



Aqua reports 2017:14

Flodpärlmusslan i landskapet

Spatiala faktorerers inverkan på utbredning och rekrytering

Carl Tamario och Erik Degerman



Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Institutionen för akvatiska resurser

Flodpärlmusslan i landskapet
Spatiala faktorerers inverkan på utbredning och rekrytering

Carl Tamario, Erik Degerman

Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för akvatiska resurser,
Sötvattenslaboratoriet, Pappersbruksallén 22, 702 15 Örebro

december 2017

Aqua reports 2017:14
ISBN: 978-91-576-9541-3 (elektronisk version)

E-post till ansvarig författare:
carl.tamario@slu.se

Rapportens innehåll har granskats av:
Lennart Henrikson, Natur och människa AB
Håkan Söderberg, Länsstyrelsen i Västernorrlands län

Vid citering uppge:
Tamario, C. och Degerman, E. (2017). Flodpärlmusslan i landskapet. Spatiala faktorerers
inverkan på utbredning och rekrytering. Aqua reports 2017:14. Institutionen för akvatiska
resurser, **Sveriges lantbruksuniversitet**, Drottningholm Lysekil Öregrund. 50 s.

Nyckelord:
Flodpärlmussla, öring, vattendrag, dammar, randpopulationer, värdekärnor

Rapporten kan laddas ned från:
<http://pub.epsilon.slu.se/>

Chefredaktör:
Noél Holmgren, prefekt, institutionen för akvatiska resurser, Lysekil

Framsida: Illustration av Niklas Johansson.
Baksida: Lillsjöbäcken som hyser ett bra bestånd av flodpärlmussla. Foto: Carl Tamario.

Sammanfattning

Flodpärlmussla (*Margaritifera margaritifera*) klassas idag som starkt hotad. Den är rödlistad på global nivå (IUCNs rödlista) och är nationellt fridlyst. Ungefär hälften av Sveriges populationer av flodpärlmussla saknar rekrytering.

Rapporten har finansierats av Havs- och vattenmyndigheten inom arbetet med Grön infrastruktur. Den innehåller två övergripande analyser. Den första med syfte att förklara den nationella utbredningen av flodpärlmussla med ett antal storskaliga och klimatiska variabler och därigenom också utvärdera möjligheten att identifiera kärnområden och randpopulationer. Den andra fokuserar på rekryteringen av musslorna på avrinningsområdesnivå med ett välinventerat urval populationer med några uppgifter om sjöar och dammar i vattensystemet.

Utbredningen av arten predikterades huvudsakligen utifrån GIS-data för klimat, altitud, tätheter av dess värdfisk öring (*Salmo trutta*) och förekomst av kalkhaltiga jordarter och berggrundstyper i ett nationellt rutnät. För denna analys använde vi samtliga kända förekomster av flodpärlmussla i Sverige. Modellen (MaxEnt) kunde identifiera områden med högre och lägre sannolikhet för förekomst av musslorna. Förekomst av täta bestånd av öring var i särklass den viktigaste förklaringsvariabeln, där sannolikheten för förekomst av flodpärlmussla ökade med medeltätheter upp till 15 öringar per 100 m² i ett område (pixel på cirka 15 km²) kring förekomsten av flodpärlmussla. Därefter följde variablerna lägsta lufttemperatur den kallaste månaden, altitud, högsta temperatur den varmaste månaden, nederbörd under den varmaste delen av året och slutligen förekomst av lerjordarter eller kalkberggrund. Musselpopulationer med lägre predikterad förekomst saknade oftare rekrytering än populationer med högre modellprediktion, vilket stöder hypotesen att randpopulationer är mer utsatta för förlust av rekrytering. Reaktionsnormer (artens respons utefter en gradient av en miljövariabel), prediktionskartor över Sverige samt en randpopulationsanalys går att finna i resultatdelen.

När det gäller rekryteringsframgång (förekomst av mindre och således yngre musslor) arbetade vi med nätverksbildande vattendrag och relaterade populationerna till deras plats i avrinningsområdet. Här arbetade vi med individuella provlokaler från välinventerade musselpopulationer (Undersökningstyp Statusklassning av Stormusslor). Enbart musselbestånd som undersökts på minst 10 provlokaler medtogs i analysen. Vi gjorde tre modeller med olika kombinationer av påverkansfaktorer, bland annat flodpärlmusslornas

plats i förhållande till dammar och sjöar. Resultatet från samtliga modeller visade att dammar har en negativ inverkan på flodpärlmusslans rekrytering i Sverige, eftersom reproduktion oftare saknades i områden nedströms dammar. Sjöar visade istället en positiv effekt på rekrytering hos musslorna. I diskussionen avhandlar vi möjliga mekanismer och pekar på vattenregleringens direkta påverkan och den bristande konnektivitet som indirekt kan påverka musslorna via värdfisken öring.

Ingående data utgörs av uppgifter om förekomst och rekrytering av flodpärlmussla från RUS-data (Regional Utveckling och Samverkan i miljömålssystemet) sammanställt av länsstyrelsen i Västerbotten för förekomstmodellen samt Musselportalen hos Artdatabanken vid SLU för rekryteringsmodellerna. Vi har också använt oss av Svenskt Elfiskeregister (SLU), Åtgärder i Vatten (Länsstyrelserna), Nätverksbildande vattendrag och Dammregistret (SMHI) jordarts- och berggrundslager (SGU) och internationella klimatdata (WorldClim).

Vad kan vi säga utifrån resultaten i följande studie?

- Att tillgången på individrika öringbestånd sannolikt är en av de mest avgörande faktorerna bakom flodpärlmusslans utbredning i Sverige.
- Att musselpopulationer med sämre ekologiska betingelser utifrån förekomstmodellens prediktion (randpopulationer) oftare visade sig sakna rekrytering.
- Att förekomsten av dammar har en negativ effekt på flodpärlmusslans rekrytering.
- Att förekomsten av sjöar har en positiv effekt på flodpärlmusslans rekrytering.
- Att tätheten av ung öring (årsungar) visade positiv korrelation till förekomsten av riktigt små musslor i materialet (<20 mm).

Med dessa resultat som bakgrund, kan konstateras att åtgärder som eliminerar dammar, ökar konnektiviteten och främjar öring är effektiva åtgärder för flodpärlmusslan.

Abstract

The freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) is classified as endangered, redlisted on a global level (IUCN's redlist) and nationally protected. About half of the populations of freshwater pearl mussel in Sweden lack recruitment.

This report consists of mainly two analyses. The first analysis focus on identifying the main climatic and large-scale factors related to the distribution of freshwater pearl mussel in Sweden, and whether it is possible to identify fringe populations. The second analysis focuses on the recruitment of mussels using a subset of well sampled populations and some intermediate-scale spatial variables (catchment level).

The distribution of freshwater pearl mussel was predicted using rasterized GIS-data for climate, altitude, abundance of the host species brown trout (*Salmo trutta*) and presence of lime rich soils and bedrock. The model (MaxEnt) could identify areas with higher and lower relative probability of mussel occurrence. Presence of dense trout populations was the most contributing variable and the probability of mussel occurrence increased with pixel mean densities up to 15 brown trouts per 100 m². Lowest temperature the coldest month was the second most contributing variable, followed by altitude, highest temperature the warmest month, precipitation the warmest quarter of the year, and finally presence of lime rich soils and bedrock. Mussel populations with lower model predictions had lower frequency of recruitment and populations with higher model prediction had higher frequency of recruitment, supporting the hypothesis that fringe populations are more threatened. Reaction norms to the explanatory variables, maps containing predictions of distribution and the fringe population analysis can be found in the result section.

The recruitment of mussels (i.e. the presence of smaller and thus younger mussels) was analysed using river networks which made it possible to relate each population of mussels to their position in the catchment. In this analysis we used individual sample locations from well sampled populations. Three models containing different subsets of explanatory variables were made. The results from the models show that populations located downstream dams experienced significantly decreased probability of recruitment. On the contrary, the presence of lakes exhibited a positive effect on recruitment in populations located downstream. We discuss the possible mechanisms of dams and lakes in the discussion and emphasise the direct effect of hydrological regulation

and the lack of connectivity which can affect mussels indirectly through its host species, brown trout.

Mussel records consists of population data (one point per population) from the RUS-data (Regional Utveckling och Samverkan i miljömålssystemet) from the County board of Västerbotten for the species distribution model. For the recruitment analysis inventory data from Musselportalen (SLU, Artdatabanken) was used, where at least 10 subsamples had been taken per population and sampling occasion. Explanatory variables have been derived from the Swedish Electrofishing RegiStry (SERS at SLU), the database for aquatic measures (Åtgärder i Vatten, Länsstyrelserna), river networks and Dam registry (SMHI), soil and bedrock layers (SGU) and international climate data (worldclim.org).

What can we say from the results presented in this study?

- Dense populations of brown trout are probably one of the most definitive factors for the realized distribution of freshwater pearl mussel.
- Mussel populations with worse ecological conditions (as predicted from our distribution model) more often have lost reproduction than those with higher probability of presence (core populations).
- The presence of dams had a negative effect on recruitment in freshwater pearl mussel populations.
- The presence of lakes had a positive effect on the recruitment in freshwater pearl mussel populations.
- The abundance of young trout was positively correlated with the presence of very small (less than 20 mm) freshwater pearl mussels.

To conclude, measures that eliminate dams, increase connectivity and benefit brown trout should be effective for conservation and rehabilitation of the freshwater pearl mussel.

Innehållsförteckning

| | | |
|----------|---|-----------|
| 1 | Inledning | 8 |
| 2 | Material och metoder | 12 |
| 2.1 | Flodpärlmusslans förekomst i Sverige | 12 |
| 2.1.1 | Artutbredningsmodellering | 13 |
| 2.1.2 | Inkluderad miljö-data | 13 |
| 2.1.3 | Modellinställningar | 16 |
| 2.2 | Rekrytering av flodpärlmussla | 18 |
| 2.2.1 | Exportering av komplett data från Musselportalen | 18 |
| 2.2.2 | Klassificeringar av beståndstatus på provlokalen | 18 |
| 2.2.3 | Arbete och extrahering av förklaringsvariabler i GIS | 19 |
| 2.2.4 | Statistiska metoder | 24 |
| 3 | Resultat | 26 |
| 3.1 | Utbredning på nationell nivå | 26 |
| 3.2 | Rekrytering – storskaliga faktorer inom avrinningsområdet | 29 |
| 3.2.1 | Bakgrund – förekomst av populationer utan rekrytering | 29 |
| 3.2.2 | Rekryteringsmodell ett: med klimatvariabler | 32 |
| 3.2.3 | Rekryteringsmodell två: med fler GIS-variabler | 33 |
| 3.2.4 | Rekryteringsmodell tre: inklusive lokal öringtäthet | 35 |
| 3.2.5 | Öring som enda förklaringsvariabel. | 37 |
| 4 | Diskussion | 38 |
| 4.1.1 | Flodpärlmussla och öring | 38 |
| 4.1.2 | Habitatstorlek och konnektivitet | 39 |
| 4.1.3 | Dammar och sjöar | 40 |
| 4.1.4 | Kärnområden och randpopulationer | 42 |
| 4.1.5 | Klimatet och klimatförändringar | 42 |
| 4.1.6 | Modelleringsarbetet | 43 |
| 4.1.7 | Relevans för dagens åtgärdsarbete | 45 |
| 5 | Referenslista | 46 |
| 6 | Tack | 50 |

1 Inledning

Enligt Naturvårdsverket handlar grön infrastruktur om ”ett ekologiskt funktionellt nätverk av livsmiljöer, strukturer och naturområden ... som förvaltas på ett sätt så att biologisk mångfald bevaras...” och att man i avseende på livsmiljöer (=habitat) skall ”fokusera på kvalitet, sammanhang och avstånd i landskapet”. Grön infrastruktur handlar alltså om habitatets kontext lika mycket som habitatet i sig.

Grön infrastruktur är besläktat med ett gammalt begrepp inom biologin som kallas för ”öteorin” (engelska: island biogeography). Öteorin behandlar förmågan att upprätthålla arter hos det enskilda habitatet (en ö) utgående från förekomsten och karaktären på omkringliggande habitat (öar) (MacArthur och Wilson 1967). Enkelt sett kan större öar upprätthålla fler arter och ha lägre utrotningshastighet medan mindre öar kan upprätthålla färre arter och har högre utrotningshastighet. Kopplingen till andra habitat görs ofta genom avstånd, där kortare avstånd innebär ökad invandring och genflöde medan längre avstånd minskar dito. Öarna i öteorin fungerar som en analogi till olika habitat i landskapet. Populära liknelser är till exempel att ”en sjö är en ö i ett hav av land” eller att ”en skog är en ö i ett hav av jordbrukslandskap” eller helt enkelt, ”ett lämpligt habitat är en ö i ett hav av icke-lämpligt habitat”.

Ett fragmenterat och på olika sätt exploaterat landskap ställer högre krav på god konnektivitet så att arter kan sprida sig till nya habitat när deras egna förstörs eller tillfälligt blir olämpliga. Ett exempel på land är migrationskorridorer, skogsremсор, som skall underlätta spridning av arter och minska avståndet mellan skogar. I vattendrag finns för de vattenbundna arterna bara en spridningskorridor, det är den som går längs med vattendraget (den longitudinella). Trots det lättförståeliga och handfasta sätt som vattendrag kan fragmenteras i mindre delar är konnektivitet, eller bristen på konnektivitet, mycket svår att kvantifiera.

Vi har i tidigare studier arbetat med öringpopulationer storskaligt med hjälp av GIS och därigenom kunnat påvisa vikten av habitatstorlek och -kvalitet för öringpopulationer i större vattendrag i Bergslagen (Törnblom m.fl. 2017). Studien visade även att konnektivitet mellan habitat var signifikant viktig. Som en del i vårt arbete

med Grön infrastruktur har vi här valt att arbeta vidare med flodpärlmussla, en art som är bunden till öring.

Flodpärlmussla är en sötvattenslevande mussla i ordningen Unionoidea som lever i rinnande vatten. Arten är idag rödlistad (starkt hotad, ArtDatabanken 2015) och är med på IUCN:s globala rödlista. Den förekommer i näringsfattiga, alkalinitetsvaga, klara och syrgasrika rinnande vatten med permanent flöde (Henrikson och Söderberg 2017). Den har öring eller lax som värdfisk för sina larver (glochidier) och använder fiskarna som spridningsvektorer (Hastie m.fl. 2003; Larsen 2006).

Flodpärlmusslan förekommer idag (2016) i 630 vattendragsavschnitt över hela landet (Henrikson och Söderberg 2017). Tyvärr har man inte kunnat konstatera reproduktion hos ungefär hälften av bestånden. I dessa bestånd är minsta musslan större än 50 mm, vilket indikerar förlust av eller kraftigt försämrade föryngring (Söderberg m.fl. 2008a; Henrikson och Söderberg 2017). Beståndsstatusen brukar klassas utifrån storleken på musslorna som påträffas vid inventering; om den minsta funna levande musslan är större än 50 mm har föryngring troligtvis inte skett på cirka 15-20 år (t.ex. i Söderberg m.fl. 2008a).

Man har tidigare fört fram ett antal bidragande anledningar till att flodpärlmusslans föryngring försämras. Huvudsakligen är det faktorer relaterade till vattenkvalitet eller effekten av densamma på det interstitiella (utrymmet nere i bottenstratet) habitatet för unga musslor. De unga musslorna lever de första åren nere i bottenstratet. Det finns mycket som talar för att det post-parasitiska stadiet hos musslorna ofta är det kritiska (Geist 2010), dvs. de unga musslornas första tid nere i bottenstratet. Då kan igenslamning av botten till följd av markanvändning såsom jordbruk och skogsbruk utan tillräcklig hänsyn vara en viktig orsak (Österling och Högberg 2014; Goselin 2015; Hauer 2015; Cosgrove m.fl. 2017). Låga pH med associerade höga halter aluminium, humusämnen och andra vattenkvalitetsförsämringsämnen kan också inverka (Söderberg m.fl. 2008b; Taskinen m.fl. 2011; Degerman m.fl. 2013a; Österling och Högberg 2014). Omständigheter som försämrar syreförhållanden, till exempel eutrofiering, har också visats kunna vara en orsak (Degerman m.fl. 2013a). Eftersom flodpärlmussla ofta befinner sig i avrinningsområdets övre och mindre delar (enligt de inventeringar vi har) bedöms arten vara känslig för extrema temperaturer och nederbördsförhållanden (Grundelius m.fl. 1994; Degerman m.fl. 2009). Mindre bäckar med begränsade flöden lider risk för hastig uppvärmning och uttorkning under sommaren eller bottenfrysning under vintern.

Sedan är självfallet tillgång till värdfisk avgörande (ex. Popov och Ostrovsky 2014). Degerman m.fl. (2013a) har visat att det var tätheter på minst 5 stycken 0+ öring (årsungar) per 100 m² i lokaler med reproducerande flodpärlmusslor i Väster-norrland. Sådana tätheter nås ofta i vandrande bestånd av öring som generellt har högre tätheter av ungar (Bohlin m.fl. 2001). Dessutom verkar vandrande öring vara

bättre värdar för glochidierna som då är fler och växer bättre (Österling och Söderberg 2015).

De beskrivna hoten mot arten är många och flodpärlmusslornas komplicerade livscykel med beroende av en specifik värdfisk gör hotbilden komplex. Det kan därför vara flera orsaker till utebliven rekrytering. Flera hot kan föreligga samtidigt och på både stora och små skalor. På mindre skalor kan ovan nämnda hot vara orsak till lokala extinktioner. På större skala kan förändrat landutnyttjande vara en viktig orsak (Österling och Högberg 2014), t.ex. skogsbruk (Cosgrove m.fl. 2017) eller klimatförändringar. Hastie m.fl. (2003) diskuterar hur klimatförändringar kan påverka musselpopulationer genom synergistiska effekter på flera komponenter i ekosystemen.

I följande rapport försöker vi ge en kontext till flodpärlmusslans habitat, i huvudsak med avseende på olika spatiala faktorer, bland annat några som tidigare inte undersökts. Vi studerade dels (i.) om flodpärlmusslans utbredning (förekomst) i Sverige begränsas av klimatförutsättningar eller andra storskaliga mönster och om det går att identifiera randpopulationer (sådana som ligger i utkanten av den ekologiska utbredningen) utifrån denna och dels (ii.) om det fanns avståndsbaseade faktorer/mönster i avrinningsområdena som var korrelerade till brist på föryngring. Fokus har varit på dammar och konnektivitet mellan flodpärlmussel- och öringpopulationer. Vi har i huvudsak arbetat med GIS och data från Artdatabankens musselportal eller den sammanställning över populationer som tagits fram inom RUS-arbetet (Länsstyrelsernas arbete med Regional Utveckling och Samverkan som en del i Miljömålsarbetet).

Vårt fokus i denna rapport är att studera hur just konnektivitet och tillgänglighet till starka värdpopulationer samt storskaliga landskapsfaktorer påverkar utbredning och rekrytering av flodpärlmussla. Vi använder oss av data från olika databaser och en GIS-analys av landskapet där vi också utnyttjar dammregister. Samtidigt är det mycket data vi inte har tillgång till, t.ex. lokalbeskrivningar på varje lokal med flodpärlmussla eller vattenkvalitet i vattendraget. Vi kan alltså inte uttala oss om effekten av t.ex. lågt pH, höga fosforhalter, vattenflöden, beskuggning av vattendraget eller vattentemperaturen på lokalen. Vårt fokus är på de storskaliga faktorerna och på landskapets fragmentering, det senare som ett mått på funktionen av Grön infrastruktur.

De frågor vi ställde oss var;

- kan man utgående från klimat och ytterligare storskaliga variabler samt mängd öring i närområdet med hjälp av GIS prediktera var flodpärlmussla förekommer i Sverige (Förekomst på nationell nivå)?

- kan man på avrinningsområdesnivå med hjälp av GIS prediktera vilka bestånd av flodpärlmussla som har risk för försämrad rekrytering (brist på rekrytering på avrinningsområdesnivå)?

Vår arbetshypotes var att det skulle vara möjligt att besvara båda frågorna, men med en låg förklaringsgrad beroende på att lokala faktorer generellt bör vara viktigare än storskaliga. Vi förväntade oss större möjlighet att prediktera förekomsten på nationell nivå än bristen på rekrytering på avrinningsområdesnivå. Genom att inkludera tätheten av öring som en storskalig variabel för hela landet antog vi att möjligheten till en bättre anpassad modell skulle öka (jämför Lois m.fl. 2015). Vidare antog vi att randpopulationer oftare skulle ha brist på rekrytering än populationer i artens kärnområde.

2 Material och metoder

2.1 Flodpärlmusslans förekomst i Sverige

Data om kända lokaler med flodpärlmussla erhöles från den databas som sammanställs vid länsstyrelsen i Västerbotten som en del i RUS (Regional Utveckling och Samverkan). Förekomsterna utgörs av en punkt placerad på vattendragssträckan där länsstyrelserna bedömt att flodpärlmusslan har den bästa statusen. I datafilen återfanns 659 vattendragssträckor, motsvarande 630 vattendrag med förekomst av flodpärlmussla (RUS-databasen). Anledningen till att datapunkterna är fler än antalet vattendrag är att vissa vattendrag förekommer i två eller tre län, och då har respektive län prickat ut varsin egen bästa lokal i vattendraget. Notera också att vi i följande arbete, någorlunda felaktigt men av enkelhet, ibland kallar varje förekomst för ”population”, trots att det i biologisk mening inte avser populationer, utan snarare förekomster av arten på en begränsad vattendragssträcka (vilket framgår av hur ”populationerna” står angivna i ArtDatabanken: StretchOfWater).

De flesta av dessa musselförekomster har statusklassificerats utifrån den minsta levande musslan som rapporterats från platsen. Förekomsterna delades in i två grupper, ”klass 3 eller bättre” (rekryterande) och ”klass 4 eller sämre” (icke-rekryterande). Klass 3 eller bättre innebär att den minsta levande funna musslan är mindre än 50 mm lång, vilket betyder att reproduktion troligen har skett någon gång under de senaste 20 åren. Klass fyra eller sämre innebär således avsaknad av nylig rekrytering. Klasserna härstammar från undersökningstypen för stormusslor. 306 stycken populationer hade klass 3 eller bättre medan 281 hade klass 4 eller sämre. Sålunda saknade 72 populationer uppgifter om klass.

2.1.1 Artutbredningsmodellering

Artutbredningsmodeller (engelska: species distribution modelling, SDM) är matematiska och statistiska metoder som syftar till att förklara mönster i arters utbredning med hjälp av mätbara miljövariabler (Elith och Leathwick 2009; Hijmans och Elith 2017). SDM används till att ge ledtrådar om de krav som arter ställer på sin omgivning. Det finns många olika tillvägagångssätt att modellera arters utbredning. Ett krav för utbredningsmodellering med konventionella statistiska metoder är att det utöver information om förekomster finns information om platser där arten är eftersökt men saknas (Warren och Seifert 2011). Detta för att kunna karakterisera vad som är en olämplig miljö. Ett problem med datalagging av arters utbredning genom inventeringar och undersökningar är att nolldata (observationer med avsaknad) många gånger inte registreras eller beaktas. Det gör att data om förekomst är kraftigt dominerande. I Musselportalen finns i skrivande stund 719 unika namn på vattendragssträckor (som angivet av kolumnen StretchOfWater) där flodpärlmusslan rapporterats förekommande (92,5 %) medan endast 58 vattendragssträckor där flodpärlmussla rapporterats helt saknad (7,5 %). Även om viss nolldata finns visar det att information om vattendrag där arten saknas är begränsad i förhållande till dess förekomst. Saknar man nollvärden, eller som i vårt fall har väldigt få, finns MaxEnt att tillgå (Phillips 2008; Phillips m.fl. 2006, 2017). Det är ett SDM-verktyg som avsätter förekomst mot bakgrund istället för förekomst mot avsaknad (Elith m.fl. 2011; Merow m.fl. 2013).

2.1.2 Inkluderad miljö-data

Till modellen användes klimat- och miljövariabler i rasterform från WorldClim¹ i form av nederbörds-, temperatur- och altituddata (Hijmans m.fl. 2005). Lagren användes i 2.5-minutsupplösning motsvarande rutor på cirka 15 km² i koordinatsystemet WGS84. Det globala koordinatsystemet WGS84 gör att rutorna inte ser helt kvadratiska ut när de projiceras på det svenska koordinatsystemet (Figur 10 och 11). Utsnittet av klimatlagren begränsades till Sveriges riksgrens. De förklaringsvariabler som väljs ut till modellen bör initialt bestämmas utifrån biologisk relevans, t.ex. från existerande litteratur. En modell som är byggd på ekologiskt relevanta förklaringsvariabler blir också ekologiskt mer tolkningsbar och således av större värde för åtgärdsarbetet, trots att det nödvändigtvis inte ger den högsta statistiska förklaringen (Elith och Leathwick 2009; Merow m.fl. 2013).

¹ <http://www.worldclim.org/>

Variablerna som användes i modellen var ”altitud”, BIO5: ”högsta temperatur under den varmaste månaden”, BIO6: ”lägsta temperatur under den kallaste månaden”, BIO18: ”nederbörd under det varmaste kvartalet”, ett raster med pixeltäckning av kalkberggrund och leriga jordar, samt ett raster skapat utifrån öringtäthet (Tabell 1 och Figur 1). De fyra första kommer från WorldClim. De två sistnämnda har skapats enbart för föreliggande studie. Rasterlagret med förekomst av leriga jordar och kalkberggrund genererades från SGU:s jord-arts-karta² (1:1 000 000) och SGUs berggrundskarta³ (1:1 000 000) i vektorformat. Polygoner med förklaring ”Lera-silt” användes från jordartslagret och polygoner med etikettnamn ”101”, ”103”, ”104”, ”108”, ”109”, ”231”, ”332”, ”622” och ”632” (vilka motsvarar olika kombinationer av lera, ler-skiffer, kalksten, sandsten, dolomit, basalt och några till) användes från berggrundslagret. Värdet i en pixel på rastret består av andelen av pixeln som överlappar med polygoner från något av lagren.

Rastret med öringtätheter skapades utifrån öringtätheter (alla åldersklasser) ur Svenskt ElfiskeRegiSter (SERS) vid SLU. De tillgängliga miljövariablerna illustreras i Figur 1 (samt Tabell 1).

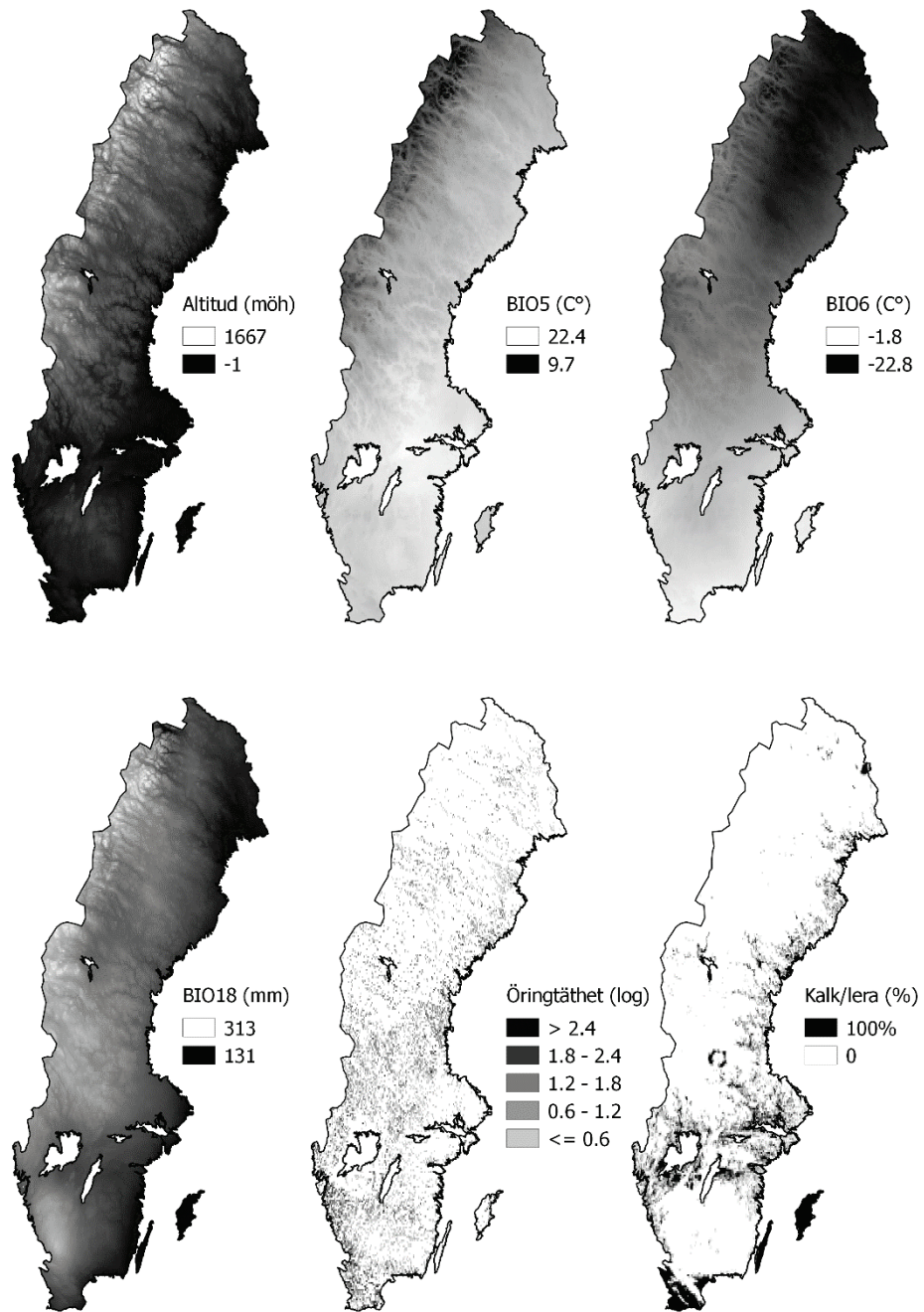
En kovariansmatris som visar korrelationsgraden mellan ingående variabler kan studeras i Figur 2. Altituden var som förväntat starkt negativt korrelerad (0,90) med högsta temperatur under varmaste månaden (BIO5), vilket betyder att den förklarande informationen i variablerna sannolikt överlappar. Eftersom de ändå kan innebära olika biologisk innebörd (exempelvis nordläge) inkluderades båda i modellen.

Tabell 1. De ingående förklaringsvariablerna för utbredningsmodellen. Illustrationer finns i Figur 1.

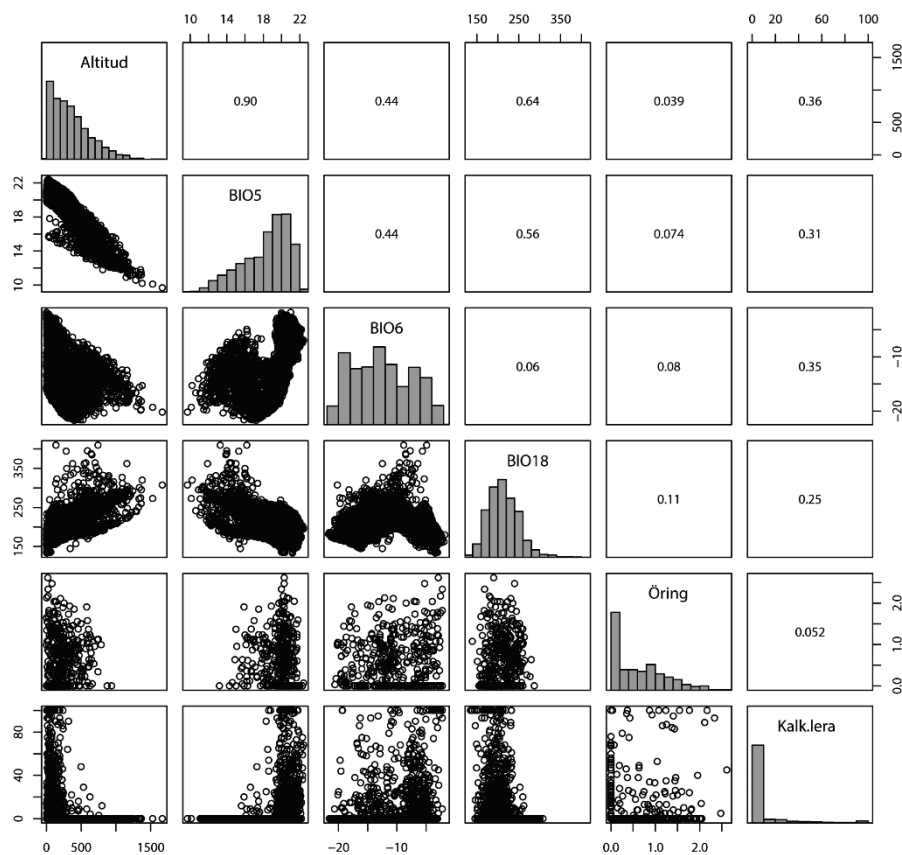
| Rasterlager | Min | Max | Enhet | Förklaring |
|-------------|-------|-------|----------------------------------|--|
| Altitud | -1 | 1 667 | meter över havet | Altitud |
| BIO5 | 9,7 | 22,4 | C° | Maxtemperatur varmaste månaden |
| BIO6 | -22,8 | -1,8 | C° | Mintemperatur kallaste månaden |
| BIO18 | 131 | 313 | mm | Nederbörd varmaste kvartalet |
| Öring | 0 | 3,028 | log(antal+1/100 m ²) | Medelöringtäthet inom pixeln (cirka 15 km ²) |
| Kalk/lera | 0 | 100 | % | Andel av pixel som utgörs av kalkberggrund eller lera. |

² <https://apps.sgu.se/kartvisare/kartvisare-jordarter-1-miljon.html>

³ <https://apps.sgu.se/kartvisare/kartvisare-berggrund-1-miljon.html>



Figur 1. Ingående variabler i utbredningsmodellen. Förklaring till variablernas förkortningar finns i Tabell 1.



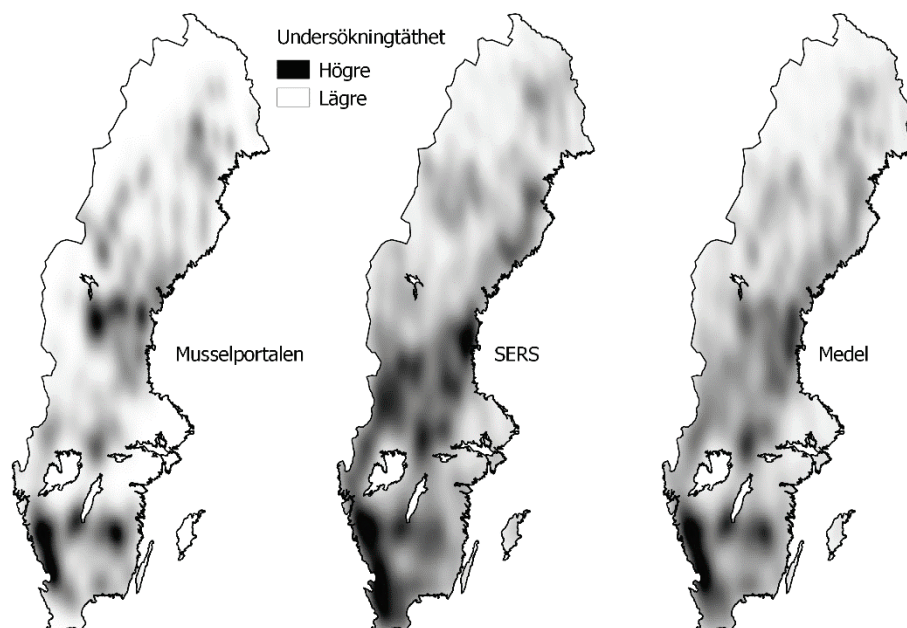
Figur 2. En bivariat korrelationsmatris för variablerna som ingår i förekomstanalysen. Scatterplottarna i den undre delen av figuren visar korrelationen mellan två variabler i diagonalen och siffrorna i den övre delen av figuren presenterar Pearsons korrelationskoefficient för korrelationen. Ju högre siffra, desto starkare samband.

2.1.3 Modellinställningar

Endast linjära och kvadratiska funktioner användes för att resultaten skulle bli lättolkade och för att undvika "overfitting", dvs. att modellen blir överkänslig och söker förklara slumpmässigt brus. De linjära och kvadratiska funktionerna gör att modellen blir mjukare och således får lägre statistisk förklaringsgrad än med mer avancerade funktioner, men modellen blir nödvändigtvis inte sämre ur ett biologiskt perspektiv.

Ett av de största problemen inom SDM är hur man hanterar undersökningsjämv (engelska: sampling bias) (Dudik m.fl. 2005; Phillips m.fl. 2009; Elith m.fl. 2011; Merow m.fl. 2013) vilket är en systematisk avvikelse i de registrerade förekomsternas utbredning på grund av att vissa platser är mer inventerade än andra. Ett exempel kan vara att vissa län lägger mer resurser på inventering än andra län och därmed

hittar fler förekomster på grund av större undersökningsansträngning. En liknande effekt kan vara att vattendrag närmare större städer och vägar är mer sannolika att bli undersökta än vattendrag längre bort. Eftersom det är just de dokumenterade förekomsterna som tränar modellen på de platser som föredras av arten kommer eventuell "sampling bias" att väga in i resultatet och avsevärt sänka relevansen på modellen (Phillips m.fl. 2009). Detta beaktades i modellen genom att inkludera ett raster över undersökningstäthet. Två undersökningsdatabaser användes: Svenskt ElfiskeRegiSter (SERS vid SLU) samt Musselportalen (Artdatabanken vid SLU). Den förra innehåller provfiskeundersökningar i strömmande vatten. Eftersom det är obligatorisk rapportering av alla utförda elfisken, oavsett fångst, bör elfiskedatabasen ge en sanningsenlig bild av hur undersökningstätheten av vattendrag varierar i landet. Endast elfisken från och med 1990 användes. I Musselportalen är inventeringar specifikt efter musslor registrerade. Ur Musselportalen användes samtliga registrerade poster som ett mått på mer riktad undersökningsfrekvens i olika delar av landet. Punkterna från respektive databas konverterades till kernel-densitetslager, varefter lagren sammanställdes till ett medelvärde (Figur 3).



Figur 3. Figuren visar undersökningstätheten i Sverige, den vänstra för Musselportalen, den i mitten för SERS, och den högra en sammanvägning av de två. Ju mörkare nyans, desto oftare och tätare har området undersökts. I utbredningsmodeller är det viktigt att ta hänsyn till hur ofta områden undersökts eftersom skeva resultat annars kan uppstå.

2.2 Rekrytering av flodpärlmussla

2.2.1 Exportering av komplett data från Musselportalen

Data från inventeringar exporterades ur Musselportalen. Filtrering av databasen skedde på följande vis; alla dataposter som inte rörde arten flodpärlmussla togs bort. Alla dataposter utan specificerat antal musslor samt utan specificerad minsta levande mussla togs bort. Dataposter utanför Sveriges gränser togs bort (troligtvis felinmatade koordinater). Kolumnen med minsta levande mussla kompletterades med information från individmätningarna kopplat till samma ObservationID samt från kommentarsfältet; det minsta uppmätta värdet användes. Endast populationer (angivet av *StretchOfWater*) med fler än 10 undersökta provlokaler per inventeringstillfälle användes i detta urval. Dessutom inkluderades endast provtillfällen från år 2000 eller senare för att undvika äldre data där sannolik påverkan från förorening var större.

Detta urval i datamaterialet, tillsammans med de dataposter som förlorades i GIS-hanteringen, resulterade i ett material bestående av totalt 124 ”populationer”, innefattande 2020 provlokaler och 3472 provtillfällen spridda över i stort sett hela Sverige.

Eftersom Sverige beräknas ha förekomst i cirka 630 vattendrag (Henrikson och Söderberg 2017) behandlades i denna analys således endast ett urval av Sveriges populationer. Urvalet är dock väl spritt nationellt.

2.2.2 Klassificeringar av beståndsstatus på provlokaler

Klassificering gjordes utifrån den officiella statusbedömningen från Undersökningstyp Stormusslor. Eftersom andelen musslor under en viss storlek (ålder) inte anges i Musselportalen går det endast att dela in status i två klasser, precis som i förekomstmodellen: förekomst av musslor under 50 mm (1 = rekrytering) och förekomst av musslor som är 50 mm eller större (0 = ej rekrytering). Denna indelning användes generellt i föreliggande arbete eftersom materialet blir relativt balanserat (1 = 42,8% mot 0 = 57,2%) och tillåter tester som använder binomiala responsvariabler (logistisk regression). I ett fall användes en mindre storleksklass, förekomst av musslor under 20 mm, för att undersöka effekten av öringtäthet i anslutning till mussellokalen.

2.2.3 Arbete och extrahering av förklaringsvariabler i GIS

Extraheringen av variabler utfördes med RivEx⁴, en insticksmodul till ESRI ArcMap (version 10.2.1 eller senare) som arbetar med vattensystemet som ett sammankopplat nätverk. Nätverksbildande vattendrag från SMHI användes som underlag till Sveriges vattendrag och sjöar⁵. Eftersom avstånd till dammar och sjöar delades in i grova klasser på kilometernivå ansågs SMHI:s nätverksbildande vattendrag vara ett fullgott alternativ trots förenklade element. Lantmäteriets vattendragsnätverk ”God Hydrografi” har högre upplösning och skulle vara ett bättre alternativ i de fall där det krävs hög precision och bör användas i framtida arbete. Det var dock inte tillgängligt för oss på nationell skala. Vattendragsnätverket omvandlades till ett logiskt nätverk med huvudfåror, biflöden, mynningar och källor i RivEx och kvalitetssäkrades med kvalitetsrutinen. För en full förteckning av funktionerna i RivEx hänvisar vi till manualen.

All inventeringsdata från Musselportalen (efter filtreringen som utfördes enligt sektion 2.2.1) laddades in i ArcMap med hjälp av provlokalens koordinater. Alla provlokaler som låg inom 100 meter från ett vattendrag fästes till detta. Ingen handpåläggning gjordes för att flytta lokaler, alla lokaler som hamnade längre än 100 meter från vattendragsnätverket kasserades (cirka 3 %). Det bör noteras att dessa provlokalers koordinater inte behöver vara fel angivna eftersom skiktet ”Nätverksbildande vattendrag” från SMHI i vissa fall utgör förenklingar av mindre vattendrags lopp.

⁴ <http://www.rivex.co.uk/Online-Manual/RivEX-Online-Manual.html>

⁵ <https://www.smhi.se/klimatdata/hydrologi/sjoar-och-vattendrag/ladda-ner-data-fran-svenskt-vatten-arkiv-1.20127>

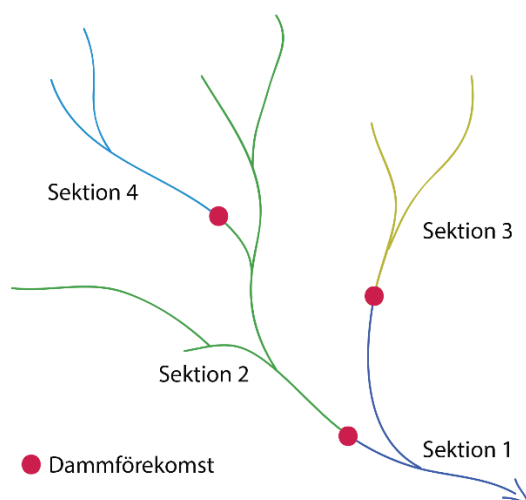
SMHI:s Dammregister⁶ laddades in i ArcMap och alla dammförekomster som låg inom 100 meter från nätverket fästes till detta. Dammförekomster som angavs som ”rivna” eller ”f.d.” togs bort (STATUS=2). Dammar med fiskvägar identifierades dels från kolumnen ”FISKVÄG” i Dammregistret men även från databasen över fiskvägar från Åtgärder i Vatten⁷ (ÅiV). De dammförekomster i registret som hade FISKVÄG=1 till 8 eller 10 (vilket motsvarar fiskvägar av olika typer) eller förekom inom 100 meter av en fiskväg från ÅiV togs bort ur materialet. Detta för att beakta att öring troligtvis kan vandra förbi dessa dammar. Fiskvägarnas effektivitet beaktades inte i detta arbete.

Vattendragsnätverket delades upp i sektioner utifrån dammförekomster (Figur 4). Dammförekomsterna bedömdes vara definitiva vandringshinder (eftersom alla dammförekomster med fiskväg togs bort) och utgjorde sektionsavskiljare. Med detta system kan man t.ex. se om hela populationer befinner sig inom samma sektion, eller se till att kopplad information (såsom öringtäthet) till begränsas till inom sektionen.

För varje sektion beräknades den kumulativa längden vattendrag, hädanefter sektionsstorlek, dvs. den totala längden för varje färgad sektion i Figur 4. Sektionerna används dels för att begränsa information om öring till samma sektion och dels som förklaringsvariabel för fragmenterat vattnet är. Kortare sektioner innebär ett mer fragmenterat vatten.

⁶ <https://www.smhi.se/klimatdata/hydrologi/sjoar-och-vattendrag/ladda-ner-data-fran-svenskt-vattenarkiv-1.20127>

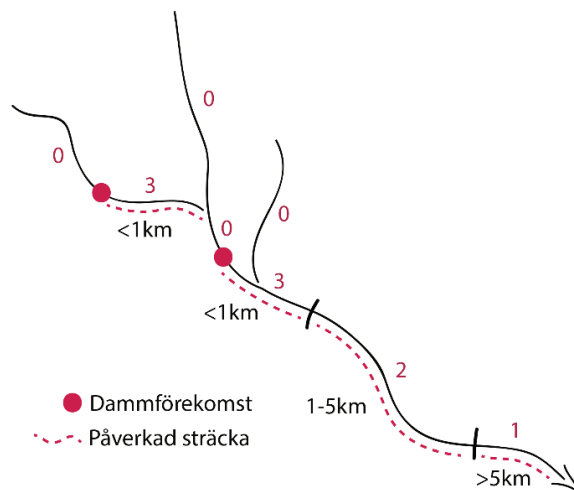
⁷ <https://www.atgarderivatten.se/> och scrolla längst ned till Karttjänster.



Figur 4. Vattendragsnätverket har delats upp i sektioner med fria vandringsmöjligheter skilda av dammförekomster. Sektionerna har olika färgar för förtydligande. Sektionsindelningen används dels för att begränsa information om öring till flodpärlmusselpopulationer inom sektionerna och dels som förklaringsvariabel för fragmentering.

För varje provlokal klassificerades dammpåverkan utifrån avstånd till dammförekomst uppströms; inom en kilometer (3), mellan en och fem kilometer (2), över fem kilometer (1), eller om dammförekomst saknades uppströms (0) (Figur 5). De olika graderna av dammpåverkan behandlades som en kategorisk variabel. Endast dammförekomster i samma fåra som flodpärlmussellokalen beaktades eftersom dammar i biflöden inte bör ge lika stor regleringseffekt som en damm i samma fåra.

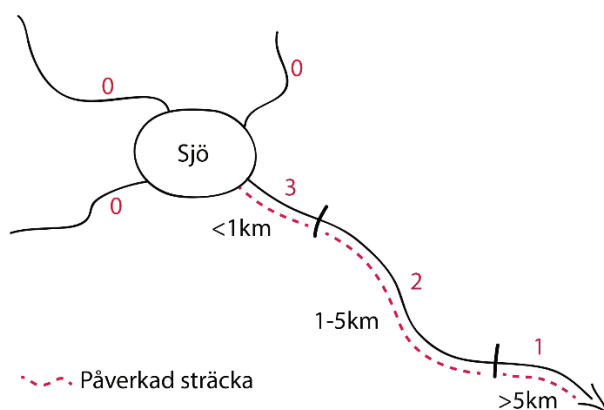
Påverkan av sjöar (Figur 6) klassificerades på samma sätt som dammpåverkan där högst påverkan (3) återfinns direkt nedströms (1 km) sjön, och som successivt klingar av nedströms (2 för 1 till 5 km, och 1 för >5 km). Vattendrag utan sjö uppströms fick värdet 0. Två stycken sjöpåverkansvariabler gjordes, en innehållandes alla sjöar, en endast innehållandes sjöar större än 100 ha (1 km²). I testerna visade sig variabeln med alla sjöarna ha större betydelse, varefter den andra exkluderades.



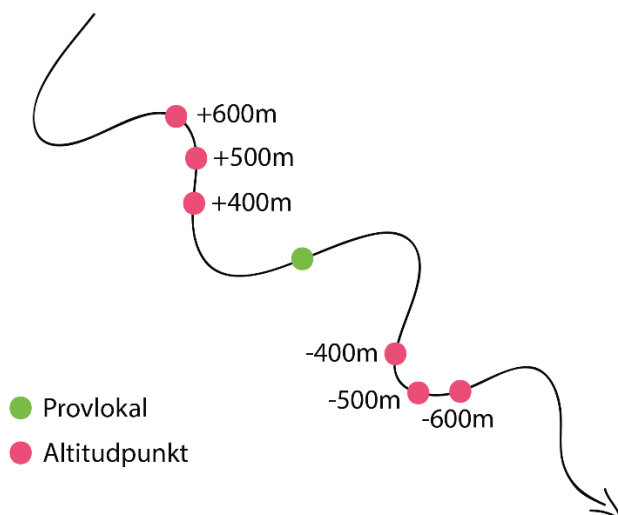
Figur 5. Figuren visar hur dammpåverkan klassificeras utifrån förekomsten och/eller avståndet till en dammförekomst. Om ingen dammförekomst finns uppströms i samma fåra erhålls värdet 0. Den första kilometern nedanför en dammförekomst får värdet 3, mellan en och fem kilometer får 2 och över fem kilometer får 1.

Lutningen i landskapet beräknades för varje provlokal genom att altitudvärden uppströms och nedströms lokalen extraherades från Lantmäteriets GSD-höjddata⁸. Tre punkter uppströms lokalen (+400 m, +500 m, +600 m) och tre punkter nedströms lokalen (-400 m, -500 m, -600 m) skapades (Figur 7). Tre lutningar för varje lokal erhöles genom att beräkna fallhöjden över 1000 meter; +600 m med -400 m, +500 m med -500 m och +400 m med -600 m. Medianen på lutningen av dessa tre valdes som värde för den enskilda provlokalen.

⁸ <https://www.lantmateriet.se/sv/Kartor-och-geografisk-information/Hojddata/GSD-Hojddata-grid-50-/>



Figur 6. Figuren illustrerar hur sjöpåverkan klassificerats utifrån förekomsten och/eller avståndet till en sjö uppströms i huvudfåran. Om ingen sjö finns uppströms provlokalen erhålls värdet 0. Sträckan den närmsta kilometern nedströms en sjö får 3, sträckan mellan en och fem kilometer får 2, och mer än fem kilometer får 1.



Figur 7. För varje provlokal extraherades altituden på tre punkter uppströms och tre punkter nedströms lokalen. Tre fallhöjder över 1000 meter vattendrag beräknades och medianvärdet av dessa användes för att beräkna lutningen på sträckan.

För varje provlokal beräknades även total längd vattendrag uppströms, dels som ett mått på storleken på vattendraget och dels som en uppskattning av var i avrinningsområdet lokalen var belägen.

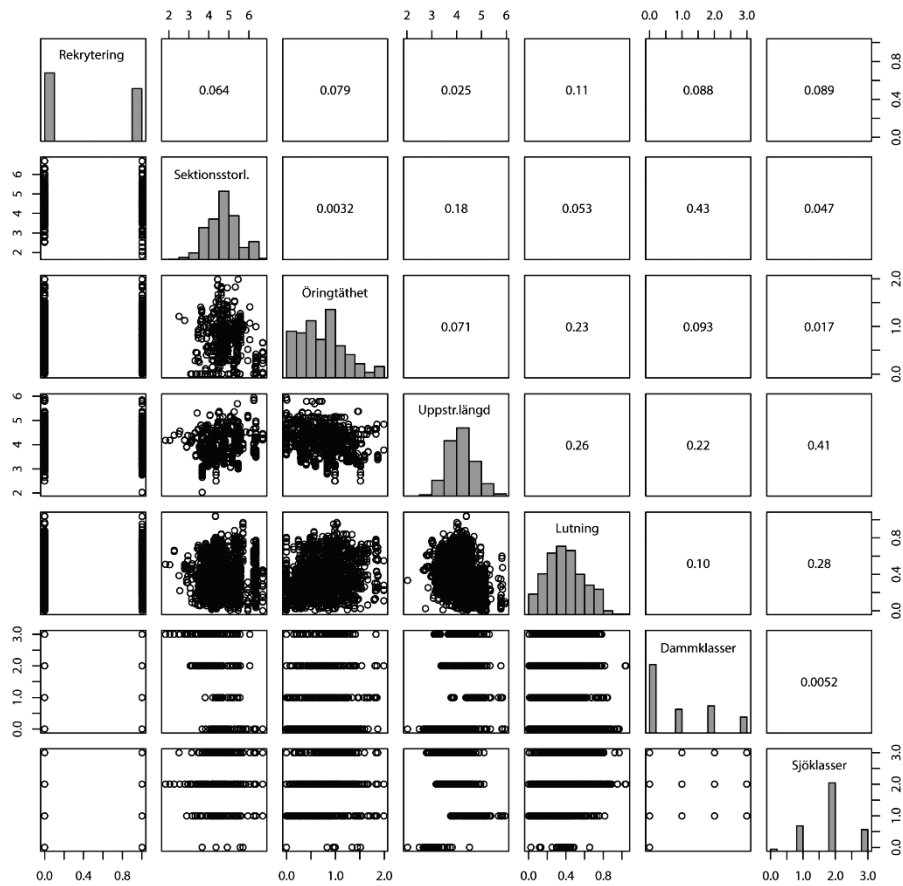
Slutligen, till varje provlokal och provtillfälle på denna (provlokaler kan vara undersökta flera gånger), beräknades en platsenlig och tidsenlig öringtätthet. Samtliga beräknade tätheter av öring (dels alla åldersklasser sammantaget, dels med årsungar (0+) separerade från äldre öringar (>0+)) från databasen SERS logaritmerades

($\log_{10}(\text{täthet}+1)$) eftersom täthetsdata ofta har en positivt skev fördelning, dvs. har en lång svans till höger. Detta gjordes för att anpassa till normalfördelning och minska variansen i data. De logaritmerade öringtätheterna aggregerades till ett medelvärde med lokal och år som grupperande variabler. För alla flodpärlmusselprovlokaler identifierades alla elfiskelokaler som låg inom 1 000 meter vattendrag och inom samma sektion, dvs. med fri vandringsväg. Samtliga elfisken genomförda på dessa lokaler från och med år 1990 fram till provtillfället för provlokaler aggregerades till ett medelvärde. Eftersom inte alla provlokaler hade en närliggande elfiskelokal genomfördes tester som inkluderar öringtäthet på ett mindre material i en separat analys. Då tätheten av årsungar var starkt korrelerad till äldre öringungar använde vi enbart tätheten av årsungar i vidare analyser.

2.2.4 Statistiska metoder

Varje vattendragssträcka med förekomst av flodpärlmussla (som angivet av StretchOfWater i Musselportalen) representeras av flera provlokaler och varje provlokal kan ha undersökts under flera tillfällen. För att undvika problem med beroende data och pseudoreplikation användes det statistiska testet GLMM (generaliserad linjär mixad modell) med repeated measures (upprepade mätningar), en typ av logistisk regression med både fixa effekter (där vi mäter effekten av en eller flera prediktorer, våra förklaringsvariabler) och slumpvisa effekter (där vi beaktar både att det finns spatiala korrelationen mellan provlokaler inom populationer, temporal korrelation mellan provtagningar, och att det finns oförklarad och omätt variation mellan populationer). Att vi specificerar att det finns s.k. ”slumpvisa effekter” mellan populationer innebär att vi tar hänsyn till att det finns variation som gör att populationerna har olika grundläggande sannolikhet för rekrytering på grund av oidentifierade eller omätta faktorer, som t.ex. vattenkvalitet. En positiv följd av detta är att det är större sannolikhet att vi mäter effekten av prediktorvariablerna på responsvariabeln i sig istället för att modellen anpassas till bruset i materialet. Den spatiala korrelationen specificerades till populationsnivå (StretchOfWater) och den temporala korrelationen specificerades till enskilda provlokaler över år med korrelationsstrukturen ”diagonal”. GLMM utfördes med GENLINUX i IBM SPSS version 22.

Andel provlokaler med rekrytering per population beräknades genom att ta ett medelvärde av ($1 = \text{SLC} < 50 \text{ mm}$) och ($0 = \text{SLC} \geq 50 \text{ mm}$) för alla provlokaler inom ett bestånd. En bivariat kovariansmatris för de ingående variablerna går att avläsa i Figur 8.



Figur 8. Bivariat kovariansmatris för variablerna som ingår i rekryteringsanalysen. Scatterplottarna i den undre delen av figuren visar korrelationen mellan två variabler i diagonalen och siffrorna i den övre delen av figuren presenterar Pearsons korrelationskoefficient för korrelationen. Ju högre siffra, desto starkare samband.

3 Resultat

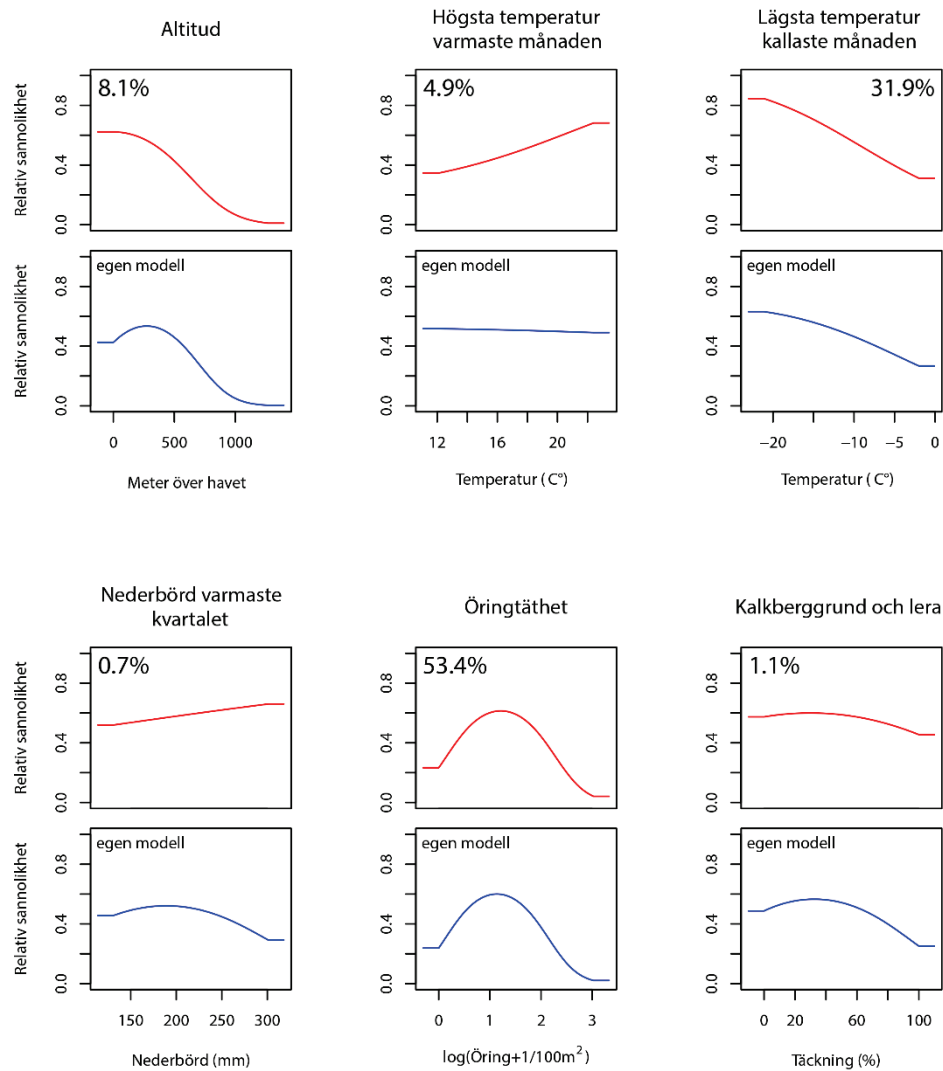
3.1 Utbredning på nationell nivå

MaxEnt-modellen (förekomstmodellen) kunde förklara utbredningen av förekomster av flodpärlmussla i Sverige med ett måttligt bra resultat (AUC=0,719) (Figur 9 och 10). AUC mäter modellens förmåga att prediktera sanna positiva klassificeringar kontra falska positiva klassificeringar. Ett AUC på 0,50 innebär en totalt slumpmässig prediktion medan 1 innebär en perfekt prediktion. Formen på reaktionsnormerna, dvs. en kurva som beskriver artens förekomst över en miljögradient, går att avläsa i Figur 9. De röda reaktionsnormerna är de som sammantaget bygger upp modellens prediktionsförmåga. De blå reaktionsnormerna visar hur reaktionen ser ut om variabeln i fråga var den enda förklaringsvariabeln i modellen. Likhet mellan dessa tyder på att reaktionen är robust och inte förändrar sig i kontexten av andra variabler. Den i särklass viktigaste variabeln var öringtäthet som bidrog med 53,4 % av modellens förklaringsgrad (Figur 9). Den näst viktigaste variabeln var ”lägsta temperatur den kallaste månaden” som bidrog med 31,9 % till modellens förklaringsgrad. Altitud bidrog med 8,1 % och högsta temperatur den varmaste månaden med 4,9 %. Förekomsten av kalkberggrund och lera samt nederbörd under varmaste delen av året tedde sig inte alls viktiga i modellen med 1,1 % respektive 0,7 % bidrag.

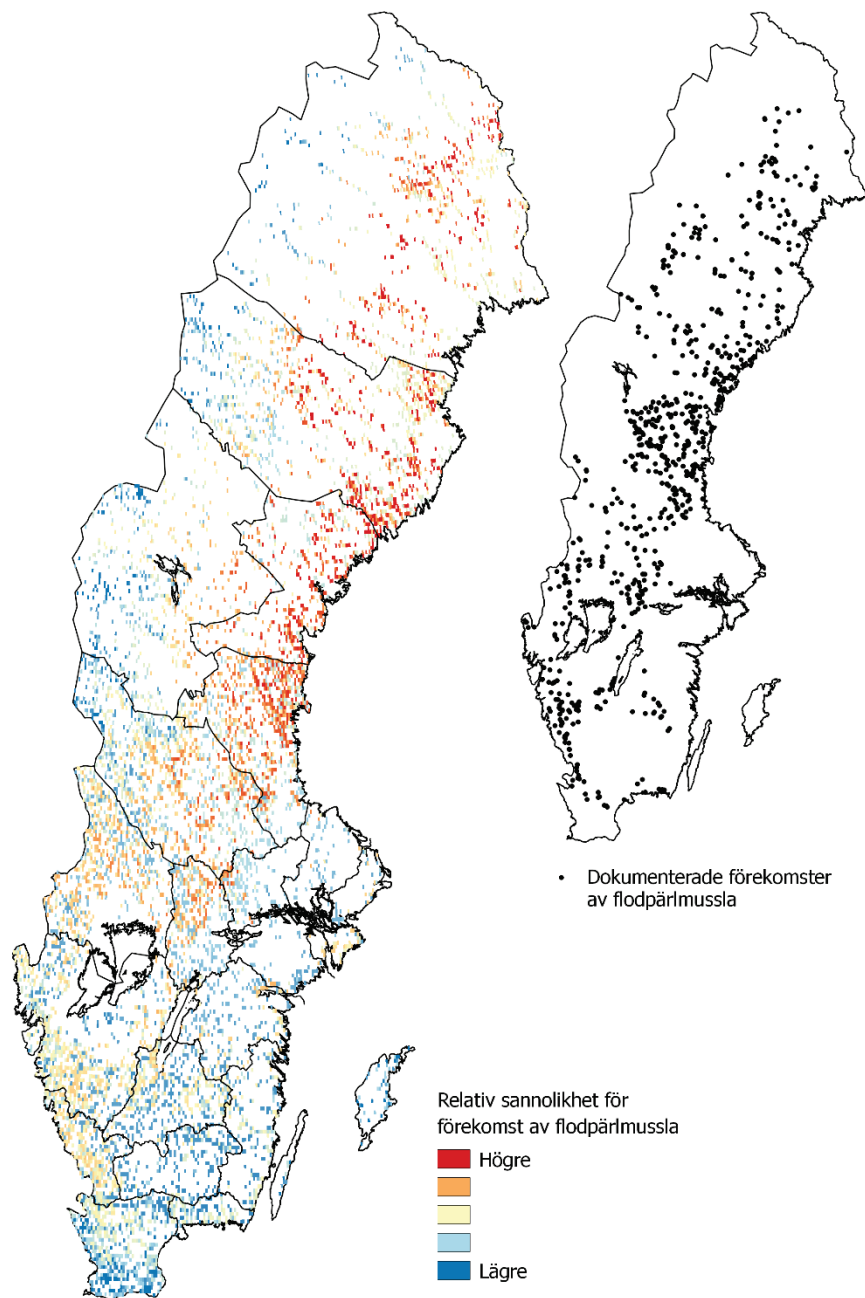
Enligt responskurvan för öringtäthet, den högsta förklarande variabeln (Figur 9), ökade den relativa sannolikheten för förekomst av flodpärlmussla upp till pixelmedeltätheter av 1,25 på x-axeln. Eftersom värdet är angivet på \log_{10} -skalan motsvarar det en faktisk täthet på 101,25, dvs. drygt 15 öringar/100 m². Den näst högst förklarande variabeln var lägsta temperatur den kallaste månaden och sannolikheten för förekomst flodpärlmussla ökade med lägre temperaturer.

En grafisk illustration av modellresultatet går att se avsatt på en karta i Figur 10 med de dokumenterade förekomsterna (facit) bredvid. Notera att modellen kan ex-

trapolera den relativa sannolikheten där flodpärlmussla inte har påträffats. Extrapoleringen är dock begränsad till pixlar där det gjorts elfiskeundersökningar och således finns information om hur talrik öring var på platsen.



Figur 9. De röda kurvorna visar de reaktionsnormer som tillsammans bygger upp förekomstmodellen, ju högre värde på y-axeln, desto högre sannolikhet för förekomst av flodpärlmussla. Den relativa sannolikheten för flodpärlmussla på en plats är alltså en sammanvägning av samtliga sex variabler. Procentsatsen i hörnet anger hur mycket variabeln bidrar till modellens totala förklaring. De blå kurvorna visar hur responskurvan skulle se ut i en modell där variabeln i fråga är den enda förklaringsvariabeln, vilket är ett bra sätt att se hur robust resultatet är, speciellt om variabelerna är starkt korrelerade. De blå och röda kurvorna stämmer ganska bra överens, speciellt på de högt förklarande variabelerna, lägsta temperatur och öring.



Figur 10. Figuren visar modellens prediktion avsatt på en karta. Ju varmare färg, desto högre är den relativa sannolikheten/lämpligheten för förekomst av flodpärlmussla i en pixel. Sannolikheten för varje pixel bygger på en sammanvägning av de sex värden som erhålls från de sex utvalda variablerna (se responskurvorna i Figur 9). Att prediktionen inte finns över hela Sveriges yta beror på att elfisketätheter av öring ingår i modellen. Sålunda begränsas prediktionen till pixlar där elfiskeundersökningar är utförda. Den svartvita kartan till höger visar de 659 dokumenterade vattendragsträckorna med förekomst av flodpärlmussla som modellen bygger på.

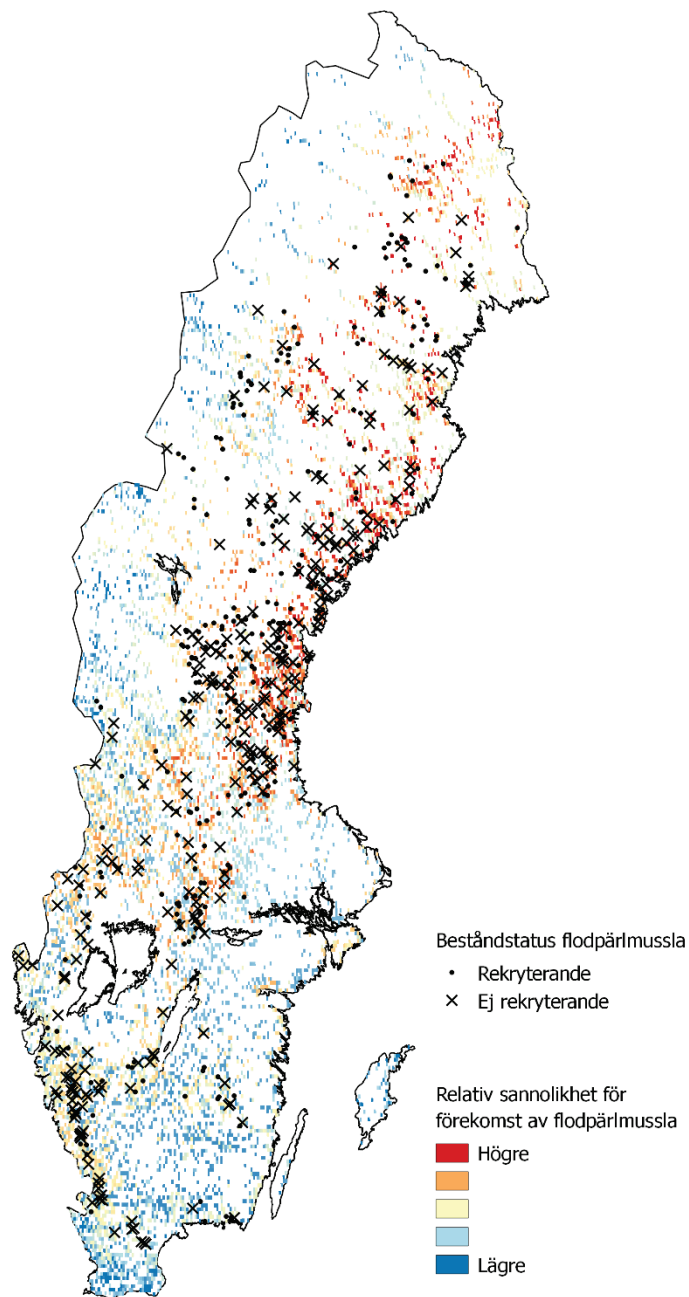
3.2 Rekrytering – storskaliga faktorer inom avrinningsområdet

3.2.1 Bakgrund – förekomst av populationer utan rekrytering

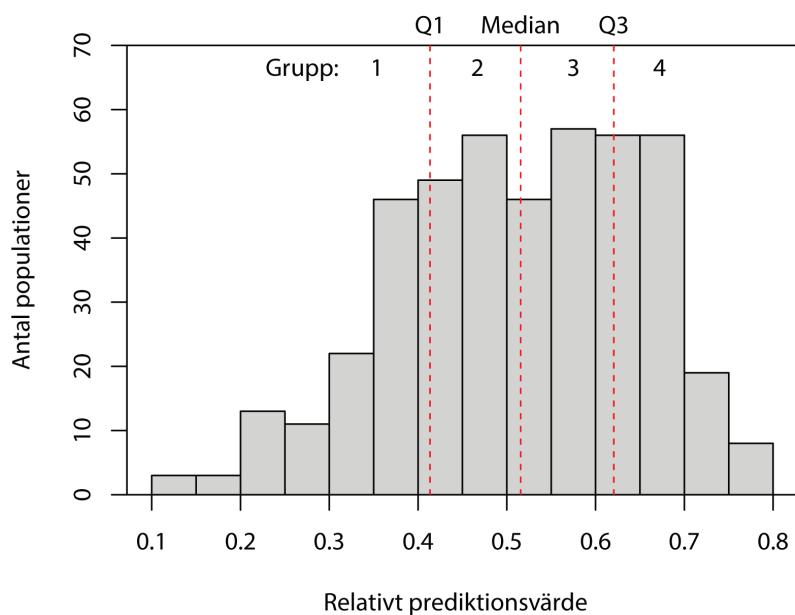
Utgående från det dataset som användes för förekomst, dvs. datasetet från som härleds ur RUS-databasen där varje dokumenterad förekomst i landet representeras av en punkt där förekomsten anses som starkast, kan man illustrera hur populationer utan rekrytering, dvs. utan fynd av musslor under 50 millimeter, var spridda över hela landet (Figur 11). Kartan har samma underlag som i Figur 10. Det var ett tydligt mönster med populationer utan rekrytering över hela landet (Figur 11).

Populationer i områden med låg predikterad sannolikhet för förekomst (Figur 10) kan kallas för ”ekologiska” randpopulationer, dvs. sådana som ligger i kanten av den ekologiska utbredningen snarare än i kanten av den geografiska utbredningen. Om förekomstmodellen har verklighetsbaserad relevans borde dessa populationer ha något sämre betingelser än populationer med högre sannolikhet. Vi ville studera om prediktionen i vår förekomstmodell samvarierade med hur ofta populationerna saknar rekrytering eller inte. Information om rekrytering (minsta levande mussla) i RUS-datasetet saknades för 72 stycken av de totalt 659 vattendragssträckorna. Av de resterade $659 - 72 = 587$ vattendragssträckorna var det 142 stycken som inte träffade den predikterade ytan på kartan (det saknades således relevanta data om öringtäthet), vilket betyder att endast $587 - 142 = 445$ vattendragsförekomster inkluderades i den slutgiltiga randpopulationsanalysen.

Förekomstmodellens prediktionsvärde (Figur 10 och 11) sparades för varje population. De 445 populationerna delades upp i fyra lika stora grupper utifrån kvartilgränserna från lägre till högre predikterad sannolikhet för förekomst (Figur 12). Därefter undersöktes frekvensen av rekryterande (mussla < 50 millimeter) kontra icke rekryterande populationer i varje grupp. Ett Chi-Square-test visade att frekvensen av rekryterande kontra icke rekryterande populationer inte var oberoende av grupperingen (Pearson Chi-square = 16,444, $n = 445$, $df = 3$, $p = 0,001$; Tabell 2). Testets indelning i signifikant avskilda grupper går att avläsa på bokstäverna i överkant av Figur 13. Inga grupper intill varandra var signifikant åtskilda.



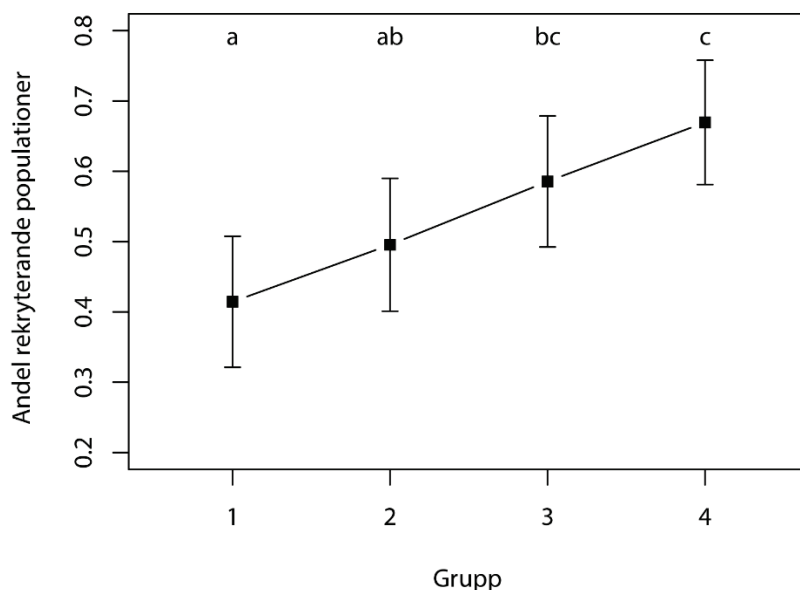
Figur 11. Figuren visar modellprediktionen avsatt på en karta likt figur 10, men med de dokumenterade förekomsterna av flodpärlmussla ovanpå. Dokumenterade förekomster utan rekrytering presenteras som ett kryss och de med rekrytering med en rund prick. De icke-rekryterande förekomsterna var spridda över hela landet och i hela utbredningsområdet.



Figur 12. Förekomstmodellens prediktionsvärden för varje population delades sedan in i fyra grupper (1-4) utifrån kvartilgränserna (Q1, medianen, Q3) från lägre till högre prediktionsvärde. Detta gjordes för att kunna testa om andelen/antalet rekryterande populationer skilde sig per prediktionsgrupp.

Tabell 2. Antalet rekryterande respektive icke rekryterande populationer i varje prediktionsgrupp (se Figur 12). Chi-square-testet delar in grupperna i statistiskt skilda grupper (z-test med Bonferroni-korrektion). Grupper som inte delar gemensamma bokstäver var signifikant skilda.

| | Grupp | | | |
|-----------------|-------|----|----|----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 |
| Ej rekryterande | 65 | 56 | 46 | 37 |
| Rekryterande | 46 | 55 | 65 | 75 |
| Chi-sq. Test | a | ab | bc | c |



Figur 13. En grafisk representation av Tabell 2, dock konverterad till andel populationer med rekrytering. Punkterna representerar medelvärden \pm SE (Standard Error). Bokstäverna i överkant representerar indelning i statistiskt avskilda grupper från ett Chi-square-test. Grupper som inte delar gemensamma bokstäver var signifikant skilda. Figuren visar att högre prediktionsvärde i förekomstmodellen motsvarade större andel flodpärlmusselpopulationer med rekrytering, vilket stöder hypotesen om att randpopulationer är känsligare och således mer benägna att förlora rekrytering.

3.2.2 Rekryteringsmodell ett: med klimatvariabler

I det fortsatta arbetet med att studera förekomst av rekrytering används nedan enbart det reducerade dataset från Musselportalen (se avsnitt 2.2.1) som består av flodpärlmusselpopulationer med minst 10 provlokaler undersökta vid samma inventeringstillfälle.

I den första modellen medtogs 100 % av alla observationer. Information fanns alltså i alla variabler som presenteras i Tabell 3. Denna modell gjordes med övergripande lägesvariablerna latitud, longitud, altitud, klimatvariablerna BIO5, BIO6 och BIO18 från WorldClim-databasen, samt påverkansvariablerna ”plats i förhållande till sjö” och ”plats i förhållande till damm”. Detta variabelurval är intressant eftersom man kan urskilja klimat och nationella lägeseffekter mot påverkan från sjö och damm.

Endast plats i förhållande till damm och latitud hade signifikant effekt på sannolikheten för rekrytering. Det förelåg en signifikant negativ effekt på sannolikheten till rekrytering hos flodpärlmussla både inom 1 km, samt inom >1 till 5 km nedströms en dammförekomst. Ingen signifikant negativ effekt kunde fastställas hos

provlokaler som låg mer än 5 km nedströms en dammförekomst ($p=0,389$). Latituden hade en signifikant positiv effekt ($p=0,033$), vilket visar att rekrytering i större grad förelåg (bibehållits) i Sveriges norra delar.

Tabell 3. De ingående variablerna i modell 1, deras koefficienter, spridning och signifikans i den resulterande mixade logistiska regressionen. Modellen testar dessa variablers påverkan på förekomst av rekrytering på provlokaler. Signifikanta effekter är fetstilade.

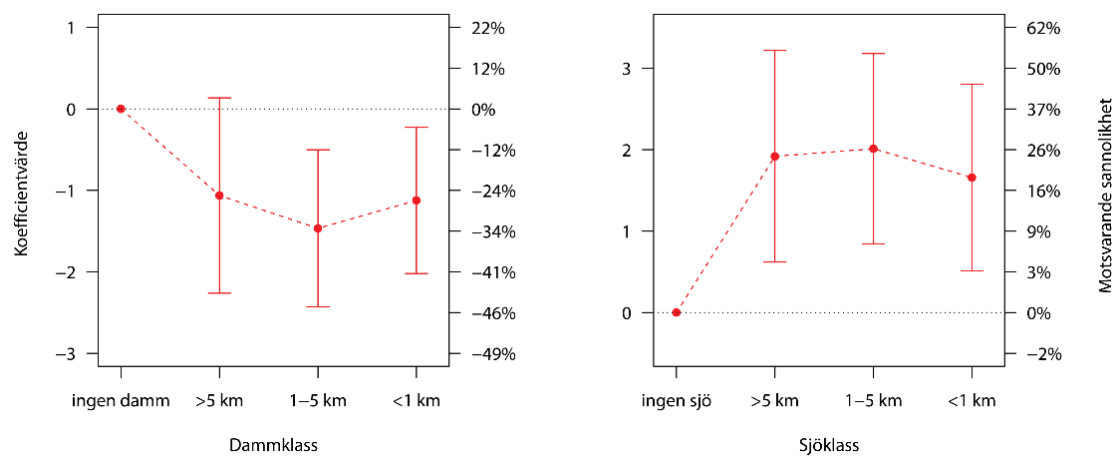
| Modellterm | Koefficient | SE | t | p | 95 % CI | |
|---------------------|---------------|--------------|---------------|--------------|---------------|---------------|
| | | | | | Lägre | Övre |
| Intercept | -30,421 | 16,39 | -1,856 | 0,064 | -62,555 | 1,713 |
| Sjöklass=3 | 0,537 | 0,689 | 0,78 | 0,436 | -0,814 | 1,888 |
| Sjöklass=2 | 1,022 | 0,687 | 1,487 | 0,137 | -0,325 | 2,368 |
| Sjöklass=1 | 0,726 | 0,705 | 1,03 | 0,303 | -0,656 | 2,108 |
| Sjöklass=0 | 0 | | | | | |
| Dammklass=3 | -0,512 | 0,244 | -2,093 | 0,036 | -0,991 | -0,032 |
| Dammklass=2 | -0,816 | 0,239 | -3,418 | 0,001 | -1,284 | -0,348 |
| Dammklass=1 | -0,254 | 0,295 | -0,861 | 0,389 | -0,831 | 0,324 |
| Dammklass=0 | 0 | | | | | |
| Latitud | 0,433 | 0,208 | 2,128 | 0,033 | 0,035 | 0,851 |
| Longitud | -0,246 | 0,171 | -1,441 | 0,15 | -0,581 | 0,089 |
| Altitud (WorldClim) | 0,003 | 0,002 | 1,406 | 0,16 | -0,001 | 0,007 |
| BIO18 (WorldClim) | 0,003 | 0,013 | 0,201 | 0,841 | -0,023 | 0,028 |
| BIO5 (WorldClim) | 0,276 | 0,252 | 1,094 | 0,274 | -0,218 | 0,77 |
| BIO6 (WorldClim) | 0,06 | 0,149 | 0,402 | 0,688 | -0,233 | 0,353 |

3.2.3 Rekryteringsmodell två: med fler GIS-variabler

Den andra modellen byggdes med 78,5% av alla observationer. Det beror på att viss GIS-baserad information (såsom sektionsstorlek och lutning) saknades för vissa observationer vilka således exkluderades ur modellen. I denna modell inkluderades variablerna sektionsstorlek, lutning, total uppströmslängd (som lägesvariabel inom avrinningsområdet), plats i förhållande till damm samt plats i förhållande till sjö, medan läges- och klimatvariablerna från den första modellen exkluderades (Tabell 4).

Lutning, plats i förhållande till sjö, samt plats i förhållande till damm hade alla en signifikant effekt. Sannolikheten för rekrytering ökade med ökad lutning runt provlokalen ($p = 0,013$). När det gäller dammar fanns det en signifikant negativ effekt på sannolikheten för rekrytering både inom 1 km nedströms ($p = 0,014$), samt >1 till 5 km nedströms en dammförekomst ($p = 0,003$; Figur 14). Modellen visade

också att det förelåg en signifikant positiv effekt på provlokalen av att ha en sjö uppströms, oavsett avstånd och storlek (Sjöklass 1-3, $p < 0,05$; Tabell 4). Sektionsstorlek och total uppströmslängd visade ingen signifikans i modellen (Tabell 4). Se Figur 14 för att se sjö- respektive dammvariablerna avsatta i varsin koefficientplot. Vad koefficienterna motsvarar i förändrad sannolikhet i snitt i ett medelvattendrag går att avläsa från den högra axeln (Figur 14). Dammklass 2 och 3 innebär i genomsnitt cirka 25-30 % lägre sannolikhet för rekryterande bestånd i medelvattendraget. Ingen signifikant negativ effekt förelåg av dammförekomster som låg över 5 km uppströms provlokalen ($p=0,094$).



Figur 14. De erhållna koefficientvärdena för dammclass respektive sjöklass i GLMM två med 95 % konfidensintervall. Den högra axeln visar koefficienternas motsvarande skillnad i sannolikhet att rekrytering föreligger från referensvärdet (=0) i ett medelvattendrag (koefficienterna fixeras till $\log\text{Lutning}=0,40$, $\log\text{Uppströmslängd}=4,19$, $\log\text{Sektionsstorlek}=4,75$ och $\text{Sjöklass}=1$ för vänstra grafen respektive $\text{Dammklass}=1$ för högra grafen). I medelvattendraget hade dammar inom 5 kilometer en signifikant negativ effekt motsvarande i genomsnitt cirka 25 % lägre sannolikhet för rekrytering. Sjöar hade en signifikant positiv effekt motsvarande i genomsnitt cirka 25 %.

Tabell 4. De ingående variablerna i modell 2, deras koefficienter, spridning och signifikans i den mixade logistiska regressionen. Modellen testade dessa variablers påverkan på förekomst av rekrytering på provlokaler. Signifikanta effekter är fetstilade.

| Modellterm | Koefficient | SE | t | p | 95 % CI | |
|--------------------|---------------|--------------|---------------|--------------|---------------|---------------|
| | | | | | Lägre | Övre |
| Intercept | 0,204 | 1,373 | 0,148 | 0,882 | -2,489 | 2,896 |
| Sjöklass=3 | 1,657 | 0,584 | 2,839 | 0,005 | 0,513 | 2,802 |
| Sjöklass=2 | 2,011 | 0,595 | 3,38 | 0,001 | 0,845 | 3,178 |
| Sjöklass=1 | 1,918 | 0,622 | 2,896 | 0,004 | 0,619 | 3,216 |
| Sjöklass=0 | 0 | | | | | |
| Dammklass=3 | -1,124 | 0,457 | -2,458 | 0,014 | -2,021 | -0,227 |
| Dammklass=2 | -1,466 | 0,492 | -2,98 | 0,003 | -2,43 | -0,501 |
| Dammklass=1 | -1,063 | 0,611 | -1,739 | 0,082 | -2,262 | 0,136 |
| Dammklass=0 | 0 | | | | | |
| logLutning | 1,031 | 0,414 | 2,493 | 0,013 | 0,22 | 1,842 |
| logUppströmslängd | -0,254 | 0,301 | -0,844 | 0,399 | -0,844 | 0,336 |
| logSektionsstorlek | -0,266 | 0,154 | -1,724 | 0,085 | -0,568 | 0,037 |

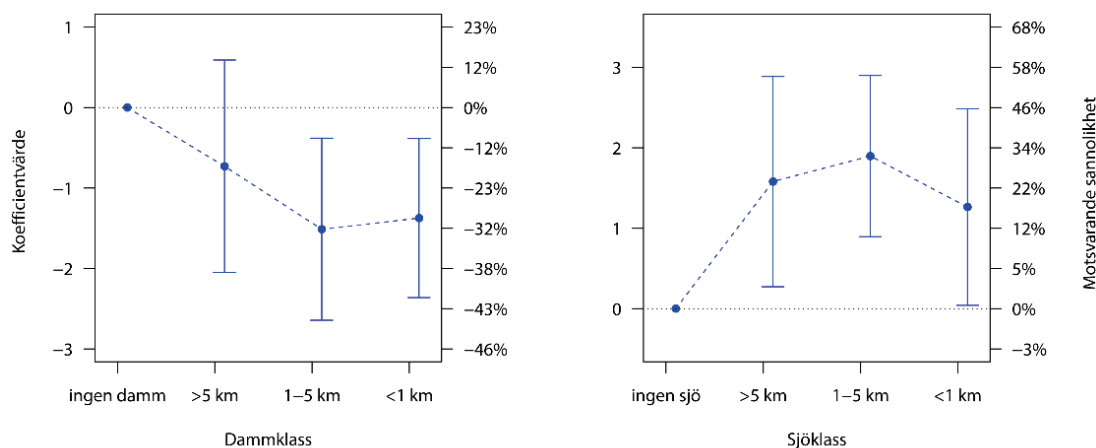
3.2.4 Rekryteringsmodell tre: inklusive lokal öringtäthet

Den tredje modellen byggdes med 53,2% av alla observationer. Den ytterligare reduktionen av materialet beror på att information om öring bara fanns tillgänglig för ett urval av provlokaler. Notera att materialet blir mindre ju fler variabler man inkluderar, varför vi stegvis gjorde mer komplexa modeller på ett mindre och mindre urval. I denna modell är de ingående variablerna samma som i den förra.

Den tids- och platsenliga beräkningen av öringtäthet visade ingen signifikant effekt på rekrytering av flodpärlmussla i denna modell ($p=0,447$) (Tabell 5). Lutningen på platsen, som var signifikant i den andra modellen, tappade sin signifikans här ($p=0,141$). Dock kvarstod effekten av sjöar och dammar. Sjöar uppströms, oavsett avstånd visade en positiv effekt på sannolikheten att hitta rekrytering av flodpärlmussla på provlokalen. Dammar visade ett liknande mönster som i modell ett och två; sannolikheten för rekrytering på provlokalen var signifikant lägre inom 1 km och >1 till 5 km nedströms en dammförekomst ($p<0,05$, Figur 15). Koefficienternas motsvarighet i förändrad sannolikhet går att avläsa från den högra axeln i Figur 15. Dammklass 2 och 3 innebar som tidigare i genomsnitt cirka 25-30 % lägre sannolikhet för rekryterande bestånd i medelvattendraget.

Tabell 5. En summering på de ingående variablerna i modell 3, deras koefficienter, spridning och signifikans. Modellen testas dessa variablers påverkan på förekomst av rekrytering på provlokaler. Signifikanta effekter är fetstilade.

| Modellterm | Koefficient | SE | t | p | 95 % CI | |
|---------------------|---------------|--------------|---------------|-------------------|---------------|---------------|
| | | | | | Lägre | Övre |
| Intercept | 0,741 | 1,753 | 0,423 | 0,673 | -2,696 | 4,178 |
| Sjöklass=3 | 1,263 | 0,622 | 2,029 | 0,043 | 0,042 | 2,483 |
| Sjöklass=2 | 1,897 | 0,511 | 3,712 | <0,0001 | 0,895 | 2,899 |
| Sjöklass=1 | 1,58 | 0,666 | 2,371 | 0,018 | 0,273 | 2,886 |
| Sjöklass=0 | 0 | | | | | |
| Dammklass=3 | -1,374 | 0,504 | -2,725 | 0,006 | -2,362 | -0,385 |
| Dammklass=2 | -1,513 | 0,577 | -2,622 | 0,009 | -2,644 | -0,381 |
| Dammklass=1 | -0,73 | 0,673 | -1,084 | 0,279 | -2,05 | 0,591 |
| Dammklass=0 | 0 | | | | | |
| logLutning | 0,763 | 0,518 | 1,472 | 0,141 | -0,254 | 1,779 |
| logUppströmslängd | -0,486 | 0,495 | -0,981 | 0,327 | -1,458 | 0,486 |
| logSektionsstorlek | -0,155 | 0,174 | -0,887 | 0,375 | -0,497 | 0,187 |
| logÖringtäthet (0+) | 0,225 | 0,296 | 0,761 | 0,447 | -0,355 | 0,805 |



Figur 15. De erhållna koefficientvärdena för dammclass respektive sjöklass i GLMM tre med 95 % konfidensintervall. Den högra axeln visar koefficienternas motsvarande skillnad i sannolikhet från referensvärdet (=0) i ett medelvattendrag (koefficienterna fixeras till logLutning=0,40, logUppströmslängd=4,19, logSektionsstorlek=4,75 och Sjöklass=1 för vänstra grafen respektive Dammklass=1 för högra grafen). I medelvattendraget hade dammar inom 5 kilometer en signifikant effekt motsvarande i genomsnitt cirka 30 % lägre sannolikhet för rekrytering. Sjöar hade en signifikant positiv effekt motsvarande i genomsnitt cirka 25 %.

3.2.5 Öring som enda förklaringsvariabel.

Täthet av öring (0+) som enda förklaringsvariabel visade ingen signifikant effekt på sannolikhet för rekrytering (musslor <50 millimeter) av flodpärlmussla. Om man enbart använde förekomst av musslor under 20 millimeter som ett mått på rekrytering var dock täthet av öring (0+) signifikant (Tabell 6). Detta torde vara helt logiskt eftersom öringtätheten som var beräknad då var bättre anpassad i tid med de minsta och nyligen rekryterade musslorna.

Tabell 6. En summering av den enda ingående variabeln (\log_{10} täthet av öring 0+ inom 1 km vattendragsavstånd från provlokalen) och interceptet, deras koefficienter, spridning och signifikans i den resulterande logistiska regressionen (GLMM uppställd på samma sätt som tidigare) för att testa effekten av öring-täthet på förekomst av rekrytering (här definierat som minsta mussla <20 millimeter) hos flodpärlmusslor. Det ingår 2250 provlokaler i analysen. Signifikanta effekter är fetstilade.

| Modellterm | Koefficient | SE | t | p | 95 % CI | |
|----------------------------|---------------|--------------|---------------|-------------------|----------------|---------------|
| | | | | | Lägre | Övre |
| Intercept | -8,249 | 0,991 | -8,326 | <0,0001 | -10,191 | -6,306 |
| logÖringtäthet (0+) | 2,306 | 0,727 | 3,173 | 0,002 | 0,881 | 3,731 |

4 Diskussion

4.1.1 Flodpärlmussla och öring

Vår analys visar att utbredningen av flodpärlmussla i landet delvis kan förklaras med storskaliga påverkansfaktorer som klimat, men att tätheten av öring var överordnad som förklaringsvariabel. Öring som art har betydligt större utbredning i Sverige än flodpärlmussla, vilket medför att flodpärlmusslan i vissa områden begränsas av andra faktorer än just förekomst av värdfisken, exempelvis olämpliga klimat. Förekomst och tätheter av öring är naturligtvis i sin tur beroende av klimatet.

På avrinningsområdesnivå där vi studerade avrinningsområden med förekomst av väl undersökta populationer av flodpärlmussla visade sig uppströms belägna dammar och sjöar vara viktiga faktorer för att särskilja mellan musselbestånd med eller utan rekrytering, dvs. förekomst av musslor under 50 millimeter. Öring (0+) visade här ingen signifikant effekt på sannolikheten att hitta rekrytering. Dock hade tätheten av öring 0+ en tydlig positiv effekt på rekryteringsframgången hos musslorna när man utgick från att musslor under 20 millimeter motsvarade nylig rekrytering (Tabell 6). Sannolikt är det ett mindre glapp tidsmässigt mellan den beräknade tätheten av öring vid reproduktionstillfället när man använder förekomst av musslor under 20 millimeter som mått på rekrytering (Degerman m.fl. 2013a).

Som framgick av responskurvan ökade sannolikheten för förekomst av flodpärlmussla vid tätheter av öring från 1 till 15 per 100 m² (Figur 9). Att sannolikheten sedan sjönk verkar motsägelsefullt, men kan bero på att pixlar med medeltäthet mellan 100 (motsvarande 2 på log₁₀-skalan) och 1 000 (3 på log₁₀-skalan) individer per 100 m² är mycket ovanliga. Sålunda är även sannolikheten att en sådan pixel överlappar med en förekomst av flodpärlmussla mycket liten. Tidigare fann Degerman m.fl. (2013a) att minst 5 öringungar (årsungar; 0+) indikerade bestånd som hade rekrytering, dvs. här talar vi om rekrytering - inte bara förekomst av arten. Endast 34 % av pixlarna med förekomst av flodpärlmussla hade tätheter över 5 öringar

(oavsett ålder) per 100 m². Hög täthet av öring verkar således vara en bristvara i flodpärlmusslans utbredningsområde och kan vara en drivande faktor i mönstren bakom randpopulationsanalysen. Höga tätheter av öring förekommer ofta i havsvandrande bestånd (Bohlin m.fl. 2001). I inlandet, dvs. oftast i flodpärlmusslans utbredningsområde, är det främst insjövandrande öring som uppvisar hög täthet av ungar vid elfiske. Sådana bestånd har minskat radikalt över tid (Roos 1981, Dellefors och Dannewitz 2007) och därmed rimligen även rekryteringsframgången för flodpärlmussla. När vi dessutom vet att vandrande öring är bättre värd för glochiderna då dessa blir fler och växer bättre (Österling och Söderberg 2015) så är ett fokus för restaureringsarbete att återskapa vandringsmöjligheterna och habitatet för öring.

Det starka sambandet mellan flodpärlmussla och öringungar gör att vid habitatrestaurering bör samma åtgärder som gynnar öringungar kunna användas, t.ex. med fokus på vattendjup på 0,2–0,4 m och en medelvattenhastighet på 0,25–0,75 m/s, med fokus på området 0,2–0,4 m/s (Hastie m.fl. 2000; Degerman m.fl. 2009; Moorhens och Killeen 2014). Här vore det dock intressant med en närmare utvärdering av genomförda biotopvårdsåtgärder, med speciellt fokus på hur man gynnar habitatet för just unga musslor, dels på lokalen och dels inom avrinningsområdet.

4.1.2 Habitatstorlek och konnektivitet

En art kan sägas vara beroende av habitat av en viss storlek, med en viss kvalitet och som har kontakt med liknande habitat. Strömhabitat är öar i det fragmenterade vattenlandskapet, vilket troligen direkt mest påverkar öring (Törnblom m.fl. 2017). Flodpärlmusslan är ju en relativt stationär organism och kanske som individ kräver en liten yta strömhabitat, vilket indikeras av att sektionsstorlek, som är ett mått på fragmenteringsgrad, inte visade signifikant effekt på flodpärlmusslans rekrytering. Troligtvis beror detta på att habitatets rumsliga storlek inte spelar någon roll när man är en relativt fastsittande art. Denna faktor bör alltså inte påverka flodpärlmussla direkt, utan i så fall indirekt genom att öringen missgynnas. Om öringens habitat delas upp i för små fragment kan det leda till att metapopulationsdynamiken (påfyllnad av individer från närliggande habitat) försämras eller att genutbytet med andra populationer blir för litet. Öring har ett tydligt påvisat krav på storleken av sitt habitat och gynnas dessutom av tillgång till flera strömhabitat inom sin sektion, dvs. det område som begränsas av dammar (Törnblom m.fl. 2017). Det innebär indirekt att konnektivitet är viktigt för flodpärlmusslan. Detta kan ju vara en del av förklaringen till att uppströms dammar var så negativa för rekrytering av flodpärlmussla.

Dammarna utgör också oftast definitiva hinder i vattendragets longitudinella riktning. Spridningskorridorerna mellan lämpliga habitat i vattendraget försvinner och avståndet till nya habitat blir ”oändligt”. Ibland sker störningar i organismers

livsmiljöer så att de försvagas eller lokalt utrotas. Ibland behövs inga mänskliga störningar för lokal extinktion utan extrema väder- och flödesförhållanden kan leda till utdöende. Då krävs det att det finns en fungerande konnektivitet mellan habitat så att arterna kan förflytta sig och återkolonisera. I små vatten är det ofta en balans mellan invandring och utdöende (Tonn och Magnusson 1982), något som kan ha förstärkts genom fragmenteringen av vattendrag då många fler isolerade områden skapats. Utan ett dämme hade spridning hypotetiskt kanske kunnat ske och utdöende hade kunnat undvikas. Säkert är dock att dammar avsevärt reducerar tillgången på strömhabitat genom överdämning och vattenreglering och definitivt hindrar potentiell spridning till dessa.

I de fall då en damm är artificiellt tillskapad på en helt ny plats i vad som tidigare var ett intakt vattendrag kan detta innebära att man etablerar normalt sjölevande arter i ett tidigare strömmande vattendrag. Därmed skapas ett dubbelvt vandringshinder för värdfisken öring, dels det fysiska dämnet, dels ett stort habitat med rovfiskar så som gädda (Degerman m.fl. 2013c).

4.1.3 Dammar och sjöar

Dammförekomster visar sig i vår analys ha inverkat negativt på rekrytering hos musselbestånd som ligger inom 5 km nedströms. I samma modeller kan man se att sjöar, oavsett storlek och avstånd, är odelat positiva för rekryteringen. Dock fanns det i materialet väldigt få provlokaler utan sjö uppströms (Figur 8), vilket också talar för att förekomst av sjöar uppströms är viktiga för själva utbredningen. Detta tyder på att det inte är det stora lugnvattnet i sig, alltså det dämnda vattnet eller sjön, som inverkar negativt på flodpärlmussla. Den negativa påverkan måste vara kopplad till det fysiska dämnet eller hur utgående vatten regleras.

Eftersom avstånd till dammar var signifikant för att förklara brist på föryngring tillsammans med flera andra faktorer vars effekt också beaktats i analyserna förefaller denna effekt av dammar att vara stark. I den första modellen (se avsnitt 3.2.3) inkluderades ju även klimat, latitud, longitud och altitud för att kunna utesluta att den observerade effekten av dammar och/eller sjöar inte indirekt berodde på naturliga gradienter i landet.

Kraftverk och dammar ger en hydrologisk påverkan av vattendraget. Generellt anses att vattenkraftutnyttjande kan vara en viktig faktor bakom svaga populationer av stormusslor (Ziuganov m.fl. 1994; Strayer 2008). I många av de ingående vattendragen handlar det om dammar med en viss magasinering under året för nedströms kraftverk, eller strömkraftverk utan nämnvärd potential att magasinera vatten längre tid. Däremot kan många dämmen vid strömkraftverk korttidsregleras, t.ex.

genom att strypa vattenföringen nattetid och köra dagtid, kanske under några få timmar. Vid en studie i Bergslagen bedömdes av länsstyrelserna att 40 % av 310 elfiskelokaler var starkt regleringspåverkade med nolltappning och/eller korttidsreglering (Degerman m.fl. 2013b). Detta kan innebära att vattenflödet avstannar nedströms, till skada för både flodpärlmussla (Clements m.fl. 2016) och öring (Degerman m.fl. 2013b). Korttidsreglering anses generellt ge minskad artförekomst och reducerade tätheter av bottenfauna (Cushman 1985; Englund och Malmqvist 1996; Arnekleiv m.fl. 1997; Englund m.fl. 1997).

Studier i Skottland visar att rekryteringen hos flodpärlmussla lyckas bäst klimatiskt ”våta år” (Hastie m.fl. 2003), dvs. rimligen år med ringa perioder med låg vattenföring. I ett reglerat vatten accentueras de klimatiska effekterna under torrår eftersom effekten av vattenregleringen blir mer påtaglig. När vattenflödet minskar tvingas de unga musslorna, som de första åren lever nedgrävda i sedimenten, att krypa närmare substratytan för att få både tillgång till föda och syre (Clements m.fl. 2016). Om då vattnet plötsligt släpps på, för att till exempel generera vattenkraft, riskerar många unga musslor att spolras bort. På så sätt kan återkommande reglering av flödena uttömma vattendraget nedströms på unga musslor. Successivt kryper de unga musslorna upp för att sedan efter hand exponeras för högre flöden. Reglering av vattendrag kan också orsaka förändringar i bottensubstratet (kompaktering) nedströms vilket kan försvåra för flodpärlmusslornas rekrytering (Addy m.fl. 2014).

Detta med höga flöden under ”våta år” är även viktigt för att rensa bort fint sediment ur bottenarna, vilket gynnar överlevnaden hos unga stormusslor (Payne och Miller 2000; Hastie m.fl. 2003). Då handlar det om naturliga höga flöden och inte om abrupta förändringar av flödesmängden som vid korttidsreglering. Men även naturliga höga flöden kan spola flodpärlmusslor nedströms (Hastie m.fl. 2001), och att då kunna återvända till rätt lokal med hjälp av öring är en förutsättning för att inte musslorna till slut skall hamna nere i ett område med sämre habitat. Glochidierna är flodpärlmusslornas vandrings- och spridningsstadium, via värdfisken behåller musslorna sin plats i lämpliga habitat. Om korttidsregleringen negativt påverkar öring (Degerman m.fl. 2013b) försvinner denna musseltransport.

Det finns ytterligare möjliga konsekvenser av dammar, t.ex. att den stora ytan kan ge förhöjda vattentemperatur nedströms sommartid som kan påverka faunan negativt (Lessard och Hayes 2003). Men eftersom vi inte hade motsvarande effekt av sjöar, som också påverkar nedströms vattentemperatur, är detta troligen inte en viktig mekanism för att förklara avsaknad av rekrytering hos flodpärlmussla.

4.1.4 Kärnområden och randpopulationer

Ekologisk resiliens är ett systems förmåga att ”buffra” mot yttre störningar och behålla basala funktioner, strukturer och processer trots störning. Ju högre resiliens desto större förmåga att motstå störningar. Randpopulationer (engelska: fringe populations eller marginal populations) är populationer som lever i de perifera delarna av den ekologiska utbredningen och således under ”suboptimala miljöbetingelser”. Randpopulationer utmärks av att de fluktuerar i storlek och lider större risk för utdöende (Soule 1973).

Som förväntat hade randpopulationer sämre rekryteringsframgång än populationer i kärnområdet (Figur 13 och Tabell 2). Notera att våra randpopulationer inte strikt är systematiskt utplacerade, t.ex. sydliga eller på annat sett geografiskt perifera populationer, utan är sådana populationer som var lågt predikterade enligt vår modellering av sannolikhet för förekomst. Det fanns randpopulationer spridda över landet och inom utbredningsområdet - alltså populationer som lever på gränsen av de sannolikt bästa ekologiska betingelserna. Det kan därför vara problematiskt att identifiera randpopulationer på en karta. Ett sätt att hantera detta är, som vi gjort i föreliggande studie, att anpassa en artutbredningsmodell utifrån artens krav på miljön och utifrån denna identifiera ekologiskt perifera och potentiellt känsliga populationer.

Analysen av förekomst visar också ett antal områden som har hög sannolikhet för förekomst av flodpärlmussla och där det också finns rekryterande bestånd; kärnområden (värdekärnor/värdestrakter). Vi har inte arbetat vidare med identifieringen av dessa områden, men kartmaterialet är detaljerat och kan distribueras till intresserade länsstyrelser.

4.1.5 Klimatet och klimatförändringar

I vår modell ökade sannolikheten för förekomst av flodpärlmussla med både lägre temperaturer kallaste månaden och varmare temperaturer varmaste månaden, vilket tyder på att flodpärlmussla gynnas av ett inlandsklimat. Att lägsta temperaturen den kallaste månaden (den näst viktigaste variabeln) visade så pass stark effekt kan bero på att kalla områden i större grad eller i längre perioder har marktjäla som fixerar marken. Sålunda hindras sediment från att rinna ut i vattendragen under den period där växterna inte fixerar och stabiliserar jordarna. Sediment och igenslamning av botten har tidigare visats vara ett hot för flodpärlmusslor (Geist 2010; Leitner m.fl. 2015).

En möjlighet som vi har, men inte utnyttjat, är att studera den potentiella effekten av framtida klimatförändringar. Digitala data finns tillgängliga i form av predikterad lufttemperatur i olika framtidsscenario (avsnitt 2.1.2). Man kan ju redan idag se att

flodpärlmusslans utbredning är fokuserad i landets mellersta och norra delar (Figur 10). Många arter flyttar sina utbredningsgränser norrut och till högre altitud i takt med ett varmare klimat (Wilson m.fl. 2005; Hickling m.fl. 2006). I förekomstmodellen fanns det en positiv effekt av lufttemperatur på artens förekomst, som dock klingade av vid just cirka 25 °C (Figur 9), dvs. vid den vattentemperatur som angetts som en övre gräns för arten i Skottland (Hastie m.fl. 2003). Vi anser dock att flodpärlmusslans övre temperaturgräns är en faktor också påverkas av populationens lokala anpassning. Det är därför svårt att sätta fixa värden. Det vore intressant att se studier av temperatur för överlevnad, reproduktion respektive somatisk tillväxt för musslor i Skandinaviska bestånd. Troligen är det också så att den övre gränsen för tolererbar vattentemperatur är lägre för värdfiskarna öring och lax (Hastie m.fl. 2003; Elliott och Elliott 2010) än för musslorna, varför fokus bör läggas på dessa arter där relativt mycket är känt (op. cit.). Tillförlitliga storskaliga modelleringar av effekter av klimatförändringar kan nog inte göras utan att ta hänsyn till dessa processer och bör ändå beaktas med försiktighet om inte successiv anpassning hos populationerna kan beaktas.

4.1.6 Modelleringsarbetet

Att använda modelleringsverktyget MaxEnt är ett bra sätt att angripa en situation där man i huvudsak har uppgifter om förekomst av en art, men saknar uppgifter om var den inte finns. Vi har valt att applicera modellen restriktivt för att inte riskera överfitting (se Figur 9), dvs. att olika påverkansfaktorers responskurvor blir väldigt komplexa. Använder man grundinställningarna för MaxEnt så erhålls generellt situationer med, för en biolog, orealistiska och i många fall multimodala (dvs. flera toppar) responskurvor med skarpa svängningar av responsen mitt i en typisk successiv gradient eller normalfördelningsformad kurva. Dessa högligen variabla responskurvor som ibland presenteras (ex. Lois m.fl. 2015) är troligen inte bara en effekt av biologisk respons utan också en effekt av tillgång till och variationen i indata. Overfitting ger modeller med hög förklaringsgrad, men i vår mening med lägre trovärdighet. I förekomstmodellen beaktade vi hur frekvent man undersöker vattendrag i olika delar av landet. Genom att använda SERS och Musselportalen för att skapa ett slags medelvärde av provtagningsintensitet har vi radikalt minskat effekten av undersökningsjävn/"sampling bias" (Dudík m.fl. 2005; Phillips m.fl. 2009; Elith m.fl. 2011; Merow m.fl. 2013).

Med det angreppssätt vi använt skulle vi ha kommit längre med till exempel uppgifter om bara så enkla saker som årtal när dämmena upprättades och hur reglering sker, men naturligtvis också data på vattenkvalitet. När det gäller vattenkvalitet så är det ett väldigt omfattande arbete att sammanställa detta på ett relevant sätt för

de olika populationerna och vattendragen. Det som var möjligt var att extrahera uppgifter om värdfisken öring. Den påverkas ju också av vattenkvaliteten och får på så sätt vara en grov proxy (ombud, ersättningsvariabel) för vattenkvalitet (och mycket annat som är gynnsamt för öring). Dock är öringen tåligare för lågt pH än flodpärlmusslan verkar vara (Erik Petersson opubl.) och finns även i kalk- och fosforrika vatten (Figur 10). Ett mått på åtminstone försurningstrycket hade varit önskvärt, men vi har inte lyckats få tag på ett sådant kartlager för Sverige som var av tillräcklig upplösning.

Genom det datalager vi själva skapade med områden med lerjordar och ett kalkberggrund har vi i stor utsträckning också fångat upp områden med höga fosforvärden, något som tidigare visats vara negativt korrelerat till flodpärlmussla (Degerman m.fl. 2009). Återigen har vi därmed använt en proxy för vattenkvalitet. Det visade sambandet var negativt, dock bidrog variabeln väldigt lite till modellens totala förklaringsgrad (1,1 %) vilket gör att visat samband inte skall övertolkas. När det gäller uppgifter om dämmenas reglering saknas i princip uppgifter eftersom många anläggningar drivs utan tillstånd, och när väl tillstånd finns så är tillsynen av villkoren eftersatt. Vill vi ha en kvantifiering av hur mycket av effekten av dämmen på flodpärlmusslas rekrytering beror av bristande konnektivitet respektive vattenreglering måste vi välja ut ett fåtal vatten med kända förhållanden. Då blir möjligen antalet objekt för få för att detektera statistiska samband, men den tydliga signalen av negativ respons av dammar bör vara möjlig att detektera i ett material av måttlig storlek (gissningsvis en tredjedel av det vi använt).

En mycket viktig negativ faktor för unga musslor har visats vara höga mängder finsediment i bottarna (Geist 2010; Leitner m.fl. 2015). Detta har vi inte beaktat här, men det hade varit möjligt att med GIS titta på markanvändning i vattendragens närområde (ex. Degerman m.fl. 2013a; Österling och Högberg 2014). Problemet är att markanvändningen förändras över tid, t.ex. av hyggen, och rekryteringen hos vissa populationer försvunnit flera tiotals år sedan. För att få en pålitlig analys bedömde vi att det skulle krävas för mycket arbete inom tidsramarna för detta uppdrag, varför vi fokuserade på konnektivitet, dammar, sjöar och vattendragets lutning.

Slutligen predikerade vi förekomst av flodpärlmussla i ett nätverk av pixlar över hela Sverige, rakt över land och vatten. Troligen hade resultaten av analysen av förekomst inte skilt mycket beroende på om vi arbetat i pixlar enbart i vatten eftersom vi inkluderade öring i analysen av förekomst och därmed ändå "höll oss i vattnet". Vid analys av rekrytering höll vi oss till avrinningsområden och använde Rivex för att hålla oss enbart till vattenmiljöer, i ett nätverk. Att arbeta avrinningsområdesvis vid analysen av rekrytering är vad som rekommenderas eftersom flodpärlmusslan påverkas av hela avrinningsområdet uppströms (Hauer 2015; Horton m.fl. 2015).

4.1.7 Relevans för dagens åtgärdsarbete

Vi ser flera möjligheter att använda denna analys i det framtida arbetet med att stärka populationerna av flodpärlmussla:

- Vi vet att randpopulationer oftare saknar rekrytering och vi kan peka ut var de finns vilket gör att vi kan sätta in åtgärder där det troligen finns störst behov.
- På samma sätt som vi har identifierat randpopulationer framgår också värdekärnor där det finns gott om reproducerande populationer och öring. Här finns därmed delar av underlag för skötselplaner och vid behov reservatsbildning.
- Det finns ett antal områden där vi predikterat hög sannolikhet för förekomst av flodpärlmussla, men där inga musslor påträffats. Kanske är det dags att inventera dessa?
- Man borde fundera på varför populationer inom det bästa predikterade området för förekomst av arten, utan dammar och med gott om öring kan sakna rekrytering.
- Det finns många möjliga åtgärder beroende på den lokala situationen men att alltid beakta dammar uppströms och tätheter av öring i området är viktigt. Att även arbeta med position i avrinningsområdet är nödvändigt enligt vår analys.
- Att återskapa vandrande öringbestånd där sådana funnits har mycket hög prioritet!
- Våra resultat och litteraturgenomgången indikerar att vattenreglering nedströms dammar har verkat negativt på flodpärlmussla. Finns det flodpärlmussla måste tillstånd finnas för vattenreglering, en anpassning införas och tillsyn ske.
- Sjöar är bra för rekrytering av flodpärlmusslor.
- Slutligen, betänk att detta är analyserat efter de inventeringsmetoder vi har nu och det innebär att vi är begränsade till små vattendrag och vadbara djup. Kanske finns det fler musslor där ute? Cyklop på!

5 Referenslista

- Addy, S., Cocksley, S.L and Sime, I. (2014). Impacts of flow regulation on freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) habitat in a Scottish montane river. *Science of the Total Environment* 475: 155-155.
- ArtDatabanken SLU Uppsala (2015). Rödlistade arter i Sverige 2015, 590 s.
- Arnekleiv, J.V., Hellesnes, I., Lindström, E.A. och Bongard, T. (1997). Vannkvalitet, begroing og bunndyr i Nea 1993–1995. Del II. Forholdene etter regulering. Vitenskapsmuseet Rapport Zoologisk Serie 1997-10. 46 s.
- Austin, M. (2007). Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling*, 200(1–2):1–19.
- Bohlin, T., Pettersson, J. and Degerman, E. (2001). Population density of migratory and resident brown trout (*Salmo trutta*) in relation to altitude: evidence for a migration cost. *J. Anim. Ecol.* 70:112-121.
- Clements, E., Thomas, R. and Adams, C. (2016). Freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) host choice and behavioural responses to changes in flow regime. Abstract Ur: 11th International Symposium on Ecohydraulics (editorer Webb, Costelloe, CasasMulet, Lyon & Stewardson).
- Cosgrove, P., McInnes, N., Dolby, S., m.fl. (2017). Forest management and freshwater pearl mussels – a practitioners' perspective from the north of Scotland. *Scottish forestry* 71(1):14-21.
- Cushman, R.M. (1985). Review of ecological effects of rapidly varying flows downstream from hydroelectric facilities. *North American Journal of Fisheries Management* 5:330–339.
- Degerman, E., Alexanderson, S., Bergengren, J., Henrikson, L., Johansson, B.-E., Larsen, B. M. och Söderberg, H. (2009). Restaurering av flodpärlmusselvatten. WWF Världsnaturfonden, Solna.
- Degerman, E, K. Andersson, H. Söderberg, O. Norrgrann, L. Henrikson, P. Angelstam and Törnblom, J. (2013a). Predicting viable populations of freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera* L.) using instream and riparian zone land cover data. *Aquatic conservation*. 23:332-342.
- Degerman, E., Andersson, M., Petersson, E. och Sers, B. (2013b). Bedömning av vattenregleringspåverkan med hjälp av elfiske. Länsstyrelsen i Värmland publikation 23, 20 s.
- Degerman, E., Calles, O, Näslund, I. och Wickström, H. (2013c). Påverkan på strömlevande fisk av anlagda lugnvatten. Underlag till vägledning om lämpliga försiktighetsmått och bästa möjliga teknik för vattenkraft. Havs- och vattenmyndighetens rapport 2013:15, 20 s.
- Dellefors, C. och Dannewitz, J. (2007). Insjööringen i sjön Lygnern – härkomst, förekomst och återkomst. Rapport 2007:75, Länsstyrelsen i Västra Götalands län, 26 s.

- Dudík, M., Schapire, R. E., Phillips, S. J., Ave, P. and Park, F. (2005). Correcting sample selection bias in maximum entropy density estimation, *Small*, 18:323–330 [Online]. Available at <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.85.9052&rep=rep1&type=pdf>.
- Elith, J. and Leathwick, J.R. (2009). Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 40:677–697.
- Elith, J. m.fl. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1):43–57.
- Elliott, J. M. and Elliott, J.A. (2010). Temperature requirements of Atlantic salmon *Salmo salar*, Brown trout *Salmo trutta* and Arctic charr *Salvelinus alpinus*: predicting the effects of climate change. *Journal of Fish Biology*, 77:1793-1817.
- Englund G., Malmqvist, B. and Zhang, Y.X. (1997). Using predictive models to estimate effects of flow regulation on net-spinning caddis larvae in north Swedish rivers. *Freshwater Biology* 37:687–697.
- Englund, G. and Malmqvist, B. (1996). Effects of flow regulation, habitat area and isolation on the macroinvertebrate fauna of rapids in North Swedish rivers. *Regulated Rivers: Research & Management* 12:433–445.
- Geist, J. (2010). Strategies for the conservation of endangered freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera* L.): a synthesis of Conservation Genetics and Ecology. *Hydrobiologia* 644(1):69-88.
- Gosselin, M. P. (2015). Conservation of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) in the river Rede, UK: Identification of instream indicators for catchment-scale issues. *Limnologia* 50: 58–66.
- Grundelius, E., Eriksson, M. O. G., Henrikson, L., Svensson, M., Bergengren, J., Norrgrann, O. och Söderberg, H. (1994). Artfaktablad: Flodpärlmussla. *Margaritifera margaritifera*. ArtData-banken.
- Hastie, L. C., Boon, P.J. and Young, M.R. (2000). Physical microhabitat requirements of freshwater pearl mussels, *Margaritifera margaritifera* (L.). *Hydrobiologia* 429(1-3):59-71.
- Hastie, L.C., Boon, P.J., Young, M.R. and Way, S. (2001). The effects of a major flood on an endangered freshwater mussel population. *Biological Conservation* 98:107-115.
- Hastie, L. C., Cosgrove, P.J., Ellis, N. and Gaywood, M.J. (2003). The threat of climate change to freshwater pearl mussel populations. *Ambio* 32(1):40-46.
- Hauer, C. (2015). Review of hydro-morphological management criteria on a river basin scale for preservation and restoration of freshwater pearl mussel habitats. *Limnologia* 50:40–53.
- Henrikson, L. och Söderberg, H. (2017). Åtgärdsprogram för flodpärlmussla *Margaritifera margaritifera*. Havs- och vattenmyndigheten. Under tryckning.
- Hickling, R. Roy, D.B., Hill, J.E.W., Fox, Z and Thomas, C.D. (2006) The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology* 12:450–455.
- Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones and Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Hijmans, R.J. and Elith, J. (2017). Species distribution modeling with R Introduction. October, p.71. Available at: <ftp://cran.r-project.org/pub/R/web/packages/dismo/vignettes/sdm.pdf>.
- Horton, M., Keys, A., Kirkwood, L. m.fl. (2015). Sustainable catchment restoration for reintroduction of captive bred freshwater pearl mussels *Margaritifera margaritifera*. *Limnologia* 50:21-28.

- Leitner, P., Hauer, C., Ofenböck, T. m.fl. (2015). Fine sediment deposition affects biodiversity and density of benthic macroinvertebrates: A case study in the freshwater pearl mussel river Waldaist (Upper Austria). *Limnologia* 50:54-57.
- Lois, S., Cowley, D.E., Outeiro, A. m.fl. (2015). Spatial extent of biotic interactions affects species distribution and abundance in river networks: the freshwater pearl mussel and its hosts. *Journal of Biogeography* 42(2):229-240.
- Lessard, J. L. and Hayes, D. B. (2003). Effect of elevated water temperatures on fish and macroinvertebrates communities below small dams. *River Research and Applications* 19:721-732.
- Larsen, B. M. (2006). Laks, *Salmo salar* (L.), og ørret, *Salmo trutta* (L.), som vertsfisk for elvemusling, *Margaritifera margaritifera* (L.). – s. 43-44 i: Arvidsson, B. och Söderberg, H. (red.) Flodpärlmussla – vad behöver vi göra för att rädda arten? En workshop på Karlstads universitet. *Karlstad University Studies* 2006:15.
- MacArthur, R. H. and Wilson, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Merow, C., Smith, M.J. and Silander, J.A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography* 36(10):1058–1069.
- Moorkens, E. A. and Killeen, I. J. (2014). Assessing near-bed velocity in a recruiting population of the endangered freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) in Ireland. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* 24(6):853-862.
- Payne, B.S. and Miller, A.C. (2000). Recruitment of *Fusconaia ebena* (Bivalvia: Unionidae) in relation to discharge of the lower Ohio river. *American Midland Naturalist* 144:328–341.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. and Schapire, R.E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231–259.
- Phillips, S. (2008). A Brief Tutorial on Maxent. AT&T Research, pp. 1–38.
- Phillips, S. J., Dud, M., Elith, J., Graham, C. H., Lehmann, A., Leathwick, J. and Ferrier, S. (2009). Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, 19(1):181–197.
- Phillips, S.J., Dudík, M and Schapire, R.E. (2017). Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.0). Tillgänglig från url: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/.
- Popov, I. Y. and Ostrovsky, A. N. (2014). Survival and extinction of the southern populations of freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* in Russia (Leningradskaya and Novgorodskaya oblast). *Hydrobiologia* 735(1):161-177.
- Roos, T. (1981) Salmonids in the Lake Vänern area. Fish Gene pools. *Ecological bulletin* 34:21-31.
- Soulé, M. (1973). The Epistasis Cycle: A Theory of Marginal Populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4(1):165–187.
- Strayer, D. L. (2008). *Freshwater Mussel Ecology*, University of California Press, 204 s.
- Söderberg, H., Karlberg, A. och Norrgrann, O. (2008a). Status, trender och skydd för flodpärlmusslan i Sverige. Länsstyrelsen i Västernorrland, Rapport 2008:12, 81 s.
- Söderberg, H., Norrgrann, O., Törnblom, J., Andersson, K., Henrikson, L. och Degerman, E. (2008b). Vilka faktorer ger svaga bestånd av flodpärlmussla? En studie av 111 vattendrag i Västernorrland. Länsstyrelsen i Västernorrland, Rapport 2008:8, 28 s.
- Taskinen, J., Berg, P, Saarinen-Valtam, M. m.fl. (2011). Effect of pH, iron and aluminum on survival of early life history stages of the endangered freshwater pearl mussel, *Margaritifera margaritifera*. *Toxicological and Environmental Chemistry* 93(9):1764-1777.
- Tonn W.M. and Magnuson, J.J. (1982). Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin lakes. *Ecology*, 63:1149–1166.

- Törnblom, J., Angelstam, P., Degerman, E. and Tamario, C. (2017). Prioritizing dam removal and stream restoration using critical habitat patch threshold for brown trout (*Salmo trutta* L.): a catchment case study from Sweden. *Écoscience*. <http://dx.doi.org/10.1080/11956860.2017.1386523>
- Warren, D. L. and Seifert, S. (2011). Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Society of America* 21(2):335–342.
- Wilson, R.J., Gutierrez, D., Gutierrez, J., m.fl. (2005) Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters*, 8:1138–1146.
- Ziuganov, V., Zotin, A., Nezhin, L. and Tretiakov, V. (1994). The freshwater pearl mussels and the relationships with salmonid fish. VNRIO Publishing house. Citerad i andra hand.
- Österling, M.E. and Högberg, J.O. (2014). The impact of land use on the mussel *Margaritifera margaritifera* and its host fish *Salmo trutta*. *Hydrobiologia* 735:713-720.
- Österling, M.E. and Söderberg, H. (2015). Sea-trout habitat fragmentation affects threatened freshwater pearl mussel. *Biological Conservation* 186:197-203.

6 Tack

Många hängivna personer har svarat för insamling och kvalitetssäkring av de data som använts från de olika databaserna. Ett särskilt tack till Tommy Vennman från AC län som stått för sammanställningen av RUS-databasen för dokumenterade flodpärlmusselförekomster i Sverige. Vi vill speciellt tacka Jakob Bergengren, Lennart Henrikson och Håkan Söderberg för den konstruktiv kritik vi fått på vägen. Tack också till Louise Richter, Linnéuniversitetet, för genomläsning och sunda kommentarer. Havs- och vattenmyndigheten har stött arbetet inom projektet ”Grön infrastruktur” och vi vill speciellt tacka Ursula Zinko som trodde på och stöttade vår idé om att studera storskalig konnektivitet.

