



Arters spridning i en grön infrastruktur – kunskapsöversikt och vägledning för analyser

Håkan Berglund, Sebastian Sundberg, Wenche Eide

Författare

Håkan Berglund, Sebastian Sundberg och Wenche Eide

Tack

Tack till Lena Tranvik och Jonas Sandström som lämnat kommentarer på texten.

Bild

Omslagsfoto: Mikael Svensson, jättepraktbagge *Chalcophora mariana*, Skuleskogen.

Övriga medverkande fotografier anges vid respektive fotografi.

Layout

Katarina Nyberg

Utgivare

ArtDatabanken SLU, Box 7007, 750 07 Uppsala

Rekommenderad citering

Berglund, H., Sundberg, S. & Eide, W. 2018. Arters spridning i en grön infrastruktur – kunskapsöversikt och vägledning för analys. ArtDatabanken Rapporterar 19. ArtDatabanken SLU, Uppsala.

Distribution

Rapporten kan kostnadsfritt laddas ner från: www.artdatabanken.se/artdatabanken-rapporterar/

Kan inte beställas som tryckt version.

Rapporten har delfinansierats av Naturvårdsverket.

Copyright © 2018

Förlag: ArtDatabanken SLU, Uppsala

ISBN: 978-91-87853-35-7 (pdf)

ISSN: 1402-6090

Inledning

Denna rapport innehåller fem kapitel som tillsammans ska bidra med vetenskapligt faktaunderlag och vägledning i olika frågor om arters spridning och spridningsmöjligheter – eller konnektivitet som det också kallas.

I kapitel 1 ges en översikt av hur arbetet med grön infrastruktur kan organiseras och hur kunskap om arters spridning och konnektivitet kan vägas in i analyser.

Kapitel 2 ger en introduktion till facktermer och matematiska modeller som används för att beskriva arters spridning och konnektivitet.

Kapitel 3 och 4 innehåller kunskapsöversikter med fokus på forskningsstudier av djurs, växters och svampars spridning i skog samt i andra terrestra landskapstyper (gräsmarker, våtmarker och fjäll).

I kapitel 5 översätts det som framkommit i kunskapsöversikterna till vägledning om när och hur spridning och konnektivitet bör vägas in i analyser av grön infrastruktur.

Innehåll

1. Hur kan kunskap om arters spridning användas i analys av grön infrastruktur?	6
Sammanfattning.....	6
Syftet med grön infrastruktur.....	7
Mål går före metod.....	7
Det generella arbetsflödet.....	8
Analysers utformning.....	8
Konsekvenser av olika antaganden om spridning.....	9
2. Introduktion till spridning och konnektivitet i grön infrastruktur	11
Sammanfattning.....	11
Termer för spridning och konnektivitet.....	12
Modellarter och landskapskontext.....	14
Spridningens delprocesser och begränsningar.....	14
Metoder för att studera arters spridning.....	15
Spridningsmodeller.....	15
Avstånds begränsad spridning.....	16
Barriärbegränsad spridning.....	17
Vektorbegränsad spridning.....	17
Konnektivitet och mått på arters spridningsmöjlighet.....	17
Konnektivitet som funktion av kvalitet och spridningskällor.....	17
Konnektivitetens effekt på lokala utdöenderisker.....	18
Konnektivitet hos "habitat-patch tracking metapopulationer".....	18
Konnektivitet som funktion av uthållighet över tid.....	18
Aggregering som alternativ term för konnektivitet.....	18
Funktionell konnektivitet och kulturella vektorer.....	18
Djurvektors betydelse för långdistansspridning.....	19
Epi- och endozookori.....	20
Fåglar som vektorer.....	20
Fiskar som vektorer.....	20
3. Skogslevande arters spridning – en kunskapsöversikt	21
Sammanfattning.....	21
Ryggradsdjur.....	22
Däggdjur.....	22
Fåglar.....	22
Grod- och kräldjur.....	22
Insekter och andra leddjur.....	22
Fjärilar (Lepidoptera).....	22
Skalbaggar (Coleoptera).....	23
Övriga insektsgrupper.....	26
Spindeldjur (Arachnida).....	27
Mångfotingar (Myriapoda).....	27

Landsnäckor och sniglar	27
Fröväxter	27
Kryptogamer.....	28
Mossor	28
Lavar	30
Svampar	32
4. Spridning hos arter i gräsmarker, våtmarker och fjäll – en kompletterande kunskapsöversikt	34
Sammanfattning.....	34
Andra förutsättningarna jämfört med skog.....	35
Vindspridningen är mer effektiv i öppna miljöer.....	35
Funktionell konnektivitet är viktig i gräsmarker och våtmarker.....	35
Spridning med djurvektorer är viktig i gräsmarker och våtmarker.....	35
Spridning med vatten är viktig i våtmarker.....	35
Etablering begränsas av miljön och långsam succession i våtmarker.....	35
Spridning i fjällen måste ske i förhållande till naturliga barriärer.....	36
Ryggradsdjur	36
Groddjur	36
Insekter och andra leddjur	37
Fjärilar	37
Steklar	37
Trollsländor (Odonata)	38
Landsnäckor och sniglar.....	38
Fröväxter	38
Kryptogamer.....	38
Mossor	38
5. Värdering av arters spridning vid analys av grön infrastruktur	40
Sammanfattning.....	40
Utgångspunkter och villkor.....	41
Utvärdering och bedömningar.....	41
Arter i skog	41
Arter i våtmarker.....	42
Arter i gräsmarker	43
Arter i fjäll	43
Referenser	48



Utsikt från Kinnekulle över slättlandskapet i Skaraborg. Foto: Johan Samuelsson

1. Hur kan kunskap om arters spridning användas i analys av grön infrastruktur?

Sammanfattning

I detta första kapitel beskrivs arbetsflödet och de generella frågor som man ställs inför vid analys av grön infrastruktur för arter eller livsmiljöer. Det visar att målen och villkoren för grön infrastruktur – bland annat vilka arter och livsmiljöer som står i fokus – måste klargöras innan analysen startar. En grundförutsättning vid analys av grön infrastruktur för arter eller livsmiljöer är att det finns datalager (kartor) över var i landskapet som naturvärdena förekommer. I sällsynta fall finns heltäckande

karteringar. Vanligtvis är man hänvisad till att använda delvisa karteringar eller indirekta mått över var arterna eller livsmiljöerna sannolikt finns. Om målet för analysen är att stärka spridningsmöjligheterna så krävs dessutom kunskap om hur spridningen sker i landskapet. Detta kapitel visar hur moderna analysverktyg kan användas för att analysera datalager (kartor) över naturvärden baserat på kunskap om spridning.

Syftet med grön infrastruktur

Syftet med den gröna infrastrukturen är att bidra till att långsiktigt bevara den biologiska mångfalden och ekosystemtjänster samt säkerställa ekosystemens resiliens, i synnerhet i förhållandet till ett förändrat klimat (M2013/1086/Nm).

Ett sätt att långsiktigt säkra den biologiska mångfalden är att öka överlevnaden och spridningsmöjligheterna för arter generellt, och särskilt för arter vars risk för utdöende ökat sedan deras populationer minskat och fragmenterats. Sammantaget ska urvalet av områden och naturvårdsåtgärder i en grön infrastruktur bidra till att vända populationsutvecklingen genom att bevara områden där arterna redan förekommer samt hjälpa arterna att åter- eller nykolonisera områden så att de kan balansera lokala försvinnanden. Urvalet av områden och naturvårdsåtgärder kommer att ha stor betydelse för hur vi lyckas uppnå detta mål.

Mål går före metod

Utformningen av grön infrastrukturen beror på valet av arter/artgrupper och deras livsmiljöer och på tillgången av data. Därför är det viktigt att målen och villkoren för grön infrastruktur klargörs innan analysen startar. Man behöver bland annat klarlägga vilka arter som är i störst behov grön infrastruktur, vilka livsmiljöer som de behöver och hur deras spridningsprocesser fungerar.

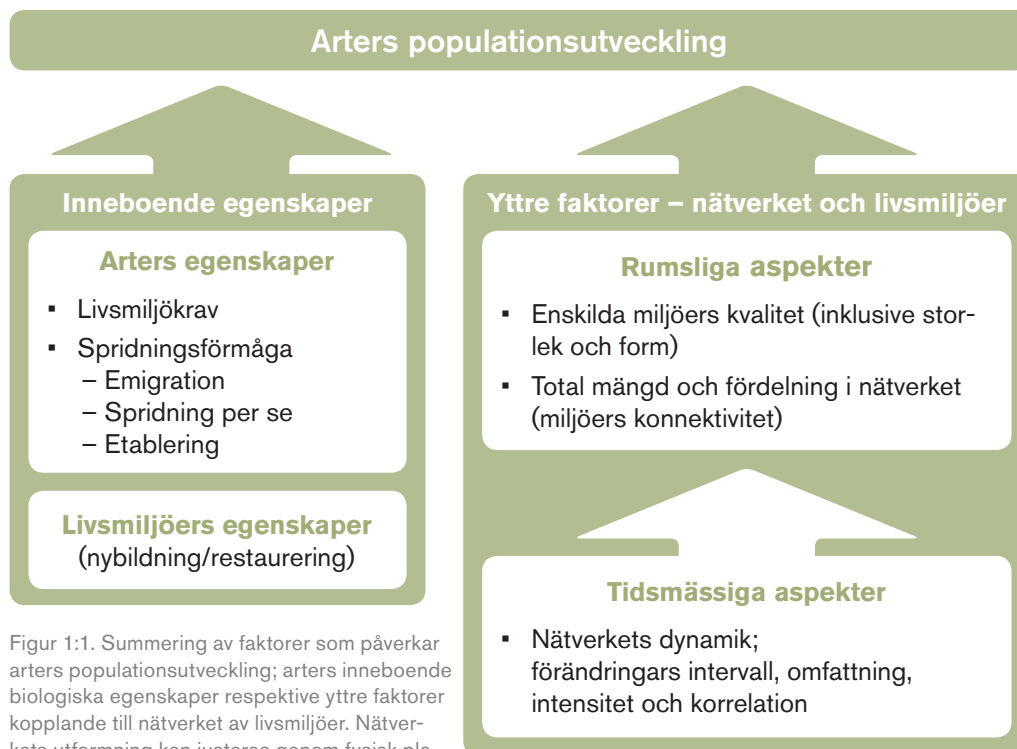
I arbetet med att utveckla en grön infrastruktur gäller det att välja ut områden med passande fysiska och biologiska förhållanden, det vill säga områden med de miljökvaliteter som arter behöver för att överleva och fortplanta sig. Till-

gången på livsmiljöer av lämplig kvalitet kan betraktas som ett ”miljöfilter” som sätter gränser för arters förekomst och populationsutveckling (Wright 2002, Leibold & McPeck 2006, Morlon m.fl. 2009). En viktig åtgärd i detta avseende är att bevara områden där arterna redan förekommer (Hanski 2000, Ranius & Kindvall 2006, Moilanen 2012).

I vissa fall har arter en begränsad förmåga att sprida sig i det aktuella landskapet. Man kan säga att arters populationsutveckling eller förekomst även begränsas av ett ”spridningsfilter” (Hubbel 2001). Urvalet av områden och naturvårdsåtgärder måste då göras med hänsyn till arters förmåga att sprida sig mellan och kolonisera olika platser (Fig. 1:1). Det gäller alltså att även stärka konnektiviteten – arternas spridningsmöjligheter – genom att minska spridningsavstånd och barriärer.

Miljö- respektive spridningsfiltrens betydelse varierar beroende på vilket kontext av arter och landskap som står i fokus (McGill 2003, McGill m.fl. 2006, Myers m.fl. 2013). Viktningen av livsmiljöer av lämplig kvalitet (miljöfiltret) kontra konnektivitet (spridningsfiltret) – och därmed principerna för urvalet av områden och åtgärder – förutsätter därför att vi har kunskap om arters spridningsförmåga i det aktuella landskapet.

Ifall arterna har en närmast obegränsad spridningsförmåga kan urvalet göras enbart utifrån kvalitet (miljöaspekter). Områden och naturvårdsåtgärder med högst kvalitet värderas också högst, väljs ut och lokaliseras i en grön infrastruktur oavsett deras geografiska placering och isolering. I de fall arters spridning är begränsad kommer områden och naturvårdsåtgärder att värderas utifrån både kvalitet och konnektivitet där urvalet av områden och naturvårdsåtgärder blir mer aggregerat och sammanlänkat (Huxel & Hastings 1999, Hanski 2000).



Figur 1:1. Summering av faktorer som påverkar arters populationsutveckling; arters inneboende biologiska egenskaper respektive yttre faktorer kopplande till nätverket av livsmiljöer. Nätverkets utformning kan justeras genom fysisk planering och naturvårdsåtgärder. Modifierat efter Van Teeffelen m.fl. 2012.

Det generella arbetsflödet

Arbetet med grön infrastruktur sker stegvis utifrån de mål som sätts upp (Fig. 1:2). Först sätter man målen. Sedan tar man fram de underlag som behövs för att analysera grön infrastruktur. Det handlar dels om datalager (kartor) som visar arters och livsmiljöers förekomst i landskapet, dels modeller för arters spridning och konnektivitet. Det som i denna rapport avses med spridning är arters förflyttning från en ursprungs-/födelseplats till en ny plats eller omgivning där arten kan reproducera sig. Det avser till exempel inte regelbundna och vardagliga förflyttningar under en djurindivids liv, exempelvis födosök eller revir-/hemområdesrutter som kan kopplas till arters arealkrav. Även detta, det vill säga om målen gäller arters spridning eller mer regelbundna förflyttningar och arealkrav, behöver klargöras innan analysen startar.

Metodiken som utvecklas inom forskningsområdet rumslig naturvårdsprioritering är väl lämpad för senare analys av grön infrastruktur (se exempelvis Snäll m.fl. 2016). Förenklat kan man säga att analysen går ut på att sammanväga och ranka olika områden i landskapet beroende på deras lokala kvalitet/naturvärde (exempelvis i form av förekomst av arter) samt konnektivitet (Fig. 1:3).

I de analysverktyg som utvecklats finns möjlighet att på olika sätt väga in betydelsen av spridning och konnektivitet med hänsyn till kunskap om arterna i fokus och de frågeställningar och villkor som satts upp för analyserna (Moilanen m.fl. 2009, Lehtomäki & Moilanen 2013). Resultatet från analysen är en karta som visar hur områden med olika ranking – så kallad naturvårdsprioritet – är fördelade och eventuellt aggregerade i landskapet. Det kan användas som ett underlag för att välja ut områden och genomföra naturvårdsåtgärder i en grön infrastruktur. Efter hand behöver man följa upp effekterna av urval av områden och naturvårdsåtgärder för att utvärdera och därefter anpassa arbetet med grön infrastruktur (Fig. 1:2).

Analysers utformning

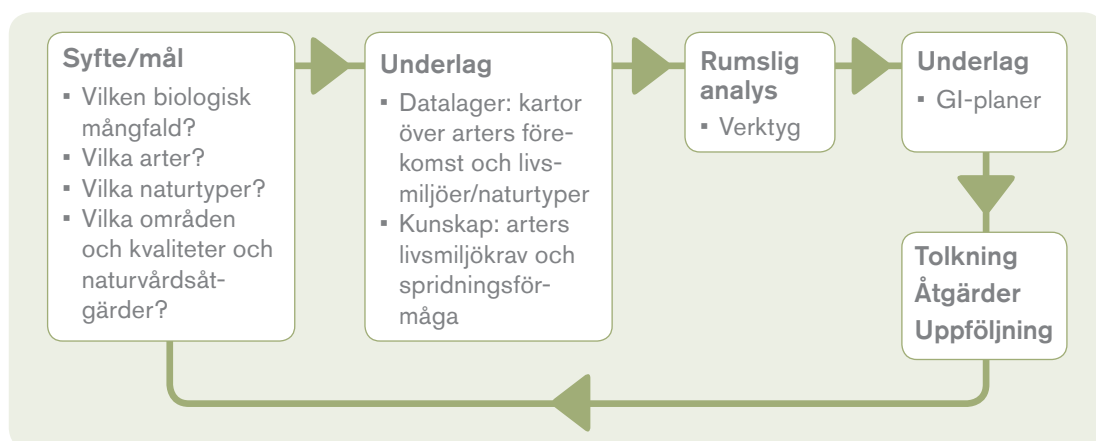
Tillgången på data och kunskap styr analysernas utformning (Fig. 1:3-4). I undantagsfall finns datalager i form av noggranna totalinventeringar av arters förekomst och deras livsmiljöers

kvaliteter. Det som vanligtvis står till buds är datalager över olika indirekta mått – indikatorer – för de naturvärden som står i fokus. Det kan handla om naturtypskarteringar (biotopkartor) där naturtyp/biotop fungerar som indikator för var i landskapet arter och livsmiljöer finns respektive inte finns (biotoper som kategoriska klasser; Fig. 1:4).

I vissa fall kan man producera så kallade prediktionskartor där predikerat värde (förekomstsannolikhet) fungerar som indikator för hur arters förekomst eller livsmiljöers lämplighet kontinuerligt varierar i landskapet (Fig. 1:4). Prediktionskartorna kan till exempel tas fram med hjälp av statistiska modeller som beskriver samband mellan arters förekomst och områdets kvaliteter alternativt olika miljövariabler som karterats i landskapet (se Snäll m.fl. 2016). De statistiska modellerna och därmed prediktionskartorna kan dock konstrueras på flera olika sätt beroende på vilka data och kunskap som finns om analyserade arter och livsmiljöer (Elith & Leathwick 2009).

Förutom modeller över samband mellan förekomst och miljövariabler kan man även bygga modeller som beskriver arealkrav eller andra specifika ekologiska behov hos de arter som står i fokus. Man behöver alltså tänka igenom vilka typer av statistiska modeller och prediktioner som ska användas innan man startar analysen av grön infrastruktur. Dessutom bör man utreda vilken rumslig skala och upplösning som kartlagren och prediktioner måste ha för att man ska kunna svara på de frågor som ställts upp för analysen. Upplösningen på de underlagsdata som används sätter ofta gränser även för upplösningen på analysen.

Notera att det även går att kombinera olika typer av datalager över de arter och livsmiljöer som analyseras. Exempelvis kan prediktionskartor i form av rasterdata användas för beskriva den generella variationen av arters förekomst eller livsmiljöers kvalitet i landskapet. De kan sedan kombineras med andra typer av datalager i analysen, exempelvis vektordata över olika stora områden som kan antas fungera som viktiga spridningskällor (se Fig. 1:5). Man behöver alltså även tänka igenom vilka typer av datalager som ska användas och vilken vikt de olika lagren ska ges i analysen av grön infrastruktur. Beroende på frågeställning kan man även behöva överväga om analyserna ska delas upp geografiskt eller om områden ska viktas olika beroende på om de förekommer i olika bio-/



Figur 1:2. Det generella arbetsflödet för arbetet med naturvård i grön infrastruktur.

västgeografiska regioner. Detta kan bli aktuellt om man exempelvis vill stärka representativiteten och balansera urvalet av områden och naturvårdsåtgärder mellan i olika regioner.

Oavsett vilka typer av datalager som ingår och hur de används i analyserna så ska områdets lokala naturvärde i form av förekomst av arter eller livsmiljöers kvalitet kunna omviktas med hänsyn till konnektiviteten. Därför behövs alltid en relevant modell för konnektivitet som i sin tur utgår från kunskap om spridningen och konnektiviteten hos de arter och livsmiljöer som analyseras (Fig. 1:3-5). De bedömningar som görs i det femte och sista kapitlet i denna rapport ska ge vägledning och bidra med användbar kunskap och information i dessa frågor.

Konsekvenser av olika antaganden om spridning

Resultaten från analyser av grön infrastruktur måste alltid tolkas med hänsyn till den analysmetod och de spridnings-

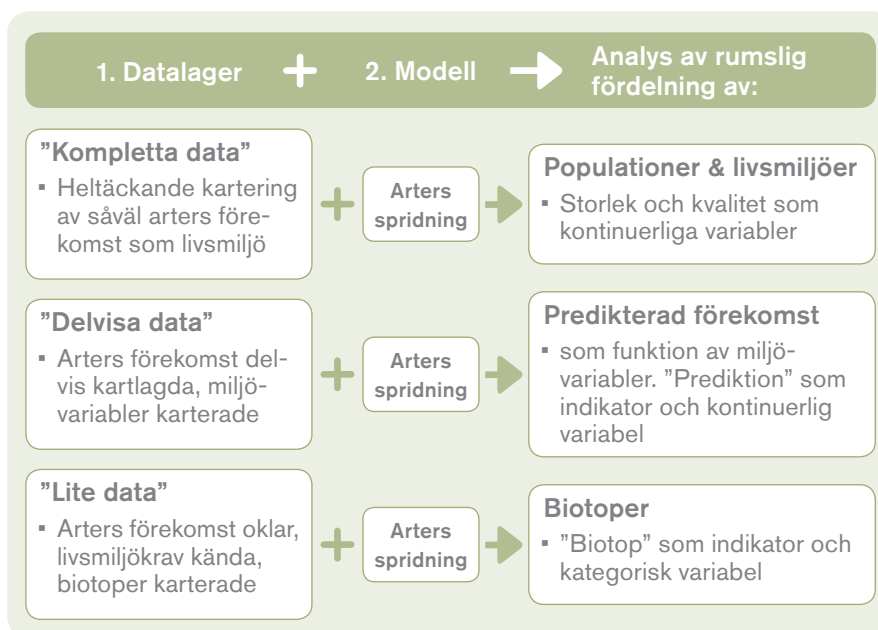
modeller som man väljer att använda. Olika metoder och modeller motsvarar olika antaganden om hur och på vilka skalor som arters spridning sker i landskapet. Till exempel vid så kallade "täthetsanalyser" beräknas mängden artförekomster eller livsmiljö inom koncentriska ytor med en viss radie. Detta görs kring ett antal utspridda punkter i landskapet. Skillnader i täthetsvärden mellan olika punkter kan sedan jämnas ut för att visualisera variationen i täthet i en karta över landskapet. Metoden motsvarar ett antagande om att spridningen från en given punkt är linjär och sker lika effektivt upp till ett visst avstånd (radien), men aldrig längre än det. Punkter i områden med hög kvalitet som är avskilda från andra områden på större avstånd kommer därför att få låga täthetsvärden. Högkvalitativa områden kan alltså förbises i analyser med dessa metoder. Dessutom mäter täthetsanalyser just tätheter och ger ingen sammanvägd skattning av konnektiviteten i landskapet. Resultaten kan således inte användas för att ranka olika områdens naturvårdsprioritet i syfte av att bevara eller förstärka landskapets konnektivitet.



Figur 1:3. Rumslig naturvårdsprioritering utgår från datalager som visar hur förekomsten av de naturvärden i form av arter och livsmiljöer som står i fokus varierar mellan olika områden i landskapet.

Vid analysen omviktas det lokala värdet (förekomst eller kvalitet) baserat på en modell för konnektivitet som i sin tur baseras på kunskap om arters spridning.

Olika områden erhåller olika rankingvärde – en naturvårdsprioritet – som en funktion av dels det lokala naturvärdet, dels konnektiviteten till andra områden i landskapet.

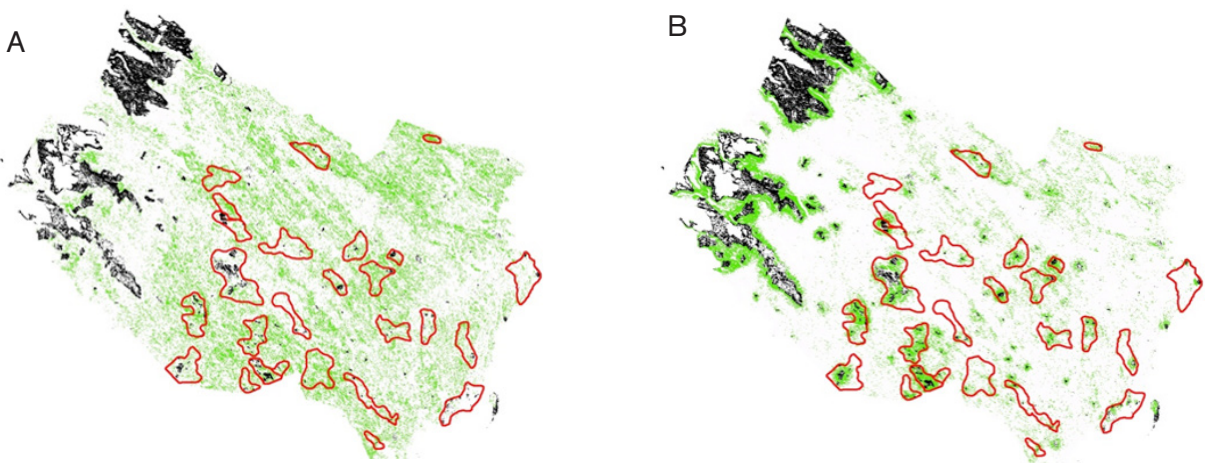


Figur 1:4. Analyser av grön infrastrukturen beror på de datalager och den kunskap som finns att tillgå om de naturvärden i form av arter och livsmiljöer som står i fokus. I undantagsfall finns kompletta data över förekomst. Vanligtvis finns data i form av olika indirekta mått och indikatorer.

Typen av datalager bestämmer vilka aspekter hos arter och livsmiljöer som kan analyseras. Oavsett typ av datalager så förutsätter analyserna att det även finns kunskap och modeller för arters spridning och konnektivitet.

För att hantera dessa typer av problem har forskare utvecklat särskilda analysverktyg för rumslig naturvårdsprioritering (Moilanen m.fl. 2009, Lehtomäki & Moilanen 2013). Med dessa verktyg inkluderas hela landskapet och alla områden i en och samma analys. Beräkningarna av konnektivitet baseras dessutom på relevanta spridningsmodeller; exempelvis att spridningen avtar icke-linjärt med ökat avstånd men att den kan ske med viss sannolikhet även över stora avstånd. Verktygen använder sedan optimeringsalgoritmer för att beräkna enskilda områdens naturvårdsprioritet som en funktion av både lokal förekomst eller kvalitet samt konnektivitet i förhållande till övriga områden i landskapet (Fig. 1:3-4). Verktygen kan dessutom väga in områdets betydelse ur andra hänseenden, exempelvis ekosystemtjänster eller ekonomiska värden, samt även den rumsliga fördelningen av olika hot/påverkan i optimeringsproceduren. Naturvårdsprioriteten kan således optimeras med hänsyn till såväl olika värden hos områden som olika hot/påverkan som finns i landskapet (Lehtomäki & Moilanen 2013¹).

Men även med dessa moderna prioriteringsverktyg och relevanta modeller kan områden med hög kvalitet få låg naturvårdsprioritet och förbises i analyserna om också deras betydelse för landskapets konnektivitet beräknas bli låg. Det finns därför skäl att vid analyser av grön infrastruktur undersöka hur känsliga resultaten är för olika antaganden om arters spridning. Ett sätt är att jämföra resultat från analyser som baseras på antagandet om begränsad spridning med resultat från en analys där man antar att arterna har obegränsad spridning (att endast miljöfiltret begränsar förekomsten; Fig. 1:5). Genom att bestämma områdets naturvårdsprioritet baserat enbart på deras innehåll av arter och livsmiljöer kan man kartlägga var det finns isolerade områden med hög kvalitet i landskapet som faller bort på grund av att de får låg prioritet om man även väger in konnektiviteten. Om man har brist på kunskap om dessa områden och deras potentiella kvaliteter finns det anledning att undersöka dem noggrannare som en del av arbetet med grön infrastruktur.



Figur 1:5. En analys av skog i Västerbotten kan användas för att illustrera skillnaden i resultat beroende på olika antaganden om spridning. Grön färg i bilderna A-B visar de 20 % högst rankade hektarpixlarna (skogsytorna) inom länet enligt en landstäckande rumslig naturvårdsprioritering (Snäll m.fl. 2016). Värdeetraktsgränser (tidigare avgränsade av länsstyrelsen) är röda och skyddade områden är svarta.

I A baseras naturvårdsprioriteringen på data över undersökta arters förekomst i kombination med miljödata (skog och klimat) som syntetiserats genom modellering.

I B baseras naturvårdsprioriteringen på samma data som i A och dessutom antas arterna ha begränsad spridning. Spridningen antas avta icke-linjärt med ökat avstånd från befintliga reservat som i sin tur antas vara viktiga spridningskällor där arterna har stora och livskraftiga populationer.

¹Se även J. Lehtomäkis presentation vid Flora och Faunavårdskonferensen 2016 ([länk](#)).



Garnlav *Alectoria sarmentosa*. Foto: Torbjörn Östman

2. Introduktion till spridning och konnektivitet i grön infrastruktur

Sammanfattning

I detta kapitel ges en introduktion till facktermer (Tabell 2:1) och matematiska modeller för arters spridning och konnektivitet. Spridning definieras som all förflyttning som påverkar genflödet. Det inbegriper allt från fortplantning, emigration eller frisläppande till den fysiska förflyttningen, immigration samt etablering. Kapitlet beskriver några enkla matematiska modeller för arters spridning och hur dessa kan användas för att beräkna arters spridningsmöjligheter – det som kallas konnektivitet. Kapitlet visar att konnektiviteten är en funktion av livsmiljöers mängd och kvalitet, det vill säga det finns ingen konnektivitet utan att det finns viss mängd livsmiljöer av tillräcklig kvalitet. Viktningen av livsmiljöer av lämplig kvalitet kontra konnektivitet – och därmed principerna för analys av grön infrastruktur – förutsätter därför kunskap om arters spridning i landskapet.

Kapitlet klargör att begränsad spridning kan bero inneboende biologiska egenskaper hos arter (exempelvis stationärt levnadssätt eller låg etableringsförmåga), men även på att deras populationer är små och fragmenterade och/eller att spridningen sker långsamt i jämförelse med landskapets och livsmiljöers dynamik. Det kan även bero på brister i vissa funktioner eller processer, det vill säga, kvalitet i landskapet. Exempelvis är spridningsbegränsade fröväxter i gräsmarker mer beroende av en funktionell konnektivitet – spridning via olika kulturella vektorer såsom hötransporter och betesdjur – än en strukturell konnektivitet baserat enbart på de faktiska avstånden eller andra fysiska relationer mellan gräsmarker.

Termer för spridning och konnektivitet

Tabell 2:1.

Begrepp som används för arters spridning och konnektivitet i forskningsartiklar och vetenskaplig litteratur.

Begrepp	Definition
Ekologiskt nätverk	En samling passande livsmiljöer och spridningsvägar (korridorer, klivstenar) som medger fortlevnad av en livskraftig metapopulation (Baguette m.fl. 2013).
Förflyttning	All form av regelbundna och vardaglig förflyttning (rörelser) under en individs liv (födösök, revir-/hemområdesrutter, etcetera). Jämför med "spridning" och "migration".
Klivsten (hoppstenar är synonym)	En eller flera punktvisa strukturer som fungerar som stöd för spridning genom att individer tillfälligt kan etablera sig mellan annars isolerade livsmiljöområden (Haddad 2000).
Kolonisation	Processen då individer av en art immigrerar och lyckas etablera sig på nya platser (är ett resultat av spridningens olika delprocesser, se "Spridning")
Konnektivitet	Ett generellt mått på i vilken utsträckning som ett givet landskap ger en enskild art möjlighet att sprida sig mellan olika platser med livsmiljöer (Haddad 2000). <i>Funktionell konnektivitet</i> avser mått som sammanväger landskapets fysiska struktur med en organisms sätt att reagera på denna struktur. Måttet beaktar en organisms beteendemässiga (spridningsbiologiska) respons till enskilda livsmiljöers egenskaper (kvalitet, ytstorlek, form, kant/avgränsning), men även till hela landskapets rumsliga struktur/konfiguration inklusive tillstånd och processer i livsmiljöernas mellanrum (matrix). <i>Strukturell konnektivitet</i> baseras uteslutande på de fysiska relationerna mellan livsmiljöer i termer av avstånd eller spridningsvägar (korridorer, hoppstenar). Måttet är ytterligare en förenkling som bortser från att arter reagerar olika på landskapets struktur inklusive tillstånd och processer i matrix. Denna typ av mått är vanligast i analyser och forskning.
Korridor	Linjär, sammanhängande struktur som arter kan utnyttja för att sprida sig mellan annars isolerade livsmiljöer (Haddad m.fl. 2003).
Landskap	Ett större landområde som innehåller flertalet avskilda och distinkta strukturer/ytor med livsmiljöer för en eller flera olika arter. Vanligtvis avses områden på någon kvadratkilometer eller större skala som omfattar flera typer av livsmiljöer fördelad på flera platser (Van Dyke 2007).
Livsmiljö	Miljön där en viss art kan överleva, det vill säga de miljöförhållanden och resurser som behövs för att arten ska kunna förekomma inklusive överleva och fortplanta sig i ett område (Hall m.fl. 1997). Livsmiljöns <i>kvalitet</i> avser miljöns förmåga att upprätthålla förhållanden och resurser som är lämpliga för individers eller populationers fortlevnad (Hall m.fl. 1997, Dennis m.fl. 2003).
Matrix	I metapopulationsteori avses alla strukturer/ytor i landskapet som inte är livsmiljö för arten i fokus (Hanski 1998).

Metapopulation	<p>Ett system med lokala populationer i diskreta ytor av livsmiljö som samspekar med varandra genom spridning av individer i matrixen (Hanski 1998 & 1999). Sådana system buffras på större skala mot utdöende genom spridning (genflöde) mellan lokala populationer, minskad lokal utdöendehastighet eller återkolonisation efter lokalt utdöende.</p> <p>Termen "<i>habitat-patch tracking</i>" saknar lämplig svensk översättning, men används för arter som utnyttjar temporära och ibland kortlivade livsmiljöer. De dör ofta ut lokalt därför att miljön går förlorad och behöver därför kontinuerligt sprida sig till nya platser där passande miljöer uppstår (Snäll m.fl. 2003, 2005).</p>
Migration	<p>Avser processer då individer av en art sprider sig in över och koloniserar nya områden (arten ökar/förändrar sin utbredning). Säsongsvis migration avser populationers regelbundna förflyttning över stora avstånd (exempelvis flyttfåglar; Dingle & Drake 2007). Jämför med "spridning" och "förflyttning".</p>
Spridning	<p>All förflyttning av individer eller spridningskroppar från ursprungs-/födelseplatsen till en annan plats eller omgivning där arten kan reproducera sig, det vill säga all förflyttning som påverkar det rumsliga flödet av gener på från en generation till en annan (över en tidskala av en generation). Omfattar delprocesserna (1) fortplantning, emigration eller frisläppande, (2) den fysiska förflyttningen – spridningen <i>per se</i> – samt (3) immigration och etablering (Ronce 2007). Jämför med "förflyttning" och "migration".</p>
Spridningsbegränsning	<p>I ett givet landskap har en art begränsad förmågan eller sannolikhet att kolonisera miljöer där förhållanden är lämpliga för dess etablering och tillväxt. Det kan bero på inneboende begränsningar i någon eller flera delar av artens spridningsprocess (se <i>Spridning</i>), men även på att artens populationer och livsmiljöer är små och fragmenterade och/eller att dess spridning sker långsamt i jämförelse med landskapets och livsmiljöers dynamik (Fig. 2:1 och 2:2).</p>
Spridningsfunktion	<p>En matematisk funktion för att beskriva en arts spridningsprocess och hur sannolikheten för kolonisation varierar i förhållande till olika rumsliga och tidsmässiga aspekter (exempelvis avstånd; Nathan m.fl. 2012).</p>
Spridningskropp (diaspor)	<p>En arts spridningsenhet. Kan utgöras av frön, sporer, vegetativa delar, ägg, larver, vilostadier etcetera. Används vanligen för organismer med passiv spridning, exempelvis fröväxter och kryptogamer.</p>
Spridningskälla	<p>Miljöer där en arts fortplantning och tillväxt överstiger dess lokala förluster och varifrån individer eller spridningskroppar sprids och emigrerar till andra platser (Pulliam 1988, Hanski 1998 & 1999).</p>
Vektor (spridningsvektor)	<p>Ett medium som sprider en art. Kan utgöras av fysikaliska fenomen som vind eller vatten, eller andra organismer som olika djur. Även människan kan fungera som spridningsvektor då individer eller spridningskroppar följer med i olika transporter som sker i landskapet.</p>

Modellarter och landskapskontext

Det finns stora skillnader mellan hur arter inom olika organismgrupper sprider sig. En arts spridnings sätt och förmåga tillhör dess inneboende egenskaper eller karaktärer. I dagsläget vet vi ganska lite om de flesta enskilda arters spridningsförmåga. Vår kunskap bygger till stor del på studier av ett mindre antal arter. De mest studerade arterna fungerar därmed som "modellarter" för hur spridningsförmågan kan variera mellan olika arter inom olika organismgrupper (se exempelvis kärldväxternas kategorisering av Vittoz & Engler 2007), men även i olika typer av livsmiljöer, landskap och biogeografiska regioner (exempelvis spridning av arter i boreala och kontinentala skogliga livsmiljöer).

Arter kan troligtvis spridas relativt snabbt på stor skala under gynnsamma förhållanden. Exempelvis tyder historiska data på att trädarter migrerat relativt snabbt över stora avstånd efter senaste istiden. Om migrationen antas ha skett från sydliga refugieområden indikerar C^{14} -daterade fossil (pollen, makrofossil, träkol) från olika platser i Europa att vindspridda trädarter som björk, gran, tall och al spridit sig snabbare (225–540 m/år) än djurspridda arter som ek och bok (130–220 m/år). Mest troligt var migrationshastigheterna klart lägre (100–200 m/år) eftersom spridning även förekom från isolerade nordliga utpostslokaler (Birks & Willis 2008, Feurdan m.f. 2013). Det motsvarar likväl genomsnittliga maximala spridningsavstånd från 1 km upp till drygt 5 km om man räknar med att träden reproducera sig redan vid 20 års ålder. Detta är avsevärt större avstånd än vad som har observerats empiriskt i fält eller experimentellt då majoriteten frön landar i närheten och sprids sällan längre bort än ett par hundra meter från föräldraträdet (Vittoz & Engler 2007).

En möjlig förklaring är att arters spridning i landskap med en etablerad artsammansättning och struktur är svårare och måste ske stegvist över korta avstånd. Exempelvis hämmas

växtarters etablering på be vuxna platser av konkurrens och predation (Björkman & Bradshaw 1996, Clarke m.f. 2007). I moderna landskap kompliceras situationen ytterligare av att vår markanvändning och annat brukande begränsar arters populationsstorlekar samt mängden och fördelningen av lämpliga livsmiljöer över tid.

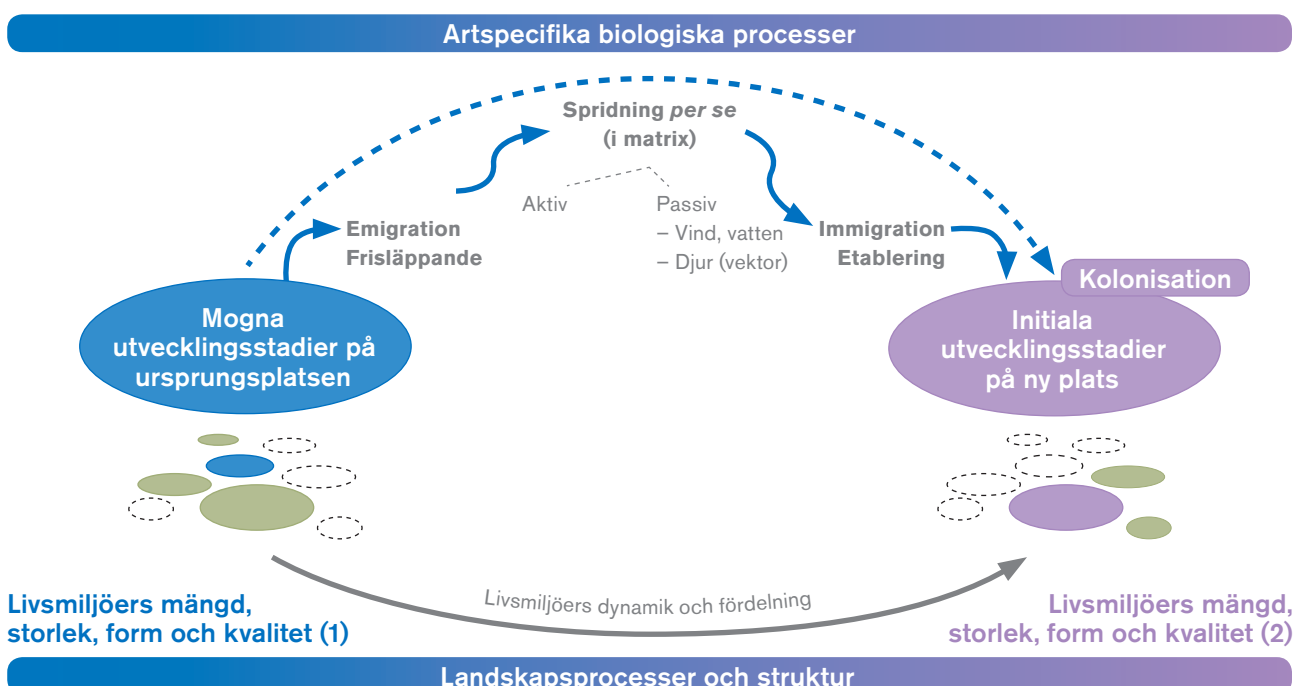
I kapitel 5 listas en rad olika kontext av arter och livsmiljöer i Sverige där arters spridning bedöms vara begränsad och där man bör väga in konnektivitetsaspekter vid analys av grön infrastruktur. Det handlar vanligtvis om arter som har en begränsad spridningsförmåga samtidigt som deras populationer har minskat och fragmenterats i de aktuella landskapen.

Spridningens delprocesser och begränsningar

Spridning är en livsviktig ekologisk process för arter (Matt-hysen 2012). Individuer eller spridningskroppar av en art sprids från ursprungs-/födelseplatsen till en annan plats eller omgivning som en del i fortplantningen. Spridningen påverkar fördelningen och tätheten av populationer i landskapet, främjar

Figur 2:1. Bildens övre del illustrerar hur en arts spridningsförmåga beror på dess förmåga att klara av en rad delprocesser; emigrationen från ursprungsplatsen, spridningen *per se* (den fysiska förflyttningen) och etableringen på en ny plats. Sannolikheten för kolonisation är en produkt av delprocesserna och deras olika sannolikheter. Kolonisationssannolikhet kan variera i förhållande till olika rumsliga och tidsmässiga aspekter, exempelvis med ökat avstånd från en spridningskälla eller gentemot barriärer.

Bildens nedre del illustrerar att artens förekomst (blå yta) och kolonisation (lila yta) även beror på hur dess livsmiljöer (färgade ytor) förekommer, nyskapas och försvinner i landskapet över tid (från tid 1 till 2).



kolonisation av platser samt ”räddar” små populationer från lokala utdöenden genom immigration. Arters spridning är alltså en nyckelprocess som behöver förvaltas inom naturvården.

På populationsnivå kan man förenklat säga att det handlar om en rumslig förflyttning och omfördelning av individer (djur, växter, svampar, etcetera) över tid från en generation till en annan. Det handlar vanligtvis om i vilken grad som arter lyckas förflytta sig till nya platser när de riskerar att dö ut på andra platser där deras livsmiljö förändras eller försvinner under kortare eller längre perioder.

Arters spridning kan ses som ett resultat av en rad delprocesser med olika grad av sannolikhet. Förenklat innefattar det (1) fortplantning, frisläppande och emigration av individer eller spridningskroppar från ursprungsplatsen, (2) den fysiska förflyttningen – spridningen *per se* – över ett visst avstånd eller en viss barriär samt (3) immigration och etableringen på en ny plats med dess fysiska och biologiska förhållanden (Fig. 2:1). Var och en av dessa delprocesser kan naturligtvis delas upp ytterligare, exempelvis sker etableringen på den nya platsen stegvis genom invandring, initial mognad och utveckling, och så vidare.

”Kolonisation” används som samlingsbegrepp för hela processen då individer eller spridningskroppar lyckas sprida sig till och etablera sig på nya platser. När en arts fortlevnad ska utvärderas på större rumslig och tidsmässig skala (metapopulationens fortlevnad) är sannolikheten för kolonisation central som mått på hur lokala utdöende balanseras av spridning och etablering.

Med *spridningsbegränsning* menas i denna rapport att en art i ett givet landskap med en viss dynamik och markanvändning inte hinner nå fram till och kolonisera miljöer där förhållanden är lämpliga för dess etablering och mognad. Spridningens olika delprocesser kan i samverkan, eller var och en, fungera som flaskhalsar och begränsa sannolikheten för kolonisation. Det kan exempelvis bero på begränsad fortplantning eller bristande förmåga att lämna ursprungsplatsen. Det kan även bero på begränsad spridning *per se* till följd av bristande förmåga eller obenägenhet att fysiskt förflytta sig i rummet eller genom vissa typer av miljöer, exempelvis öppen mark, berg, sjöar, bebyggelse, vägar, etcetera. Begränsad spridning *per se* kan även bero på att betydande andelar individer eller spridningskroppar går förlorade eller dör under olika delar av den rumsliga förflyttningen.

En art kan även vara spridningsbegränsad om den inte klarar av att etablera sig på alla platser där miljön är lämplig för överlevnad och fortplantning (kallas även ”etableringsbegränsning” eller ”rekryteringsbegränsning”). Individer eller spridningskroppar kan exempelvis ha begränsad förmåga att hitta till rätt miljöer (eller undvika fel miljöer). Etableringen kan även begränsas om individer eller spridningskroppar har låg vitalitet eller förmåga att mogna, överleva och tillväxa i initiala utvecklingsstadier.

Metoder för att studera arters spridning

En rad olika metoder kan användas för att utforska arters spridning. För att ta reda på varför en art är spridningsbegränsad – det vill säga inte förekommer och frodas i en viss miljö – så kan forskare dela upp spridningen och undersöka

de olika delprocesserna var för sig (se avsnittet ovan). Det kan handla om direkta mätningar av respektive delprocess. Med djur som exempel så kan forskare studera vuxnas fortplantning och avkommors överlevnad och förmåga eller benägenhet att lämna födelseplatsen. För att utreda begränsningar av spridningens andra fas, spridningen *per se*, kan forskare följa djurs fysiska förflyttning genom att märka och återfånga dem eller följa dem med radiosändare (telemetry). För att klarlägga eventuella hinder vid spridningsprocessens sista fas, immigration och etablering, kan forskare märka eller sätta ut djur för att följa dessa individers förmåga eller benägenhet att bosätta sig och överleva på nya platser.

Med frö- och spörväxter som exempel så kan forskare studera produktion och frisättning av frön och andra typer av spridningskroppar i olika miljöer (öppen mark eller slutet skog) eller klimat (vind, fukt, temperatur, etcetera). Vidare kan man studera hur långt och hur snabbt frön och andra spridningskroppar sprids, hur deras vitalitet och överlevnad ändras under förflyttningen, etcetera. Säd eller inokulering av frön eller andra spridningskroppar kan användas för att studera etableringsförmåga, exempelvis i olika växtlokaler eller klimat.

Spridningsförmågan kan även undersökas med indirekta metoder, exempelvis genom att analysera arters förekomst eller kolonisationsmönster i förhållande till befintliga spridningskällor. Forskare kan även använda genetiska undersökningar för att kartlägga hur arter spridit sig och utvecklat sina populationer i olika landskap. Klara genetiska skillnader mellan olika populationer kan visa på begränsat genflöde, det vill säga spridningsbegränsning, över olika skalor i tid och rum. Med dessa metoder urskiljs dock inte betydelsen av enskilda delprocesser (frisättning, spridning *per se* eller etablering). Indirekta metoder visar om kolonisationen – det vill säga resultatet av hela spridningsprocessen – är begränsad och på vilken rumslig och tidsmässig skala som begränsningen finns.

Spridningsmodeller

Insamlade data kan analyseras med hjälp av olika matematiska funktioner eller simuleringar. På detta sätt utvecklas statistiska ”spridningsmodeller” för att beskriva arters spridning och hur sannolikheten för lyckad kolonisation varierar i förhållande till olika rumsliga och tidsmässiga aspekter, exempelvis med ökat avstånd från en spridningskälla eller gentemot barriärer.

I detta avsnitt redovisas några generella funktioner och parametrar som används för att beskriva arters spridning *per se*. De används även i olika mått på konnektivitet. Notera dock att vid sidan av spridningen *per se* beror spridningsprocessen hos arter även på deras fortplantning, emigration/frisättning och etableringen. Forskare använder därför mer komplicerade funktioner och fler parametrar för att beskriva hela processen och sannolikheten för lyckad kolonisation. Dessa delar sammanfattas dock inte här och läsare hänvisas till annan litteratur (exempelvis Hanski 1998, Schroeder m.fl. 2007, Belinchón m.fl. 2017).

De funktioner som används för spridningen *per se* är av särskilt intresse eftersom de innehåller parametrar som visar på vilken rumslig skala som effekter av arters spridningsbe-

gränsningar och konnektivitet får genomslag på sannolikheten för kolonisation. Begreppet ”avståndsbegränsad spridning” används för att beskriva de fall då sannolikheten för kolonisation avtar med ökat avstånd från en given spridningskälla. Med begreppet ”barriärbegränsad spridning” avses de fall då sannolikheten för kolonisation avtar över ”barriärer”, genom vissa typer av miljöer eller med minskad tillgång på spridningskorridorer. Med begreppet ”vektorbegränsad spridning” menas de fall då sannolikheten för kolonisation begränsas av spridningsvektors mängder och rörelser. I första hand avses här spridning som begränsas av tillgång på djurvektorer.

Notera att de funktioner och parametrar som redovisas i olika studier av arter är beroende av vilka rumsliga respektive tidsmässiga skalor som undersökts. Resultat från studier som gjorts i ett begränsat område (exempelvis i ett skogsbestånd) och över kort tid (5–10 år) kan inte direkt extrapoleras till större rumsliga (landskapet) eller tidsmässiga (100 år) skalor. Det krävs ofta relativt komplicerade modelleringsövningar där man även tar hänsyn till hur landskapets struktur och innehåll av livsmiljöer förändras över tid (se exempelvis Belinchón m.fl. 2017). Dessutom är kolonisation en funktion av tid, och den rumsliga skalan för lyckad kolonisation ökar således med ökad tidskala. Ofta förbises därför betydelsen av lyckad långdistansspridning i småskaliga studier. Långdistansspridningen sker sällan, men är i många fall viktig för arters populationsdynamik och fortlevnad på stora rumsliga och tidsmässiga skalor.

Avståndsbegränsad spridning

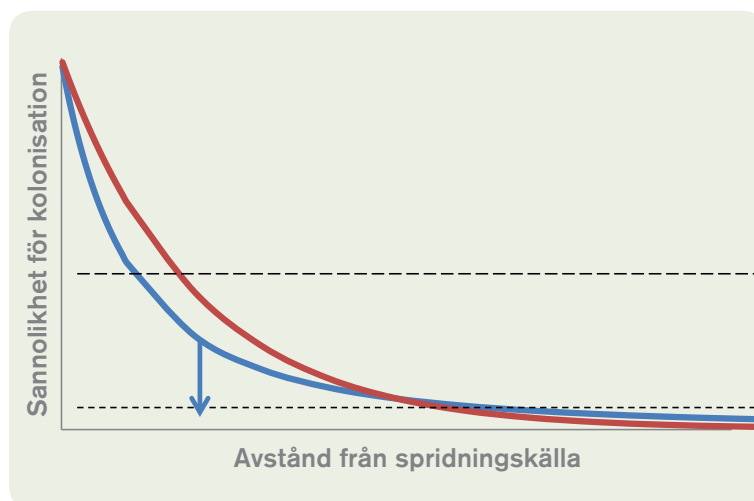
Avståndsbaserade spridningsmodeller används för arter vars spridning och kolonisationssannolikhet avtar med ökat avstånd från spridningskällan (Kindlmann & Burel 2008). Exempel på detta kan vara många aktivt spridda djur såsom fåglar eller flygande insekter, men även stationära växter, mossor, svampar och lavar som sprider sig passivt med hjälp av vektorer såsom vind eller djur (se vidare i nästa avsnitt). Här kan olika varianter av negativt exponentiella funktioner, $p_c = \exp^{-D/a}$, eller potensfunktioner, $p_c = (D/a)^b$, användas för att beskriva hur sannolikhet för kolonisation, p_c , avtar med avstånd, D , från en given spridningskälla (Nathan m.fl. 2012; Fig. 2:2). Kurvans form anpassas med hjälp av olika parametrar för skala, a , och

form, b , som avspeglar artens spridningsförmåga. Exempelvis ger den exponentiella funktionens skalparameter, a , ett mått på artens genomsnittliga spridningsavstånd. I potensfunktionen avspeglar formparametern, b , den relativa betydelsen av långdistansspridning.

Den avståndsbegränsade spridningskurvan kan även anpassas för att visa på betydelsen av långdistansspridning, det vill säga sannolikhet för kolonisation över avvikande (extra) stora avstånd. Långdistansspridning sker sällan och är som process svår att dokumentera. Samtidigt kan det antas påverka arters förekomst och populationsutveckling i landskapet över lång tid. Enligt modellen för långdistansspridning kan arter bygga upp en pool av långdistansspridda individer eller spridningskroppar på landskapsskala eller regionnivå (Fig. 2:2). Detta ger en bakgrunds nivå – en närmast konstant sannolikhet – för kolonisation oavsett avstånd till spridningskällor.

Bakgrunds nivån varierar med den regionala populationens storlek. En stor regional population kan ge upphov till en stor pool av potentiellt långdistansspridda individer eller spridningskroppar, vilket innebär att en avståndsbegränsad spridning kan döljas under en relativt hög bakgrunds nivå (Fig. 2:2). Situationen kan jämföras med att det finns en stor ”fastlandspopulation” som genom långdistansspridning bidrar till en oberoende och stabil deposition av individer eller spridningskroppar som påverkar kolonisationssannolikheten även i isolerade små och fragmenterade ”öar” av livsmiljöer. Som exempel skulle stora sammanhängande fjällnära skogsområden kunna betraktas som ett fastland för skogslevande arter som förekommer i små och fragmenterade populationer i andra delar av sina utbredningsområden.

Som kontrast riskerar, i en liten regional population, även poolen av långdistansspridda individer eller spridningskroppar att bli liten. Detta motsvarar en situation utan fastlandspopulation där de enda spridningskällorna utgörs av små och fragmenterade lokala populationer. Långdistansspridningens och den regionala poolens betydelse minskar här och sannolikheten för kolonisation beror mer på om spridning begränsas av avståndet (Fig. 2:2). Detta är en tänkbar beskrivning av situationen för arter som är knutna till olika ädellövskogsmiljöer i södra Sverige.



Figur 2:2. Illustration av spridningskurvor för hur kolonisationssannolikhet avtar i förhållande till ökat avstånd från en given spridningskälla. Den röda linjen illustrerar en spridningsmodell (negativ exponentiell) där kolonisationssannolikheten går mot noll medan den blå kurvan illustrerar en modell där en låg sannolikhet består på avvikande långa avstånd. Den blå pilen indikerar det genomsnittliga spridningsavståndet; det är en parameter som skattas utifrån kurvan och som avspeglar artens spridningsförmåga.

De streckade linjerna illustrerar en stabil och avståndsoberoende sannolikhet för kolonisation – en regional bakgrunds nivå – som beror på tillförsel av långdistansspridda individer eller spridningskroppar. Bakgrunds nivån varierar beroende på den regionala populationens storlek och i vilken utsträckning migrerande individer bidrar till den regionala poolen av långdistansspridda individer eller spridningskroppar.

Barriärbegränsad spridning

Det går även att bygga spridningsmodeller som tar hänsyn till att en art har olika spridningsförmåga i olika typer av miljöer eller att vissa miljöer utgör spridningsbarriärer. Dessa typer av modeller kan vara särskilt relevanta för att beskriva situationen för marklevande djur såsom små däggdjur, groddjur, kräldjur och marklevande insekter (exempelvis jordlöpare). Den tidigare beskrivna negativa exponentiella funktionen skulle kunna modifieras med olika värden på spridningsförmåga (parametern a) beroende på vilken typ av miljö som finns mellan artens spridningskälla och de livsmiljöer som arten kan kolonisera (Moilanen & Hanski 1998). Andra typer av modeller bygger på funktioner med så kallade ”motståndsparemetrar”, r_i , som ges olika värden (som spridningsmotstånd) för olika miljöer i matrix (belägna mellan livsmiljöerna), i , beroende på artens förmåga att förflytta sig genom dessa miljöer (Kindlmann & Burel 2008). Exempelvis kan antalet individer, N_{jk} , som lyckas förflytta sig från plats k till plats j genom miljö i och över avståndet D_{ijk} skattas med modellen

$$N_{jk} = \frac{x}{(\sum_i r_i D_{ijk})^z}$$

där x och z är två konstanter.

Vektorbegränsad spridning

Det går även att utveckla spridningsmodeller för en art som är beroende av en viss spridningsvektor. I första hand avses i denna rapport spridning som begränsas av tillgång på djurvektorer. Modellen behöver i dessa fall avspejla djurvektorernas spridningsprocess, mängd och rörelser i landskapet. Exempelvis kan de redan beskrivna modellerna användas om djurvektorernas rörelse är avstånds begränsad eller barriärbegränsad.

Konnektivitet och mått på arters spridningsmöjlighet

Sannolikheten för kolonisation beror på tillgången på migrerande individer eller spridningskroppar. Detta i sin tur beror på i vilken utsträckning som en arts individer eller spridningskroppar kan förflytta och sprida sig i förhållande till landskapets struktur och hur dess livsmiljöer förekommer, nyskapas och försvinner över tid (Fig. 2:1). ”Konnektivitet” används som ett mått på i vilken utsträckning som ett givet landskap ger stöd för en enskild art att sprida sig mellan olika livsmiljöer (Taylor m.f. 1993, Kindlmann & Burel 2008). Konnektiviteten uppskattas vanligtvis utifrån information om hur en art reagerar på landskapets fysiska struktur och dynamik. Konnektivitetsmått som kombinerar båda dimensionerna; artens spridningsprocess och landskapets struktur, klassas som funktionella (Taylor m.f. 2006, Baguette m.f. 2013). Konnektivitetsmått som enbart beskriver landskapets fysiska strukturer i form av exempelvis avstånd eller korridorer mellan livsmiljöer klassas som strukturella (Calabrese & Fagan 2004, Winfree m.f. 2005, Kindlmann & Burel 2008).

Den potentiella konnektiviteten, S_i , för en enskild livsmiljö i kan uppskattas utifrån data om den aktuella artens

spridningsförmåga och dess förekomst i landskapet. Följande beräkningsformel används ofta inom naturvården:

$$S_i = \sum_{j \neq i} M(D_{ij}, a) \times A_j$$

Formeln visar att konnektiviteten, S_i , för en enskild livsmiljö i beräknas med hjälp av en artspecifik spridningsmodell, M , och uppgifter om artens lokala populationsstorlekar, A_j , i de spridningskällor j till n som finns i det omgivande landskapet. Spridningsmodellen, M , i detta exempel beskriver hur artens kolonisations sannolikhet i livsmiljö i beror på avståndet, D_{ij} , till en spridningskälla, j , och en artspecifik skalparameter a (se föregående avsnitt). Spridningskällan j 's avståndsberoende multipliceras i detta exempel med j 's populationsstorlek, A_j , för att vikta dess bidrag till livsmiljö i 's konnektivitet. Konnektiviteten, S_i , för den enskilda livsmiljön, i , summeras slutligen över alla omkringliggande spridningskällor, j till n , som en funktion av deras avstånd till livsmiljö i , D_{ij} , och deras lokala populationsstorlekar, A_j .

Det går även att beräkna landskapets totala konnektivitet genom att först beräkna konnektiviteten för respektive livsmiljö, i till n , enligt modellen ovan, vikta respektive livsmiljöers konnektivitet med dess populationsstorlek, A_i , och summera resultaten över samtliga livsmiljöer enligt formeln:

$$S_i = \sum_{i=1}^n A_i \sum_{j \neq i} M(D_{ij}, a) \times A_j$$

Eftersom konnektiviteten mäter i vilken utsträckning som ett givet landskap ger en enskild art möjlighet att sprida sig bör beräkningen baseras på artens faktiska förekomster (lokala populationsstorlekar; A_j). I många fall saknas detaljerade populationsdata och istället används en variabel – en indikator – som korrelerar med lokal populationsstorlek. Livsmiljöers areal eller kvalitet (exempelvis mängden substrat) kan användas som indikatorer på populationsstorlek. Livsmiljöers kvalitet är normalt avgörande för arters förekomst (Mortelliti m.f. 2010).

Konnektivitet som funktion av kvalitet och spridningskällor

Konnektiviteten är således en funktion av livsmiljöers mängd och kvalitet. Man kan förenklat säga att ”det finns ingen konnektivitet utan att det finns livsmiljöer av lämplig kvalitet”. Konnektiviteten och arters möjlighet till spridning beror alltid på hur man lyckas med att bevara livsmiljöer av lämplig kvalitet. Följaktligen bör dessa aspekter vara prioriterade variabler i arbetet med grön infrastruktur.

I vissa områden i landskapet kan arters populationer vara särskilt stora och livskraftiga. Det kan handla om områden eller miljöer som är stora nog, har lämpliga kvaliteter eller är tillräckligt varaktiga över tid för att arterna ska kunna överleva, tillväxa och reproducera sig effektivt. Den lokala fortplantningen och tillväxten kan överstiga de lokala förlusterna varmed en del av överskottet av individer eller spridningskroppar kan spridas och emigrera till andra platser (Pulliam 1988, Hanski 1998, 1999). Sådana områden eller miljöer fungerar som spridningskällor och är särskilt viktiga att identifiera och bevara i

en grön infrastruktur. De påverkar landskapets konnektivitet genom att de bidrar till spridning, kolonisation och minskade utdöenderisker i andra delar av landskapet. Exempelvis kan befintliga reservat eller områden med stora förekomster av arter eller livsmiljöer antas vara spridningskällor och ges särskild stor vikt i analyser av grön infrastruktur (Snäll m.fl. 2016).

Konnektivitetens effekt på lokala utdöenderisker

Att en art dör ut lokalt brukar betyda att den försvinner från en plats. Risken för lokala utdöenden på grund av slumpmässiga orsaker är större på platser där en art har små, lokala populationer (Lande 1988, 1993). Om en art dör ut från fler platser än den lyckas kolonisera över tid så minskar antalet förekomster och det finns risk att artens totala populationsstorlek minskar i landskapet.

Risken för lokalt utdöende kan dock minska även i små lokala populationer om individer eller spridningskroppar lyckas kolonisera dessa platser och på så sätt ökar de lokala populationsstorlekarna (Hanski 1998). Ökad konnektivitet bidrar alltså till att minska arters risk för lokala utdöenden. Minskade lokala utdöenderisker bidrar i sin tur till arters fortlevnads- och möjligheter och förekomst i landskapet.

Konnektivitet hos "habitat-patch tracking metapopulationer"

Livsmiljöers mängd och kvalitet varierar vanligtvis över tid som en följd av livsmiljöernas naturliga dynamik, bildningstid och varaktighet (Fig. 2:1). Vissa livsmiljöers dynamik hör till årlig variation, exempelvis snölegor, temporära vatten och löv på träd. Andra dynamiska livsmiljöer består ett antal år upp till några årtionden, till exempel träd och död ved, brandfält och successionsmiljöer. Livsmiljöers dynamik, bildningstid och varaktighet påverkas även av pågående markanvändning och exploatering i landskapet.

När lämpliga livsmiljöer nyskapas måste arterna hinna att kolonisera dessa och bygga upp lokala populationer för att balansera lokala utdöenden som sker på andra platser, till följd av naturliga processer eller exploatering och försämringar av livsmiljöer. Snabba förändringar kan innebära att arters tidsfönster för spridning krymper och att spridningsavstånden ökar samtidigt som deras lokala utdöenderisker ökar. Om livsmiljöernas livslängd krymper allt för mycket finns risk att arter inte hinner sprida sig till nya miljöer. Nettoeffekten blir att populationerna minskar.

Även i dynamiska landskap och livsmiljöer är det alltså viktigt att stärka konnektiviteten och underlätta arters spridning (Johst m.fl. 2002, 2011, Van Teeffelen m.fl. 2012). Arter som är knutna till träd och död ved är exempel på arter som utnyttjar relativt kortlivade livsmiljöer. Dessa arters spridning präglas av att de ofta dör ut lokalt därför att miljön går förlorad och att de därför kontinuerligt behöver etablera sig på nya platser där passande miljöer uppstår ("habitat-patch tracking"). Med skogen som exempel gäller detta troligtvis många träd- och

vedlevande insekter och kryptogamer (se exempelvis Snäll m.fl. 2003, 2005, Schroeder m.fl. 2007, Caruso m.fl. 2010, Juriado m.fl. 2011, Ranius m.fl. 2014, Belinchón m.fl. 2017), och därmed en stor andel av alla rödlistade skogslevande arter. För dessa arter är det alltså viktigt att livsmiljöer nyskapas i tillräcklig omfattning inom rimliga spridningsavstånd för att populationen inte ska minska eller slås ut av faktorer som minskar tillgång på livsmiljö.

Konnektivitet som funktion av uthållighet över tid

Notera vidare att vid sidan av förmåga till spridning i rummet kan arter även utvecklat förmåga att förflytta sig i tid – att under en tid med försämrade miljöförhållanden övergå i ett långvarigt vilostadium för att sedan återkolonisera en plats när förhållande återigen blir passande (Eriksson 1996, Honnay & Bossuyt 2005). Vissa fröväxters och kryptogamers frö- respektive sporbanks i marken är exempel på denna förmåga. Effekten av denna spridning över tid liknar den man får med en fastlandspopulation och en pool av långdistansspridda individer eller spridningskroppar (se tidigare avsnitt). Exempelvis kan fröväxter med låg spridningsförmåga kompensera detta genom att ha långlivade individer och/eller frön (i en fröbank) som är oberoende av den rumsliga konnektiviteten och som därmed kan överbrygga perioder av sämre lokala förhållanden och lägre rumslig konnektivitet.

Aggregering som alternativ term för konnektivitet

Konnektivitet är ett artspecifikt mått. Det bygger på en modell för den enskilda artens spridningsförmåga och uppgifter om artens förekomst (Kindlmann & Burel 2008). Sådan detaljerad kunskap saknas dock för majoriteten arter i landskapet. Vanligtvis analyseras därför effekten av konnektivitet baserad på generella antaganden om hur arter sprider sig och reagerar på konnektivitet (Lehtomäki & Moilanen 2013). Antagandena görs utifrån den kunskap som finns om studerade modellarters spridningsprocess och förmåga. Ofta saknas dessutom data över arters aktuella förekomst i landskapet. Arters sannolika fördelning i landskapet kartläggs i så fall med hjälp av modeller för arters förekomst eller livsmiljöers kvalitet (se kapitel 1). När sådana generella modeller och metoder används för att analysera effekten av konnektivitet kan det vara lämpligt att istället använda termen "aggregering" (Lehtomäki, muntlig presentation Uppsala, 21 april 2016).

Funktionell konnektivitet och kulturella vektorer

I det äldre jordbrukslandskapet fanns troligen en effektiv spridning av främst kärnväxters frön genom hötransporter från ängsmarkerna till gårdarna och genom att betande boskap (nötkreatur, får, hästar) rörde sig över större områden i utmarkerna och på efterbete i ängsmarkerna. Till detta hör att djur förr drevs på skogen och mellan sommar och vinterbeten

i stora delar av Sverige (denna funktion exemplifieras idag enbart genom renens vandring). Detta innebar god potential för långdistansspridning genom kreatursdriften mellan gräsmarker. Dessutom utgjorde de naturliga fodermarkerna större sammanhängande arealer då, vilka sedan början av 1900-talet har minskat stadigt och fragmenterats till följd av att mer mark brukas som åkermark med ettåriga grödor eller produktion av vallhö, samt att naturbetesmarker till stor del har ersatts av kulturbetesmarker (Auffret & Cousins 2013b). Därutöver har omfattningen av skogsbeten i tidigare halvöppna skogar i princip upphört.

Spridning med boskap och andra djurvektorer kan ske på olika sätt. Den kan ske genom så kallad epizookori, vilken innebär att spridningskroppar eller individer (exempelvis växters frön) fastnar och transporteras på djurets utsida (på päls, fjädrar, ben etc.). Den kan även ske via endozookori, det vill säga att frön tas upp tillsammans med annan föda och transporteras invärt. Beroende på hur länge frön kan fästa och hänga kvar på utsidan (epizookor kapacitet) alternativt uppehålla sig inne i djurvektorer (endozookor) så kan frön potentiellt spridas över stora avstånd.

Betande djur fungerar normalt som effektiva spridare av frön, främst genom endozookori. En del av fröna klarar sig oskadda genom mag-tarmkanalen och deponeras med spillningen. Genom att frön deponeras med näringsrik dynga så gynnas dessutom etableringen hos många arter. Nötkreatur i betesmarker beräknas sprida över 2,5 miljoner frön per individ årligen på detta sätt medan motsvarande antal för hästar och får är 0,5 resp. 0,4 miljoner (Mouissie m.fl. 2005b). Då retentionstiden i mag-tarmkanalen är omkring två dygn hos dessa djur så beror spridningsavståndet på hur långt djuren rör sig eller transporteras under dessa två dygn. Generellt sprids små, hårda frön effektivare via endozookori än större och mjuka frön genom att de är fler samt att de löper mindre risk att malas sönder av tänder och mag-tarmkanal.

Även epizookori kan vara betydelsefull, fastän den har visat sig vara kvantitativt mindre viktig än endozookori. Försök med får visar att 1% av fröna sprids närmare 3 km (alla typer av frön) medan simulerade spridningsavstånd med mer slät- och korthåriga nötkreatur och hjortar är 400 respektive 800 m (gäller främst frön med hullingar; Mouissie m.fl. 2005a). Det finns dock exempel där traditionellt hållna, nomadiska får har transporterat frön flera hundra kilometer i sin päls (Manzano & Malo 2006). Studier från Danmark indikerar dock att det är relativt svårt för en art att etablera sig i redan sluten, näringsfattig vegetation, även om frön lyckas ta sig dit, om det inte förekommer någon markstörning (Bülow-Olsen 1980).

Flera studier visar att de mönster som växter uppvisar i gräsmarker är resultat av den historiska skötseln och eventuellt spridning av arter inom enskilda marker (Lindborg & Eriksson 2004). Betydelsen av att betesdjur får ströva fritt och flyttas aktivt mellan öar illustreras av försvinnandet av många gräsmarksväxter på öar i Stockholms skärgård när betet har upphört där. Försvinnandena är dels resultat av att hävden upphört och att landskapet växer igen men också för att det inte längre sker något inflöde av frön via djuren (Auffret m.fl. 2017). Det är lätt att överskatta arters förmåga att sprida sig baserad på

befintlig utbredning, där utdöendeskuld och spridningsskuld ibland är orsak till denna feluppskattning (Krauss m.fl. 2010).

Idag har omfattningen av dessa kulturella vektorer minskat kraftigt. Som substitut har ändå fordon och vägar fått en viss betydelse. Vagnätet har växt väsentligt under de senaste 50 åren, inte minst i skogslandskapet. Dessutom utgörs vägkanterna ofta av gräsmarker som i många fall sköts på ett sätt som gynnar gräsmarkernas specialister genom årlig, och i vissa fall naturvårdsinriktad, slåtter (ursprungligen menad att förbättra sikten och minska risken för viltolyckor längs vägarna). Auffret & Cousins (2013) visar att 39% av de värdefulla gräsmarkerna i södra Sverige ligger i anslutning till allmänna vägar. De visar också att motorfordon, genom jord som fastnat på fordonen, sprider många gräsmarksväxters frön med samma egenskaper som sprids endozookort av boskap men i lägre kvantitet. Frisläppandet av frön som har fastnat på fordon är också svårt att prediktera (sker främst när det regnar eller när fordonen kör i vatten) men har potential att sprida frön över stora avstånd (hundratals kilometer under torra förhållanden; Taylor m.fl. 2012). Även vinddraget som skapas av förbipasserande fordon fungerar som en vektor för frön, främst för dem som är anpassade till vindspridning, längs vägar och vägkanter, där spridningsavstånd på upp till 45 m har uppmätts (von der Lippe m.fl. 2013).

Slätteraggregat verkar också fungera som spridningsvektorer för frön, även mellan ytor som är rumsligt fragmenterade (Strykstra m.fl. 1996). Flera havsstrandsväxter, som gulkämpar (*Plantago maritima*), strandråg (*Leymus arenarius*) och trift (*Armeria maritima*, dock inte främst havsstrandsunderarten strandtrift subsp. *maritima*), har spridits snabbt längs många större vägar i Sverige och andra länder, gynnade av bruket av vägsalt (Scott & Davison 1982, Runesson 2012). Dessa kan fungera som modell för hur snabbt spridningen längs vägar potentiellt kan gå under gynnsamma förhållandena när en ny ekologisk nisch skapas. Den lägre kvantiteten samt att inte alla arter verkar spridas effektivt innebär dock att fordon i bästa fall kan ses som ett komplement till betande djur.

Därutöver fungerar (förmodligen i ännu högre grad förr i tiden) människor själva som passiva vektorer för frön, särskilt för dem med hakar som fastnar lätt på kläder eller under skosulor, vilket inte sällan innebär transporter upp till 10 km (Wichmann m.fl. 2009, Auffret m.fl. 2014).

Det finns en skötselstrategi som skulle kunna få stor betydelse framöver, för att bibehålla eller till och med öka den gröna infrastrukturen för många annars svårspredda arter (exempelvis fröväxter, flygoförmögna evertebrater som snäckor) mellan värdefulla, rumsligt separerade gräsmarker och exempelvis rikkärr: att aktivt flytta betande boskap och byta boskapsbesättningar mellan gräsmarker ("rotational grazing"; Auffret & Cousins 2013).

Djurvektorerens betydelse för långdistansspridning

Däggdjur, fåglar och fiskar kan fungera som vektorer för långdistansspridning av olika organismer. De senaste 20 årens forskning visar att även arter utan tydliga anpassningar kan

oavsiktligt följa med och spridas långt med hjälp av olika djurvektorer. I detta avsnitt sammanfattas ny kunskap om sådan långdistansspridning hos fröväxter, mossor och evertebrater.

Kunskapsöversikten indikerar att arter som ofta sprids med hjälp av fåglar eller större däggdjur sällan är spridningsbegränsade på landskapsskala. I Sverige gäller detta troligen många fröväxter, mossor och evertebrater i eller i närheten av öppna och näringsrika vattenmiljöer. Arter inom dessa organismgrupper sprids antagligen oavsiktligt av andfåglar som rör sig mellan vattenmiljöerna i landskapet.

Notera att denna nya kunskap främst handlar om djurvektorerens betydelse för arters spridning *per se*. Det saknas ännu kvantitativa data på hur effektivt arter etableras på nya platser efter långdistansspridning med djur. Etableringen beror sannolikt på i vilket kontext och till vilken miljö spridningen med djur sker. Trots detta bör den nya kunskapen om ätminstone andfåglares betydelse som spridningsvektorer tas med i planeringen av grön infrastruktur. Genom att anlägga miljöer, främst våtmarker och till dem anslutande gräsmarker, för andfåglar kan man antagligen påverka landskapets fördelning av fröväxter, mossor och evertebrater.

Epi- och endozookori

I en metaanalys (Albert m.fl. 2015) skiljer forskarna på tre typer av zookori av frön hos hovdjur, vilka i stigande ordning selekterar för olika specialiseringar hos fröna: 1) endozookor spridning som gynnas av avlånga frön, 2) epizookor hovspridning som gynnas av lätta frön med hakar, samt 3) epizookor spridning i pälsen som gynnas av frön med avlånga eller krökta bihang, och som sitter högre upp i vegetationen. Hovdjur sprider minst 44 % av de tillgängliga växtarterna i metaanalysens växtsamhällen (Albert m.fl. 2015).

Traditionellt har enbart frön omgivna av fruktkött, eller någon annan typ av belöning till vektorn, klassats som endozookort spridda (exv. Jordano 2000). Studier av andra typer av endozookor spridning (av ”torra” frukter) har dock fått ett uppsving i och med Dan Janzens (1984) hypotes ”foliage is the fruit” [bladverket är frukten]. Dessutom visar forskning att arter med en viss anpassning kan spridas med flera olika vektorer (Nathan m.fl. 2008b); exempelvis kan frön som primärt är anpassade för vindspridning spridas sekundärt i pälsen på ett djur.

Fåglar som vektorer

Migrerande flyttfåglar är viktiga vektorer för spridning av växters frön och andra organismer över stora avstånd. Upp till 3,5 % av spridningsavstånden överstiger 100 km, där storleken hos en fågelart visar ett starkt positivt förhållande till spridningsavståndet (Viana m.fl. 2013). Detta då större fåglar generellt flyger snabbare och håller föda och annat under längre tid i magtarmkanalen. Endozookori är omkring 100 gånger vanligare än epizookori (på fötter och fjäderdräkt) hos såväl simänder (Brochet m.fl. 2010) som hos tättingar (Costa m.fl. 2013). Små, hårda frön är de som är bäst anpassade till att spridas endozookort med fåglar (Soons m.fl. 2008). Mer än 445 växtarter i 189 släkten och 57 familjer har påvisats i dieten hos simänder (Soons m.fl. 2016).

Det har påvisats att stora mängder frön regelbundet sprids långa sträckor via magtarmkanalen eller krävan hos flyttande andfåglar (simänder, gäss, svanar och tranor som till stor del är vegetarianer) och sumphöns som sothöna. Det gäller främst våtmarks- och vattenväxter men även i hög grad fastmarksväxter som betas och sprids av dessa fåglar, medan endast arter i slutna skogen eller mycket torra naturtyper är uteslutna från denna spridningsprocess (Costea m.fl. 2016, Soons m.fl. 2016). Spridningsavstånden rör sig normalt om upp till 300 km, vilket motsvarar den sträcka som fåglarna hinner flyga under frönas tarmpassage, men avstånd på 1 200 km har beräknats. Transporten sker främst från norr till söder då tidpunkten för sydflyttande fåglar stämmer bättre med fenologin hos växternas frömognad (Clausen m.fl. 2002). Även långflyttande vadare har visats vara potentiella långdistansspridningsvektorer av växtfrön (Proctor 1968). Frön som inte klarar tarmpassagen, vilket gäller främst större och mjuka frön, kan trots allt spridas av exempelvis änder motsvarande avstånd genom att de hamnar i och sedan stöts upp från krävan (Kleyheeg & van Leeuwen 2015).

Bärätande fåglar, som trastar, sidensvans, stare, tallbit och sylviasångare, fungerar som viktiga vektorer för spridning av bärproducerande arter på lokal och landskapsnivå (Jordano 2000). Bär produceras främst av olika buskar och träd där arter i familjen Rosaceae är särskilt framträdande (exempelvis oxlar, rosor, rubusar, hagtornar, apclar och prunusar). Tyvärr innebär dessa vektorer att även många problematiska, främmande och invasiva arter, som är populära i odling, får en effektiv spridning (rosor, häggmisplar, häggar, oxbär och rubusar; Tyler m.fl. 2015). Spridning via bärätande fåglar sker främst i närområdet då fröpassagen genom magtarmkanalen går relativt snabbt, ofta på 20–30 minuter (Shi m.fl. 2015), varför denna spridning maximalt kan ske upp till ca 20 km men vanligen inom någon kilometer.

Det är känt att även flera grupper av ryggradslösa djur, som kräftdjur (Crustacea), blötdjur (Mollusca) och skalbaggar (Coleoptera) (van Leeuwen m.fl. 2012, Viana m.fl. 2013, Laux och Kölsch 2014, Simonová m.fl. 2016) kan spridas endozookort med (flyttande) fåglar. Vidare har både alger (Green m.fl. 2016) och mossor (Proctor 1962) visats kunna spridas endozookort med (flyttande) andfåglar. Även långflyttande vadare är potentiella vektorer för epizookor långdistansspridning av mossors spridningskroppar (Lewis m.fl. 2014).

Fiskar som vektorer

Även fiskar kan fungera som endozookora vektorer (”ichtyokori”) för frön hos främst vatten- och våtmarksväxter. Spridningsavstånd, baserade på rörelsesträcka och retentionstid, av upp till 15 km (medianavstånd 10 km) har modellerats hos karpas som har ätit frön av vasstarr *Carex acuta* och jättestarr *C. riparia* (van Leeuwen m.fl. 2016). Det är dock relativt få svenska fiskarter, främst några karpfiskar som mört och sarv, som delvis är vegetarianer och kan fungera som endozookora vektorer för växter (Kullander m.fl. 2012). Omfattningen av fiskspridning av frön i Sverige är okänd.



Foto: Torbjörn Östman

3. Skogslevande arters spridning – en kunskapsöversikt

Sammanfattning

Detta kapitel innehåller en kunskapsöversikt med fokus på forskningsstudier av djurs, växters och svampars spridning i skog.

Kunskapsöversikten innefattar forskningsstudier av arter som förekommer på skogsmark. I många fall utnyttjar de arter som rapporteras här även olika typer av kulturmarker eller urbana miljöer, till exempel trädklädda gräsmarker, alléer och parker. Översikten innefattar främst studier² av arter och livsmiljöer som finns i Sverige och kompletterar tidigare nordiska synteser i ämnet (Naturvårdsverket 1999, Rolstad & Gjerde 2003, Naturvårdsverket 2005, Nordén. m.fl. 2014, Sverdrup-Thygeson m.fl. 2014). Kunskapsöversikten visar att skogslevande arters kolonisation och förekomstnönster i många fall

kan förklaras av att arterna är spridningsbegränsade i dagens brukade landskap. Det gäller således att göra urvalet av områden och naturvårdsåtgärder i en grön infrastruktur utifrån både kvalitet och konnektivitet. Generellt är det lämpligt att använda avståndsbegränsade modeller där sannolikheten för kolonisation eller förekomst avtar med ökat avstånd från spridningskälla vid analyser av grön infrastruktur.

Mycket av kunskapen som gäller skogslevande arter gäller i allmänhet även för arter som lever i andra terrestra landskapstyper. Varje landskapstyp har emellertid sina egna särdrag vad gäller arters spridning. I nästa kapitel ges därför en kompletterande översikt av de aspekter som anses utmärkande för arter i gräsmarker, våtmarker och fjäll.

²Forskningsstudier publicerade fram till och med april 2017.

Ryggradsdjur

Däggdjur

Aktuell kunskap om spridningsförmåga hos skogslevande däggdjur sammanfattas inte i detta kapitel. Läsare hänvisas till andra kunskapssammanställningar. Större däggdjur som björn och varg kan dock sprida sig hundratals kilometer medan små däggdjur som näbbmöss vanligt sprider sig någon kilometer eller kortare sträckor (Naturvårdsverket 1999). Infrastruktur i form av större vägar och järnvägar har barriäreffekter på såväl stora som små däggdjur (se kort översikt i Helldin m.fl. 2010). Även flertalet skogslevande fladdermusarter kan antas ha en god spridningsförmåga och vara väl anpassade för att kolonisera små isolerade livsmiljöer (större vägar kan dock ha barriäreffekter; Moussey m.fl. 2013, Altringham & Kerth 2016).

Fåglar

Fåglar är rörliga organismer med aktiv spridning; de har förmåga att snabbt och effektivt lokalisera passande livsmiljöer. Tidigare kunskapsynteser visar att fåglar sällan är spridningsbegränsade; de flesta arter kan kolonisera isolerade områden med livsmiljöer (Andrén 1994, Schmiegelow & Mönkkönen 2002, Dolman m.fl. 2007). Det är istället tillgången på livsmiljöer av lämplig kvalitet för lokal överlevnad och fortplantning som i första hand begränsar deras förekomst och populationsutveckling.

Spridningsförmågan hos fåglar kan till viss del förklaras av arters egenskaper, exempelvis kan stora fågelarter vanligtvis sprida sig längre än små arter (Garrard m.fl. 2012). Förstärkt konnektivitet spelar sannolikt minst roll för stora fåglar där även unga individer kan sprida sig långt (Paradis 1998). Som exempel på stationära skogslevande rovfågla spridningsförmåga kan vi nämna att unga individer av duvhök (*Accipiter gentilis*; Tornberg m.fl. 2006) kan förflytta sig över 1 000 km från födelseplatsen även om distanser på 50–100 km är mer normala.

Ringmärkningsdata visar att även mindre fågelarter som nötväcka (*Sitta europaea*) (Matthysen 1998) och talgoxe (*Parus major*) (Greenwood m.fl. 1979, Matthysen 1998, Nowakoski 2001, Dingemanse m.fl. 2003) tillfalligtvis kan flytta över stora avstånd. Generellt sprider sig dock ungfågla över kortare avstånd från födelseplatsen. Vanligtvis handlar det om ett fåtal kilometer, det vill säga inom skalan för arternas lokala nätverk av livsmiljöer (från några hundra meter upp emot ett par mil; Paradis 1998). Spridningsavstånd från några kilometer upp till ett par mil anges för ungfågla hos lavskrika (*Perisoreus infaustus*; Sahlman 2007) samt skogshöns såsom järpe (*Tetrastes bonasia*; Montadert & Léonard 2006, Sahlsten m.fl. 2008), orre (*Lyrurus tetrix*; Marjakangas & Kiviniemi 2005) och tjäder (*Tetrao urogallus*; Moss m.fl. 2006).

Studier har samtidigt visat att vissa mindre arter såsom stjärtmes (*Aegithalos caudatus*) och entita (*Parus palustris*), men även nötväcka och järpe, kan påverkas av konnektivitet och vara mindre frekventa i isolerade områden med livsmiljöer (Enoksson m.fl. 1995, Jansson & Angelstam 1999, Åberg m.fl. 2000). Vidare finns studier som indikerar att en del fågelarter undviker att sprida sig över vissa miljöer. Exempelvis kan mesar och unga järpar undvika att sprida sig över öppna om-

råden (Åberg m.fl. 1995, Rodrigues m.fl. 2001, 2007). Urban miljö och infrastrukturer, särskilt i storstadsområden, kan antas fungera på liknande sätt och styra arters spridning till skogsområden. Sammanfattningsvis finns alltså studier som tyder på att konnektiviteten och minskning av barriärer sannolikt har störst betydelse för små skogslevande fågelarter och arter som undviker att röra sig över öppna miljöer, särskilt i landskap där skogsmiljöer är kraftigt fragmenterade.

Grod- och kräldjur

Aktuell kunskap om grod- och kräldjur sammanfattas i översikter om arters spridning i gräsmarker, våtmarker och fjäll som finns i i nästa kapitel. Tidigare kunskapssammanställningar anger dock att de flesta groddjur kan antas sprida sig kortare än 5 km (Smith & Green 2005) och kräldjur mindre än 1 km (Naturvårdsverket 1999). Infrastrukturer i form av exempelvis större vägar kan ha barriäreffekter (se kort översikt i Helldin m.fl. 2010) och lokala populationers konnektivitet har betydelse för fortlevnaden på större skala (Smith & Green 2005, Cushman 2006, Holderegger & Di Giulio 2010).

Insekter och andra leddjur

Leddjur som insekter och spindeldjur uppvisar en enorm variation beträffande fortplantning, livscykel och antal utvecklingsstadier (till exempel ägg, larver, puppor och vuxna) och spridningsmekanismer. Många insekter som är knutna till skog och trädmiljöer är rörliga organismer med förmåga att snabbt och effektivt lokalisera passande livsmiljöer. Normalt utvecklar insekter vingar under vuxenstadiet, det vill säga det är under detta utvecklingsstadium som många arter sprider sig för att hitta nya livsmiljöer och reproducera sig.

Fjärilar (Lepidoptera)

Fjärilar omfattar ett stort antal olika familjer som traditionellt delas in i polyfyletiska grupper för stora respektive små arter, så kallade macro- respektive microlepidoptera. I gruppen stora arter ingår dagfjärilar och stora nattfjärilar. Till gruppen små arter räknas framför allt mindre nattfjärilar med en vingbredd under 20 mm. Fjärilars vingbredd betraktas som en indikator på spridningsförmåga, det vill säga stora arter antas kunna sprida sig effektivare än små arter (Öckinger m.fl. 2010, Stevens m.fl. 2012). Spridningsförmågan antas även hänga samman med fjärilsartens villighet att lämna sin livsmiljö och sprida sig över opassande miljöer för att hitta och kolonisera nya platser med livsmiljö (Stevens m.fl. 2010, Slade m.fl. 2013).

Dagfjärilar är den mest välstuderade gruppen. Vuxna individer har normalt en god flygförmåga och kan flyga långa sträckor. Hos vissa dagfjärilsarter förekommer till och med säsongsbunden förflyttning som liknar det man ser bland flyttfåglar. Många vuxna individer ger sig iväg från ursprungslökalen och sprider sig samlat (exempelvis amiral *Vanessa atalanta* som årligen invandrar till Sverige från Sydeuropa). Utöver att flyga kan vissa arter sprida sig som fjärilsarverna genom att spinna silkestrådar och dras iväg av vinden (ballongflykt; Bell m.fl. 2005). Bland dagfjärilar finns även klassiska exempel på

arter där spridningen mellan avgränsade delpopulationer är avgörande för hela populationer, så kallade metapopulationer (Hanski 1998).

En metaanalys av forskning om dagfjärilar visar att det finns en stor variation i spridningsförmåga bland såväl olika individer av samma art som mellan olika arter (Stevens m.fl. 2010). Förhållanden såsom väder och livsmiljöers kvalitet antas spela stor roll för hur många och hur långt individer sprider sig. De effektiva spridningsavstånden är emellertid relativt stora, vanligtvis flera kilometer. Dagfjärilars spridning antas därför sällan vara begränsad på mindre skala (Naturvårdsverket 1999). Kunskapen om dagfjärilar är dock inte representativ för alla fjärilar. Dagfjärilar utgör knappt 5 % av alla fjärilsarter i Sverige, de är generellt större än fjärilsarter i andra grupper och de flyger dagtid.

Forskningen om såväl dagfjärilar som nattfjärilar indikerar att det finns ett samband mellan arters livsmiljökrav och deras spridningsförmåga. Arter som är starkt knutna till särskilda livsmiljöer (specialistarter) är i allmänhet mer spridningsbenägna och därmed mer begränsade än arter med bredare miljökrav (generalistarter, Warren m.fl. 2001, Slade m.fl. 2013). Det finns även studier som visar att fjärilars rörelser kanaliseras till områden och korridorer med passande livsmiljöer och att vissa miljöer (exempelvis sjöar) kan fungera som barriärer (Várkonyi m.fl. 2003, Ranius m.fl. 2011c).

Det finns få studier av skogslevande fjärilars spridningsförmåga. Många arter kan dock antas vara relativt mobila och ha stora spridningsavstånd (Brouwers & Newton 2009). Även här finns ett mönster att specialiserade arter och arter med liten eller fragmenterad förekomst tenderar att ha lägre spridningsförmåga än generalister och arter med stor eller utbredd förekomst. Exempelvis visar finska och svenska studie av nattflyn

(Noctuidae) att många arter är mobila och kan sprida sig över stora avstånd (8–16 km) till isolerade öar i havet. Samtidigt indikerar resultaten att specialister (monofaga arter) har lägre spridningsförmåga än generalister (oligo- och polyfaga arter; Nieminen 1999). Lövsöksarter tenderar även att ha lägre spridningsförmåga än barrsöksarter (Betzholtz & Franzén 2011, Franzén & Betzholtz 2012).

Vidare visar en brittisk studie av skogslevande fjärilar (macrolepidoptera) att skogsspecialister prefererar stora ädel-lövsöksområden (>5 hektar) och att deras spridning beror på skogsområdenas konnektivitet (Slade m.fl. 2013). En svensk undersökning av jättesvampmal (*Scardia boletella*) som lever i fruktkroppar av fnöskticka (*Fomes fomentarius*) indikerar att arten är spridningsbegränsad då den är mest frekvent i skogsbestånd där mängden substrat kan antas ha varit hög och funnits kontinuerligt i mer än 100 år (Jonsell & Nordlander 2002). Resultaten i en finsk studie av tiggarsvampmal (*Agnathosia mendicella*) som lever i fruktkroppar av rosenticka (*Fomitopsis rosea*) indikerar att fjärilen minskar i förekomst i grannatur-skogsområden isolerade på en skala av drygt en kilometer (Komonen m.fl. 2000).

Skalbaggar (Coleoptera)

Majoriteten skogslevande skalbaggsarter (Coleoptera) som är i fokus för svensk naturvård är träd- eller vedlevande. Till de vedlevande (saproxyliska) räknas arter som är beroende av död eller döende ved/träd, eller vedsvampar eller förekomst av andra arter som är direkt eller indirekt beroende av död ved under någon del av livscykeln (Speight 1989). De studerade arterna kan normalt flyga som vuxna och många har utvecklat särskilda luktorgan för att spåra lämpliga livsmiljöer med hjälp av doft. Flertalet studier indikerar att många skogslevande skalbaggar har förmåga



Videobock *lamia textor*. Foto: Pavel Bina

att förflytta sig flera kilometer per år. För arter i vissa livsmiljöer har forskare dock påvisat klara spridningsbegränsningar.

En generell utgångspunkt inom forskningen är att skogslevande skalbaggars spridningsförmåga hänger samman med varaktigheten eller förutsägbarheten hos deras livsmiljöer. Många träd- och vedlevande arter kan förväntas ha en god spridningsförmåga ur ett evolutionärt perspektiv eftersom deras livsmiljöer vanligtvis är kortlivade och oförutsägbara (Southwood 1977). Nya lämpliga livsmiljöer måste bildas och kolonieras innan de gamla miljöerna blir olämpliga, som exempelvis när träd dör eller död ved murknar och bryts ned (så kallad "habitat-patch tracking"; se definition i kapitel 2). I kontrast förväntas arter som är knutna till stabila och långlivade livsmiljöer, såsom gamla ädellövträd, ha utvecklat en mer begränsad spridningsförmåga (Nilsson & Baranowski 1997, Nilsson m.fl. 2001).

Särskilt barkborrar (Scolytinae), men även brandanpassade skalbaggsarter, är kända för att ha god spridningsförmåga. De är anpassade till att hitta och snabbt utnyttja kortlivade livsmiljöer som har en oförutsägbar och utspridd förekomst i landskapet; nyligen döda eller försvagade träd respektive nya brandfält eller brända träd- eller vedstrukturer. Barkborrar har visats vara mycket mobila och kunna flyga många kilometer (Forsse & Solbreck 1985). Detsamma gäller brandanpassade skalbaggsarter (Wikars 1997). Deras spridning är så effektiv att det inte går att dela upp individer i olika träd eller vedstrukturer inom samma skogsbestånd i olika lokala populationer. Spridningsbegränsningen finns möjligen på större landskapsskala mellan olika skogsbestånd. Exempelvis kolonieras naturvårdsbränningar av



Läderbagge *Osmoderma eremita*. Foto: Jonas Hedin

fler rödlistade och pyrofila skalbaggsarter om de utförs i landskap med kontinuitet av bränder och potentiella spridningskällor än i landskap utan dessa kvaliteter (Kouki m.fl. 2012). Vidare visar en studie av slät tallkapuschongbagge (*Stephanopachys linearis*) att dess kolonisation och förekomst på landskapsskala kan förklaras med modeller baserade på avstånden mellan lokaler med brandskadade tallar (Ranius m.fl. 2014). Sannolikheten för kolonisation ökar med ökat antal brandskadade tallar på platsen och konnektiviteten till andra platser (på avstånd kortare än 30 km) med sådana tallar.

En god spridningsförmåga antas även karaktärisera skalbaggsarter som utnyttjar vedsvampars fruktkroppar. Vuxna individer har förmåga att flyga kilometerlånga sträckor, även över öppet vatten, och kolonisera isolerade livsmiljöer (Jonsson 2003, Jonsell m.fl. 2003, Komonen 2008). Vissa vedsvampslevande skalbaggsarter förefaller dock mer spridningsbegränsade än andra. Studier av två närbesläktade svartbaggar (Tenebrionidae) som lever i fnösktäckor främst på björk men även bok kan nämnas. Experiment visar att såväl den vanliga svampsvartbaggen (*Bolitophagus reticulatus*) som den något ovanligare rödhalsade svartbagge (*Oplocephala haemorrhoidalis*) kan flyga långa sträckor (Jonsson 2003). Individer av den vanliga svampsvartbaggen är dock bättre fysiskt rustade och mer benägna att flyga iväg för att söka nya livsmiljöer. Fältstudier visar också att arten har förmåga hitta och kolonisera även glest förekommande fruktkroppar i landskapet (Jonsell m.fl. 2003). Den jämförelsevis sämre fysiskt rustade rödhalsade svartbaggen är mer obenägen att flyga iväg för att söka nya livsmiljön. Det ses som en indikation på att den är mer spridningsbegränsad och anpassad till att främst leva i relativt stabila livsmiljöer. Arten har också visats vara mest frekvent i skogsbestånd där mängden substrat med fruktkroppar kan antas ha varit hög och funnits kontinuerligt i mer än 100 år (Jonsell & Nordlander 2002). Även genetiska studier indikerar att det finns ett betydande utbyte (genflöde) mellan den vanliga svartbaggens populationer över avstånd på tiotals kilometer men att utbytet är klart begränsat mellan den rödhalsade svartbaggens populationer (Jonsson m.fl. 2003).

På motsvarande sätt visar studier av skalbaggar knutna till fruktkroppar av klibbticka (*Fomitopsis pinicola*) att många arter har en god spridningsförmåga och kan kolonisera och reproducera sig även i skogar med gles förekomst av lämpliga livsmiljöer (Jonsell m.fl. 1999, Jonsell & Nordlander 2002, Jonsson & Nordlander 2006). Men även i dessa fall finns exempel på arter (tretandad svampborrare *Cis quadridens* [Ciidae]) med begränsad spridningsförmåga som främst förekommer i skogsbestånd där tillgången på substrat med fruktkroppar varit god under lång tid. Generellt tycks således skalbaggsarter knutna till vedsvampar kunna sprida sig effektivt över relativt stora avstånd. Det finns sannolikt ett stort utbyte av individer mellan fruktkroppar på olika träd inom samma skogsbestånd. I de fall spridningsbegränsningar kan påvisas så får detta genomslag framför allt vid spridning mellan olika skogsbestånd på landskapsskala.

Även vissa typer av död ved är relativt temporära och oförutsägbara livsmiljöer. Exempelvis visar en studie att skalbaggars kolonisation av experimentellt utlagda aspstockar är beroende



Sotsvart praktbagge *Melanophila acuminata*. Foto: Jonas Sandström

av hur mycket död aspved det finns i omgivningen inom ett avstånd mellan 10 till 1000 m (Ranius m.fl. 2011a). Även en analys av förekomsten av violettbandad knäppare (*Diacanthous undulatus*) i olika huggningsklasser i ett landskap (24,5 km²) indikerar att artens förekomst korrelerar med konnektivitet av lämpliga livsmiljöer i form av hyggen respektive äldre skog med döda barr- eller lövträd på landskapsskala (medelspridningsavstånd >1,5 km; Schroeder m.fl. 2007).

Teoretisk ska skalbaggsarter som är knutna till livsmiljöer som är varaktiga över tiden ha en särskilt låg spridningsförmåga. Detta har även påvisats i empiriska studier. Läderbaggen (*Osmoderma eremita*) är ett exempel på en förhållandevis välstuderad skalbaggsart som lever i ihåligheter i gamla träd av främst ek, men även ask, bok, lind och andra lövträd. Ihåligheterna utgör livsmiljö för såväl de vuxna individerna som för larverna under deras utveckling. Läderbaggen sprider sig genom att de vuxna individerna flyger från ett träd till ett annat med passande ihåligheter.

Såväl fångst-återfångst som telemetriska studier (följer vuxna individers rörelsemönster med hjälp av radiosändare som klistras fast på djurens halssköldar, se Ranius 2006) visar att läderbaggen är obenägen att lämna sin livsmiljö i det ihåliga trädet och har klart begränsad spridningsförmåga (Ranius & Hedin 2001, Ranius 2002, Hedin m.fl. 2008). Individer i enskilda träd kan betraktas som lokala population och individer i olika träd inom samma bestånd fungerar tillsammans som en metapopulation. Avståndsbaserad spridningsmodeller med ett genomsnittliga spridningsavstånd på 60 meter används för att beskriva spridningsprocessen. De maximala spridningsavstånden är under 200 meter. Arten kan sannolikt sprida sig över längre avstånd, men det sker troligtvis så sällan att flygningar inte kan observeras i fält. Artens förekomst påverkas därför

mest av spridning mellan värdträd inom bestånd. Spridning mellan bestånd sker mycket begränsat eller inte alls. Förekomsten på större rumslig skala antas därför främst avspegla artens utdöenderisk på beståndsnivå (Ranius 2001, 2006).

Ytterligare ett par studerade arter, mulmknäppare (*Elater ferrugineus*) och matt mjölbagge (*Tenebrio opacus*), bedöms också ha relativt begränsad spridningsförmåga i jämförelse med andra skalbaggsarter som är knutna till ihåligheter på ek och andra lövträd (Ranius 2002, 2006). Liknande slutsatser framförs baserat på en bred landskapsanalys av artrikedom och enskilda skalbaggsarters förekomstmönster i ihåliga ekar i Östergötland. För majoriteten arter finns klara samband mellan deras förekomst och mängden passande ekar inom en radie på 700 m (Bergman m.fl. 2012). Med mulmknäppare som studieart har forskare även visat att alléer kan fungera som spridningskorridorer i landskap som domineras av öppna jordbruksmarker (Oleksa m.fl. 2015).

Som jämförelse kan nämnas spridningsstudier av ekoxar (*Lucanus cervus*). De utvecklas som larver i döda rotdelar och livnär sig som vuxna på sav från gamla ekar. Deras spridningsförmåga har studerats med telemetri (Rink & Sinsch 2007). Resultaten visar att hannar är mer mobila och flyger längre sträckor än honorna. Rörelsemönstren efter kläckning beskrivs med avståndsbaserade modeller med ett genomsnittligt spridningsavstånd på drygt 600 m för hannar och knappt 200 m för honor. Baserat på modellerna förutses att en mindre andel (1%) hannar kunna bidra till spridning (genflöde) mellan livsmiljöer inom en radie på drygt 3000 m. Kolonisation av nya platser beror dock på honornas spridningsförmåga och deras motsvarande spridningsradie är begränsad till högst 1000 m.

Vid sidan av ovan nämnda studier av enskilda skalbaggsarters spridningsförmåga och kolonisationsmönster har forskare

även påvisat samband mellan förekomsten av arter och tillgången på viktiga träd- och skogsmiljöer. Förekomstmönstren anses indikera att arterna är spridningsbegränsade i dagens brukade landskap. En studie visar på samband mellan antalet rödlistade skalbaggsarter i ekdominerade ädellövskogar och mängden sådana skogsmiljöer inom en radie på 1 km (Franc m.f. 2007). En annan studie visar att förekomsten av enskilda rödlistade skalbaggsarter i ihåliga ekar är beroende av hur många sådana ekar det finns inom en radie på ett antal hundra meter upp till drygt 2,5 km (Ranius m.f. 2011a). Likartade resultat finns för rödlistade arter i bokskog (Nilsson & Baranowski 1997, Brunet & Isaksson 2009). Generellt förväntas många arter som är anpassade till de relativt stabila boreone-morala och nemorala ädellövskogsmiljöerna ha begränsad spridningsförmåga (Nilsson m.f. 2001).

Även förekomsten av skalbaggsarter i vissa barrskogsmiljöer indikerar att arterna är spridningsbegränsade. Ett exempel är större barkplattbagge (*Pytho kolwensis*; Pythidae) som utvecklas i grova granlågor. Dess förekomst är koncentrerad till gran-skogsmiljöer där tillgången på substrat varit god under lång tid (Siitonen & Saaristo 2000, Laaksonen m.f. 2008). Liknande förekomstmönster och spridningsbegränsning finns beskrivet för svarttoxe (*Ceruchus chrysomelinus*) som utvecklas framför allt i grova, fuktiga och brunrötade granlågor (Nilsson m.f. 2000, Karlsson m.f. 2013). Det kan vara rimligt att utgå från att några hundra meter och antagligen högst någon kilometer är typiska spridningsavstånd för arterna i dessa fall.

Spridningsbegränsning har även påvisats hos skogslevande jordlöpare (Carabidae) knutna till stabila livsmiljöer (Matern m.f. 2008, 2009, Jelaska & Durbešić 2009). I Sverige finns exempel på rödlistade arter som också kan antas vara spridningsbegränsade, bland annat sumpskogslöpare (*Platynus krynickii*) och bokskogslöpare (*Carabus intricatus*). Arterna är knutna till fuktiga och blöta skogsmiljöer och saknar eller har svagt utvecklad flygförmåga.

Övriga insektsgupper

Kunskapen är bristfällig när det gäller biologin i allmänhet och spridningsförmågan i synnerhet hos några av de artrikaste insektgrupperna; steklar (Hymenoptera), tvåvingar (Diptera; flugor och myggor) och halvvingar (Hemiptera) (Nilsson m.f. 2001, Sverdrup-Thygeson m.f. 2014). Majoriteten av arterna inom dessa grupper har sannolikt god flygförmåga och sprider sig troligtvis effektivt mellan olika områden på större skala. Det är rimligt att anta att spridningen vanligtvis ändå är avstånds begränsad.

Exempelvis visar en studie av fyra vanliga arter parasitsteklar (Braconidae och Ichneumonidae), som utnyttjar vedlevande skalbaggar i boreal skog, att steklarnas individantal beror på mängden lämpliga skogsmiljöer inom ett avstånd på 0,5–1 km, men i vissa fall även på större avstånd (Gibb m.f. 2008). Å andra sidan visar studier att skogslevande polygyna myror (*Formica* spp.) kan vara relativt spridningsbegränsade då de sprider sig långsamt genom att lokalt och stegvist knoppa av nya satellitkolonier istället för att drottningar flyger och koloniserar nya platser på längre avstånd (Puntilla 1999, Sundström m.f. 2005).



Ljus bronsblomfluga *Callicera aenea*. Foto: Krister Hall

Vad gäller tvåvingar visar en norsk studie av svampmyggor (Sciarioidea) i boreal skog att den lokala artrikedomen, men även förekomsten av enskilda arter, är positivt relaterad till andelen gammal skog i omgivande landskap (100 km²). Resultaten i en finsk studie av en fluga (*Elfia cingulata*; Tachinidae) som parasiterar på tiggarsvampmal (*Agnathosia mendicella*) i fruktkroppar av rosenticka visar att flugan minskar i förekomst i grannaturskogsområden som är isolerade på en skala av drygt en kilometer (Komonen m.f. 2000). En svensk studie rapporterar att ett (*Medetera impigra*) av fyra analyserade taxa bland tvåvingar i klibb- och fnösktickor tenderar att vara mer frekvent i skogsbestånd där mängden substrat med fruktkroppar har varit hög under lång tid (Jonsell & Nordlander 2002). Det finns även exempel på europeiska studier av skogslevande blomflugor (Syrphidae) som visar att vinglängd korrelerar med spridningsförmåga, att spridningen sker på kilometerskala och att förekomsten av arter beror på livsmiljöers nuvarande och historiska kontinuitet (Rotheray m.f. 2014).

Halvvingar i form av skinnbaggar inom släktet *Aradus* omfattar arter som lever av svampar som växer under barken på döende eller döda träd (Wikars & Hedenås 2010) samt även brända träd (Wikars 2006). Dessa arter ingår tillsammans med skalbaggar i ett par forskningsstudier, men resultaten innehåller tyvärr inga artspecifika uppgifter om skinnbaggar spridningsförmåga (Ranius m.f. 2011b, Kouki m.f. 2012). Studier av skinnbaggar i jordbrukslandskapet visar dock att de flesta förflyttningar sker över korta sträckor men att en betydande andel individer sprider sig flera kilometer mellan fortplantningsområden (Solbreck & Sillén-Tullberg 1990).

Spindeldjur (Arachnida)

Lite är känt om hur de rödlistade skogslevande spindeldjuren (Arachnida) i Sverige sprider sig. Det är rimligt att anta att spridningen i många fall är avstånds- och barriärbegränsad eftersom spindlarna måste förflytta sig genom att vandrar mellan olika platser i skogen. Unga individer, men även de mindre spindelarterna som lever i träd eller högre upp i vegetationen, kan antas ha förmåga att sprida sig passivt över större avstånd genom så kallad ballongflykt (Larrivé & Buddle 2011). Normalt beräknas spindlar spridas på detta sätt några hundra meter, men de kan ibland spridas över hundratals kilometer vilket kolonisationer av isolerade öar visar (Reynolds m.fl. 2007).

Spridningsförmågan har studerats bland trädlevande klokryparna (Pseudoscorpionida); små (<5 mm) spindeldjur som lever i exempelvis ihåligheter eller död ved. De saknar vingar och sprider sig genom foresi (phorein = bära) vilket innebär att de klänger sig fast och liftar med andra djur, ofta flygande insekter såsom flugor och skalbaggar. Forskningsstudier av två olika arter av klokrypare som lever i håligheter i ekar i Sverige visar att det finns små genetiska skillnader mellan olika lokala populationer (Ranius & Douwes 2002). Analyser visar även att klokryparnas förekomst i ihåliga ekar korrelerar med hur många andra sådana ekar det finns i närområden inom en radie på 135–2800 meter (Ranius m.fl. 2011a). Sammantaget indikerar dessa studier att klokrypare kan sprida sig effektivt inom enskilda bestånd av ekar och att eventuell spridningsbegränsning finns på större skala.

Mångfotingar (Myriapoda)

Kunskapen är bristfällig när det gäller spridningsförmågan bland mångfotingar. Mångfotingar omfattar skogslevande rödlistade arter som påträffas i jord, markförna och död ved i lövträds miljöer. De förflyttar sig på marken samtidigt som de behöver skydd från kyla och uttorkning (har vanligtvis tunt vaxliknande lager, kutin). Dessa egenskaper anses förklara mångfotingars begränsade spridning och utbredning efter istiden (se Georgopoulou, m.fl. 2016 och citerade referenser).

Landsnäckor och sniglar

Vid sidan av leddjuren finns få studier av andra ryggradslösa skogslevande djur. Ett fåtal studier handlar om skogslevande blötdjur (Mollusca). De skogslevande rödlistade blötdjuren omfattar olika snäckor (Gastropoda); framför allt spolsnäckor (Clausiliidae) som lever i olika lövträds miljöer. Generellt anses snäckor ha låg spridningsförmåga eftersom de är små och relativt immobile samtidigt som de är knutna till speciella livsmiljöer (kalkrik mark och förna, raviner, etcetera) och behöver skydd och fukt. Avståndsbaserade modeller kan användas för att beskriva deras spridningsprocess (Akçakaya & Baur 1996) och forskningsstudier visar att snäckor vanligtvis förflyttar sig högst ett tiotal meter per månad (Baur & Baur 1993, Edworthy m.fl. 2012). En tysk studie visar att tätheten av snäckor ökar med ökad beståndsålder upp till drygt 150 år, vilket kan bero på att det tar lång tid för passande livsmiljöer att bildas samtidigt som de koloniserar långsamt av snäckor (Moning & Müller 2009). En svensk studie visar att artrikedomen och

diversitet bland sniglar och snäckor ökar i aspbestånd som ligger i anslutning till andra bestånd inom en radie på 300 m (Suominen m.fl. 2003). En annan svensk studie av snäckor och sniglar i ädellövskogar visar att antalet arter korrelerar med landskapsfaktorer (inom 10 km) såsom mängden nyckelbiotoper (potentiella spridningskällor) och öppen jordbruksmark (potentiella barriärer; Götmark m.fl. 2008).

Fröväxter

Internationellt finns en hel del forskningsresultat om fröväxters spridningsprocess och hur spridningsförmågan varierar mellan olika fröväxter. Fröväxter är stationära organismer och kan expandera lokalt genom vegetativa tillväxt. Passiv spridning av frön (eller andra typer av spridningskroppar) med hjälp av vind, vatten eller djur är dock vanligtvis avgörande för utvecklingen av lokala populationer och växtsamhällen samt arters förekomst på större skala (Levin m.fl. 2003, Clobert m.fl. 2012). För att kunna värdera betydelsen av fröväxters spridning på olika skalor behövs därför kunskap om hur långt frön kan spridas och hur väl de lyckas etablera sig på nya platser.

Fröväxters spridning beskrivs vanligtvis med avståndsbase-erade spridningsmodeller med en låg sannolikhet för långdistansspridning (Nathan m.fl. 2012), som anses vara viktig för arters spridning och fortlevnad på större skala (Cain m.fl. 2000, Nathan m.fl. 2008b). Det finns vissa samband mellan fröväxters egenskaper och hur långt de kan sprida sig med frön. Generellt minskar spridningsavstånden med fröstorlek och vikt medan de ökar med växters höjd (Thomson m.fl. 2011), samt från örter via buskar till träd (Tamme m.fl. 2014). Spridningsavståndet ökar även från arter utan särskilda mekanismer för spridning via arter som sprids med myror, har ballistiska mekanismer till de som sprids med vind eller större djur (Tamme m.fl. 2014).

Fröväxter med små, lätta och vindburna frön, som exempelvis orkidéer och pyrolor, antas ha god förmåga till spridning *per se*, även om majoriteten av fröna ändå hamnar inom några meter från moderplantan (Johansson m.fl. 2014).

Spridningsbegränsningar hos fröväxter förklaras vanligtvis av att fröspridningen *per se* sker över relativt korta avstånd. Detta har påvisats i ett flertal studier framför allt bland skogslevande örter. Det gäller örter i såväl barr- och trivallövskogar (Ehrlén & Eriksson 2000) som ädellövskogar (Brunet & von Oheimb 1998, Brunet m.fl. 2012), bland annat vitsippor (*Anemone nemorosa*) och andra lundväxter. Det är rimligt att utgå från typiska spridningsavstånd på några hundra meter över perioder om tio och upp till 100 år (Honnay m.fl. 2002, Whigham 2004, Hermey & Verheyen 2007, Brunet m.fl. 2012). För flertalet arter sker därför kolonisationen av nya platser lokalt och långsamt. En betydande andel av dessa örter sprids med hjälp av myror och är således därtill beroende av tillgång på myror. Även i dessa studier har örter som sprids med hjälp av myror visats ha sämre spridningsförmåga än arter som är anpassade för spridning med vind eller genom att ätas av eller fästa på djur (Brunet & von Oheimb 1998, Brunet m.fl. 2012). Vid sidan av spridningen *per se* bidrar sannolikt



Svedjenäva *Geranium bohemicum*. Foto: Wenche Eide



Korskovall *Melampyrum cristatum*. Foto: Sebastian Sundberg

även bristfällig etableringsförmåga till spridningsbegränsning hos vissa fröväxter; det vill säga fröna har svårt att gro och överleva i konkurrens med andra och redan etablerade arter på nya platser (Eriksson & Ehrlén 1992, Baeten m.fl. 2009).

Skogslevande fröväxters spridningsbegränsning avspeglas i studier som visar att nuvarande förekomstmönster speglar skogsmiljöers historiska utbredning (Vellend m.fl. 2006). En svensk studie visar att den lokala tätheten av naturvårdsintressanta örter i ädellövskogar korrelerar med den historiska andelen ädellövskog inom en radie på 1 km (Paltto m.fl. 2006).

Många fröväxtarter har utvecklat förmåga att förflytta sig i tid – det vill säga att under en tid med försämrade miljöförhållanden övergå i ett vilostadium för att sedan återkolonisera en plats när förhållande återigen blir passande (Eriksson 1996, Honney & Bossuyt 2005, Auffret m.fl. 2015). Kända skogliga exempel är fröväxterna brand- och svedjenäva (*Geranium lanuginosum* och *G. bohemicum*) som kan gro på brandfält. Frön sprids relativt korta avstånd men de kan gro efter decennier (sannolikt århundraden) som fröbank i jorden (Risberg & Granström 2009, 2012).

Vektorbegränsad spridning kan vara en relevant modell för att beskriva dagens situation för de skogslevande växter som i historiska naturlandskap eller förindustriella kulturlandskap spreds mellan olika platser med hjälp av människor eller boskap. Särskilda naturvårdsåtgärder kan behövas för att aktivt flytta och sprida dessa arter (Auffret m.fl. 2015; se avsnittet Funktionell konnektivitet och kulturella vektorer i kapitel 2).

Kryptogamer

Mossor

Precis som fröväxter är mossor stationära och passivt spridda organismer vars spridningsprocess beskrivs med avstånds-baserade modeller. De flesta mossor förökar och sprider sig sexuellt med små, lätta encelliga sporer som transporteras av vind eller vatten. De kan även sprida sig vegetativt via tillväxt eller genom att mossfragment lossnar och förs till nya platser. I stort sett varje del av mossplantan (rothår, blad, stam) kan reproducera sig vegetativt. Vissa arter kan dessutom knoppa av asexuella spridningskroppar – så kallade groddkorn – bestående av en eller flera celler. Asexuella spridningskroppar sprids också passivt med vind eller vatten och ger mossor möjlighet att sprida sig även i tidiga utvecklingsstadier eller under de delar av växtsäsongen då inga sporer produceras (Laaka-Lindberg 2000, Laaka-Lindberg & Heino 2001, Pohjamo & Laaka-Lindberg 2004). Lokal spridning av vissa mossor sker troligtvis även med djur, exempelvis vid fåglars bobygge (Breil & Moyle 1976). Hackspettars och andra skogslevande fåglars rörelser under födosök (Szekely 1987, Adamík & Korňan 2004) kan möjligen också bidra till mossors spridning, men det är inte utforskat.

Det finns vissa samband mellan mossors anpassningar till olika livsmiljöer och deras spridningsförmåga (During 1979). Arter som är knutna till stabila och varaktiga livsmiljöer förknippas med reducerad spridningsförmåga. Exempelvis lever dunmossa (*Trichocolea tomentella*) i varaktigt kallpåverkade skogsmiljöer där det är viktigt att kunna konkurrera om

livsutrymmet. Mossan bildar långlivade kloner, men reproducerar sig inte sexuellt och har därför begränsad spridningsförmåga (Pohjamo m.fl. 2008). Träd- och vedlevande mossor (epifytiska och epixyla arter) är knutna till mindre varaktiga och förutsägbara livsmiljöer (träd- eller vedsubstrat). Många arter sprider sig därför både sexuellt och asexuellt. Exempelvis bildar vedtrappmossan (*Anastrophyllum hellerianum*) förutom sporer även groddkorn redan från tidiga utvecklingsstadier (Pohjamo & Laaka-Lindberg 2004). Denna anpassning ökar sannolikheten för att mossan ska hinna sprida och etablera sig på nya vedsubstrat åtminstone lokalt innan veden där mossan växer multnar bort. Mossor knutna till särskilt kortlivade och oförutsägbara livsmiljöer måste kunna sprida sig snabbt och effektivt över stora avstånd. Exempel på detta är tidiga kolonisationsarter av nyligen bränd mark eller ved, bland annat brännmossa (*Ceratodon purpurea*), spåmossa (*Funaria hygrometrica*) och vissa björnmossor (*Polytrichum* spp.) (Schimmel & Granström 1996, Ryöme & Laaka-Lindberg 2005, Rudolph m.fl. 2011); dessa arter kännetecknas av kort generationstid och en massiv sporspridning.

Beträffande spridningens olika delprocesser är fortplantningen onekligen begränsande i vissa fall, exempelvis hos asexuellt klonbildande arter som dunmossa (se ovan) och några hotade, trädlevande arter som ingår i habitatdirektivets bilaga 2: vedtrådmossa (*Cephalozia macounii*) (CR) och barkkvastmossa (*Dicranum viride*) (EN). Även hos andra arter kan produktionen av spridningskroppar gå ned under vissa år (Rydgren m.fl. 2006; Wiklund 2002) och klimatförhållanden (Pohjamo m.fl. 2006). När det gäller spridning *per se* så visar studier av skogslevande mossor att majoriteten spridningskropparna landar inom några meter från mossplantan (Söderström & Jonsson 1989). En viss andel sprids dock över större avstånd. Eftersom mossplantor producerar hundratusentals upp till miljontals spridningskroppar (Crum 2001, Pohjamo m.fl. 2006) kan det faktiska antalet spridningskroppar som sprids långa sträckor vara stort.

Spridningen *per se* är troligen effektiv hos de flesta sporproducerande mossor. Moss-sporer är mikroskopiska (vanligen



Barkkvastmossa *Dicranum viride*. Foto: Niklas Lönnell

10–20 µm i diameter; Hill m.fl. 2007) och kan föras högt upp i atmosfären av turbulent eller varm luft (Johansson m.fl. 2016). Spridning av sporer över mycket långa sträckor via luftströmmar (Muñoz m.fl. 2004) är antagligen en anledning till att en stor andel mossarter har stor, cirkumpolär utbredning (Preston & Hill 1999). Vissa skogslevande mossor kan även bygga upp en sporbank i marken för att kunna återkolonisera en plats en tid efter störning (Jonsson 1993).

Groddkorn är vanligtvis något större (30–150 µm, Hallingbäck, muntligen, Löbel & Rydin 2010) än sporer. De sprids



Vedtrappmossa *Anastrophyllum hellerianum*. Foto: Torbjörn Östman

över kortare avstånd, men storleken gör att de har bättre möjlighet att etablera sig än sporer (Kimmerer 1994, Löbel m.fl. 2009, Löbel & Rydin 2010). Groddkorn och andra asexuella spridningskroppar anses därför ha störst betydelse för spridningen över korta avstånd, exempelvis vid expansion av redan etablerade lokala populationer (Söderström & During 2005).

Slutligen kan begränsad etablering potentiellt hämma mossors spridning. Etableringen beror på mängden spridningskroppar som deponeras, det vill säga lyckas ta sig till en viss plats, över tid. Det är långt ifrån säkert att frisatta spridningskroppar hamnar i rätt miljö. Eftersom deras spridning *per se* sker passivt så styr slumpen var de landar. De flesta hamnar fel och spolieras. Detta gäller särskilt när måltavlan – livsmiljön – är svår att träffa, exempelvis för arter med snäva livsmiljökrav eller de som är knutna till isolerade, fläckvist förekommande eller kortlivade livsmiljöer (Snäll m.fl. 2005, Söderström & During 2005). Vidare beror etableringen på arters inneboende förmåga; att som spridningskroppar lyckas gro och utvecklas till nya mossplantor i lämpliga miljöer. Exempelvis visar studier av träd- och vedlevande mossor att lyckad etableringen förutsätter rätt substrat, och lämpliga fukt- och pH-förhållanden (Wiklund 2002, Löbel & Rydin 2010). Dessutom måste spridningskroppar ha förmåga att överleva i konkurrens med andra mossor och växter på platsen (Hutsemekers m.fl. 2008). Studier av vanliga marklevande skogsmossor visar till exempel att sporer inte klarar av att gro i redan etablerade populationer (Cronberg m.fl. 2006).

Genom att studera skogslevande mossors förekomst- och kolonisationsmönster kan forskare analysera den sammantagna effekten av hela spridningsprocessen från fortplantning, över spridning *per se* till lyckad etablering av spridningskroppar. Studier av trädlevande mossor som är knutna till lövträd (exempelvis trädhättemossa *Orthotrichum speciosum*; trubbhättemossa *Orthotrichum obtusifolium*; aspfjädermossa *Neckera pennata*) visar att konnektiviteten har betydelse. Effekter av konnektivitet har påvisats på lokal skala (<100 m) i studier av förekomstsmönster på träd inom bestånd och landskap (Snäll m.fl. 2003, 2004b, Löbel m.fl. 2006), kolonisation av träd inom bestånd (Snäll m.fl. 2005.), samt genetiska skillnader inom landskap (Snäll m.fl. 2004a).

Studier visar även att spridningsbegränsningen hos dessa arter till viss del beror på hur arter reproducerar och sprider sig; arter med stora asexuella spridningskroppar har kortare spridningsavstånd men samtidigt högre etableringssannolikhet än arter med små sexuella sporer (Löbel m.fl. 2009). I dessa fall beskrivs arternas rumsliga populationsdynamik över tid som "habitat-patch tracking" metapopulationer (Löbel m.fl. 2009, Löbel & Rydin 2010). De behöver kontinuerligt sprida sig till nya platser där passande miljöer uppstår då de dör ut lokalt när deras värdräd går förlorade. Det saknas liknande studier av vedlevande mossor, men även deras dynamik beskrivs med "habitat-patch tracking" metapopulationer (Söderström & During 2005).

Studier av vanliga skogslevande mossor med utbredda populationer i landskapet indikerar att vissa arter sprider sig effektivt åtminstone på lokal skala. Exempelvis indikerar genetiska studier av husmossa (*Hylocomium splendens*) att den

koloniserar öar utanför kusten oberoende av avståndet (inom drygt en kilometer) till fastlandet och andra öar (Cronberg 2002). En studie av diverse vanliga skogsmossor visar att arter är mindre frekventa men förekommer i unga (40–60 år) tidigare kalavverkade skogar oberoende av avståndet (inom 80 m) från potentiella spridningskällor i form av äldre skog (Hylander 2009).

Sammantaget kan man anta att mossors spridning i ett givet landskap över tid till stor del beror på deras populationsstorlekar och mängden spridningskroppar som de frisätter och sprider lokalt eller i landskapet som helhet. Arter som är knutna till specifika livsmiljöer och har små fragmenterade populationer kommer i jämförelse med andra arter i landskapet att producera relativt små mängder spridningskroppar. Deras totala mängd långdistansspridda spridningskroppar – bakgrunds-nivån – blir således också liten. Det kan medföra att lokala spridningskällor och avstånds-begränsad spridning får större betydelse än bakgrunds-nivån för lyckad etablering och kolonisation (se kapitel 2).

Lavar

Lavar består av svamp, även kallad mykobiont, och alger med fotosyntetisk förmåga, fytobiont. Även cyanobakterier ingår som fytobiont i vissa lavar. Lavar är stationära och passivt spridda organismer. Svampen kan spridas sexuellt genom att sporer produceras i särskilda organ på lavbålen (apothecier, perithecier eller pyknidier). För att bilda en ny lavbål måste sporer spridas och etableras i miljöer där svampen kan få tag på de fytobionter som också behövs. Spridningen kan även ske asexuellt, till exempel genom att lavar producerar små spridningskroppar i form av soledier eller isidier. Även fragment kan lossna från lavbålen och spridas till nya platser. Vid asexuell spridning sprids i många fall de olika symbionterna tillsammans.

Kunskapsbilden om lavars spridning liknar den som beskrivits för mossor. Till att börja med sprids lavar passivt framför allt med vind eller vatten. Spridningskroppar kan antagligen även förflyttas genom att fastna och följa med insekter och fåglar, men det är inte klarlagt. Svampens sporer är mikroskopiska (cirka 5–40 µm) och de antas bidra till lavars spridning över stora avstånd. De asexuella spridningskropparna är större (soledier 20–50 µm; isidier 30–1000 µm) och förmodas därför ha större betydelse än sporer för spridning över korta avstånd.

Beträffande olika delprocesser kan långsam tillväxt och fortplantning bidra till begränsad spridningen hos vissa lavar. Detta gäller arter som enbart sprids vegetativt genom fragmentering, exempelvis den trädlevande (epifytiska) laven långskägg (*Usnea longissima*) (Keon & Muir 2002, Josefsson m.fl. 2005). Dessutom kan den sexuella spridningen med sporer i många fall vara begränsad och långsam. Exempelvis producerar lunglav sällan fruktkroppar och beräknas ha en generationstid på 30–40 år (Öckinger & Nilsson 2010, Larsson & Gauslaa 2011). Över korta tidsperioder har den asexuella fortplantningen således större betydelse än den sexuella för spridningen av lunglav och andra liknande trädlevande lavar.

Vidare visar studier att spridningen *per se* är avståndsberoende och att majoriteten spridningskropparna landar inom

tioalet upp till hundralet meter från spridningskällan. Det gäller exempelvis asexuell spridning hos trädlevande lavar; lavfragment från garnlav (*Alectoria sarmentosa*) och tagellavar (*Bryoria* spp.; Dettki 1998) i barrträdsmiljöer samt soresdier från lunglav i lövträdsmiljöer (Walser m.fl. 2001). Studier visar dock att en viss andel av spridningskropparna även sprids över större avstånd (> 200 meter; Werth m.fl. 2006a) och kan på så sätt bidra till en bakgrunds nivå med långdistansspridda spridningskroppar i det aktuella landskapet.

Lyckad spridning och kolonisation förutsätter dock lyckad etablering på nya platser. I flertalet studier av trädlevande lavar har forskare följt upp etableringen hos utsädda asexuella spridningskroppar för att undersöka arternas etableringsförmåga. Om spridningskropparna etableras i miljöer där lavarterna saknas indikerar det att andra processer kan begränsa spridning och förekomst. Ett flertal såningsexperiment med asexuella spridningskroppar bekräftar att olika lavar kan etableras i skilda skogsmiljöer; exempelvis skrovellav (*Lobaria scrobiculata*), näverlav (*Platismatia glauca*) och norsk näverlav (*Platismatia norvegica*) i både ung och gammal barrskog (Hilmo & Sæstad 2001) samt lunglav i både exponerade och skyddade lövträdsmiljöer (Werth m.fl. 2006a). Ett experiment med centimeterlånga fragment av ringlav (*Evernia divaricata*) och späd brosklav (*Ramalina dilacerata*) visar på lyckad etablering i både hyggeskanter och slutna äldre boreal barrskog (Lidén m.fl. 2004).

Såningsexperimenten visar dock att majoriteten (över 95 %) av de utsädda spridningskropparna kan gå förlorade (Hilmo & Sæstad 2001) och etableringsgraden kan variera oförklarligt mycket mellan olika platser (Werth m.fl. 2006a). Ett tioårigt såningsexperiment med lunglav på asp visar att etableringssannolikheten per spridningskropp är i storleksordningen 36×10^{-5} (en på 2800), men även att miljön kan ha betydelse; etableringen misslyckades helt på solexponerade aspar på hyggen och i slutna skog var etableringen sex gånger högre på asp på fuktiga jämfört med friska marker (Belinchón m.fl. 2017).

De olika resultaten från såningsexperimenten indikerar att etableringen beror på mängden spridningskroppar som deponeras, det vill säga lyckas ta sig till en viss plats, över tid. Frånvaron på vissa platser kan således bero på begränsad produktion av spridningskroppar lokalt eller i landskapet som helhet vid sidan av begränsad spridningen *per se*. För vissa arter är bevisligen även miljön ett viktigt filter, det vill säga lyckad etableringen är inte säkert i alla miljöer.

Forskare studerar även lavars kolonisationsmönster för att få en bild av den sammantagna effekten av hela spridningsprocessen. En studie av garnlav och andra barrskogslevande lavar visar att kolonisation av unga skogar (35–78 år) främst sker nära (<100 m) spridningskällor i form av äldre skog (Dettki m.fl. 2000). Liknande resultat redovisas i studier där forskare efter tio år följt upp hur lunglav koloniserar nya träd i ädellövträdsmiljöer i landskap i södra Sverige (Öckinger m.fl. 2005) och aspmiljöer i Finland (Belinchón m.fl. 2017); kolonisationen av nya träd sker främst över korta avstånd från kända värdräd (effekt av konnektivitet på en skala < 100 meter). Dessutom visar analys av lunglav på små genetiska skillnader mellan lavbålar på olika träd inom samma bestånd till följd



Lunglav *Lobaria pulmonaria*. Foto: Sebastian Sundberg

av lokala kloners expansion via spridning av asexuella spridningskroppar (Werth m.fl. 2006b, 2007, Juriado m.fl. 2011).

Vidare visar norska studier att lavars förekomst på asp i olika gamla och isolerade trädbestånd korrelerar med trädbeståndens ålder (indikator för långsam kolonisation), men hos lunglav och några andra asplevande arter även med konnektivitet till etablerade populationer (indikator för depositionen av spridningskroppar; Gjerde m.fl. 2012, 2015). Lunglav och andra trädlevande lavar koloniserar troligtvis nya isolerade trädmiljöer successivt och långsamt över långa tidsperioder (100–150 år; Gjerde m.fl. 2012).

Analys baserade på lavars förekomstsmönster indikerar också att konnektivitet har betydelse för trädlevande lavar i olika skogsmiljöer. En finsk studie visar att lunglav förekommer aggregerat i främst gamla skogar med lång skogshistorisk kontinuitet (Gu m.fl. 2001). Vidare visar en svensk studie att den lokala tätheten av olika naturvårdsintressanta lavar i ädellövskog korrelerar med nuvarande andelen nyckelbiotoper inom en radie på 1–10 km (Paltto m.fl. 2006). En studie i boreal barrskog indikerar att den lokala skogshistoriska kontinuiteten och begränsad spridning troligtvis förklarar nuvarande förekomst av långskägg (Josefsson m.fl. 2005).

Majoriteten refererade studier av förekomstsmönster gäller skogslevande busk- eller bladformiga lavar. Ett mindre antal studier av skorplavar kan nämnas. Exempelvis indikerar studier av skorplavar på grova ekar i sydvästra Sverige att flera arters



Rosenticka *Fomitopsis rosea*. Foto: Michael Krikorev

förekomst beror på populationernas konnektivitet, men även den historiska tätheten av grova ekar kring 1830 (Ranius m.fl. 2008, Johansson m.fl. 2013). Effekten av konnektivitet är dessutom tydligare för arter med snäva livsmiljökrav och stora spridningskroppar än arter med bredare krav och små spridningskroppar (Johansson m.fl. 2012).

De tydligt aggregerade förekomst- och kolonisationsmönstren samt de små genetiska skillnaderna på lokal skala hos skogslevande lavar indikerar att deras spridningsprocess i första hand präglas av frekvent asexuell spridning över korta avstånd (tiotalet upp till hundratalet meter). Samtidigt finns det studier som visar att det inte finns några klara genetiska skillnader mellan idag förekommande population över stora avstånd, exempelvis hos lunglav (> 30 km) på lövträd i Norge (Hilmo m.fl. 2012) och gul dropplav (*Cliostomum corrugatum*) på ek i Östergötland (6,5–83 km; Lättman m.fl. 2009). Resultaten kan tyda på effektiv sexuell sporspridning (genflöde) och att långdistansspridning får genomslag på landskapsskala åtminstone över lång tid (> 100 år; Gjerde m.fl. 2012). Nutida genetiska mönster kan dock även bero på att arterna successivt koloniserat och haft större och mer utbredda och sammanlänkade populationer i de studerade landskapen under tidigare epoker efter istiden (Werth m.fl. 2006b, 2007). En studie av lunglav visar dessutom på lägre genetisk variation i brukade skogar jämfört obrukade naturskogar, vilket indikerar att skogsbruk och snabb omsättning av värdräd hämmar lavens sexuella spridning och genflöde i landskapet (Jüriado m.fl. 2011).

Avstånds begränsade spridningsmodeller används vanligtvis av forskare för att förklara trädlevande lavars kolonisation och förekomstmönster samt vid prognostisering av deras framtida populationsutveckling. Trädlevande lavar som lunglav beskrivs med modeller för "habitat-patch tracking" metapopulationer där konnektiviteten till existerande värdräd är viktig för koloniseringen av nya träd och fortlevnaden över tid (Belinchón m.fl. 2017).

Svampar

Kunskapsöversikten om skogslevande svampars spridningsförmåga begränsas i första hand till två viktiga funktionella grupper; mykorrhizasvampar respektive saprotrofiska inklusive vedlevande (saproxylliska) svampar. Majoriteten av de citerade studierna gäller dessutom basidiesvampar (Basidiomycota) inom dessa grupper. I likhet med övriga kryptogamgrupper karaktäriseras svampars livscykel av det stationära levnadssättet och passiv spridning. Svampars sexuella spridning sker med mikroskopiska, tunna och genomskinliga sporer (1–30 µm) som produceras i fruktkroppar som i sin tur utvecklas från mycel i mark eller vedsubstrat. Vissa svampar kan även sprida sig genom att knoppa av asexuella spridningskroppar, så kallade konidier eller klamydosporer. Dessutom kan svampar spridas över korta avstånd genom att mycel och svamphyfer växer till och expanderar lokalt. Svampars spridningskroppar och mycel kan även spridas till nya platser av insekter och andra djur (se exempelvis Boddy & Jones 2008).

Svampars livsmiljöer och resurser är i många fall oförutsägbara och temporära. Sporspridning betraktas därför som en anpassning som ska ge svampar kapacitet att sprida sig snabbt och kolonisera livsmiljöer över stora avstånd (Boddy m.fl. 2008, Peay m.fl. 2016). Hög fortplantningsförmåga – fruktkropps-bildning och massproduktion av sporer – präglar också många skogslevande svampars spridningsprocess. Till exempel visar en finsk studie att vedlevande rynkskinn (*Phlebia centrifuga*) frisätter uppemot 50 000 sporer per kvadratcentimeter sporproducerande lager (hymenium) och timme (Norros m.fl. 2012).

Studier av skogslevande svampars sporspridning *per se* visar dock att processen är avståndsberoende och chansartad. Sporer som fångas i olika typer av sporfällor visar att spordepositionen minskar drastiskt med avståndet från fruktkroppar. Majoriteten av sporererna (uppemot 95 %) sprids endast några centimeter upp till några meter från fruktkroppar av såväl mykorrhizasvampar (Galante m.fl. 2011) som vedlevande svampar (Nordén & Larsson 2001). Spordeposition från enskilda fruktkroppar av den vedlevande svampen rynkskinn minskar och blir redan på ett avstånd av 60–80 meter lägre än den uppmätta bakgrunds-nivån i det aktuella brukade landskapet i östra Finland (Norros m.fl. 2012).

Spridningen *per se* styrs av vind och atmosfäriska förhållanden (Nathan m.fl. 2008a, Galante m.fl. 2011, Norros m.fl. 2012), vilket medför att majoriteten av sporererna sprids kort, hamnar fel och spolieras. Framför allt solljusexponering, men även förfrysning, beräknas minska överlevnad och grobarheten hos svampsporer som sprids i atmosfären (Norros m.fl. 2015). Sporerers storlek påverkar även hur länge de förblir luftburna; stora sporer lämnar luften snabbare (Hussein m.fl. 2013) och beräknas därför spridas över kortare tid och avstånd än små sporer (Norros m.fl. 2014).

En mindre andel, men fortfarande ett betydande antal, sporer sprids dock över stora avstånd (> 1 km; Norros m.fl. 2012). De små och lätta sporererna beräknas ha förmågan att förbli luftburna under flera dagar och kan därför spridas långa sträckor om de lyfts upp ovanför skogars trädskikt av turbulent luft (Norros m.fl. 2014). Exempelvis visar en studie i norra Sverige att bakgrundsdepositionen av sporer från vedlevande rosenticka (*Fomitopsis rosea*) och rynkskinn korrelerar med arealen äldre (> 140 år) skog inom en radie av tre kilometer (Edman m.fl. 2004a). Vidare har forskare fångat sporer från tajgaskinn (*Laurilia sulcata*) och andra vedlevande svampar i sporfällor som placerats på hustak i Göteborg hundratals mil från arternas närmaste kända förekomstlokaler (Hallenberg & Küffer 2001). Skogslevande svampars sporer beräknas således spridas över stora avstånd och bidra till en bakgrundsdeposition även i landskap och regioner där deras populationer är små (Edman m.fl. 2004a, Junninen & Komonen 2011).

Trots den effektiva sporspridningen *per se* indikerar analyser av skogslevande svampars biogeografiska utbredning (Peay m.fl. 2016), populationsgenetiska struktur (Högberg & Stenlid 1999, Franzen m.fl. 2007), kolonisation (Edman m.fl. 2004b, Jönsson m.fl. 2008, Peay m.fl. 2010) och förekomstmönster (Paltto m.fl. 2006, Lekberg m.fl. 2007, Ranius m.fl. 2008, Nordén m.fl. 2013) att såväl mykorrhizasvampar som vedlevande svampar inte är så välspredda som man kan förvänta sig.

Etableringen antas utgöra ett kritiskt steg i spridningsprocessen som begränsas av att skogslevande svampars livsmiljöer och koloniseringsmöjligheter är få och kortvariga. Spridningsbegränsning anses kunna uppstå då sannolikheten för etablering hos varje given spor är mycket liten kombinerat med en liten total mängd spridningskällor i landskapet som bidrar till ”poolen” av svampsporer. Liksom för mossor och lavar förväntas svamparter med specifika livsmiljökrav och begränsade tidsfönster för etablering vara mest begränsade. Ökade populationer och sporspridning av arter med breda livsmiljökrav kan dessutom ge dessa generalistarter en konkurrensfördel då de dominerar depositionen av sporer och koloniserar och besätter substrat snabbare än de specialiserade arterna (Nordén m.fl. 2013, Peay m.fl. 2016). Konstgjord spridning av mycel – inokulering – av specialiserade vedlevande svampar såsom rosenticka på platser där de saknas indikerar att även dessa arter kan tillväxa och bilda fruktkroppar när de väl lyckats etablera sig som mycel i veden (Abrego m.fl. 2016).

Beträffande mykorrhizasvampar så lever de i symbios med trädens rötter och utbyter näringsämnen som kväve och fosfor mot produkter från trädens fotosyntes. Mykorrhiza överlever inte när deras värdräd dör, exempelvis vid störningar i form av brand eller kalavverkning. I Norden och Europa saknas relevanta studier av skogslevande mykorrhizasvampar. Nordamerikanska studier i barrskog visar dock att spridning och kolonisation inte är obegränsad. Förekomsten av mykorrhiza efter avverkning korrelerar med avståndet till kvarlämnade träd (Cline m.fl. 2005) och träd fungerar som refugier för återkolonisation (Luoma m.fl. 2006). Experiment med trädplanter visar att arters kolonisation över kortare tidsperioder minskar med ökat avstånd från spridningskällor i form av mogen skog (Peay m.fl. 2012). Vidare minskar artrikedomen och kolonisationen i skogsfragment som ligger mer än en kilometer från kontinuerliga skogsområden (Peay m.fl. 2010). Resultaten indikerar således att avstånds-begränsad spridning *per se* och enskilda arters populationsstorlekar på landskapsskala sätter gräns för deras kolonisation och förekomst (Peay m.fl. 2016).

Beträffande vedlevande svampar så måste de etablera sig och växa i en enskild bit eller enhet av ved – ett avgränsat vedsubstrat (Boddy & Heilmann-Clausen 2008). Analyser av förekomstmönster hos vedlevande svampar i ek- och ädellövskog i södra Sverige visar på effekter av livsmiljöers nuvarande och historiska konnektivitet på landskapsskala (1–8 km; Paltto m.fl. 2006, Ranius m.fl. 2008). Analyser av vedlevande svampars kolonisation av granved visar på effekter av konnektivitet på en lokal skala (tiotalet upp till hundra meter) över kort tid (5 år) i såväl brukade landskap (Edman m.fl. 2004; Olsson 2008) som naturskogslandskap (Jönsson m.fl. 2008) i norra Sverige. Baserat på kolonisationsstudier av rynkskinn, rosenticka och ostticka (*Skeletocutis odora*; Edman m.fl. 2004, Olsson 2008) i de brukade landskapen beräknar forskare att enskilda sporer lyckas etableras med mycket låg sannolikhet ($1-5 \times 10^{-6}$, ”en på miljonen”; Norros m.fl. 2012). Vedlevande svampar med specifika livsmiljökrav och små spridda populationer i landskapet beräknas därför kunna bli spridningsbegränsade redan lokalt (en skala av hundratalet meter) på grund av begränsad etablering (Norros m.fl. 2012).



Våtmark Lommimyran Murjek. Foto: Sebastian Sundberg

4. Spridning hos arter i gräsmarker, våtmarker och fjäll – en kompletterande kunskapsöversikt

Sammanfattning

Detta kapitel innehåller en kunskapsöversikt med fokus på forskningsstudier av djurs, växters och svampars spridning i gräsmarker, våtmarker och fjäll.

Kapitlet redovisar strukturella och funktionella aspekter som antas påverka arters spridning i våtmarker, gräsmarker och fjäll. Därefter följer en genomgång av forskningsläget³ per organismgrupp som kompletterar kunskapsöversikten i föregående kapitel om arter i skog. Översikten visar att det finns få forskningsstudier av hur arter i våtmarker sprider sig. Vissa arter kan dock antas vara spridningsbegränsade, exempelvis fröväxter och snäckor, åtminstone över korta tidsspann. Det faktum att många av dessa arter ändå är väl representerade i majoriteten av våtmarkerna av rätt beskaffenhet är troligen ett

resultat av livsmiljöernas stabilitet över tid (hundratals till tusentals år) och därmed långa tidsfönster för kolonisation. Kunskapsläget är avsevärt bättre vad gäller spridningen av arter i gräsmarker. Forskning visar att fröväxter i gräsmarker främst är beroende av en funktionell konnektivitet – spridning via olika kulturella vektorer såsom hötransporter och betesdjur – mellan gräsmarkerna. Däremot finns indikation på att spridningen av flygande insekter (skalbaggar, fjärilar och steklar/bin) bland gräsmarker är begränsad åtminstone på större landskapsskala, vilket bör beaktas vid analys av grön infrastruktur. Vad gäller arter i fjällen så saknas belägg för att begränsad spridning och konnektivitet är viktiga naturvårdsproblem som behöver vägas in i analyser av grön infrastruktur.

³Forskningsstudier publicerade fram till och med april 2017.

Andra förutsättningarna jämfört med skog

Vindspridningen är mer effektiv i öppna miljöer

Generellt ökar vind och därmed möjligheterna för vindspridning i öppna miljöer som gräsmarker, fjällhedar och öppna våtmarker. Modelleringar indikerar att vindspridning av moss-sporer är effektivare i öppna miljöer (våtmarker, såväl som gräsmarker och fjäll), än i trädklädda miljöer, till följd av högre vindhastigheter, mer absolut vertikal turbulens och färre spridningshinder i form av trädstrukturer (Sundberg m.fl. manuskript). Även vindspridning hos fröväxter förväntas få större betydelse i öppna vindexponerade marker. Samtidigt hänger spridningen *per se* på frönas egenskaper. Fröna måste falla långsammare än 30 cm per sekund för att en liten men förutsägbar andel ska kunna spridas ”långt” (flera kilometer) trots frekvent förekommande, turbulenta eller stormiga förhållanden (Soons 2006). Exempelvis varierar fallhastigheterna mycket även bland gräsmarksväxter med plymförsedda frön (vilka traditionellt har ansetts vara primärt anpassade för spridning med vinden): hos backsippa (*Pulsatilla vulgaris*) 155 cm/s, ängsskära (*Serratula tinctoria*) 105 cm/s, slättergubbe (*Arnica montana*) 83 cm/s, slätterfibbla (*Hypochaeris maculata*) 57 cm/s, ogräsmaskrosor (*Taraxacum* sect. *Taraxacum*) 42 cm/s, kanadensiskt gullris (*Solidago canadensis*) 32 cm/s, ängsull (*Eriophorum angustifolium*) 22 cm/s, blekvide (*Salix hastata*) 13 cm/s, och mjölke (*Chamaenerion angustifolium*) 8 cm/s, medan ett dammfrö hos exv. gulyxne (*Liparis loeselii*; längd 0,39 mm, tjocklek 0,18 mm) har en fallhastighet på 21 cm/s (Hintze m.fl. 2013). Därmed förväntas backsippans frön, trots förekomsten av en plym, ytterst sällan att spridas mer än 100 meter (Tackenberg m.fl. 2003).

Funktionell konnektivitet är viktig i gräsmarker och våtmarker

Många fröväxter i såväl gräsmarker som vissa typer av våtmarker karakteriseras av att deras spridning är beroende av olika kulturella vektorer såsom hötransporter och betesdjur. De är följaktligen mer beroende av en funktionell än en strukturell konnektivitet baserad på fysiska avstånd mellan livsmiljöer. Mer utförlig redogörelse och vetenskapliga referenser i detta ämne ges i avsnittet Funktionell konnektivitet och kulturella vektorer (sid. 18–19).

Spridning med djurvektorer är viktig i gräsmarker och våtmarker

Gräsmarker och våtmarker är viktiga livsmiljöer och uppehållsplatser för våtmarksfåglar och större däggdjur med kapacitet att förflytta sig över stora delar av landskapet. Djurens utnyttjande ökar sannolikheten för att de också ska råka få med sig och hjälpa till med att sprida såväl växter som evertrebrater i dessa landskapstyper. Vektorspridningens betydelse diskuteras mer utförligt här nedan i översikterna för respektive organismgrupp samt i avsnittet Djurvektorers betydelse för långdistansspridning (sid. 19–20).

Spridning med vatten är viktig i våtmarker

Passiv spridning av arter med vatten förknippas ofta med så kallad hydrokor spridning, det vill säga med strömmande vatten (Soons m.fl. 2017). Denna mekanism är ofta effektiv i att sprida arter inom ett avrinningsområde och då främst nedströms en spridningskälla. Växtfrön som har vatten som vektor kan spridas långt längs vattendrag, upp till några hundra kilometer (Danvind & Nilsson 1997). I och med att våtmarksväxter (strand- och myrväxter) generellt har flytande frön (i motsats till vattenväxter som har sjunkande frön) så kommer de också att selektivt stranda i strandkanten där etableringsbetingelserna är goda (Soons m.fl. 2017).

Dock verkar fåglar, främst änder, gäss och svanar, men även exempelvis vadare och sumphöns, fungera som effektiva vektorer för många organismgrupper, då de även sprids uppströms samt mellan avrinningsområden i hög utsträckning (Wubs m.fl. 2016; se avsnittet Djurvektorers betydelse för långdistansspridning (sid. 19–20)). Även fiskar kan fungera som vektorer för främst vatten- och våtmarksväxter, även om spridningsavstånden generellt är betydligt kortare (10 km) än hos fåglar (upp till 1 000 km) och bundna till ett visst vattensystem. Studier av förekomstnönster hos växter i rikkärr indikerar att det inte finns några spridningsbegränsningar på landskaps- till mindre regional skala inom tidsperioder som omfattar flera hundra år (Udd m.fl. 2015) medan det verkar finnas tydliga spridningsbegränsningar hos fröväxter på kortare tid (motsvarande ca 50 år) i mossar (Soro m.fl. 1999). Utöver tidsaspekten så kan skillnaden mellan de två studierna bero på att rikkärr ofta formas kring öppna vattenmassor medan öppet vatten ofta saknas i senare successionsstadier av myrar, som (östsvenska) mossar – förekomsten av öppet vatten och mer produktiva myrsmiljöer skulle kunna attrahera andfåglar vilka därmed fungerar som effektiva endozookora fröspridare i dessa hos våtmarkerna tidiga successionsstadier (Udd m.fl. 2015, Soons m.fl. 2016).

Vinden fungerar också som en vektor för anpassade arter, som kan transportera frön och spridningskroppar mot strömriktningen (Soons 2006).

Etablering begränsas av miljön och långsam succession i våtmarker

Växter och kryptogamers förmåga att kolonisera våtmarker är starkt avhängig vilket successionsstadium som våtmarken befinner sig i, där tidiga successionsstadier är mer ”mottagliga” för kolonisation än sena successionsstadier (Rydin & Jeglum 2013). Man kan tänka sig följande successionsordning strandvåtmark > rikkärr > fattigkärr > mosse. Att bilda en mosse från ”scratch” är dessutom en process som tar mycket lång tid, sannolikt bortåt ett tusental år, samtidigt som mossen är en möjlig livsmiljö för ett mycket begränsat antal växtarter genom sitt låga pH och låga näringsstillgänglighet. Däremot kan det gå på ett tiotal år att skapa ett rikkärr, om förutsättningarna finns, det vill säga en hög grundvattennivå med hög kalkhalt (Evasdotter 2011).



Gräsand *Anas platyrhynchos*. Foto: Tomas Carlberg

Spridning i fjällen sker i förhållande till naturliga barriärer

Barriärer i fjällen är i många fall naturliga och är på så sätt sällan ett naturvårdsproblem med för fjällens arter. Det kan till exempel röra sig om en art begränsad till snölegor, där allt annat blir en form av barriär (avståndsbarrriär) att ta sig förbi. Rödlistade arter, för vilka fjällen anses vara en viktig landskapstyp, domineras av kärlväxter, mossor och fjärilar. För alla hotade fjällmossor har D-kriteriet (små populationer och/eller begränsad förekomstarea) använts vid rödlistningen. Alla hotade kärlväxter anses ha små populationer och/eller fragmenterad förekomst. Få lokaler, oftast i kombination med ett fragmenterat utbredningsområde och extrema fluktuationer, är den vanligaste orsaken till att fjärilar i fjällen blir rödlistade. Följaktligen är förmodligen den viktigaste framgångsfaktorn för dessa organismgrupper specifikt, och fjällens arter generellt, att i nuläget se till att bibehålla de kvaliteter som finns inom de skyddade områdena. Ett undantag, fjällräven (*Vulpes lagopus*), kan dock nämnas. Enligt uppgifter som togs fram inför rödlistan 2015⁴ skattas antalet lokalområden i landet till tre (Jämtland, Västerbotten samt på gränsen mellan Västerbotten/Norrbottnen) där kontakten mellan dessa områden är mycket liten. Utöver intensiva skyddsåtgärder som utfodring av fjällräv och jakt på rödräv vore det intressant att se över möjligheterna att förstärka konnektiviteten, vilken borde leda till en ökning av både den genetiska mångfalden hos svenska fjällrävar såväl som antalet.

Vidare kan nämnas att renens roll som spridningsvektor har studerats i Finnmark, norra Norge (Bråthen m.fl. 2007). Eftersom renen är idisslare tar det lång tid att processa födan, vilket öppnar för långdistansspridning av de frön som den har ätit.

Dock visar Bråthen m. fl. (2007) att denna typ av spridning innebär stor grad av selektion. Bland annat är det långt ifrån alla frön som överlever renens matsmältningsprocess. Dessutom visar studien att områden med högt betestryck har relativt låg fröproduktion, eftersom fortplantningsdelarna (exempelvis blommor) äts upp innan de hinner sätta frön. Studien visar att de som gynnades av renen som spridningsvektor var gräs och ljungväxter.

Ryggradsdjur

Groddjur

I gräsmarker och våtmarker har de flesta studerade svenska grodor antagits sprida sig kortare än 5 km på land, men flera kilometer över öppet vatten, vilket har påvisats hos gölgroda (*Pelophylax lessonae*) i Norduppland (Sjögren 1991). Vanlig groda (*Rana temporaria*) och vanlig padda (*Bufo bufo*) sprider sig regelbundet upp till åtminstone 7,5 km över brackvatten i södra Finlands skärgård (Seppä & Laurila 1999). Flera grodarter, bland annat gölgroda och lövgroda (*Hyla arborea*) har dock, genom märkning och återfångst, påvisat enstaka spridningsavstånd på 10–15 km (Marsh & Trenham 2001).

De maximala spridningsavstånd som kan detekteras med fångst-märkning-återfångst beror dock på hur stora områden som har undersökts (Smith & Green 2005). Då många studier gjorts i en begränsad rumslig skala finns risk att dagens kunskap bygger på underskattningar av groddjurs spridningsförmåga. Populationsgenetiska metoder och spridningsmodeller understödjer denna slutsats (Sinsch 2014). En analys indikerar att de mest mobila individerna har normala spridningsavstånd

⁴<http://artfakta.artdatabanken.se/taxon/100005>



Storfläckig pärlmorfjäril *Issoria lathonia*. Foto: Wenche Eide



Apollofjäril *Parnassius apollo*. Foto: Johanna Eide Ekman

på 11–13 km hos grodor och paddor respektive 8–9 km hos salamandrar (Smith & Green 2005). Denna spridning av individer upprätthåller fungerande metapopulationsdynamik med en immigrerande per lokal och generation (Smith & Green 2005). Däremot fungerar större konstruktioner och infrastruktur tvärs emot spridningsriktningen ofta som barriärer. Det minskar spridningen och ökar den genetiska isoleringen mellan populationer av åkergröda (*Rana arvalis*) och långbensgroda (*R. dalmatina*) samt ökar mortaliteten hos vandrande individer (Lesbarrères m.fl. 2006, Arens m.fl. 2007). Hos strandpadda (*Epidalea calamita*) fungerar i stället vägar som spridningskorridorer medan skogsmark upplevs som en barriär (Stevens m.fl. 2004).

Insekter och andra leddjur

Fjärilar

Dagfjärilar i främst olika gräsmarker har studerats intensivt med avseende på spridning och metapopulationsdynamik (Hanski m.fl. 2000). Spridningsavstånden mellan livsmiljöer har ofta rört sig om några hundra meter men i vissa fall upp till några kilometer. De maximala spridningsavstånden har varit starkt positivt korrelerade till storleken hos den studerade ytan (Schneider 2003) – därför är endast nyare studier utförda i landskap av minst 50 kvadratkilometer tillförlitliga för att bedöma maximala spridningsavstånd hos fjärilar (Baguette 2003, Franzén & Nilsson 2007). Exempelvis visade en treårig studie i ett större landskap (220 km²) att myrpärlemorfjäril (*Boloria aquilonaris*) kan flyga upp till 13 km mellan lokaler (Baguette 2003). En tvåårig studie av bredbräm (Zygaena lonicerae) och mindre bastardsvärmare (*Z. viciae*) i ett 81 km² stort landskap

i södra Småland visade på spridningsavstånd av upp till 5,6 km mellan isolerade livsmiljöer (Franzén & Nilsson 2007). En varmare sommar ledde till längre spridningsavstånd hos bastardsvärmarna (Franzén & Nilsson 2012). En intensiv märkning-återfångststudie med flera tusen individer av väddnätfjäril *Euphydryas aurinia* under en säsong i Tjeckien visade på spridningsavstånd av upp till 7,6 km mellan livsmiljöer (Zimmermann m.fl. 2011).

En studie av två blåvingearter visade att överlevnaden var högre hos individer som levde i gräsmarksfläckar som omgavs av mer likartade miljöer än de som omgavs av skog, men att däremot spridningsavstånden var högre hos de populationer som kläcktes i gräsmarker omgivna av en mer ogästvänlig matrix (Nowicki m.fl. 2014). Fjärilsarter med flyttande populationer verkar ha en betydligt bättre förmåga att relativt snabbt sprida sig till nya eller återkolonisera gamla områden (Miller m.fl. 2011). I samband med restaureringar av gräsmarker har det visats att fjärilsarter med vanliga värdväxter eller värdväxter som etablerar sig väl efter restaurering har en högre förmåga att kolonisera nya marker (Woodcock m.fl. 2012). Dagfjärilar verkar ha högre benägenhet att röra sig än dagaktiva svärmare Sphingidae, vilket bland annat beror på att dagfjärilarna generellt är större och har bättre flygförmåga (Kuussaari m.fl. 2014).

Steklar

I gräsmarker verkar det normala spridningsavståndet hos bin vara några hundra meter, med enstaka observationer av avstånd på ett fåtal kilometer (dos Santos m.fl. 2016). Franzén & Nilsson (2013) påvisade spridningsavstånd av upp till 5 km

mellan livsmiljöer hos det Sårbara (VU) solitära slättersandbiet (*Andrena humilis*) i en studie i södra Småland under nio säsonger. De visade också att varaktigheten i enskilda livsmiljöer var avhängig pollentillgången. Spridningsavstånden hos bina har betydelse också för de växter som pollineras av bin och där bina fungerar som genetiska länkar mellan ytor med en växtart. Födosoöksavstånd på upp till 10 km har påvisats hos olika arter av bin, där större arter har betydligt högre benägenhet att flyga långt (Greenleaf m.fl. 2007). Men vanligen flyger inte bina längre än de behöver, det vill säga om det finns födokällor i närområdet så besöks dessa i första hand.

Trollsländor (Odonata)

I myrmarker rör sig trollsländor normalt över avstånd på några hundra meter upp till några kilometer och studier visar på effekter av konnektiviteten av livsmiljöer i form av lågvuxna områden (Chin & Taylor 2009). Sju trollsländearter i ett system med elva mindre mangelgravar inom 860 m i ett jordbrukslandskap i västra England uppvisade god rörlighet från kläckningsgraven (10–47% mellan arter under två månader; Conrad m.fl. 1999). Hos 37 icke-flyttande brittiska trollsländearter uppmättes en genomsnittlig nordlig expansion av utbredningsområdet på 6,8 km per år (Hickling m.fl. 2005). En studie av sex europeiska trollsländearter, som alla är listade i [EU:s art- och habitatdirektiv](#), visar att de kan sprida sig mellan 0,5 och 14 km per år (medel: 5 km/år; 0,5–3 och 5–14 km/år hos arter knutna till rinnande respektive stillastående vatten; Jaeschke m.fl. 2013).

Trollsländearter knutna till stillastående vatten verkar ha en högre benägenhet att sprida sig långt än arter knutna till rinnande vatten. En hypotes bakom denna skillnad är att stillastående vatten är mer kortlivade och mindre stabila (samt ovanligare i södra-mellersta Europa) än rinnande vatten, vilket har selekterat fram en högre spridningsförmåga (Hof m.fl. 2006). Detta kan innebära att trollsländor som är knutna till rinnande vatten är mer sårbara för fragmentering och klimatförändringar än de som är knutna till stillastående vatten.

Ett par ”vandrande” trollsländearter, brun kejsartrollslända (*Anax ephippiger*) och vandrande ängstrollslända (*Sympetrum fonscolombii*), som hör hemma i södra Europa dyker upp i Sverige då och då (Sandhall 2000). Fyrfläckad trollslända (*Libellula quadrimaculata*) är annars den svenska trollsländearter som visar högst benägenhet att ibland flytta över stora avstånd och i stora antal (Sandhall 2000).

Landsnäckor och sniglar

Det finns få studier som har undersökt spridning hos landsnäckor och sniglar specifikt i gräsmarker, våtmarker respektive fjäll. En vanlig slutsats är att små landsnäckor och sniglar förflyttar sig ytterst korta sträckor, exempelvis hos millimeterstora grynsnäckor *Vertigo* någon meter under en livstid på knappt två år, medan större snäckor kan röra sig upp till någon meter per dag (Popov & Kramarenko 2004 och referenser däri). En studie av ett rikkärr i Östergötland som restaurerats genom att matjordslagret grävts bort visade att de flesta våtmarkssnäckor (inklusive smalgrynsnäckor *Vertigo angustior*

som listas i EU:s art- och habitatdirektiv) återkoloniserade de restaurerade delarna, några tiotal meter från befintligt rikkärr, inom två år (Evasdotter 2011). För den kanske mest krävande arten, kalkkärrsgrynsnäckor (*Vertigo geyeri*) (NT), tog dock återkolonisationen upp till tio år. Det finns exempel på vatten- och skogslevande snäckor som kan spridas effektivt både endo- och epizookort med fåglar (van Leeuwen m.fl. 2012, Simonová m.fl. 2016) samt med rinnande vatten. Det finns dock inga studier som kvantifierar den passiva spridningen med fåglar, däggdjur eller vatten.

Fröväxter

Vid sidan av kulturella vektorer och transporter är även däggdjurspridning och spridning över tid viktiga processer hos fröväxter i gräsmarker (se tidigare avsnitt). Däggdjurspridning är mer effektivt med motsvarande spridningsavstånd på 400 m respektive 1500 m (Vittoz & Engler 2007). Ett stort antal gräsmarksväxter sprids även med betande änder, svanar och gäss. Detta gäller även arter som tidigare har förmodats sakna vektor eller anpassningar för spridning med vektorer (Green m.fl. 2016).

I gräsmarker kan många fröväxter kompensera bristande spridning *per se* genom att ha långlivade individer (Eriksson 1996) och/eller långlivade frön (i en fröbank) som är oberoende av den rumsliga konnektiviteten. På så sätt kan de överbygga perioder av sämre lokala förhållanden och lägre rumslig konnektivitet. Omkring 80% av gräsmarksväxterna beräknas ha förmåga att bygga upp en fröbank (Auffret m.fl. 2015).

Kryptogamer

Mossor

Många rödlistade och naturvårdsintressanta mossor i såväl gräsmarker som våtmarker och fjäll är kortlivade och har förmåga till massiv sporproduktion. Livsmiljöer i våtmarker och fjäll består dessutom under lång tid i dagens landskap, vilket gör att mossor bildar stabila populationer med sporproduktion under lång tid. Rödlistade och naturvårdsintressanta mossor i dessa miljöer antas därför sällan vara spridningsbegränsade.

Sporproducerande gräsmarksmossor som endast är ytterst lokalt vanliga kan antas kunna bygga upp en regional bakgrundnivå av sporer. Denna förmåga finns hos den jordbruksmarkslevande och kortlivade flaggmossa (*Diselium nudum*) som är knuten till fläckar av nyligen störd och blottad sur lera, där den kan producera stora mängder sporer (Lönnell m.fl. 2012, 2014).

Studier av våtmarksmossor och deras kolonisationsmönster visar att de arter som är relativt vanliga och regelbundet producerar sporer inte är spridningsbegränsade på en regional rumslig skala (upp till åtminstone 200 km; Sundberg 2013). Det gäller under såväl längre tidsperioder (hundratal år; Sundberg m.fl. 2006, Udd m.fl. 2015) som under kortare (några tiotal år; Soro m.fl. 1999, Lönnell & Hylander 2018) och för såväl vitmossor i fattigare myr (Soro m.fl. 1999, Sundberg m.fl. 2006) som brunmossor i rikkärr (Udd m.fl.

2015, Lönnell & Hylander 2018). Dock verkar arter som inte eller mycket sällan producerar sporkapslar vara tydligt spridningsbegränsade utanför den lokala skalan, vilket gäller exempelvis den enda svenska rödlistade vitmossan, spatelvitmossa (*Sphagnum angermanicum*; aldrig funnen med kapslar i Sverige; Gunnarsson 2006), samt två rikkärrsmossor i EU:s art- och habitatdirektiv, käppkrokmossa (*Hamatocaulis vernicosus*; endast 2 fynd med kapslar i norra Sverige av 1051 rapporterade fynd; Artportalen 2017) och taigakrokmossa (*H. lapponicus*; inga rapporterade fynd med kapslar i Sverige; Artportalen 2017).

Liksom i andra miljöer kräver mossor i våtmarker vanligen någon form av kraftigare störning för att kunna etableras från sporer (Sundberg & Rydin 2002), men även från mossfragment (Målson & Rydin 2007). Detta gäller troligen i synnerhet i våtmarkernas slutstadium av successionen – det vill säga på mossarna (Soro m.fl. 1999). Anledningen är sannolikt en kombination av konkurrens om näring och ljus med redan etablerad vegetation, allelopati (Bu m.fl. 2017a), samt surare och mer näringsfattiga förhållanden i takt med myrsucces- sionen (Rydin & Jeglum 2013). Åtminstone vitmossor kan bygga upp en långlivad sporbank (Sundberg & Rydin 2000) med potentiell överlevnad i flera hundra år (Bu m.fl. 2017b). Denna sporbank innebär i princip att vitmossorna har en funktionellt (upp till hundra gånger) högre täthet av sporer tillgängliga på en viss yta, än vad som sprids under ett enskilt år, om och när goda gröningsbetingelser uppstår (Bu m.fl. 2017b).

En grupp mossor, med 16 svenska arter som förekommer i främst myrar, fjällmiljöer och skog, skiljer sig från de andra i fråga om spridning och substratval: familjen Splachnaceae inklusive arter i släktena parasollmossor (*Splachnum*), trumpetmossor (*Tayloria*) och lämmelmossor (*Tetraplodon*; Marino m.fl. 2009). Många av dessa mossor lever på spillning och döda djur, och de klibbiga sporererna sprids med hjälp avflugor. Fyra av arterna är rödlistade och tre av dem bedöms ha minskat till följd av minskat utmarksbete av nötkreatur (Artfakta 2017): liten parasollmossa (*Splachnum melanocaulon*; NT), sågtrumpetmossa (*Tayloria serrata*; EN), liten trumpetmossa (*T. tenuis*; NT) och tjockskaftad lämmelmossa (*Tetraplodon blyttii*; EN). Åtminstone ytterligare en svensk mossart har klibbiga sporer och sprids med evertebrater, lysmossa (*Schistostega pennata*; Ignatov & Ignatova 2001). Inga uppgifter finns om spridningsavstånd men det är rimligt att anta att det handlar om upp till några hundra meter eller någon kilometer per år.



Odlingslandskap Blekinge/Skåne. Foto: Johan Samuelsson

5. Värdering av arters spridning vid analys av grön infrastruktur

Sammanfattning

Detta kapitel översätter dagens kunskapsläge till vägledning om när och hur arters spridning och konnektivitet bör vägas in i analyser av grön infrastruktur.

Kapitlet utvärderar det som framkommit i tidigare kapitlen. Kapitlet listar en rad olika kontext av arter och livsmiljöer där det bedöms finnas vetenskapligt stöd för att spridning och konnektivitet har betydelse. För varje kontext anges med vilken spridningsmodell och på vilken rumslig skala som spridning och konnektivitet bör vägas in i analyser av grön infrastruktur.

I majoriteten av bedömda kontext visar forskningen att analyser av grön infrastruktur bör baseras på avstånds begränsade spridningsmodeller där sannolikheten för kolonisation avtar med ökat avstånd från spridningskälla (Tabell 5:2 och 5:3). För varje kontext graderas spridningens rumsliga skala på två nivåer – lokal eller landskap – över en given tidsskala (20 år; motiveras nedan). Ett grovt riktvärde används för att indikera lokal skala (< 0,5 km) eller den landskapsskala (1; 2;

4; 8; 16 km) inom vilken majoriteten kolonisationer förväntas ske och effekter av konnektivitet bedöms få tydligast genomslag över tid.

Avstånds begränsade modeller utgör även grund för analys av kontext med arter som sprids med vektorer i form av djur eller vatten. Sådana vektorer är av central betydelse och listas också i sammanställningen.

Barriärbegränsade spridningsmodeller bedöms vara relevanta vid analys av kontext med vissa djurarter. Det gäller exempelvis i starkt fragmenterade och urbana landskap, men även i kontext med öppnmarksarter som undantagsvis sprider sig genom skog. För dessa kontext listas potentiella barriärer i sammanställningen. Notera dock att det i stort sett helt saknas data eller forskningsresultat som kan användas för att bedöma hur stark barriäreffekt (eller så kallat spridningsmotstånd) som olika miljöer har på de listade kontexten av arter och livsmiljöer. Bedömningar av barriäreffekter (eller spridningsmotstånden) ingår därför inte i sammanställningen.

Utgångspunkter och villkor

Betydelsen av spridning och konnektivitet utvärderas utifrån följande utgångspunkter och villkor:

1. Inneboende egenskaper. Spridningsbegränsningar förutsätter att arter har inneboende egenskaper som hämmar deras spridning.

Arters spridning beror inte bara på hur de klarar av den fysiska förflyttningen, det vill säga spridningen *per se*, utan en rad olika delprocesser. Det i sin tur beror på arternas inneboende egenskaper och hur väl de är anpassade för spridning. Arter med stor spridning karaktäriseras ofta av breda livsmiljökrav, kort generationstid, omfattande fortplantning samt effektiv spridning *per se* och etablering (Tabell 5:1). Spridningsbegränsade arter karaktäriseras däremot av inneboende egenskaper som i olika grad hämmar deras spridning. Olika egenskaper kan var och en, eller i samverkan, bli begränsande. Översikten visar att de inneboende begränsningarna varierar mellan olika arter. I första hand handlar det dock om begränsningar till följd av specifika miljökrav, lång generationstid, låg fortplantning eller emigrationsbenägenhet, ineffektiv spridning *per se* eller begränsad etableringsförmåga.

2. Små populationer och arealer. Vid bedömning av spridningsbegränsningar förutsätts arterna och deras livsmiljöer finnas i en mycket liten andel (< 5 %) av landskapet. Liknande låga andelar livsmiljöer rapporteras i studier som påvisar effekter av spridningsbegränsningar och konnektivitet hos arter (exempel i skog; Paltto m.fl. 2006, Nordén m.fl. 2013, Ruete m.fl. 2014, Gjerde m.fl. 2015).

En komplexitet vid utvärdering av arters spridning är att en viss andel individer eller spridningskroppar sprids över avvikande (extra) stora avstånd. Betydelsen av denna långdistansspridning, och bakgrundsdepositionen av individer eller spridningskroppar, är svår att dokumentera. Långdistansspridningen beror bland annat på hur utbredda arterna är i landskapet. Arter med stora populationer – exempelvis vanliga arter med breda livsmiljökrav – förväntas ha talrika spridningskällor som resulterar i omfattande spridning och bakgrundsdeposition i alla delar av landskapet (Tabell 5:1). Omvänt gäller att arter med mycket små och fragmenterade populationer kan bli spridningsbegränsade till följd av begränsad produktion och deposition av långdistansspridda individer eller spridningskroppar i landskapet. Lokal avståndsbegränsad spridning, aggregerade förekomst-mönster och effekter av konnektivitet förväntas då få större genomslag.

3. Särskilda livsmiljökrav. Givet dagens kunskapsläge kan spridningsbegränsningar åtminstone på landskapskala inte uteslutas även hos arter med till synes effektiv spridning *per se*. Detta gäller särskilt hos arter med specifika livsmiljökrav och då sannolikheten för lyckad etablering hos varje enskild individ eller spridningskropp är mycket liten. Det förutsätter även inneboende begränsningar (punkt 1 ovan) samt små populationer (punkt 2 ovan) och förstärks av snabb dynamik och kortare livslängd hos arters livsmiljöer.

Begränsad lokal spridning och sparsam långdistansspridning kan tillsammans med låg etableringssannolikhet bidra till att

arternas kolonisation och populationsutveckling begränsas i fragmenterade landskap. Översikten visar att detta gäller vissa stationära och passivt sporspridda organismer (exempelvis lunglav; Belinchón m.fl. 2017). Kolonisation är dock en funktion av tid, och den rumsliga skalan för lyckad kolonisation via långdistansspridning ökar med ökad tidskala. Även om långdistansspridningen sker sparsamt och långsamt kan den alltså få betydelse på stor rumslig skala (över långa avstånd), åtminstone över lång tid (> 100 år).

Denna typ av spridningsbegränsning kan förstärkas av att arters reproduktiva mognad och kolonisation sker långsamt i jämförelse med livsmiljöers varaktighet över tid. Arters spridningsprocess behöver därför utvärderas i relation till de naturliga processer och/eller den markanvändning som påverkar livsmiljöers förekomst och dynamik. Om livsmiljöernas livslängd minskar finns risk att arterna inte hinner reproducera sig eller kolonisera tillgängliga livsmiljöer. Detta förstärker aggregerade förekomst-mönster och effekter av konnektivitet. Tidsskalan för arters spridning i förhållande till landskapets och livsmiljöers dynamik är således viktig (se nästa punkt).

4. Tidsperspektiv. Bedömningar av effekter av spridningsbegränsningar och konnektivitet görs över en tidsskala som är uppföljningsbar på kortare sikt och är jämförbar med en mänsklig "generation" (20 år). Sannolikheten för lyckad kolonisation ökar med tiden, och är knappast statistisk för någon organism. Det tidsperspektivet som man utgår ifrån kommer därför att ha en avgörande betydelse för hur man utformar urvalet av områden och naturvårdsåtgärder i en grön infrastruktur. Arters spridning blir mer begränsad och urvalet måste därmed bli mer aggregerat och sammanlänkat om det görs med ett kortare tidsperspektiv, låt säga 10 år, än ett längre, låt säga 100 år. I denna rapport används en tänkt tidsskala på 20 år. Det motsvarar en mänsklig "generation" och är på så sätt relevant med hänsyn till den praktiska planeringen och uppföljningen av samhällets naturvårdsåtgärder i landskapet. Dessutom är många empiriska studier begränsade till korta tidsperioder (5–10 år). Förutom detta är framtidsprognoserna för landskapets struktur och utveckling relativt säkra över ett kort (10–20 år) jämfört med över ett långt (>100 år) tidsperspektiv.

Utvärdering och bedömningar

Arter i skog

Kunskapsöversikten på [sid. 21–33](#) visar att förekomst- och kolonisationsmönster bland skogslevande arter i många fall kan förklaras av att arterna är spridningsbegränsade i dagens brukade landskap. Det gäller således att göra urvalet av områden och naturvårdsåtgärder i en grön infrastruktur utifrån både livsmiljöers kvalitet och konnektivitet.

Effekter av spridningsbegränsning och konnektivitet på lokal skala (< 0,5 km) eller liten landskapskala förväntas hos läderbagge och vissa andra skalbaggar i håligheter på gamla ekar och andra lövträd i hemiboreal och nemoral lövskog eller trädklädda marker (Tabell 5:2 och 5:3). Detsamma bedöms gälla vissa örter (särskilt myrspridda arter) i ädellövskog och rika vegetationstyper i olika landsdelar. Bedömningarna av

dessa två kontexter av arter och livsmiljöer är väl underbyggda med studier i Sverige och andra europeiska länder som visar på liknande resultat och slutsatser.

Trots färre studier görs samma bedömning för landsnäckor och sniglar knutna till lövskog till följd av deras låga rörelseförmåga. Baserat på få studier och främst fakta om arter bedöms det även gälla de vedlevande skalbaggar svartoxe och barkplattbagge i grannaturskog, samt vissa skogslevande jordlöpare utan flygförmåga. Effekter på lokal skala eller liten landskapskala förväntas även hos den tidigare nämnda och relativt välstuderade lunglaven samt andra liknande bladlavar med lång generationstid som främst växer på olika lövträd (Tabell 5:2 och 5:3). Samma bedömning, trots färre studier, görs även för långskägg, garnlav och andra främst asexuellt spridda trädlevande lavar i barrskog samt för aspfjädermossa och andra trädlevande mossor i lövträds miljöer.

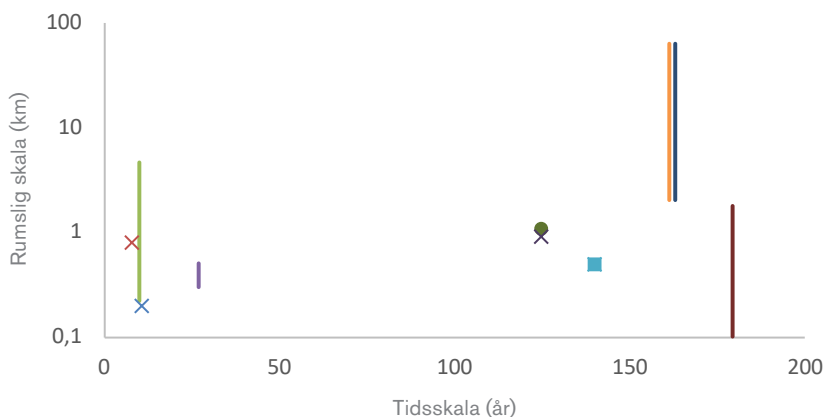
Givet dagens kunskapsläge kan effekter åtminstone på landskapskala inte heller uteslutas hos ett antal andra kontexter av arter och livsmiljöer (Fig. 5:1). Effekter på liten upp till intermediär landskapskala (1–4 km) förväntas hos nattfjärilar knutna till löv-/ädellövskog, klokrypare i ihåliga lövträd,

skalbaggar knutna till ek-/ädellövskog, skalbaggar knutna till specifika typer av död ved eller vedsvampar i såväl barrskog som löv-/ädellövskog samt vedlevande svampar i både barr- och lövskogar (Tabell 5:2 och 5:3).

Arter i våtmarker

Många arter i våtmarker antas vara spridningsbegränsade även om kunskapsöversikten på [sid. 34–39](#) visar att det för många organismgrupper saknas studier för att bekräfta detta. Fröväxter och snäckor bedöms generellt vara begränsade till lokal spridning över korta tidsspann. Det faktum att många av dessa arter ändå är väl representerade i majoriteten av våtmarkerna av rätt beskaffenhet (pH, klimat och successionsstadium) får anses vara produkten av livsmiljöernas långa varaktighet (hundratals till tusentals år) och därmed långa tidsfönster för kolonisation. Detta i kombination med att förhållandena för kolonisation sannolikt är mer gynnsamma i början av våtmarkssuccessionen då öppet vatten gynnar spridning med exempelvis våtmarksfåglar.

Flygande insekter (fjärilar, trollsländor, bin) och groddjur bedöms generellt vara spridningsbegränsade på en landskaps-



Figur 5:1. Rumsliga (km) och tidsmässiga skalor (år) över vilka effekter av konnektivitet rapporteras i nordiska studier av stationära och passivt spridda fröväxter, mossor, lavar och svampar i olika typer av skogsmiljöer. Studierna är gjorda på landskapskala i olika stora landskap (40–1 750 km²) i boreal (B), hemiboreal (HB) eller nemoral/kontinental (N) region.

De två första studierna avser effekter på kolonisation av träd över 10 år i relation till tidigare kända förekomster (lunglav i båda fallen). Övriga studier avser effekter på arters förekomst i relation till historiska kartläggningar av livsmiljöers utbredning (upp till 179 år bakåt i tid). I den senare typen av studier finns en stark koppling mellan arters nuvarande förekomst och deras livsmiljöers tidigare, historiska utbredning och konnektivitet. Det visar att arters spridning är begränsad och sker långsamt i jämförelse med hur landskapet förändrats historiskt.

Linjer används som markering av studier som rapporterar ett spann av olika värden på den rumsliga skalan (exempelvis olika resultat för olika arter). I en studie av historisk konnektivitet (Ruete m.fl. 2014) är den rumsliga skala angiven som ett genomsnitt över 10 även om den historiska kartläggningen omfattar förändringar över 350 år. I en annan sådan studie (Ranius m.fl. 2006) anges max- och minimum avstånd då konnektiviteten mättes i form av mängden grova ekar i olika stora områden (2–415 km²).

skala av 4–8 km, vilket sätter gränsen för avståndet mellan områden för specifika våtmarkstyper (stränder, rikkärr, fattigmyrar) mellan vilka det kan ske en regelbunden spridning och genutbyte mellan populationer (Tabell 5:2 och 5:3).

För att motverka den begränsning i spridningsavstånd som kunskapsöversikten visat finns hos exempelvis många fröväxter och snäckor, kan ”roterande bete” hos tama betesdjur tillämpas. Detta innebär att aktivt flytta besättningar mellan våtmarker (liksom mellan gräsmarker) och på så vis använda sig av djurens stora potential som vektorer för frön och passivt spridda evertebrater.

Sporspridda våtmarksmossor, liksom fåglar, anses generellt vara så pass effektiva på att sprida sig på en regional skala att de inte kräver någon grön infrastruktur. Observera dock att en del mossor saknar sporproduktion (i stora delar av landet) och därmed har samma spridningsbegränsningar som många fröväxter.

Arter i gräsmarker

Kunskapsöversikten på [sid. 34–39](#) visar att dagens gräsmarker till största delen är ett resultat av människans användning av

landskapet under hundratals år. Den fortsatta existensen av dessa gräsmarker och deras många arter är därför beroende av ett fortsatt, likartat bruk av markerna och en funktionell konnektivitet. Även om olika mekaniska lösningar för fröspridning bidrar, är utnyttjandet av spridningsvektorer ofta en förutsättning för förflyttningen. Precis som för våtmarkerna är roterande bete en möjlig lösning för att motverka dessa arters begränsade spridning.

Spridningsbegränsning på en landskapsskala för flygande insekter (skalbaggar, fjärilar och steklar/bin) bedöms ligga på 4–8 km, vilket sätter gränsen för utbyte av populationer mellan gräsmarkerna (Tabell 5:2 och 5:3). De flesta mossor i gräsmarkerna bedöms inte vara spridningsbegränsade.

Arter i fjäll

Kunskapsöversikten på [sid. 36](#) visar att få arter i fjällen kan anses vara spridningsbegränsade på sådant sätt att det finns anledning att inkludera dessa i arbetet med grön infrastruktur på landskapsskala. Däremot finns exempel på arter (fjällräv) där konnektiviteten mellan populationer bedöms ha betydelse på större, regional skala.

Tabell 5:1. Exempel på kontext av arter och livsmiljöer där betydelsen av spridningsbegränsningar och konnektivitet förväntas bli försumbara. De är därför mindre relevanta för arbetet med grön infrastruktur.

Kontext	Kommentar	Referenser
<p>1. Arter med kort generationstid, omfattande fortplantning, aktiv eller effektiv spridning <i>per se</i>, god orienteringsförmåga och/eller breda livsmiljökrav och hög etableringsförmåga, exempelvis:</p> <p>a. Fåglar och däggdjur, särskilt stora arter;</p> <p>b. Insekter som snabbt kan hitta livsmiljöer utan större förluster på vägen;</p> <p>c. Fröväxter i våtmarker där de sprids med fåglar som söker föda och häckar;</p> <p>d. Ormbunksväxter, mossor, lavar och svampar med kort generationstid och sporspridning i öppna vindexponerade miljöer.</p>	<p>a. Stora däggdjurs spridning begränsas av linjära hinder som viltstängsel längs större vägar, varför faunapassager är viktiga;</p> <p>c. Endozookor spridning med andfåglar verkar vara effektiv på en regional skala;</p> <p>d. Arter som sprids snabbt och koloniserar nya platser effektivt och/eller sprids i diverse miljöer och under olika förhållanden, givet att det finns etableringsmöjligheter.</p>	<p>Soro m.fl. 1999, Gunnarsson 2006, Sundberg 2013, Lönnell 2014, Soons m.fl. 2016</p>
<p>2. Vanliga arter, det vill säga arter med stora populationer, oavsett organismgrupp.</p>	<p>Arter med talrika spridningskällor som resulterar i omfattande spridning och emigration till alla delar av landskapet.</p>	<p>Grime 1986</p>
<p>3. Fröväxter med förmåga till spridning över tid via långlivat vilostadium.</p>	<p>Arter som kan överbygga perioder av sämre förhållanden genom att bilda uthålliga kloner eller fröbanker.</p>	<p>Eriksson 1996, Honnay & Bossuyt 2005, Auffret m.fl. 2015</p>
<p>4. Arter med kraftigt begränsad geografisk utbredning och spridning på grund av mycket specifika och välkända miljökrav.</p>	<p>Även spridningsbegränsade arter som finns inom ett eller ett fåtal områden inom regionen bevaras vanligen med lokala åtgärder och är på så sätt inte föremål för planeringen av grön infrastruktur. Om miljömålen i regionen är att utöka dessa arters förekomst och utbredning kan detta ske genom att man planterar eller sätter ut arterna i nya områden.</p>	

Grupp	Arter	Studerade livsmiljöer	Rumslig skala			
			Lokal	Landskap	km	
Ryggradsdjur	Små däggdjur & fladdermöss	Skog, diverse miljöer		+	8	
	Små fåglar (skogsmesar) & arter (järpe) som skyr öppna miljöer	Skog, barr- och lövskog		+	8	
	Grod- & kräldjur (gölgroda, lövgroda, strandpadda)	Våtmarker, skog, diverse miljöer		+	8	
Insekter & leddjur	Nattfjärilar (arter knutna till skog)	Skog, lövskog, med kringliggande öppen mark		+	4–8	
	Dagfjärilar knutna till specifika värdväxter (myrpärlemorfjäril på tranbär och rosling, mindre bastardsvärmare på käringtand och vickrar, bredbrämad bastardsvärmare på rödklöver och andra ärtväxter, vädntärfjäril på ängsvädd och flädervänderot)	Våtmarker, gräsmarker, diverse miljöer		+	4–8	
	Skalbaggar på gamla ekar och träd med håligheter & mulm (läderbagge)	Skog, ädellövskog	+		0,5	
	Skalbaggar på gamla ekar (ekoze)	Skog, ädellövskog		+	1–2	
	Vedlevande skalbaggar (rödlistade och andra arter på ek, bok och asp)	Skog, ädellövskog, aspskog		+	2–4	
	Vedlevande skalbaggar på gran (svartbagge, barkplattbagge)	Skog, granskog		+	0,5	
	Skalbaggar i vedsvamp (rödhalsad svartbagge, tretandad svampborre)	Skog, barr- och lövskog		+	2–4	
	Trollsländor vid stillastående vatten (pudrad kärrtrollslända, bred kärrtrollslända)	Våtmarker		+	4–8	
	Trollsländor vid rinnande vatten (grön flodtrollslända)	Våtmarker		+	2–4	
	Klokrypare i håligheter i ekar (gammelekklokrypare)	Skog, ädellövskog		+	2–4	
	Landsnäckor	Sniglar och snäckor (rödlistade och andra arter knutna till skog med asp och ek)	Skog, asp och ädellövskog	+		0,5
		Grynsnäckor	Våtmarker, rikkärr	+	(+)	0,5
	Fröväxter	Örter på rikare skogsmark (lundarter)	Skog, ädellövskog, barr- och lövskog	+		0,5
Däggdjursspridda (gräs, starrar, kämpar, tåg)		Gräsmarker, våtmarker, öppen mark		+	4–8	
Vindspridda, fallhastighet ≤ 0,3 m/s (orkidéer, dunörter, viden)		Gräsmarker, våtmarker, öppen mark		+	4–8	
Vindspridda, fallhastighet 0,3-1 m/s (ängsskära, slättergubbe, slätterfibbla)		Gräsmarker, våtmarker, öppen mark	+	(+)	1–2	
Vattenspridda (starrar), strömmande vatten		Våtmarker, längs vattendrag		+	4–8	
Diverse örter och gräs knutna till gräsmarker. OBS! Många gräsmarksväxter sprider frön och bildar fröbanker lokalt, men deras spridning och konnektivitet i landskapet är beroende av kulturella vektorer. De kan på så sätt inte klassas på samma sätt som övriga arter och livsmiljöer i denna lista. De redovisas här för att klargöra de särskilda behov av åtgärder som gäller just gräsmarkers fröväxter.		Gräsmarker				
Mossor		Trädlevande mossor (aspfjädermossa)	Skog, lövträd (rik bark)		+	0,5–1
	Asexuella mossor, spridning via fragment (spatelvitmossa)	Våtmark, intermediära kärr	+		0,5	
Lavar	Trädlevande lavar i lövskog (lunglav) och barrskog (långskägg, garnlav)	Skog, lövträd (rik bark), barrträd		+	0,5–1	
Storsvampar	Vedlevande svampar i barrskog (rynkskinn, rosenticka) och ädellövskog (tårticka)	Skog, barrträd, ädellövträd		+	2–4	

Möjliga barriärer & vektorer	Vilo stadium	Referenser
Barriär: infrastruktur		Altringham & Kerith 2016
Barriär: infrastruktur, öppen/urban miljö		Rodrigues m.fl. 2007, Åberg m.fl. 1995, 2000
Barriär: infrastruktur, skog		Marsh & Trenham 2001, Smith & Green 2005
Barriär: öppen miljö		Baguette 2003, Slade m.fl. 2013
Barriär: skog		Baguette 2003, Franzén & Nilsson 2007, Zimmermann m.fl. 2011
		Ranius 2006, Hedin m.fl. 2008, Ranius m.fl. 2011a
		Rink & Sinch 2007
		Franc m.fl. 2007 (ek), Brunet & Isaksson 2009 (bok), Ranius m.fl. 2011b (asp)
		Laaksonen m.fl. 2008, Karlsson m.fl. 2013
		Jonsell & Nordlander 2002, Jonsson m.fl. 2003, Jonsson & Nordlander 2006
		Jaeschke m.fl. 2013
	Jaeschke m.fl. 2013	
Vektor: insekter		Ranius m.fl. 2011a
		Souminen m.fl. 2003, Götmark m.fl. 2008
Vektor: däggdjur, fåglar		Evasdotter 2011
Vektor: myror	(+)	Ehrlén & Eriksson 2000, Brunet m.fl. 2012
Vektor: däggdjur (primär)	(+)	Mouissie m.fl. 2005a, b, Vittoz & Engler 2007
	(+)	Soons m.fl. 2004, Soons 2006, Vittoz & Engler 2007
	(+)	Soons m.fl. 2004, Soons 2006, Vittoz & Engler 2007
Vektor: vattendrag	(+)	Soons m.fl. 2017
Vektorer: roterande bete	–	Se referenser i avsnittet Funktionell konnektivitet och kulturella vektorer i kapitel 2.
		Snäll m.fl. 2004b, Löbel m.fl. 2006
Vektorer: däggdjur, fåglar	(+)	Gunnarsson 2006
		Öckinger m.fl. 2005, Belinchón m.fl. 2017 (löv), Dettki m.fl. 2001 (barr)
		Edman m.fl. 2004, Norros m.fl. 2012 (barr), Paltto m.fl. 2006, Ranius m.fl. 2008 (ädellöv)

Tabell 5:2. Bedömningar av spridningsmodellens relevans vid analys av konnektivitet hos olika kontext av arter och livsmiljöer som studerats inom forskningen. Avståndsbegränsade spridningsmodeller där sannolikheten för kolonisation avtar med ökat avstånd från spridningskälla bedöms vara tillämpbara i samtliga listade kontext.

För alla anges därför den rumsliga skala – lokal eller landskap – tillsammans med ett riktvärde i kilometer (km) där konnektivitet bedöms få tydligast genomslag. Möjliga barriärer anges för kontext där även barriärbegränsade spridningsmodeller bedöms vara tillämpbara (exempelvis djurs spridning i urbana landskap). Vektorer anges för de kontext där spridningsmodellen beror på tillgången på vektorer i form av djur eller vatten.

Arter med förmåga till spridning över tid (långlivat vilostadium) markeras. Rumsliga skalors relevans markeras med "+" (viktig) eller "(+)" (mindre viktig). Viktiga referenser anges, men se kunskapsöversikter i tidigare kapitel för mer bakgrund till bedömningarna.

Notera att bedömningarna begränsats till de kontext av arter och livsmiljöer som studerats inom forskningen. Det finns alltså kontext som sannolikt bör ingå i arbetet med grön infrastruktur men som inte redovisas här eftersom det saknas underlag för bedömning.

			Rumslig skala			
	Grupp	Arter	Lokal	Landskap	km	
DIVERSE MILJÖER	Ryggradsdjur	Små däggdjur & fladdermöss		+	8	
		Små fåglar (skogsmesar) & arter (järpe) som skyr öppna miljöer		+	8	
		Grod- & kräldjur (gölgroda, lövgroda, strandpadda)		+	8	
	Insekter & leddjur	Dagfjärilar, se information under gräsmarker		+	4–8	
GRÄSMARK	Insekter & leddjur	Dagfjärilar knutna till specifika värdväxter (myrpärlormorfjäril på tranbär och rosling, mindre bastardsvärmare på käringtand och vickrar, bredbrämad bastardsvärmare på rödklöver och andra ärtväxter, väddnätfjäril på ängsvädd och flädervänderot)		+	4–8	
	Fröväxter	Diverse örter och gräs knutna till gräsmarker. OBS! Många gräsmarksväxter sprider frön och bildar fröbanker lokalt, men deras spridning och konnektivitet i landskapet är beroende av kulturella vektorer. De kan på så sätt inte klassas på samma sätt som övriga kontext av arter och livsmiljöer i denna lista. De redovisas här för att klargöra de särskilda behov av åtgärder som gäller just gräsmarkers fröväxter.				
		Däggdjurspridda (gräs, starrar, kämpar, tåg)		+	4–8	
		Vindspridda, fallhastighet ≤ 0,3 m/s (orkidéer, dunörter, viden)		+	4–8	
		Vindspridda, fallhastighet 0,3-1 m/s (ängsskära, slättergubbe, slätterfibbla)		+	(+)	1–2
VÅTMARK	Insekter & leddjur	Dagfjärilar, se information under gräsmarker		+	4–8	
		Trollsländor vid stillastående vatten (pudrad kärrtrollslända, bred kärrtrollslända)		+	4–8	
		Trollsländor vid rinnande vatten (grön flodtrollslända)		+	2–4	
	Landsnäckor	Grynsnäckor	+	(+)	0,5	
	Fröväxter	Däggdjurspridda och vindspridda arter, se information under gräsmarker.				
		Vattenspridda (starrar) längs vattendrag, strömmande vatten		+	4–8	
		Asexuella mossor, spridning via fragment (spatelvitmossa)	+		0,5	
SKOG	Ädellövskog	Insekter & leddjur	Skalbaggar på gamla ekar & träd med håligheter & mulm (läderbagge)	+	0,5	
			Skalbaggar på gamla ekar (ekoxe)		+	1–2
			Vedlevande skalbaggar (rödlistade och andra arter på ek och bok och asp)		+	2–4
			Klokrypore i håligheter i ekar (gammelekklokrypore)		+	2–4
	Landsnäckor	Sniglar och snäckor (rödlistade och andra arter knutna till skog med asp och ek)	+		0,5	
	Fröväxter	Örter på rikare skogsmark (lundarter)	+		0,5	
	Mossor	Trädlevande mossor (aspfjädermossa)		+	0,5–1	
	Lavar	Trädlevande lavar i lövskog (lunglav)		+	0,5–1	
	Storsvampar	Vedlevande svampar i ädellövskog (tårticka)		+	2–4	
	Lövskog	Insekter & leddjur	Nattfjärilar		+	4–8
			Vedlevande skalbaggar (rödlistade på asp)		+	2–4
		Landsnäckor	Sniglar och snäckor (arter knutna till skog med asp)	+		0,5
		Fröväxter	Örter på rikare skogsmark (lundarter)	+		0,5
		Mossor	Trädlevande mossor (aspfjädermossa)		+	0,5–1
	Lavar	Trädlevande lavar i lövskog (lunglav)		+	0,5–1	
	Barrskog/	Insekter & leddjur	Vedlevande skalbaggar på gran (svartbagge, barkplattbagge)		+	0,5
barr-		Skalbaggar i vedsvamp (rödhalsad svartbagge, tretandad svampborre)		+	2–4	
och lövskog		Vedlevande skalbaggar på asp		+	2–4	
Lavar	Trädlevande lavar i barrskog (långskägg, garnlav)		+	0,5-1		
Storsvampar	Vedlevande svampar i barrskog (rynskinn, rosenticka)		+	2–4		
Fröväxter	Örter på rikare skogsmark	+		0,5		

Möjliga barriärer & vektorer	Vilo stadium	Referenser
Barriär: infrastruktur		Altringham & Kerith 2016
Barriär: infrastruktur, öppen/urban miljö		Rodrigues m.fl. 2007, Åberg m.fl. 1995, 2000
Barriär: infrastruktur, skog		Marsh & Trenham 2001, Smith & Green 2005
Barriär: skog		
Barriär: skog		Baguette 2003, Franzén & Nilsson 2007, Zimmermann m.fl. 2011
Vektor: däggdjur (primär)	(+)	Mouissie m.fl. 2005a, b, Vittoz & Engler 2007
	(+)	Soons m.fl. 2004, Soons 2006, Vittoz & Engler 2007
	(+)	Soons m.fl. 2004, Soons 2006, Vittoz & Engler 2007
Barriär: skog		
		Jaeschke m.fl. 2013
		Jaeschke m.fl. 2013
Vektor: däggdjur, fåglar		Evasdotter 2011
Vektor: vattendrag	(+)	Soons m.fl. 2017
Vektorer: däggdjur, fåglar	(+)	Gunnarsson 2006
		Ranius 2006, Hedin m.fl. 2008, Ranius m.fl. 2011a
		Rink & Sinch 2007
		Franc m.fl. 2007 (ek), Brunet & Isaksson 2009 (bok)
Vektor: insekter		Ranius m.fl. 2011a
		Souminen m.fl. 2003, Götmark m.fl. 2008
Vektor: myror	(+)	Ehrlén & Eriksson 2000, Brunet m.fl. 2012
		Snäll m.fl. 2004b, Löbel m.fl. 2006
		Öckinger m.fl. 2005, Belinchón m.fl. 2017
		Paltto m.fl. 2006, Ranius m.fl. 2008
Barriär: öppen miljö		Baguette 2003, Slade m.fl. 2013
		Ranius m.fl. 2011b
		Souminen m.fl. 2003
Vektor: myror	(+)	Ehrlén & Eriksson 2000, Brunet m.fl. 2012
		Snäll m.fl. 2004b, Löbel m.fl. 2006
		Öckinger m.fl. 2005, Belinchón m.fl. 2017
		Laaksonen m.fl. 2008, Karlsson m.fl. 2013
		Jonsell & Nordlander 2002, Jonsson m.fl. 2003, Jonsson & Nordlander 2006
		Ranius m.fl. 2011b
		Dettki m.fl. 2001
		Edman m.fl. 2004, Norros m.fl. 2012
	(+)	Ehrlén & Eriksson 2000

Tabell 5:3. Innehållet i Tabell 5:2 har här sorterats om så att det presenteras per livsmiljö istället för per organismgrupp.

Referenser

- Abrego, N., Oivanen, P., Viner, I., Nordén, J., Penttilä, R., Dahlberg, A., Heilmann-Clausen, J., Somervuo, P., Ovas-kainen, O. & Schiegle, D. 2016. Reintroduction of threatened fungal species via inoculation. *Biological Conservation* 203: 120–124.
- Adamík, P. & Korňan, M. 2004. Foraging ecology of two bark foraging passerine birds in an old-growth temperate forest. *Ornis Fennica* 81: 13–22.
- Akçakaya, R.H. & Baur, B. 1996. Effects of population subdivision and catastrophes on the persistence of a land snail metapopulation. *Oecologia* 105: 475–483.
- Albert, A., Auffret, A.G., Cosyns, E., Cousins, S.A.O., D'hondt, B., Eichberg, C., Eycott, A.E., Heinken, T., Hoffmann, M., Jaroszewicz, B., Malo, J.E., Mårell, A., Mouissie, M., Pake-man, R.J., Picard, M., Plue, J., Poschlod, P., Provoost, S., Alraune Schulze, K. & Baltzinger, C. 2015. Seed dispersal by ungulates as an ecological filter: a trait-based meta-analysis. *Oikos* 124: 1109–1120.
- Altringham, J. & Kerth, G. 2016. Bats and roads. I: Voigt, C.C. & Kingston, T. (red.), *Bats in the anthropocene: conservation of bats in a changing world*. Springer: 35–62.
- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355–366.
- Arens, P., van der Sluis, T., van't Westende, W.P.C., Vosman, B., Vos, C.C. & Smulders, M.J.M. 2007. Genetic population differentiation and connectivity among fragmented Moor frog (*Rana arvalis*) populations in The Netherlands. *Landscape Ecology* 22: 1489–1500.
- Artportalen 2017. Rapportsystem för växter, djur och svampar. ArtDatabanken, SLU. <http://www.artportalen.se> [uttag 2017-02-03]
- Auffret, A.G., Aggemyr, E., Plue, J. & Cousins, S.A.O. 2017. Spatial scale and specialization affect how biogeography and functional traits predict long-term patterns of community turnover. *Functional Ecology* 31: 436–443.
- Auffret, A.G., Berg, J. & Cousins, S.A.O. 2014. The geography of human-mediated dispersal. *Diversity and Distributions* 20: 1450–1456.
- Auffret, A.G. & Cousins, S.A.O. 2013. Grassland connectivity by motor vehicles and grazing livestock. *Ecography* 36: 1150–1157.
- Auffret, A.G., Plue, J. & Cousins, S.A.O. 2015. The spatial and temporal components of functional connectivity in fragmented landscapes. *Ambio* 44 (Suppl. 1): S51–S59.
- Baeten, L., Jacquemyn, H., Van Calster, H., Van Beek, E., Devlaeminck, R., Verheyen, K. & Hermy, M. 2009. Low recruitment across life stages partly accounts for the slow colonization of forest herbs. *Journal of Ecology* 97: 109–117.
- Baguette, M. 2003. Long distance dispersal and landscape occupancy in a metapopulation of the cranberry fritillary butterfly. *Ecography* 26: 153–160.
- Baguette, M., Blanchet, S., Legrand, D., Stevens, V.M. & Turlure, C. 2013. Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological Reviews* 88: 310–326.
- Baur, A. & Baur, B. 1993. Daily movement patterns and dispersal in the land snail *Arianta arbustorum*. *Malacologia* 35: 89–98.
- Belinchón, R., Harrison, P.J., Mair, L., Várkonyi, G. & Snäll, T. 2017. Local epiphyte establishment and future metapopulation dynamics in landscapes with different spatio-temporal properties. *Ecology* 98: 741–750.
- Bell, J.R., Bohan, D.A., Shaw, E.M. & Weyman, G.S. 2005. Ballooning dispersal using silk: world fauna, phylogenies, genetics and models. *Bulletin of Entomological Research* 95: 69–114.
- Bergman, K.-O., Jansson, N., Claesson, K., Palmer, M.W. & Milberg, P. 2012. How much and at what scale? Multiscale analyses as decision support for conservation of saproxylic oak beetles. *Forest Ecology and Management* 265: 133–141.
- Betzholtz, P.-E. & Franzén, M. 2011. Mobility is related to species traits in noctuid moths. *Ecological Entomology* 36: 369–376.
- Birks, H.J.B. & Willis, K.J. 2008. Alpines, trees, and refugia in Europe. *Plant Ecology and Diversity* 1: 147–160.
- Björkman, L. & Bradshaw, R. 1996. The immigration of *Fagus sylvatica* L. and *Picea abies* (L.) Karst. into a natural forest stand in southern Sweden during the last 2000 years. *Journal of Biogeography* 23: 235–244.
- Boddy, L., Frankland, J.C. & van West, P. 2008. Ecology of saprotrophic basidiomycetes. Elsevier.
- Boddy, L. & Heilmann-Clausen, J. 2008. Basidiomycete community development in temperate angiosperm wood. I: Boddy, L., Frankland, J.C., Van West, P. (red.), *Ecology of saprotrophic basidiomycetes*. Elsevier: 211–237.
- Boddy, L. & Jones, T.H. 2008. Interactions between Basidiomycota and invertebrates. I: Boddy, L., Frankland, J.C. & Van West, P. (red.), *Ecology of saprotrophic basidiomycetes*. Elsevier: 153–177.
- Boedeltje, G., Spanings, T., Flik, G., Pollux, B.J.A., Sibbing, F.A. & Verberk, W.C.E.P. 2015. Effects of seed traits on the potential for seed dispersal by fish with contrasting modes of feeding. *Freshwater Biology* 60: 944–959.
- Breil, D.A. & Moyle, S.M. 1976. Bryophytes used in construction of bird nests. *Bryologist* 79: 95–98.
- Brochet, A.L., Guillemain, M., Fritz, H., Gauthier-Clerc, M. & Green, A.J. 2010. Plant dispersal by teal (*Anas crecca*) in the Camargue: duck guts are more important than their feet. *Freshwater Biology* 55: 1262–1273.
- Brouwers, N.C. & Newton, A.C. 2009. Movement rates of woodland invertebrates: a systematic review of empirical evidence. *Insect Conservation and Diversity* 2: 10–22.
- Brunet, J., De Frenne, P., Holmström, E. & Mayr, M.L. 2012. Life-history traits explain rapid colonization of young post-agricultural forests by understory herbs. *Forest Ecology and Management* 278: 55–62.
- Brunet, J. & Isaksson, G. 2009. Restoration of beech forest for saproxylic beetles – effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution. *Biodiversity and Conservation* 18: 2387–2404.
- Brunet, J. & von Oheimb, G. 1998. Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. *Journal of Ecology* 86: 429–438.

- Bråthen, K.A., González, V.T., Iversen, M., Killengreen, S., Ravolainen, V.T., Ims, R.A. & Yoccoz, N.G. 2007. Endozoochory varies with ecological scale and context. *Ecography* 30: 308–320.
- Bu, Z.-J., Li, Z., Liu, L.-J., Sundberg, S., Feng, Y.-M., Yang, Y.-H., Liu, S., Song, X. & Zhang, X.-L. 2017a. Bryophyte spore germinability is inhibited by peatland substrates. *Acta Oecologica* 78: 34–40.
- Bu, Z.-J., Sundberg, S., Feng, L., Li, H.-K., Zhao, H.-Y. & Li, H.-C. 2017b. The Methuselah of plant diaspores: *Sphagnum* spores can survive in nature for centuries. *New Phytologist* 214: 1398–1402.
- Bülow-Olsen, A. 1980. Changes in the species composition in an area dominated by *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. as a result of cattle grazing. *Biological Conservation* 18: 257–270.
- Cain, L.C., Milligan, B.G. & Strand, A.E. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* 9: 1217–1227.
- Calabrese, J.M. & Fagan, W.F. 2004. A comparison–shopper’s guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2: 529–536.
- Caruso, A., Thor, G. & Snäll, T. 2010. Colonization–extinction dynamics of epixylic lichens along a decay gradient in a dynamic landscape. *Oikos* 119: 1947–1953.
- Chin, K.S. & Taylor, P.D. 2009. Interactive effects of distance and matrix on the movements of a peatland dragonfly. *Ecography* 32: 715–722.
- Clark, C.J., Poulsen, J.R., Levey, D.J. & Osenberg, C.W. 2007. Are plants seed limited? A critique and meta-analysis of seed addition experiments. *American Naturalist* 170: 128–142.
- Clausen, P., Nolet, B.A., Fox, A.D. & Klaassen, M. 2002. Long-distance endozoochorous dispersal of submerged macrophyte seeds by migratory waterbirds in northern Europe – a critical review of possibilities and limitations. *Acta Oecologica* 23: 191–203.
- Cline, E.T., Ammirati, J.F. & Edmonds, R.L. 2005. Does proximity to mature trees influence ectomycorrhizial fungus communities of Douglas-fir seedlings? *New Phytologist* 166: 993–1009.
- Clobert, J., Bague, M., Benton, T.G. & Bullock, J.M. (red.) 2012. *Dispersal ecology and evolution*. Oxford University Press.
- Conrad, K.F., Willson, K.H., Harvey, I.F., Thomas, C.J. & Sherratt, T.N. 1999. Dispersal characteristics of seven odonate species in an agricultural landscape. *Ecography* 22: 524–531.
- Costa, J.M., Ramos, J.A., da Silva, L.P., Timoteo, S., Araújo, P.M., Felgueiras, M.S., Rosa, A., Matos, C., Encarnação, P., Tenreiro, P.Q. & Heleno, R.H. 2013. Endozoochory largely outweighs epizoochory in migrating passerines. *Journal of Avian Biology* 45: 59–64.
- Costea, M., Stefanović, S., García, M.A., De La Cruz, S., Casazza, M.L. & Green, A.J. 2016. Waterfowl endozoochory: An overlooked long-distance dispersal mode for *Cuscuta* (dodder). *American Journal of Botany* 103: 957–962.
- Cronberg, N. 2002. Colonization dynamics of the clonal moss *Hylocomium splendens* on islands in a Baltic land uplift area: reproduction, genet distribution and genetic variation. *Journal of Ecology* 90: 925–935.
- Cronberg, N., Rydgren, K. & Økland, R.H. 2006. Clonal structure and genet-level sex ratios suggest different roles of vegetative and sexual reproduction in the clonal moss *Hylocomium splendens*. *Ecography* 29: 95–103.
- Crum, H. 2001. *Structural diversity of bryophytes*. The University of Michigan, USA.
- Cushman, S.A. 2006. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: a review and prospectus. *Biological Conservation* 128: 231–240.
- Danvind, M. & Nilsson, C. 1997. Seed floating ability and distribution of alpine plants along a northern Swedish river. *Journal of Vegetation Science* 8: 271–276.
- Dennis, R.L.H., Shreeve, T.G. & Van Dyck, H. 2003. Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint. *Oikos* 102: 417–426.
- Dettki, H. 1998. Dispersal of fragments of two pendulous lichen species. *Sauteria* 9: 123–132.
- Dettki, H., Klintberg, P. & Esseen, P.-A. 2000. Are epiphytic lichens in young forests limited by local dispersal? *Écoscience* 7: 317–325.
- Dingemanse, N.J., Both, C., van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L. & Drent, P.J. 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 741–747.
- Dingle, H. & Drake, V.A. 2007. What is migration? *BioScience* 57: 113–121.
- Dolman, P.M., Hinsley, S.A., Bellamy, P.E. & Watts, K. 2007. Woodland birds in patchy landscapes: the evidence base for strategic networks. *Ibis* 149 Suppl. 2: 146–160.
- Dos Santos, C.F., Imperatriz-Fonseca, V.L. & Arias, M.C. 2016. Relatedness and dispersal distance of eusocial bee males on mating swarms. *Entomological Science* 19: 245–254.
- During, H.J. 1979. Life strategies of bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia* 5: 2–18.
- Edenham, P., Ekendahl, A., Lönn, M. & Pamilo, P. 1999. Spridningsförmåga hos svenska växter och djur. Naturvårdsverket, Rapport 4964.
- Edman, M., Gustafsson, M., Stenlid, J. & Ericson, L. 2004a. Abundance and viability of fungal spores along a forestry gradient – responses to habitat loss and isolation. *Oikos* 104: 35–42.
- Edman, M., Kruys, N. & Jonsson, B.G. 2004b. Local dispersal sources strongly affect colonization patterns of wood-decaying fungi on spruce logs. *Ecological Applications* 14: 893–901.
- Edworthy, A.B., Steensma, K.M.M., Zandberg, H.M. & Lilley, P.L. 2012. Dispersal, home-range size, and habitat use of an endangered land snail, the Oregon forestsnail (*Allogona townsendiana*). *Canadian Journal of Zoology* 90: 875–884.
- Ehrlén, J. & Eriksson, O. 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* 81: 1667–1674.
- Elith, J. & Leathwick, J.R. 2009. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40: 677–697.
- Enoksson, B., Angelstam, P. & Larsson, K. 1995. Deciduous forest and resident birds: the problem of fragmentation within a coniferous forest landscape. *Landscape Ecology* 5: 267–275.
- Eriksson, O. 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos* 77: 248–258.

- Eriksson, O. & Ehrlén, J. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91: 360–364.
- Evasdotter, L. 2011. Restoration of a rich fen by top soil removal. Temporal and spatial responses among vascular plants, bryophytes and land snails during 15 years. Examensarbete i biologi 30 hp till magisterexamen, Uppsala universitet.
- Feurdean, A., Bhagwat, S.A., Willis, K.J., Birks, H.J.B., Lischke, H. & Hickler, T. 2013. Tree migration-rates: narrowing the gap between inferred post-glacial rates and projected rates. *PLoS ONE* 8(8): e71797. doi: 10.1371/journal.pone.0071797
- Forsse, E. & Solbreck, C. 1985. Migration in the bark beetle *Ips typographus* L.: duration, timing and height of flight. *Zeitschrift für angewandte Entomologie* 100: 47–57.
- Franc, N., Götmark, F., Økland, B., Nordén, B. & Paltto, H. 2007. Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest. *Biological Conservation* 135: 86–98.
- Franzén, I., Vasaitis, R., Penttilä, R. & Stenlid, J. 2007. Population genetics of the wood-decay fungus *Phlebia centrifuga* P. Karst. in fragmented and continuous habitats. *Molecular Ecology* 16: 3326–3333.
- Franzén, M. & Betzholtz, P.-E. 2012. Species traits predict island occupancy in noctuid moths. *Journal of Insect Conservation* 16: 155–163.
- Franzén, M. & Nilsson, S.G. 2007. What is the required minimum landscape size for dispersal studies? *Journal of Animal Ecology* 76: 1224–1230.
- Franzén, M. & Nilsson, S.G. 2012. Climate-dependent dispersal rates in metapopulations of burnet moths. *Journal of Insect Conservation* 16: 941–947.
- Franzén, M. & Nilsson, S.G. 2013. High population variability and source–sink dynamics in a solitary bee species. *Ecology* 94: 1400–1408.
- Galante, T.E., Horton, T.R. & Swaney, D.P. 2011. 95% of basidiospores fall within one meter of the cap – a field and modeling based study. *Mycologia* 103: 1175–1183.
- Garrard, G.E., McCarthy, M.A., Vesik, P.A., Radford, J.Q. & Bennett, A.F. 2012. A predictive model of avian natal dispersal distance provides prior information for investigating response to landscape change. *Journal of Animal Ecology* 81: 14–23.
- Georgopoulou, E., Djursvoll, P. & Simaiakism, S.M. 2016. Predicting species richness and distribution ranges of centipedes at the northern edge of Europe. *Acta Oecologica* 74: 1–10.
- Gibb, H., Hilszczański J., Hjältén, J., Danell, K., Ball, J.P., Pettersson, R.B. & Alinvi, O. 2008. Responses of parasitoids to saproxylic hosts and habitat: a multi-scale study using experimental logs. *Oecologia* 155: 63–74.
- Gjerde, I., Blom, H.H., Heegaard, E. & Sætersdal, M. 2015. Lichen colonization patterns show minor effects of dispersal distance at landscape scale. *Ecography* 38: 939–948.
- Gjerde, I., Blom, H.H., Lindblom, L., Sætersdal, M. & Schei, F.H. 2012. Community assembly in epiphytic lichens in early stages of colonization. *Ecology* 93: 749–759.
- Green, A.J., Soons, M., Brochet, A.-L. & Kleyheeg, E. 2016. Dispersal of plants by waterbirds. I: Sekercioglu, Ç.H., Wenny, D.G. och Whelan, C.J. (red.), Why birds matter. University of Chicago Press: 147–195.
- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R. & Kremen, C. 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153: 589–596.
- Greenwood, P.J., Harvey, P.H. & Perrins, C.M. 1979. The role of dispersal in the Great Tit (*Parus major*): the causes, consequences and heritability of natal dispersal. *Journal of Animal Ecology* 48: 123–142.
- Grime, J.P. 1986. The circumstances and characteristics of spoil colonisation within a local flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* 314: 637–654.
- Gu, W.-D., Kuusinen, M., Konttinen, T. & Hanski, I. 2001. Spatial pattern in the occurrence of the lichen *Lobaria pulmonaria* in managed and virgin forests. *Ecography* 24: 139–150.
- Gunnarsson, U. 2006. Spatelvitmossa, vår enda rödlistade vitmossa. *Svensk Botanisk Tidskrift* 100: 277–282.
- Götmark, F., von Proschwitz, T. & Franc, N. 2008. Are small sedentary species affected by habitat fragmentation? Local vs. landscape factors predicting richness and composition of land molluscs in Swedish conservation forests. *Journal of Biogeography* 35: 1062–1076.
- Haddad, N. 2000. Corridor length and patch colonization by a butterfly, *Junonia coenia*. *Conservation Biology* 14: 738–745.
- Haddad, N.M., Bowne, D.R., Cunningham, A., Danielson, B.J., Levey, D.J., Sargent, S. & Spira, T. 2003. Corridor used by diverse taxa. *Ecology* 84: 609–615.
- Hall, L.C., Krausman, P.R. & Morrison, M.L. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25: 173–182.
- Hallenberg, N. & Küffer, N. 2001. Long-distance spore dispersal in wood-inhabiting Basidiomycetes. *Nordic Journal of Botany* 21: 431–436.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41–49.
- Hanski, I. 1999. Metapopulation ecology. Oxford University Press.
- Hanski, I. 2000. Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling and consequences of different approaches to biodiversity conservation. *Annales Zoologici Fennici* 37: 271–280.
- Hanski, I., Alho, J. & Moilanen, A. 2000. Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulations. *Ecology* 81: 239–251.
- Hedin, J., Ranius, T., Nilsson, S.G. & Smith, H.G. 2008. Restricted dispersal in a flying beetle assessed by telemetry. *Biodiversity and Conservation* 17: 675–684.
- Helldin, J.-O., Seiler, A. & Olsson, M. 2010. Vågar och järnvågar – barriärer i landskapet. CBM:s skriftserie 42. Centrum för biologisk mångfald, SLU, Uppsala.
- Hermy, M. & Verheyen, K. 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Restoration* 22: 361–371.
- Hickling, R., Roy, D.B., Hill, J.K. & Thomas, C.D. 2005. A northward shift of range margins in British Odonata. *Global Change Biology* 11: 502–506.

- Hill, M.O., Preston, C.D., Bosanquet, S.D.S. & Roy, D.B. 2007. BRYOATT: attributes of British and Irish mosses, liverworts and hornworts. NERC Centre for Ecology and Hydrology and Countryside Council for Wales.
- Hilmo, O., Lundemo, S., Holien, H., Stengrundet, K. & Stenøien, H.K. 2012. Genetic structure in a fragmented northern hemisphere rainforest: Large effective sizes and high connectivity among populations of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria*. *Molecular Ecology* 21: 3250–3265.
- Hilmo, O. & Sástad, S.M. 2001. Colonization of old-forest lichens in a young and an old boreal *Picea abies* forest: an experimental approach. *Biological Conservation* 102: 251–259.
- Hintze, C., Heydel, F., Hoppe, C., Cunze, S., König, A. & Tackenberg, O. 2013. D3: The Dispersal and Diaspore Database – Baseline data and statistics on seed dispersal. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15: 180–192.
- Hof, C., Brändle, M. & Brandl, R. 2006. Lentic odonates have larger and more northern ranges than lotic species. *Journal of Biogeography* 33: 63–70.
- Holderegger, R. & Di Giulio, M. 2010. The genetic effects of roads: A review of empirical evidence. *Basic and Applied Ecology* 11: 522–531.
- Honnay, O. & Bossuyt, B. 2005. Prolonged clonal growth: escape route or route to extinction? *Oikos* 108: 427–432.
- Honnay, O., Bossuyt, B., Verheyen, K., Butaye, J., Jacquemyn, H. & Hermy, M. 2002. Ecological perspectives for the restoration of plant communities in European temperate forests. *Biodiversity and Conservation* 11: 213–242.
- Hubbell, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press.
- Hussein, T., Norros, V., Hakala, J., Petäjä, T., Aalto, P.P., Rannik, Ü., Vesala, T. & Ovaskainen, O. 2013. Species traits and inertial deposition of fungal spores. *Journal of Aerosol Science* 61: 81–98.
- Hutsemekers, V., Dopagne, C. & Vanderpoorten, A. 2008. How far and how fast do bryophytes travel at the landscape scale? *Diversity and Distributions* 14: 483–492.
- Huxel, G.R. & Hastings, A. 1999. Habitat loss, fragmentation, and restoration. *Restoration Ecology* 7: 309–315.
- Hylander, K. 2009. No increase in colonization rate of boreal bryophytes close to propagule sources. *Ecology* 90: 160–169.
- Ignatov, M.S. & Ignatova, E.A. 2001. On the zoochory of *Schistostega pennata* (Schistostegaceae, Musci). *Arctoa* 10: 83–96.
- Jaeschke, A., Bittner, T., Reineking, B. & Beierkuhnlein, C. 2013. Can they keep up with climate change? – Integrating specific dispersal abilities of protected Odonata in species distribution modelling. *Insect Conservation and Diversity* 6: 93–103.
- Jansson, G. & Angelstam, P. 1999. Threshold levels of habitat composition for the presence of the long-tailed tit (*Aegithalos caudatus*) in a boreal landscape. *Landscape Ecology* 14: 283–290.
- Janzen, D.H. 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *American Naturalist* 123: 338–353.
- Jelaska, L.Š. & Durbešić, P. 2009. Comparison of the body size and wing form of carabid species (Coleoptera: Carabidae) between isolated and continuous forest habitats. *Annales de la Société Entomologique de France* 45: 327–338.
- Johansson, V., Lönnell, N., Rannik, Ü., Sundberg, S. & Hylander, K. 2016. Air humidity thresholds trigger active moss spore release to extend dispersal in space and time. *Functional Ecology* 30: 1196–1204.
- Johansson, V., Ranius, T. & Snäll, T. 2012. Epiphyte metapopulation dynamics are explained by species traits, connectivity, and patch dynamics. *Ecology* 93: 235–241.
- Johansson, V., Snäll, T. & Ranius, T. 2013. Estimates of connectivity reveal non-equilibrium epiphyte occurrence patterns almost 180 years after habitat decline. *Oecologia* 172: 607–615.
- Johansson, V.A., Müller, G. & Eriksson, O. 2014. Dust seed production and dispersal in Swedish Pyroaleae species. *Nordic Journal of Botany* 32: 209–214.
- Johst, K., Brandl, R. & Eber, S. 2002. Metapopulation persistence in dynamic landscapes: the role of dispersal distance. *Oikos* 98: 263–270.
- Johst, K., Drechsler, M., van Teeffelen, A.J.A., Hartig, F., Vos, C.C., Wissel, S., Wätzold, F. & Opdam, P. 2011. Biodiversity conservation in dynamic landscapes: trade-offs between number, connectivity and turnover of habitat patches. *Journal of Applied Ecology* 48: 1227–1235.
- Jonsell, M. & Nordlander, G. 2002. Insects in polypore fungi as indicator species: a comparison between forest sites differing in amounts and continuity of dead wood. *Forest Ecology and Management* 157: 101–118.
- Jonsell, M., Nordlander, G. & Jonsson, M. 1999. Colonization patterns of insects breeding in wood-decaying fungi. *Journal of Insect Conservation* 3: 145–161.
- Jonsell, M., Schroeder, M. & Larsson, T. 2003. The saproxylic beetle *Bolitophagus reticulatus*: its frequency in managed forests, attraction to volatiles and flight period. *Ecography* 26: 421–428.
- Jonsson, B.G. 1993. The bryophyte diaspore bank and its role after small-scale disturbance in a boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 4: 819–826.
- Jonsson, M. 2003. Colonisation ability of the threatened tenebrionid beetle *Oplocephala haemorrhoidalis* and its common relative *Bolitophagus reticulatus*. *Ecological Entomology* 28: 159–167.
- Jonsson, M., Johannesen, J. & Seitz, A. 2003. Comparative genetic structure of the threatened tenebrionid beetle *Oplocephala haemorrhoidalis* and its common relative *Bolitophagus reticulatus*. *Journal of Insect Conservation* 7: 111–124.
- Jonsson, M. & Nordlander, G. 2006. Insect colonisation of fruiting bodies of the wood-decaying fungus *Fomitopsis pinicola* at different distances from an old-growth forest. *Biodiversity and Conservation* 15: 295–309.
- Jordano, P. 2000. Fruits and frugivory. I: Fenner, M. (red.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2 uppl. CABI: 125–166.
- Josefsson, T., Hellberg, E. & Östlund, L. 2005. Influence of habitat history on the distribution of *Usnea longissima* in boreal Scandinavia: a methodological case study. *The Lichenologist* 37: 555–567.
- Junninen, K. & Komonen, A. 2011. Conservation ecology of boreal polypores: a review. *Biological Conservation* 144: 11–20.

- Jüriado, I., Liira, J., Csencsics, D., Widmer, I., Adolf, C., Kohv, K. & Scheidegger, C. 2011. Dispersal ecology of the endangered woodland lichen *Lobaria pulmonaria* in managed hemiboreal forest landscape. *Biodiversity and Conservation* 20: 1803–1819.
- Jönsson, M.T., Edman, M. & Jonsson, B.G. 2008. Colonization and extinction patterns of wood-decaying fungi in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Ecology* 96: 1065–1075.
- Karlsson, M., Jonsell, M. & Eriksson, P. 2013. En inplanterad population av svartoxe (*Ceruchus chrysomelinus*) 17 år senare: etablering, vedval och framtid. *Entomologisk Tidskrift* 134: 207–220.
- Keon, D.B. och Muir, P.S. 2002. Growth of *Usnea longissima* across a variety of habitats in the Oregon coast range. *The Bryologist* 105: 233–242.
- Kimmerer, R.W. 1994. Ecological consequences of sexual vs. asexual reproduction in *Dicranum flagellare*. *The Bryologist* 97: 20–25.
- Kindlmann, P. & Burel, F. 2008. Connectivity measures: a review. *Landscape Ecology* 23: 879–890.
- Kleyheeg, E. & van Leeuwen, C.H.A. 2015. Regurgitation by waterfowl: An overlooked mechanism for long-distance dispersal of wetland plant seeds. *Aquatic Botany* 127: 1–5.
- Komonen, A. 2008. Colonization experiment of fungivorous beetles (Ciidae) in a lake-island system. *Entomologisk Tidskrift* 129: 141–145.
- Komonen, A., Penttilä, R., Lindgren, M. & Hanski, I. 2000. Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus. *Oikos* 90: 119–126.
- Kouki, J., Hyvärinen, E., Lappalainen, H., Martikainen, P. & Similä, M. 2012. Landscape context affects success of habitat restoration: Large-scale colonization patterns of saproxylic and fire-associated species in boreal forests. *Diversity and Distributions* 18: 348–355.
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R.K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Pöyry, J., Raatikainen, K.M., Sang, A., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M. & Steffan-Dewenter, I. 2010. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology Letters* 13: 597–605.
- Kullander, S.O., Nyman, L., Jilg, K. & Delling, B. 2012. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Strålfeniga fiskar. Actinopterygii. ArtDatabanken, SLU, Uppsala.
- Kuussaari, M., Saarinen, M., Korpela, E.-L., Pöyry, J. & Hyvönen, T. 2014. Higher mobility of butterflies than moths connected to habitat suitability and body size in a release experiment. *Ecology and Evolution* 4: 3800–3811.
- Laaka-Lindberg, S. 2000. Substrate preference and reproduction in *Lophozia silvicola* (Hepaticosida) in southern Finland. *Annales Botanici Fennici* 37: 85–93.
- Laaka-Lindberg, S. & Heino, M. 2001. Clonal dynamics and evolution of dormancy in the leafy hepatic *Lophozia silvicola*. *Oikos* 94: 525–532.
- Laaksonen, M., Peuhu, E., Várkonyi, G. & Siitonen, J. 2008. Effects of habitat quality and landscape structure on saproxylic species dwelling in boreal spruce-swamp forests. *Oikos* 117: 1098–1110.
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241: 1455–1460.
- Lande, R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *American Naturalist* 142: 911–927.
- Larrivé, M. & Buddle, C.M. 2011. Ballooning propensity of canopy and understorey spiders in a mature temperate hardwood forest. *Ecological Entomology* 36: 144–151.
- Larsson, P. & Gauslaa, Y. 2011. Rapid juvenile development in old forest lichens. *Botany* 89: 65–72.
- Laux, J.-J. & Kölsch, G. 2014. Potential for passive internal dispersal: eggs of an aquatic leaf beetle survive passage through the digestive system of mallards. *Ecological Entomology* 39: 391–394.
- Lehtomäki, J. & Moilanen, A. 2013. Methods and workflow for spatial conservation prioritization using Zonation. *Environmental Modelling & Software* 47: 128–137.
- Leibold, M.A. & McPeck, M.A. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87: 1399–1410.
- Lekberg, Y., Koide, R.T., Rohr, J.R., Aldrich-Wolfe, L. & Morton, J.B. 2007. Role of niche restrictions and dispersal in the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Journal of Ecology* 95: 95–105.
- Lesbarrères, D., Primmer, C.R., Lodé, T. & Merilä, J. 2006. The effects of 20 years of highway presence on the genetic structure of *Rana dalmatina* populations. *Écoscience* 13: 531–538.
- Levin, S.A., Muller-Landau, H.C. & Nathan, R. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 575–604.
- Lewis, L.R., Behling, E., Gousse, H., Qian, E., Elphick, C.S., Lamarre, J.-F., Bêty, J., Liebezeit, J., Rozzi, R. & Goffinet, B. 2014. First evidence of bryophyte diaspores in the plumage of transequatorial migrant birds. *PeerJ* 2: e424. doi: 10.7717/peerj.424
- Lidén, M., Pettersson, M., Bergström, U. & Lundmark, T. 2004. Artificial dispersal of endangered epiphytic lichens: a tool for conservation in boreal forest landscapes. *Biological Conservation* 118: 431–442.
- Lin, G., Stralberg, D., Gong, G., Huang, Z., Ye, W. & Wu, L. 2013. Separating the effects of environment and space on tree species distribution: from population to community. *PLoS ONE* 8(2): e56171.
- Lindborg, R. & Eriksson, O. 2004. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* 85: 1840–1845.
- Luoma, D.L., Stockdale, C.A., Molina, R. & Eberhart, J.L. 2006. The spatial influence of *Pseudotsuga menziesii* retention trees on ectomycorrhizal diversity. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 2561–257.
- Lättman, H., Lindblom, L., Mattsson, J.-E., Milberg, P., Skage, M. & Ekman, S. 2009. Estimating the dispersal capacity of the rare lichen *Cliostomum corrugatum*. *Biological Conservation* 142: 1870–1878.
- Löbel, S. & Rydin, H. 2010. Trade-offs and habitat constraints in the establishment of epiphytic bryophytes. *Functional Ecology* 24: 887–897.
- Löbel, S., Snäll, T. & Rydin, H. 2006. Metapopulation processes in epiphytes inferred from patterns of regional distribution and local abundance in fragmented forest landscapes. *Journal of Ecology* 94: 856–868.

- Löbel, S., Snäll, T. & Rydin, H. 2009. Mating system, reproduction mode and diaspore size affect metacommunity diversity. *Journal of Ecology* 97: 176–185.
- Lönnell, N. & Hylander, K. 2018. Calcicolous plants colonize limed mires after long-distance dispersal. *Journal of Biogeography* 45: 885–894.
- Lönnell, N., Hylander, K. & Jonsson, B.G. 2014. Production of diaspores at the landscape level regulates local colonization: an experiment with a spore-dispersed moss. *Ecography* 37: 591–598.
- Lönnell, N., Hylander, K., Jonsson, B.G. & Sundberg, S. 2012. The fate of the missing spores – patterns of realized dispersal beyond the closest vicinity of a sporulating moss. *PLoS ONE* 7: e41987.
- Manzano, P. & Malo, J.E. 2006. Extreme long-distance seed dispersal via sheep. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 244–248.
- Marino, P., Raguso, R. & Goffinet, B. 2009. The ecology and evolution of fly dispersed dung mosses (Family Splachnaceae): Manipulating insect behaviour through odour and visual cues. *Symbiosis* 47: 61–76.
- Marjakangas, A. & Kiviniemi, S. 2005. Dispersal and migration of female Black Grouse *Tetrao tetrix* in eastern central Finland. *Ornis Fennica* 82: 107–116.
- Marsh, D.M. & Trenham, P.C. 2001. Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conservation Biology* 15: 40–49.
- Matern, A., Desender, K., Drees, C., Gaublomme, E., Paill, W. & Assmann, T. 2009. Genetic diversity and population structure of the endangered insect species *Carabus variolosus* in its western distribution range: Implications for conservation. *Conservation Genetics* 10: 391–405.
- Matern, A., Drees, C., Meyer, H. & Assmann, T. 2008. Population ecology of the rare carabid beetle *Carabus variolosus* (Coleoptera: Carabidae) in north-west Germany. *Journal of Insect Conservation* 12: 591–601.
- Matthysen, E. 1998. *The Nuthatches*. Academic Press.
- Matthysen, E. 2012. Multicausality of dispersal: a review. I: Clobert, J., Baguette, M., Benton, T.G. & Bullock, J.M. (red.), *Dispersal ecology and evolution*. Oxford University Press: 3–18.
- McGill, B.J. 2003. A test of the unified neutral theory of biodiversity. *Nature* 422: 881–885.
- McGill, B.J., Maurer, B.A. & Weiser, M.D. 2006. Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology* 87: 1411–1423.
- Miller, N.G., Wassenaar, L.I., Hobson, K.A. & Norris, D.R. 2011. Monarch butterflies cross the Appalachians from the west to recolonize the east coast of North America. *Biology Letters* 7: 43–46.
- Moilanen, A. 2012. Spatial conservation prioritization in data-poor areas of the world. *Brazilian Journal of Nature Conservation* 10: 12–19.
- Moilanen, A. & Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* 79: 2503–2515.
- Moilanen, A., Wilson, K.A. & Possingham, H. (red.) 2009. *Spatial conservation prioritization. Quantitative methods and computational tools*. Oxford University Press.
- Moning, C. & Muller, J. 2009. Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests. *Ecological Indicators* 9: 922–932.
- Montadert, M. & Léonard, P. 2006. Post-juvenile dispersal of Hazel Grouse *Bonasa bonasia* in an expanding population of the southeastern French Alps. *Ibis* 148: 1–13.
- Morlon, H., White, E.P., Etienne, R.S., Green, J.L., Ostling, A., Alonso, D., Enquist, B.J., He, F., Hurlbert, A., Magurran, A.E., Maurer, B.A., McGill, B.J., Olf, H., Storch, D. & Zillio, T. 2009. Taking species abundance distributions beyond individuals. *Ecology Letters* 12: 488–501.
- Mortelliti, A., Amori, G. & Boitani, L. 2010. The role of habitat quality in fragmented landscapes: a conceptual overview and prospectus for future research. *Oecologia* 163: 535–547.
- Moss, R., Picozzi, N. & Catt, D.C. 2006. Natal dispersal of capercaillie *Tetrao urogallus* in northeast Scotland. *Wildlife Biology* 12: 227–232.
- Mouissie, A.M., Lengkeek, W. & Van Diggelen, R. 2005a. Estimating adhesive seed-dispersal distances: field experiments and correlated random walks. *Functional Ecology* 19: 478–486.
- Mouissie, A.M., Vos, P., Verhagen, H.M.C. & Bakker, J.P. 2005b. Endozoochory by free-ranging, large herbivores: Ecological correlates and perspectives for restoration. *Basic and Applied Ecology* 6: 547–558.
- Moussy, C., Hosken, D.J., Mathews, F., Smith, G.C., Aegerter, J.N. & Bearhop, S. 2013. Migration and dispersal patterns of bats and their influence on genetic structure. *Mammal Review* 43: 183–195.
- Muñoz, J., Felicísimo, A.M., Cabezas, F., Burgaz, A.R. & Martínez, I. 2004. Wind as a long-distance dispersal vehicle in the southern hemisphere. *Science* 304: 1144–1147.
- Myers, J.A. Chase, J.M., Jiménez, I., Jørgensen, P.M., Araujo-Murakami, A., Paniagua-Zambrana, N. & Seidel, R. 2013. Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology Letters* 16: 151–157.
- Mälson, K. & Rydin, H. 2007. The regeneration capabilities of bryophytes for rich fen restoration. *Biological Conservation* 135: 435–442.
- Nathan, R., Getz, W.M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D. & Smouse, P.E. 2008a. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105: 19052–19059.
- Nathan, R., Klein, E., Robledo-Arnuncio, J.J. & Revilla, E. 2012. Dispersal kernels: review. I: Clobert, J., Baguette, M., Benton, T.G. & Bullock, J.M. (red.), *Dispersal ecology and evolution*. Oxford University Press: 187–210.
- Nathan, R., Schurr, F.M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A. & Tsoar, A. 2008b. Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 638–647.
- Naturvårdsverket 2005. *Naturvårdsbiologisk forskning. Underlag för områdesskydd i skogslandskapet. Rapport 5452*.
- Nieminen, M., Rita, H. & Uuvana, P. 1999. Body size and migration in moths. *Ecography* 22: 697–707.
- Nilsson, S.G. & Baranowski, R. 1997. Habitat predictability and the occurrence of wood beetles in old-growth beech forests. *Ecography* 20: 491–498.

- Nilsson, S.G., Baranowski, R., Ehnström, B., Eriksson, P., Hedin, J. & Ljungberg, H. 2000. Svartoxen, *Ceruchus chrysomelinus* (Coleoptera, Lucanidae), en försvinnande urskogsrelikt? Entomologisk Tidskrift 121: 137–146.
- Nilsson, S.G., Hedin, J. & Niklasson, M. 2001. Biodiversity and its assessment in boreal and nemoral forests. Scandinavian Journal of Forest Research Supplement 3: 10–26.
- Nordén, B., Dahlberg, A., Brandrud, T.E., Fritz, Ö., Ejrnaes, R. & Ovaskainen, O. 2014. Effects of ecological continuity on species richness and composition in forests and woodlands: A review. *Écoscience* 21: 34–45.
- Nordén, B. & Larsson, K. 2000. Basidiospore dispersal in the old-growth forest fungus *Phlebia centrifuga* (Basidiomycetes). *Nordic Journal of Botany* 20: 215–219.
- Nordén, J., Penttilä, R., Siitonen, J., Tomppo, E., Ovaskainen, O. 2013. Specialist species of wood-inhabiting fungi struggle while generalists thrive in fragmented boreal forests. *Journal of Ecology* 101: 701–712.
- Norros, V., Karhu, E., Nordén, J., Vähätalo, A.V. & Ovaskainen, O. 2015. Spore sensitivity to sunlight and freezing can restrict dispersal in wood-decay fungi. *Ecology and Evolution* 5: 3312–3326.
- Norros, V., Penttilä, R., Suominen, M. & Ovaskainen, O. 2012. Dispersal may limit the occurrence of specialist wood decay fungi already at small spatial scales. *Oikos* 121: 961–974.
- Norros, V., Rannik, Ü., Hussein, T., Petäjä, T., Vesala, T. & Ovaskainen, O. 2014. Do small spores disperse further than large spores? *Ecology* 95: 1612–1621.
- Nowakowski, J.K. 2001. Speed and synchronisation of autumn migration of the Great tit (*Parus major*) along the eastern and the southern Baltic coast. *Ring* 23: 55–71.
- Nowicki, P., Vrabec, V., Binzenhöfer, B., Feil, J., Zakšek, B., Hovestadt, T. & Settele, J. 2014. Butterfly dispersal in inhospitable matrix: rare, risky, but long-distance. *Landscape Ecology* 29: 401–412.
- Oleksa, A., Chybicki, I.J., Larsson, M.C., Svensson, G.P. & Gawróński, R. 2015. Rural avenues as dispersal corridors for the vulnerable saproxylic beetle *Elatер ferrugineus* in a fragmented agricultural landscape. *Journal of Insect Conservation* 19: 567–580.
- Olsson, J. 2008. Colonization patterns of wood-inhabiting fungi in boreal forests. Doktorsavhandling, Umeå Universitet.
- Ozinga, W.A., Bekker, R.M., Schaminée, J.H.J. & van Groenendael, J.M. Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. *Journal of Ecology* 2004: 767–777.
- Paltto, H., Nordén, B., Götmark, F. & Franc, N. 2006. At which spatial and temporal scales does landscape context affect local density of Red Data Book and Indicator species? *Biological Conservation* 133: 442–454.
- Paradis, E., Baillie, S.R., Sutherland, W.J. & Gregory, R.D. 1998. Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology* 67: 518–536.
- Peay, K.G., Garbelotto, M. & Bruns, T.D. 2010. Evidence of dispersal limitation in soil microorganisms: isolation reduces species richness on mycorrhizal tree islands. *Ecology* 91: 3631–3640.
- Peay, K.G., Kennedy, P.G. & Talbot, J.M. 2016. Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome. *Nature Reviews Microbiology* 14: 434–447.
- Pohjamo, M., Korpelainen, H. & Kalinauskaite, N. 2008. Restricted gene flow in the clonal hepatic *Trichocolea tomentella* in fragmented landscapes. *Biological Conservation* 141: 1204–1217.
- Pohjamo, M. & Laaka-Lindberg, S. 2004. Demographic population structure of a leafy epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum* (Nees ex Lindb.) R. M. Schust. *Plant Ecology* 173: 73–81.
- Pohjamo, M., Laaka-Lindberg, S., Ovaskainen, O. & Korpelainen, H. 2006. Dispersal potential of spores and asexual propagules in the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum*. *Evolutionary Ecology* 20: 415–430.
- Popov, V.N. & Kramarenko, S.S. 2004. Dispersal of land snails of the genus *Xeropicta* Monterosato, 1892 (Gastropoda; Pulmonata; Hygromiidae). *Russian Journal of Ecology* 35: 263–266.
- Preston C.D. & Hill, M.O. 1999. The geographical relationships of the British and Irish flora: a comparison of pteridophytes, flowering plants, liverworts and mosses. *Journal of Biogeography* 26: 629–642.
- Proctor, V.W. 1968. Long-distance dispersal of seeds in the digestive tract of birds. *Science* 160: 321–322.
- Pulliam, H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132: 652–661.
- Punttila, P. 1996. Succession, forest fragmentation, and the distribution of wood ants. *Oikos* 75: 291–298.
- Ranius, T. 2001. Constancy and asynchrony of *Osmoderma eremita* populations in tree hollows. *Oecologia* 126: 208–215.
- Ranius, T. 2002. Population ecology and conservation of beetles and pseudoscorpions living in hollow oaks in Sweden. *Animal Biodiversity and Conservation* 25: 53–68.
- Ranius, T. 2006. Measuring the dispersal of saproxylic insects: a key characteristic for their conservation. *Population Ecology* 48: 177–188.
- Ranius, T., Bohman, P., Hedgren, O., Wikars, L.-O. & Caruso, A. 2014. Metapopulation dynamics of a beetle species confined to burned forest sites in a managed forest region. *Ecography* 37: 797–804.
- Ranius, T. & Douwes, P. 2002. Genetic structure of two pseudoscorpion species living in tree hollows in Sweden. *Animal Biodiversity and Conservation* 25: 67–74.
- Ranius, T., Eliasson, P. & Johansson, P. 2008. Large-scale occurrence patterns of red-listed lichens and fungi on old oaks are influenced both by current and historical habitat density. *Biodiversity and Conservation* 17: 2371–2381.
- Ranius, T. & Hedin, J. 2001. The dispersal rate of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows. *Oecologia* 126: 363–370.
- Ranius, T., Johansson, V. & Fahrig, L. 2011a. Predicting spatial occurrence of beetles and pseudoscorpions in hollow oaks in southeastern Sweden. *Biodiversity and Conservation* 20: 2027–2040.
- Ranius, T., Johansson, V., Schroeder, M. & Caruso, A. 2015. Relative importance of habitat characteristics at multiple scales for wood-dependent beetles in boreal forest. *Landscape Ecology* 30: 1931–1942.

- Ranius, T. & Kindvall, O. 2006. Extinction risk of wood-living model species in forest landscapes as related to forest history and conservation strategy. *Landscape Ecology* 21: 687–698.
- Ranius, T., Martikainen, P. & Kouki, J. 2011b. Colonisation of ephemeral forest habitat by specialised species: beetle and bugs associated with recently dead aspen wood. *Biodiversity and Conservation* 20: 2903–2915.
- Ranius, T., Nilsson, S.G. & Franzén, M. 2011c. How frequent is metapopulation structure among butterflies in grasslands? Occurrence patterns in a forest-dominated landscape in southern Sweden. *Écoscience* 18: 138–144.
- Reynolds, A.M., Bohan, D.A. & Bell, J.R. 2007. Ballooning dispersal in arthropod taxa: conditions at take-off. *Biology Letters* 3: 237–240.
- Rink, M. & Sinsch, U. 2007. Radio-telemetric monitoring of dispersing stag beetles: implications for conservation. *Journal of Zoology* 272: 235–243.
- Risberg, L. & Granström, A. 2009. The effect of timing of forest fire on phenology and seed production in the fire-dependent herbs *Geranium bohemicum* and *G. lanuginosum* in Sweden. *Forest Ecology and Management* 257: 1725–1731.
- Risberg, L. & Granström, A. 2012. Seed dynamics of two fire-dependent *Geranium* species in the boreal forest of southeastern Sweden. *Botany* 90: 794–805.
- Rodrigues, A., Andrén, H. & Jansson, G. 2001. Habitat-mediated predation risk and decision making of small birds at forest edges. *Oikos* 95: 383–396.
- Rodrigues, A., Jansson, G. & Andrén, H. 2007. Composition of an avian guild in spatially structured habitats supports a competition–colonization trade-off. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274: 1403–1411.
- Rolstad, J. & Gjerde, I. 2003. Aktuelt fra Skogforskningen 1/03; 1–39. Norsk institutt for skogforskning, Ås, Norge.
- Ronce, O. 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 231–253.
- Rotheray, E.L., Bussière, L.F., Moore, P., Bergstrom, L. & Goulson, D. 2014. Mark recapture estimates of dispersal ability and observations on the territorial behaviour of the rare hoverfly, *Hammerschmidtia ferruginea* (Diptera, Syrphidae). *Journal of Insect Conservation* 18: 179–188.
- Rudolphi, J., Caruso, A., von Cräutlein, M., Laaka-Lindberg, S., Ryömä, R. & Berglund, H. 2011. Relative importance of thinned and clear-cut stands for bryophyte diversity on stumps. *Forest Ecology and Management* 261: 1911–1918.
- Ruete, A., Fritz, Ö. & Snäll, T. 2014. A model for non-equilibrium metapopulation dynamics utilizing data on species occupancy, patch ages and landscape history. *Journal of Ecology* 102: 678–689.
- Runesson, K. 2012. Vegetation och flora i vägkanter – effekter av olika metoder för skötsel och underhåll. Kunskapssammanställning. CBM:s skriftserie 63. Centrum för biologisk mångfald, SLU, Uppsala.
- Rydgren, K., Cronberg, N. & Økland, R.H. 2006. Factors influencing reproductive success in the clonal moss, *Hylacomium splendens*. *Oecologia* 147: 445–454.
- Rydin, H. & Jeglum, J.K. 2013. The biology of peatlands. 2 uppl. Oxford University Press.
- Ryömä, R. & Laaka-Lindberg, S. 2005. Bryophyte recolonization on burnt soil and logs. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20, S6: 5–16.
- Sahlman, T. 2007. Population genetic analysis of natal dispersal and substructure in three bird species. *Acta Universitatis Upsaliensis* 373: 1–33.
- Sahlsten, J., Thörngren, H. & Höglund, J. 2008. Inference of hazel grouse population structure using multilocus data: a landscape genetic approach. *Heredity* 101: 475–482.
- Sandhall, Å. 2000. Trollsländor i Europa. Interpublishing.
- Schimmel, J. & Granström, A. 1996. Fire severity and vegetation response in a boreal Swedish forest. *Ecology* 77: 1436–1450.
- Schmiegelow, F.K.A. & Mönkkönen, M. 2002. Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: avian perspectives from the boreal forest. *Ecological Applications* 12: 375–389.
- Schneider, C. 2003. The influence of spatial scale on quantifying insect dispersal: an analysis of butterfly data. *Ecological Entomology* 28: 252–256.
- Schroeder, L.M., Ranius, T., Ekbom, B. & Larsson, S. 2007. Spatial occurrence in a habitat-tracking saproxylic beetle inhabiting a managed forest landscape. *Ecological Applications* 17: 900–909.
- Scott, N.E. & Davison, A.W. 1982. De-icing salt and the invasion of road verges by maritime plants. *Watsonia* 14: 41–52.
- Seppä, P. & Laurila, A. 1999. Genetic structure of island populations of the anurans *Rana temporaria* and *Bufo bufo*. *Heredity* 82: 309–317.
- Shi, T.-T., Wang, B. & Quan, R.-C. 2015. Effects of frugivorous birds on seed retention time and germination in Xishuangbanna, southwest China. *Zoological Research* 36: 241–247.
- Siitonen, J. & Saaristo, L. 2000. Habitat requirements and conservation of *Pytho kolwensis*, a beetle species of old-growth boreal forest. *Biological Conservation* 94: 211–220.
- Simonová, J., Simon, O.P., Kapic, Š., Nehasil, L. & Horsák, M. 2016. Medium-sized forest snails survive passage through birds' digestive tract and adhere strongly to birds' legs: more evidence for passive dispersal mechanisms. *Journal of Molluscan Studies* 82: 422–426.
- Sinsch, U. 2014. Movement ecology of amphibians: from individual migratory behaviour to spatially structured populations in heterogeneous landscapes. *Canadian Journal of Zoology* 92: 491–502.
- Sjögren, P. 1991. Extinction and isolation gradients in metapopulations: the case of the pool frog (*Rana lessonae*). *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 135–147.
- Slade, E.M., Merckx, T., Riutta, T., Bebbler, D.P., Redhead, D., Riordan, P. & MacDonald, D.W. 2013. Life-history traits and landscape characteristics predict macro-moth responses to forest fragmentation. *Ecology* 94: 1519–1530.
- Smith, A.M. & Green, D.M. 2005. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography* 28: 110–128.
- Snäll, T., Ehrlén, J. & Rydin, H. 2005. Colonization-extinction dynamics of an epiphyte metapopulation in a dynamic landscape. *Ecology* 86: 106–115.

- Snäll, T., Fogelqvist, J., Ribeiro Jr., P.J. & Lascoux, M. 2004a. Spatial genetic structure in two congeneric epiphytes with different dispersal strategies analysed by three different methods. *Molecular Ecology* 13: 2109–2119.
- Snäll, T., Hagström, A., Rudolphi, J. & Rydin, H. 2004b. Distribution pattern of the epiphyte *Neckera pennata* on three spatial scales – importance of past landscape structure, connectivity and local conditions. *Ecography* 27: 757–766.
- Snäll, T., Lehtomäki, J., Arponen, A., Elith, J. & Moilanen, A. 2016. Green infrastructure design based on spatial conservation prioritization and modeling of biodiversity features and ecosystem services. *Environmental Management* 57: 251–256.
- Snäll, T., Ribeiro, P.J. & Rydin, H. 2003. Spatial occurrence and colonisations in patch-tracking metapopulations: local conditions versus dispersal. *Oikos* 103: 566–578.
- Solbreck, C. & Sillén-Tullberg, B. 1990. Population dynamics of a seed feeding bug, *Lygaeus equestris*. 1. Habitat patch structure and spatial dynamics. *Oikos* 58: 199–209.
- Soons, M.B. 2006. Wind dispersal in freshwater wetlands: Knowledge for conservation and restoration. *Applied Vegetation Science* 9: 271–278.
- Soons, M.B., Brochet, A.-L., Kleyheeg, E. & Green, A.J. 2016. Seed dispersal by dabbling ducks: an overlooked dispersal pathway for a broad spectrum of plant species. *Journal of Ecology* 104: 443–455.
- Soons, M.B., de Groot, G.A., Cuesta Ramirez, M.T., Fraaije, R.G.A., Verhoeven, J.T.A. & de Jager, M. 2017. Directed dispersal by an abiotic vector: wetland plants disperse their seeds selectively to suitable sites along the hydrological gradient via water. *Functional Ecology* 31: 499–508.
- Soons, M.B., Van Der Vlugt, C., Van Lith, B., Heil, G.W. & Klaassen, M. 2008. Small seed size increases the potential for dispersal of wetland plants by ducks. *Journal of Ecology* 96: 619–627.
- Soro, A., Sundberg, S. & Rydin, H. 1999. Species diversity, niche metrics and species associations in harvested and undisturbed bogs. *Journal of Vegetation Science* 10: 549–560.
- Southwood, T.R.E. 1977. Habitat, the temple for ecological strategies. *Journal of Animal Ecology* 46: 337–365.
- Speight, M.C.D. 1989. Saproxyllic invertebrates and their conservation. *Nature and Environment Series*, No. 42. Council of Europe, Publications and Documents Division, Strasbourg.
- Stevens, V.M., Polus, E., Wesselingh, R.A., Schtickzelle, N. & Baguette, M. 2004. Quantifying functional connectivity: experimental evidence for patch-specific resistance in the Natterjack toad (*Bufo calamita*). *Landscape Ecology* 19: 829–842.
- Stevens, V.M., Trochet, A., Van Dyck, H., Clobert, J. & Baguette, M. 2012. How is dispersal integrated in life histories: a quantitative analysis using butterflies. *Ecology Letters* 15: 74–86.
- Stevens, V.M., Turlure, C. & Baguette, M. 2010. A meta-analysis of dispersal in butterflies. *Biological Reviews* 65: 625–642.
- Strykstra, R.J., Bekker, R.M. & Verweij, G.L. 1996. Establishment of *Rhinanthus angustifolius* in a successional hayfield after seed dispersal by mowing. *Acta Botanica Neerlandica* 45: 557–562.
- Suhling, F., Martens, A. & Suhling, I. 2016. Long-distance dispersal in Odonata: Examples from arid Namibia. *Austral Ecology*: in press. doi: 10.1111/aec.12472View.
- Sundberg, S. 2013. Spore rain in relation to regional sources and beyond. *Ecography* 36: 364–373.
- Sundberg, S., Hansson, J. & Rydin, H. 2006. Colonization of *Sphagnum* on land uplift islands in the Baltic Sea: time, area, distance and life history. *Journal of Biogeography* 33: 1479–1491.
- Sundberg, S., Rannik, Ü. & Bergström, H. Timing of spore release in *Sphagnum* in relation to diurnal meteorological conditions and habitats: effects on dispersal distances. Manuscript.
- Sundberg, S. & Rydin, H. 2000. Experimental evidence for a persistent spore bank in *Sphagnum*. *New Phytologist* 148: 105–116.
- Sundberg, S. & Rydin, H. 2002. Habitat requirements for establishment of *Sphagnum* from spores. *Journal of Ecology* 90: 268–278.
- Sundström, L., Seppä, P. & Pamilo, P. 2005. Genetic population structure and dispersal patterns in *Formica* ants: a review. *Annales Zoologici Fennici* 42: 163–177.
- Suominen, O., Edenius, L., Ericsson, G. & de Dios, V.R. 2003. Gastropod diversity in aspen stands in coastal northern Sweden. *Forest Ecology and Management* 175: 403–412.
- Sverdrup-Thygeson, A., Gustafsson, L. & Kouki, J. 2014. Spatial and temporal scales relevant for conservation of dead-wood associated species: current status and perspectives. *Biodiversity and Conservation* 23: 513–535.
- Szekely, T. 1987. Foraging behaviour of woodpeckers (*Dendrocopos* spp.), Nuthatch (*Sitta europaea*) and Treecreeper (*Certhia* sp.) in winter and spring. *Ekologia Polska* 35: 101–114.
- Söderström, L. & During, H.J. 2005. Bryophyte rarity viewed from the perspectives of life history strategy and metapopulation dynamics. *Journal of Bryology* 27: 261–268.
- Söderström, L. & Jonsson, B.G. 1989. Spatial pattern and dispersal in the leafy hepatic *Ptilidium pulcherrimum*. *Journal of Bryology* 15: 793–802.
- Tackenberg, O., Poschlod, P. & Bonn, S. 2003. Assessment of wind dispersal potential in plant species. *Ecological Monographs* 73: 191–205.
- Tamme, R., Götzenberger, L., Zobel, M., Bullock, J.M., Hooffman, D.A.P., Kaasik, A. & Pärtel, M. 2014. Predicting species' maximum dispersal distances from simple plant traits. *Ecology* 95: 505–513.
- Taylor, K., Brummer, T., Taper, M.L., Wing, A. & Rew, L.J. 2012. Human-mediated long-distance dispersal: an empirical evaluation of seed dispersal by vehicles. *Diversity and Distributions* 18: 942–951.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K. & Merriam, G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68: 571–573.
- Taylor, P.D., Fahrig, L. & With, K.A. 2006. Landscape connectivity: a return to the basics. I: Crooks, K.R. & Sanjayan, M. (red.), *Connectivity conservation*. Cambridge University Press: 29–43.
- Thomson, F.J., Moles, A.T., Auld, T.D. & Kingsford, R.T. 2011. Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology* 99: 1299–1307.
- Tornberg, R., Korpimäki, E. & Byholm, P. 2006. Ecology of the northern Goshawk in Fennoscandia. *Avian Biology* 31: 141–157.

- Travis, J.M.J. & Dytham, C. 1999. Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266: 723–728.
- Tyler, T., Karlsson, T., Milberg, P., Sahlin, U. & Sundberg, S. 2015. Invasive plant species in the Swedish flora: Developing criteria and definitions, and assessing the invasiveness of individual taxa. *Nordic Journal of Botany* 33: 300–317.
- Udd, D., Mälson, K., Sundberg, S. & Rydin, H. 2015. Explaining species distributions by traits in bryophytes and vascular plants in a patchy landscape. *Folia Geobotanica* 50: 161–174.
- Van Dyke, F. 2007. *Conservation Biology. Foundations, concepts, applications.* Springer.
- van Leeuwen, C.H.A., Beukeboom, R., Nolet, B.A., Bakker, E.S. & Pollux, B.J.A. 2016. Locomotion during digestion changes current estimates of seed dispersal kernels by fish. *Functional Ecology* 30: 215–225.
- van Leeuwen, C.H.A., van der Velde, G., van Lith, B. & Klaassen, M. 2012. Experimental quantification of long distance dispersal potential of aquatic snails in the gut of migratory birds. *PLoS ONE* 7(3): e32292.
- Van Teeffelen, A.J.A., Vos, C.C. & Opdam, P. 2012. Species in a dynamic world: consequences of habitat network dynamics on conservation planning. *Biological Conservation* 153: 239–253.
- Várkonyi, G., Kuussaari, M. & Lappalainen, H. 2003. Use of forest corridors by boreal *Xestia* moths. *Oecologia* 137: 466–474.
- Vellend, M., Verheyen, K., Jacquemyn, H., Kolb, A., Van Calster, H., Peterken, G. & Hermy, M. 2006. Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* 87: 542–548.
- Viana, D.S., Santamaría, L., Michot, T.C. & Figuerola, J. 2013. Allometric scaling of long-distance seed dispersal by migratory birds. *American Naturalist* 181: 649–662.
- Vittoz, P. & Engler, R. 2007. Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica* 117: 109–124.
- von der Lippe, M., Bullock, J.M., Kowarik, I., Knopp, T. & Wichmann, M. 2013. Human-mediated dispersal of seeds by the airflow of vehicles. *PLoS ONE* 8: e52733.
- Walser, J.C. 2004. Molecular evidence for limited dispersal of vegetative propagules in the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria*. *American Journal of Botany* 91: 1273–1276.
- Warren, M.S., Hill, J.K., Thomas, J.A., Asher, J., Fox, R., Huntley, B., Roy, D.B., Telfer, M.G., Jeffcoate, S., Harding, P., Jeffcoate, G., Willis, S.G., Greatorex-Davies, J.N., Moss, D. & Thomas, C.D. 2001. Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature* 414: 65–69.
- Werth, S., Gugerli, F., Holderegger, R., Wagner, H.H., Csencsics, D. & Scheidegger, C. 2007a. Landscape-level gene flow in *Lobaria pulmonaria*, an epiphytic lichen. *Molecular Ecology* 16: 2807–2815.
- Werth, S., Wagner, H.H., Gugerli, F., Holderegger, R., Csencsics, D., Kalwij, J.M. & Scheidegger, C. 2006a. Quantifying dispersal and establishment limitation in a population of an epiphytic lichen. *Ecology* 87: 2037–2046.
- Werth, S., Wagner, H.H., Holderegger, R., Kalwij, J.M. & Scheidegger, C. 2006b. Effect of disturbances on the genetic diversity of an old-forest associated lichen. *Molecular Ecology* 15: 911–921.
- Whigham, D.E. 2004. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 583–621.
- Wichmann, M.C., Alexander, M.J., Soons, M.B., Galsworthy, S., Dunne, L., Gould, R., Fairfax, C., Niggemann, M., Hails, R.S. & Bullock, J.M. 2009. Human-mediated dispersal of seeds over long distances. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 523–532.
- Wikars, L.-O. 1997. Effects of forest fire and the ecology of fire-adapted insects. *Doktorsavhandling, Uppsala universitet.*
- Wikars, L.-O. 2006. Åtgärdsprogram för bevarande av brandinsekter i boreal skog. *Naturvårdsverket, Rapport 5610.*
- Wikars, L.-O. & Hedenås, H. 2010. Åtgärdsprogram för hotade arter på asp i Norrland 2010–2014: asp barkgnagare, *Xyletinus tremulicola*, Sårbar (VU), karelsk barkfluga, *Xylomya czechanovskii*, Starkt hotad (EN), liten aspgelélav, *Collema curtisporum*, Sårbar (VU). *Naturvårdsverket, Rapport 6393.*
- Wiklund, K. 2002. Substratum preference, spore output and temporal variation in sporophyte production of the epixylic moss *Buxbaumia viridis*. *Journal of Bryology* 24: 187–195.
- Winfrey, R., Dushoff, J., Crone, E.E., Schultz, C., Budny, R., Williams, N.M. & Kremen, C. 2005. Testing simple indices of habitat proximity. *American Naturalist* 165: 707–717.
- Woodcock, B.A., Bullock, J.M., Mortimer, S.R., Brereton, T., Redhead, J.W., Thomas, J.A. & Pywell, R.F. 2012. Identifying time lags in the restoration of grassland butterfly communities: A multi-site assessment. *Biological Conservation* 155: 50–58.
- Wright, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1–14.
- Wubs, E.R.J., Fraaije, R.G.A., De Groot, G.A., Erkens, R.H.J., Garssen, A.G., Kleyheeg, E., Raven, B.M. & Soons, M.B. 2016. Going against the flow: a case for upstream dispersal and detection of uncommon dispersal events. *Freshwater Biology* 61: 580–595.
- Zimmermann, K., Fric, Z., Jiskra, P., Kopeckova, M., Vlasanek, P., Zapletal, M. & Konvicka, M. 2011. Mark-recapture on large spatial scale reveals long distance dispersal in the Marsh Fritillary, *Euphydryas aurinia*. *Ecological Entomology* 36: 499–510.
- Åberg, J., Jansson, G., Swenson, J.E. & Angelstam, P. 1995. The effect of matrix on the occurrence of hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in isolated habitat fragments. *Oecologia* 103: 265–269.
- Åberg, J., Swenson, J.E. & Andrén, H. 2000. The dynamics of hazel grouse (*Bonasa bonasia* L.) occurrences in habitat fragments. *Canadian Journal of Zoology* 78: 352–358.
- Öckinger, E., Niklasson, M. & Nilsson, S.G. 2005. Is local distribution of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* limited by dispersal capacity or habitat quality? *Biodiversity and Conservation* 14: 759–773.
- Öckinger, E. & Nilsson, S.G. 2010. Local population extinction and vitality of an epiphytic lichen. *Ecology* 91: 2100–2109.
- Öckinger, E., Schweiger, O., Crist, T.O., Debinski, D.M., Krauss, J., Kuussaari, M., Petersen, J.D., Pöyry, J., Settele, J., Summerville, K.S. & Bommarco, R. 2010. Life-history traits predict species responses to habitat area and isolation: a cross-continental synthesis. *Ecology Letters* 13: 969–979.

ArtDatabanken

ArtDatabanken vid SLU är ett kunskapscentrum för Sveriges arter och naturtyper. Vår övertygelse är att större kunskap om vår natur ökar viljan och förmågan att värna den. Därför är vår strategi att ha information till hands och kommunicera den för de behov som finns. Vi stärker arbetet med svensk naturvård genom expertstöd och rådgivning, forskning och miljöanalys. En strävan är att alla som arbetar med biologisk mångfald pratar samma språk genom att hålla reda på artnamn, naturtyper, termer och begrepp. Här spelar rödlistan, Svenska artprojektet, Nationalnyckeln, Artportalen liksom Analysportalen en viktig roll. Vi arbetar för att den biologiska mångfalden ska bevaras så att även kommande generationer kan nyttja naturens tjänster och njuta av dess rikedom.

I ArtDatabankens rapportserie har tidigare utkommit

- nr 18 Övervakning av värdefulla skogsbiotoper. 2015
– en utvärdering av extensivmetoden efter 10 år
- nr 17 Tillstånd och trender för arter och deras livsmiljöer. 2015
- nr 16 Svenska artprojektets marina inventering. 2014
- nr 15 Sötvattensstränder som livsmiljö. 2014
- nr 14 Naturvårdsarter. 2013
- nr 13 Fjärranalys av skador på al utmed vattendrag och sjöar i södra och västra Sverige. 2013
- nr 12 Svenska artprojektets vetenskapliga del de första tio åren. 2012
- nr 11 Populationsutveckling hos de vanligaste bottenfauna-arterna i rinnande vatten i Göta- och Svealand 1986–2010. 2012
- nr 10 Rödlistade arter och naturvård i sand- och grustäcker. 2012
- nr 9 Tillståndet i skogen. 2011
- nr 8 Rödlistade arter i källor. 2010
- nr 7 Naturtypsnyckel för limniska miljöer. 2010
- nr 6 Analys av rödlistade sötvattensarter. 2010