1980)
Ægbladet Fliglæbe (*Listera ovata*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Majblomst (*Majanthemum bifolium*) (HV, EJ, MC/JHC: 1992)*
Rederød (*Neottia nidus-avis*) (EJ)
Tyndakset Gøgeurt (*Orchis mascula*) (NN: m.gl.fund)
Firblad (*Paris quadrifolia*) (EJ, HV, MC/JHC: 1992)*
Stor Konval (*Polygonatum multiflorum*) (HV, EJ, MC/JHC: 1992)
Kær-Trehage (*Triglochin palustre*) (EJ)

Toklimbladede urter og halvbuske

Alm. Røllike (*Achillea millefolium*) (EJ, JLH: 1992)
Nyse-Røllike (*Achillea ptarmica*) (EJ: 1980, EJ: 1986)
Druemunke (*Actaea spicata*) (HV: 1967)
Desmerurt (*Adoxa moschatellina*) (EJ, HV, JLH: 1992)
Skvalderkål (*Aegopodium podagraria*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Alm. Agermåne (*Agrimonia eupatoria*) (EJ: 1980)
Krybende Læbeløs (*Ajuga reptans*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Løggarse (*Alliaria petiolata*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Blå Anemone (*Anemone hepatica*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Hvid Anemone (*Anemone nemorosa*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Gul Anemone (*Anemone ranunculoides*) (EJ, HV, JLH: 1992)
Svovlgul Anemone (*A. nemorosa* x *ranunculoides*) (EJ)
Angelik (*Angelica sylvestris*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Vild Kørvel (*Anthriscus sylvestris*) (EJ, HV)
Alm. Akeleje (*Aquilegia vulgaris*) (EJ)
Glat Burre (*Arctium lappa*) (EJ)
Liden Burre (*Arctium minus*) (EJ: 1980)
Skov-Burre (*Arctium nemorosum* ssp. *nemorosum*) (EJ)
Grå-Bynke (*Artemisia vulgaris*) (EJ: 1980)
Spyd-Mælde (*Atriplex prostrata* ssp. *prostrata*) (EJ: 1986)
Tusindfryd (*Bellis perennis*) (HV, EJ: 1980)
Sideskærm (*Berula erecta*) (EJ: 1980)
Fliget Brøndsel (*Bidens tripartita*) (EJ)
Fladfrugtet Vandstjerne (*Callitriche platycarpa*) (EJ)
Engkabbeleje (*Caltha palustris*) (HV, EJ: 1986)
Gærde-Snerle (*Calystegia sepium*) (HV)
Nældebladet Klokke (*Campanula trachelium*) (EJ, HV, JLH: 1992)*
Vand-Karse (*Cardamine amara*) (EJ, HV, JLH: 1992)
Eng-Karse (*Cardamine pratensis*) (EJ, JLH: 1992)
Stor Knopurt (*Centaurea scabiosa*) (EJ: 1980)
Femhannet Hønsetarm (*Cerastium semidecandrum*) (HV: 1967)
Hulsvøb (*Chaerophyllum temulentum*) (EJ, HV, JLH: 1992)
Gederams (*Chamaenerion angustifolium*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Svaleurt (*Chelidonium majus*) (EJ, HV)
Alm. Milturt (*Chrysosplenium alternifolium*) (EJ, HV)
Cikorie (*Cichorium intybus*) (EJ: 1980)

Dunet Steffensurt (*Circaea lutetiana*) (HV, EJ/MC/JHC: 1992)*
 Ager-Tidsel (*Cirsium arvense*) (EJ, MC/JHC: 1992)*
 Kål-Tidsel (*Cirsium oleraceum*) (EJ, HV, JLH: 1992)
 Kær-Tidsel (*Cirsium palustre*) (EJ)
 Horse-Tidsel (*Cirsium vulgare*) (EJ, MC/JHC: 1992)*
 Hulrodet Lærkespore (*Corydalis bulbosa*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Liden Lærkespore (*Corydalis intermedia*) (EJ, HV, JLH: 1992)
 Vild Gulerod (*Daucus carota*) (HV, MC/JHC: 1992)*
 Lådden Dueurt (*Epilobium hirsutum*) (EJ, HV, MC/JHC: 1992)*
 Glat Dueurt (*Epilobium montanum*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Dunet Dueurt (*Epilobium parviflorum*) (HV: 1967)
 Rosen-Dueurt (*Epilobium roseum*) (EJ: 1980, EJ: 1986)
 Eranthis (*Eranthis hyemalis*) (AJ: 1993)
 Hjortetrøst (*Eupatorium cannabinum*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Alm. Boghvede (*Fagopyrum esculentum*) (EJ)
 Skov-Jordbær (*Fragaria vesca*) (HV: 1967)
 Vorterod (*Ficaria verna*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Alm. Mjødurt (*Filipendula ulmaria*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Håret Kortstråle (*Galinsoga parviflora*) (EJ)
 Burre-Snerre (*Galium aparine*) (HV, JF, MC/JHC: 1992)*
 Trenervet Snerre (*Galium boreale*) (EJ)
 Skovmærke (*Galium odoratum*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Storbægret Storkenæb (*Geranium columbinum*) (EJ)
 Kær-Storkenæb (*Geranium palustre*) (EJ)
 Eng-Storkenæb (*Geranium pratense*) (EJ)
 Stinkende Storkenæb (*Geranium robertianum*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Eng-Nellikerod (*Geum rivale*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Feber-Nellikerod (*Geum urbanum*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 "Bastard"-Nellikerod (*Geum urbanum x rivale*) (EJ)
 Korsknep (*Glechoma hederacea*) (HV, EJ: 1986)
 Sump-Evighedsblomst (*Gnaphalium uliginosum*) (EJ)
 Grønblomstret Bjørneklo (*Heracleum sibiricum*) (EJ)
 Håret Høgeurt (*Hieracium pilosella*) (1987) (EJ)
 Humle (*Humulus lupulus*) (HV, MC/JHC/JLH: 1992)
 Vandnavle (*Hydrocotyle vulgaris*) (EJ)
 Kantet Perikon (*Hypericum maculatum*) (EJ: 1980)
 Prikbladet Perikon (*Hypericum perforatum*) (EJ: 1980)
 Vinget Perikon (*Hypericum tetrapterum*) (EJ: 1986)
 Spring-Balsamin (*Impatiens noli-tangere*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Blåhat (*Knautia arvensis*) (EJ: 1980)
 Skov-Salat (*Lactuca muralis*) (EJ, HV, JLH: 1992)
 Guldnælde (*Lamium galeobdolon*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Haremad (*Lapsana communis*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Gul Fladbælg (*Lathyrus pratensis*) (EJ: 1980)
 Høst-Borst (*Leontodon autumnalis*) (EJ: 1980)
 Hvid Okseøje (*Leucanthemum vulgare*) (EJ: 1980)
 Alm. Kællingetand (*Lotus corniculatus*) (EJ)
 Sump-Kællingetand (*Lotus uliginosus*) (EJ: 1986)
 Sværtevæld (*Lycopus europaeus*) (EJ, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Pengebladet Fredløs (*Lysimachia nummularia*) (HV, EJ: 1986)
 Prikbladet Fredløs (*Lysimachia punctata*) (EJ: 1980)
 Dusk-Fredløs (*Lysimachia thysiflora*) (HV, EJ: 1986)
 Alm. Fredløs (*Lysimachia vulgaris*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Kattehale (*Lythrum salicaria*) (EJ, JLH: 1992)
 Alm. Katost (*Malva sylvestris*) (EJ: 1980)
 Blåtøppet Kohvede (*Melampyrum nemorosum*) (NN: m.gl.fund)
 Alm. Kohvede (*Melampyrum pratense*) (NN: m.gl.fund)
 Vand-Mynte (*Mentha aquatica*) (EJ, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Ager-Mynte (*Mentha arvensis*) (EJ: 1986)
 Bingelurt (*Mercurialis perennis*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Skovarve (*Moehringia trinervia*) (HV, JF: 1991)

Snylterod (*Monotropa hypopitys*) (JHC/JLH: 1992)*
 Eng-Forglemmigej (*Myosotis palustris*) (EJ, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Skov-Forglemmigej (*Myosotis sylvestris*) (EJ)
 Sødskærm (*Myrrhis odorata*) (EJ)
 Skovsyre (*Oxalis acetosella*) (HV, EJ, MC/JHC: 1992)*
 Rank Surkløver (*Oxalis europaea*) (EJ)
 Rød Hestehov (*Petasites hybridus*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Lancet-Vejbred (*Plantago lanceolata*) (EJ: 1980)
 Glat Vejbred (*Plantago major*) (HV, EJ, MC/JHC: 1992)*
 Vand-Pileurt (*Polygonum amphibium*) (EJ: 1980)
 Bidende Pileurt (*Polygonum hydropiper*) (EJ: 1986)
 Bleg Pileurt (*Polygonum lapathifolium* ssp. *pallidum*) (EJ: 1986)
 Gåse-Potentil (*Potentilla anserina*) (MC/JHC: 1992)*
 Krybende Potentil (*Potentilla reptans*) (HV: 1967)
 Fladkravet Kodriver (*Primula elatior*) (HV: 1967)
 Hulkravet Kodriver (*Primula veris*) (EJ, HV, MC/JHC: 1992)*
 Storblostmret Kodriver (*Primula vulgaris*) (P. Nielsen, 1872)
 Alm. Brunelle (*Prunella vulgaris*) (EJ)
 Alm. Lungeurt (*Pulmonaria obscura*) (EJ, HV, MC/JHC: 1992)*
 Bidende Ranunkel (*Ranunculus acris*) (EJ)
 Nyrebladet Ranunkel (*Ranunculus auricomus*) (EJ, HV)
 Lav Ranunkel (*Ranunculus repens*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Vandpeberrod (*Rorippa amphibia*) (EJ)
 Korbær (*Rubus caesius*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Brombær (*Rubus fruticosus*) (HV, JLH: 1993)
 Hindbær (*Rubus idaeus*) (HV, EJ, MC/JHC: 1992)*
 Alm. Syre (*Rumex acetosa*) (EJ: 1980)
 Vand-Skræppe (*Rumex hydrolapathum*) (EJ, HV)
 Butbladet Skræppe (*Rumex obtusifolius*) (EJ: 1986)
 Skov-Skræppe (*Rumex sanguineus*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Sanikel (*Sanicula europaea*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Knoldet Brunrod (*Scrophularia nodosa*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Vand-Brunrod (*Scrophularia umbrosa*) (EJ, HV)
 Alm. Skjolddrager (*Scutellaria galericulata*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Rød Sct. Hansurt (*Sedum telephium* ssp. *telephium*) (EJ: 1980)
 Eng-Brandbæger (*Senecio jacobaea*) (EJ: 1980)
 Ager-Sennep (*Sinapis arvensis*) (EJ)
 Dag-Pragtstjerne (*Silene dioica*) (EJ)
 Bredbladet Mærke (*Sium latifolium*) (EJ: 1980)
 Bittersød Natskygge (*Solanum dulcamara*) (EJ, HV, MC/JHC: 1992)*
 Kær-Galtetand (*Stachys palustris*) (HV, EJ: 1986)
 Skov-Galtetand (*Stachys sylvatica*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Sump-Fladstjerne (*Stellaria alsine*) (EJ, HV)
 Stor Fladstjerne (*Stellaria holostea*) (EJ, HV, JLH: 1992)
 Almindelig fuglegræs (*Stellaria media*) (HV: 1967)
 Fandens Mælkebøtte (*Taraxacum vulgare* s. lat.) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Gul Frøstjerne (*Thalictrum flavum*) (HV: 1967)
 Eng-Gedeskæg (*Tragopogon pratensis*) (EJ: 1980)
 Skovstjerne (*Trientalis europaea*) (NN: 1915)
 Gul Kløver (*Trifolium campestre*) (EJ: 1986)
 Rød-Kløver (*Trifolium pratense*) (EJ: 1980)
 Hvid-Kløver (*Trifolium repens*) (EJ: 1980)
 Tårnurt (*Turritis glabra*) (EJ: 1980)
 Følfod (*Tussilago farfara*) (EJ, MC/JHC: 1992)*
 Stor Nælde (*Urtica dioica*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
 Liden Nælde (*Urtica urens*) (HV: 1967)
 Læge-Baldrian (*Valeriana officinalis*, Jvf. Dansk Ekskursionsflora, 1950) (HV,
 EJ: 1986)
 Krybende Baldrian (*Valeriana officinalis* ssp. *repens*, Jvf. Dansk Feltflora, 1981)
 (MC/JHC/JLH: 1992)*
 Hylde-Baldrian (*Valeriana sambucifolia*, Jvf. Dansk Ekskursionsflora, 1950)

(HV, EJ: 1986)

Lancetbladet Ærenpris (*Veronica anagallis-aquatica*) (HV: 1967)
Tykbladet Ærenpris (*Veronica beccabunga*) (EJ, HV, JLH: 1992)*
Vand-Ærenpris (*Veronica catenata*) (EJ)
Tveskægget Ærenpris (*Veronica chamaedrys*) (HV, EJ, MC/JHC: 1992)*
Tråd-Ærenpris (*Veronica filiformis*) (HV: 1967)
Vedben-Ærenpris (*Veronica hederifolia* ssp. *hederifolia*) (EJ, HV)
Bjerg-Ærenpris (*Veronica montana*) (HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Læge-Ærenpris (*Veronica officinalis*) (HV: 1967)
Muse-Vikke (*Vicia cracca*) (EJ)
Gærde-Vikke (*Vicia sepium*) (EJ)
Hunde-Viol (*Viola canina*) (EJ)
Håret Viol (*Viola hirta*) (EJ)
Skov-Viol (*Viola reichenbachiana*) (HV, EJ: 1987)
Krat-Viol (*Viola riviniana*) (EJ, HV)

Buske, træer og lianer:

Navr (*Acer campestre*) (EJ: 1986)
Spids-Løn (*Acer platanoides*) (MC/JHC: 1992)*
Ahorn (*Acer pseudoplatanus*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Rød-Ei (*Alnus glutinosa*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Bærmispel sp. (*Amalanchier* sp.) (MC/JHC: 1992)*
Vorte-Birk (*Betula pendula*) (HV, MC/JHC: 1992)*
Dun-Birk (*Betula pubescens*) (MC/JHC: 1992)*
Fugle-Kirsebær (*Cerasus avium*) (HV, MC/JHC: 1992)*
Hvid Kornel (*Cornus alba*) (EJ, MC/JHC: 1992)*
Rød Kornel (*Cornus sanguinea*) (EJ, MC/JHC/JLH: 1992)*
Hassel (*Corylus avellana*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Skarlagen Tjørn (*Crataegus intricata*) (MC/JHC: 1992)*
Alm.Hvidtjørn (*Crataegus laevigata*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Engriflet Hvidtjørn (*Crataegus monogyna*) (HV, JF: 1991)
Bened (*Euonymus europaeus*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Bøg (*Fagus sylvatica*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Tørst (*Frangula alnus*) (EJ, HV)
Ask (*Fraxinus excelsior*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Vedbend (*Hedera helix*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Almindelig Gedeblad (*Lonicera periclymenum*) (HV, MC/JHC: 1992)*
Skov-Æble (*Malus sylvestris*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Rød-Gran (*Picea abies*) (EJ)
Mirabel (*Prunus cerasifera*) (HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Slåen (*Prunus spinosa*) (HV, EJ: 1980)
Vild Pære (*Pyrus communis*) (HV: 1967)
Stilk-Eg (*Quercus robur*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Vrietorn (*Rhamnus catharticus*) (EJ, JHC: 1992)*
Solbær (*Ribes nigrum*) (EJ, MC/JHC: 1992)*
Vild Ribs (*Ribes rubrum* ssp. *rubrum*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Stikkelsbær (*Ribes uva-crispa*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Hunde-Rose (*Rosa canina*) (HV)
Selje-Pil (*Salix caprea*) (EJ, MC/JHC: 1992)*
Grå-Pil (*Salix cinerea*) (EJ, MC/JHC/JLH: 1992)*
Skør-Pil (*Salix fragilis*) (EJ, MC/JHC: 1992)*
Bånd-Pil (*Salix viminalis*) (EJ, MC/JHC: 1992)*
Alm.Hyld (*Sambucus nigra*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Almindelig Røn (*Sorbus aucuparia*) (HV, MC/JHC: 1992)*
Småbladet Lind (*Tilia cordata*) (HV, JF: 1991)
Storbladet Lind (*Tilia platyphyllos*) (EJ, MC/JHC/JLH: 1992)*
Skov-Elm (*Ulmus glabra*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
Kvalkved (*Viburnum opulus*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*

Karsporeplanter:

- Fjærbregne (*Athyrium filix-femina*) (HV, MC/JHC: 1992)*
- Bægerbregne (*Cystopteris fragilis*) (EJ)
- Bredbladet Mangeløv (*Dryopteris dilatata*) (HV, MC/JHC: 1992)*
- Almindelig Mangeløv (*Dryopteris filix-mas*) (HV, MC/JHC: 1992)*
- Ager-Padderok (*Equisetum arvense*) (EJ, HV, MC/JHC/JLH: 1992)*
- Dynd-Padderok (*Equisetum fluviatile*) (EJ)
- Kær-Padderok (*Equisetum palustre*) (EJ, HV, JLH: 1992)

Bladmøsser:

- Spæd Krybmos (*Amblystegium serpens*) (JH: 1992)
- Bølget Katrinemos (*Atrichum undulatum*) (HV, JH: 1992)
- Elv-Kortkapsel (*Brachythecium rivulare*) (JH: 1993)
- Rubørstet Kortkapsel (*Brachythecium rutabulum*) (HV, JH: 1992)
- Bleg Penselmos (*Cirriophyllum piliferum*) (JH: 1993)
- Alm. Fløjlsmos (*Dicranella heteromalla*) (HV, JF: 1991)
- Taks-Rademos (*Fissidens taxifolius*) (JF: 1991)
- Kruset Silkemos (*Homalothecium sericeum*) (JH: 1993)
- Alm. Cypresmos (*Hypnum cupressiforme*) (1992)
- Alm. Rottehalemos (*Isoetecium myurum*) (JH: 1993)
- Forskelligbladet Kamsvøb (*Lophocolea heterophylla*) (JF: 1991)
- Brunfiltet Stjernemos (*Mnium hornum*) (JF: 1991)
- Alm. Fladmos (*Neckera complanata*) (JH: 1993)
- "Liden" Furehætte (*Orthotrichum cf. pumilum*) (JH: 1993)
- Fin Næbmos (*Oxyrrhynchium praelongum*) (JH: 1993)
- Gylden Tæppemos (*Plagiothecium succulentum*) (JH: 1993)
- Mangefrugtet Aspemos (*Pylaisia polyantha*) (JH: 1993)
- Hulbladet Fedtmos (*Scleropodium purum*) (JH: 1993)

Levermøsser:

- Alm. Keglehoved (*Conocephalum conicum*) (JH: 1993)
- Bred Kamsvøb (*Lophocolea bidentata*) (JH: 1993)
- Forskelligbladet Kamsvøb (*Lophocolea heterophylla*) (JF: 1991)
- Alm. Gaffelløv (*Metzgeria furcata*) (JH: 1993)
- Radeløv-Bregne (*Plagiochila asplenioides*) (JH: 1993)
- Alm. Skælryg (*Porella platyphylla*) (JH: 1993)

Skov- og Naturstyrelsens naturovervågningskontor følger udviklingen i den danske natur ved hjælp af et bredt overvågningsprogram. Heri deltager en lang række institutioner og foreninger. Desuden har styrelsen seks økologiske feltstationer, hvorfra udviklingen i vigtige naturtyper følges. Samtidig er stationerne placeret på lokaliteter, der er udpeget som værende af international betydning for vandfugle, således at disse lokaliteter kan følges kontinuert. Der udgives årligt en rapport fra hver station. Heri gives en oversigt over nogle af rutineundersøgelserne på stationen. Desuden foretages en række specialundersøgelser, der normalt publiceres særskilt. Fra 1.1.1994 overgår driften af feltstationerne til Danmarks Miljøundersøgelser.

Af årsrapporter fra Skov- og Naturstyrelsens økologiske feltstationer er hidtil udkommet:

Christiansø:	1976, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90
Langli/Skallingen:	1982, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89 og 90
Tipperne:	1974, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89 og 90
Vejlerne:	1978, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89 og 90
Vorsø:	1981-82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90 og 91