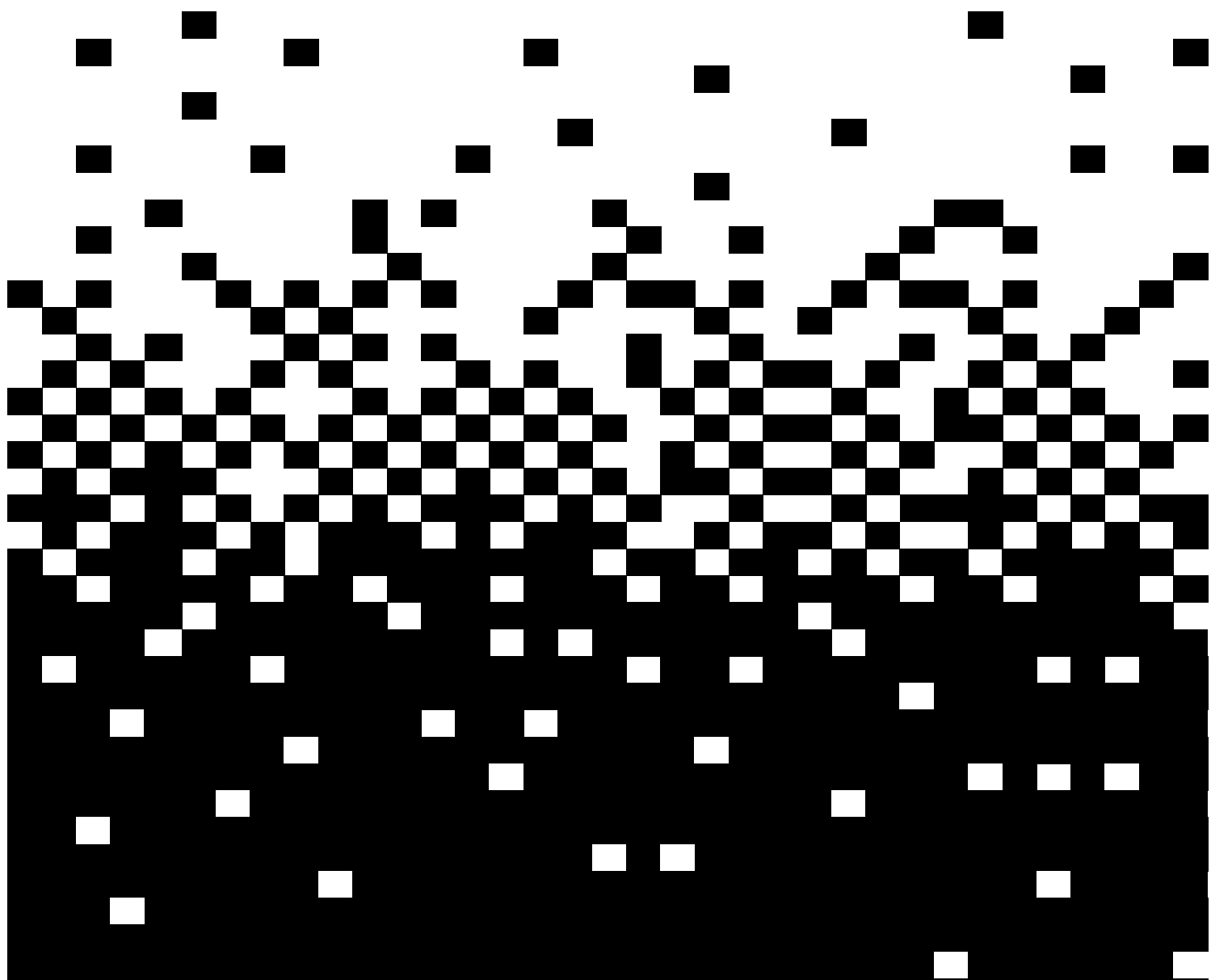


Fragmentering och biologisk mångfald

- En kunskapssammanställning



Weronika Linkowski

Tommy Lennartsson

Institutionen för Naturvårdsbiologi, SLU

2002

Fragmentering och biologisk mångfald – En kunskapssammanställning

Weronika Linkowski, Tommy Lennartsson

Inledning

Denna rapport är en sammanställning av några av de viktigaste arbetena rörande fragmentering av naturliga biotoper, med särskilt fokus på det svenska jordbrukslandskapet. Rapporten har sammanställts på förslag av och finansierad av Jordbruksverket och arbetet har bedrivits i samarbete med forskningsprogrammet HagmarksMISTRA vid Centrum för Biologisk Mångfald vid SLU, Uppsala. Vi har strävat efter att på ett kortfattat sätt sammanställa den befintliga kunskapen om hur fragmentering påverkar artdiversitet, enstaka arter och populationer, samt att i möjligaste mån redovisa de kritiska nivåer som hittats. En viktig målsättning med arbetet har varit att belysa fragmenteringens olika komponenter. Vi har undvikit att gå närmare in på problem relaterade till genetik i isolerade populationer.

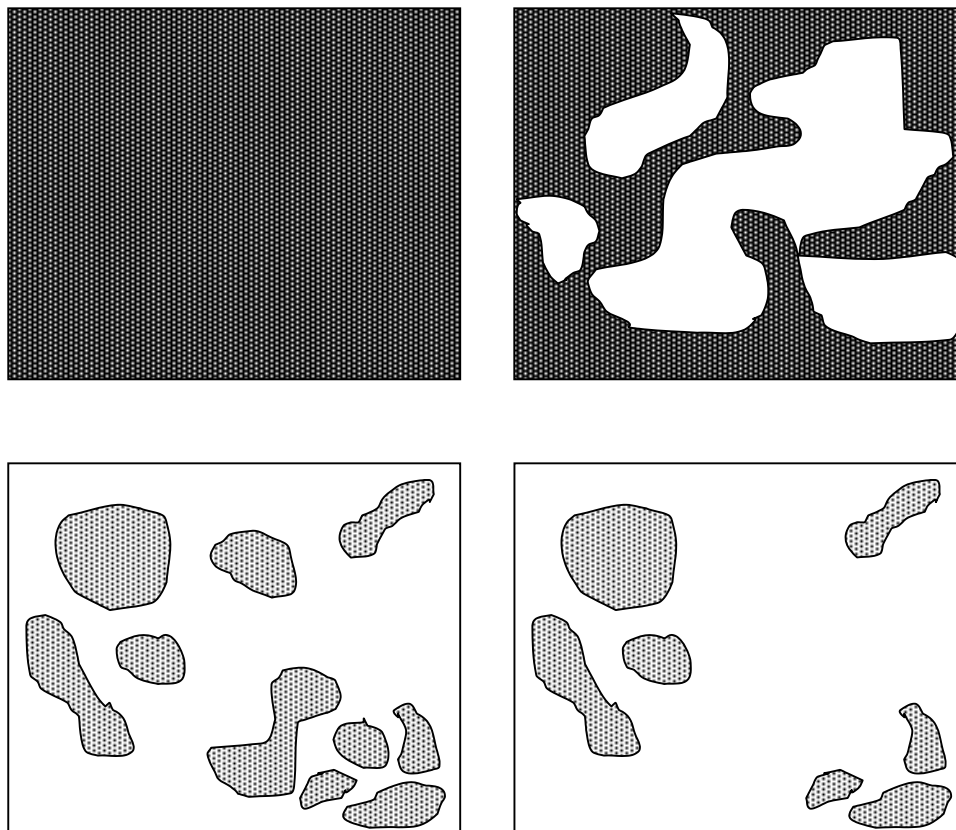
Vi har framför allt granskat nyare litteratur, detta för att komplettera äldre litteraturgenomgångar (t.ex. Saunders et al. 1991; Hansson 1992; Svensson 1996). Dessa rekommenderas varmt för den som vill ha en mer fullständig överblick över tidigare arbeten. Vi rekommenderar även Debinski & Holt (2000), vilka gjort en litteraturgenomgång inriktad på experimentella studier.

Inledningsvis beskrivs i stora drag vad fragmentering är, följt av en tämligen noggrann genomgång av fragmenteringens olika komponenter. De viktigaste arbetena, särskilt de som funnit kritiska nivåer för fragmentering, sammanfattas i två tabeller, en för teoretiska, en för empiriska studier. Samlingen av teoretiska simuleringar är något begränsad, eftersom denna typ av arbeten med nödvändighet innehåller mycket upprepningar. Vi har dock presenterat några exempel på de viktigaste huvudtyperna av simuleringar, särskilt sådana där modellerna jämförts med empiriska data. Det avslutande kapitlet ger en naturvårdsinriktad sammanfattning av litteraturgenomgången.

Vad är fragmentering?

På senare år har publicerats en mängd vetenskapliga uppsatser som poängterar problemet med den ökande fragmenteringen av landskapet. Fragmentering räknas som ett av de viktigaste hoten mot arter i skogs- och jordbrukslandskap, tillsammans med ren förlust av biotoper, genom igenväxning, exploatering etc. (Saunders et al. 1991; Kruess & Tschardtke 1994; Schemske et al. 1994; Steffan-Dewenter & Tschardtke 1999; Harrison & Bruna 1999). Men vad är egentligen fragmentering, hur påverkar den arterna, och hur hänger fragmentering ihop med andra biotop- och landskapsförändringar?

I strikt mening innebär fragmentering att en tidigare sammanhängande yta delas upp, ungefär som när en tallrik tappas i golvet: den totala porslinsytan förblir densamma, men utspridd på en mängd små skärvor. Sådan fragmentering, där totalytan hålls konstant samtidigt som avstånden mellan fragmenten ökar och de enskilda fragmentens yta minskar, kan simuleras i teoretiska modeller. I naturen sker emellertid fragmentering nästan aldrig utan att totalytan biotop samtidigt minskar. *Tvärtom är fragmentering i naturen vanligen en effekt av biotopförlust.* En sammanhängande naturskog kan fragmenteras genom avverkningar. Gräsmarkerna i ett jordbrukslandskap kan fragmenteras genom att vissa överges (Figur 1). Gemensamt för modellerna och naturen är fragmenteringens huvudingrediens: att biotopen blir mindre sammanhängande (Andrén 1994; With & King 1999; Fahrig 2001). Den vetenskapliga termen är minskad konnektivitet.

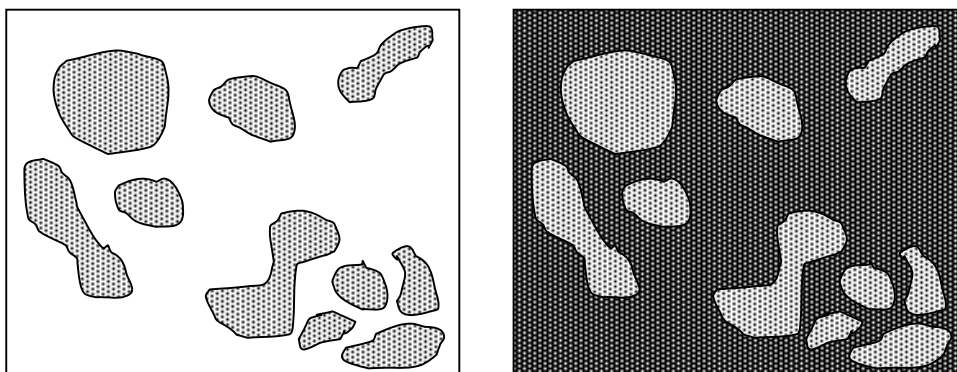


Figur 1

Exempel på hur en sammanhängande skogsbiotop fragmenteras genom avverkningar (överst), jämfört med hur en redan från början fragmenterad gräsmarksbiotop fragmenteras ytterligare genom biotopförlust (underst).

Minskad konnektivitet kan ekologiskt brytas ner i flera olika komponenter som kan studeras var för sig, exempelvis ökade avstånd mellan fragment, därmed ökad isolering av fragmenten, samt minskad yta av varje fragment. Konnektivitet och fragmentering över huvud taget bör alltid ses i relation till en viss organism, ekologisk process eller liknande. I skogsexemplet i figur 1 skulle de flesta säga att fragmenteringen är uppenbar eftersom det rör sig om en sammanhängande biotop som splittras. Det kan dock mycket väl finnas arter som fortfarande betraktar skogen som sammanhängande, eftersom de obehindrat kan röra sig mellan fragmenten. I gräsmarksexemplet skulle vissa arter betrakta landskapet som fragmenterat redan från början, andra som sammanhängande, och åter andra skulle kunna se gruppen av gräsmarker i nedre högra hörnet som sammanhängande, men isolerad från resten.

Skillnaderna mellan organismer kan ha många orsaker, exempelvis deras rörlighet samt deras förmåga att utnyttja mellanliggande områden för att röra sig mellan biotopfragment. Den senare faktorn innebär att ett landskap kan fragmenteras utan att andelen biotop förändras över huvud taget. I vårt gräsmarksexempel skulle allt utom själva gräsmarkerna kunna planteras med skog (Figur 2). Detta kan antas göra mellanliggande områden mer fientliga för gräsmarkens organismer, så att dödligheten ökar för de individer som rör sig mellan gräsmarksfragmenten (Hanski & Thomas 1994; Hanski & Ovaskainen 2000; Ferreras 2001). Spridningen mellan gräsmarksfragment kan också minska av andra orsaker, exempelvis när hötransporter inte längre bidrar till spridningen av ängsväxter. Både skogsplanteringen och den minskade hanteringen av ängshö har med andra ord gjort gräsmarkerna mer isolerade, funktionellt sett, utan att deras inbördes avstånd förändrats.



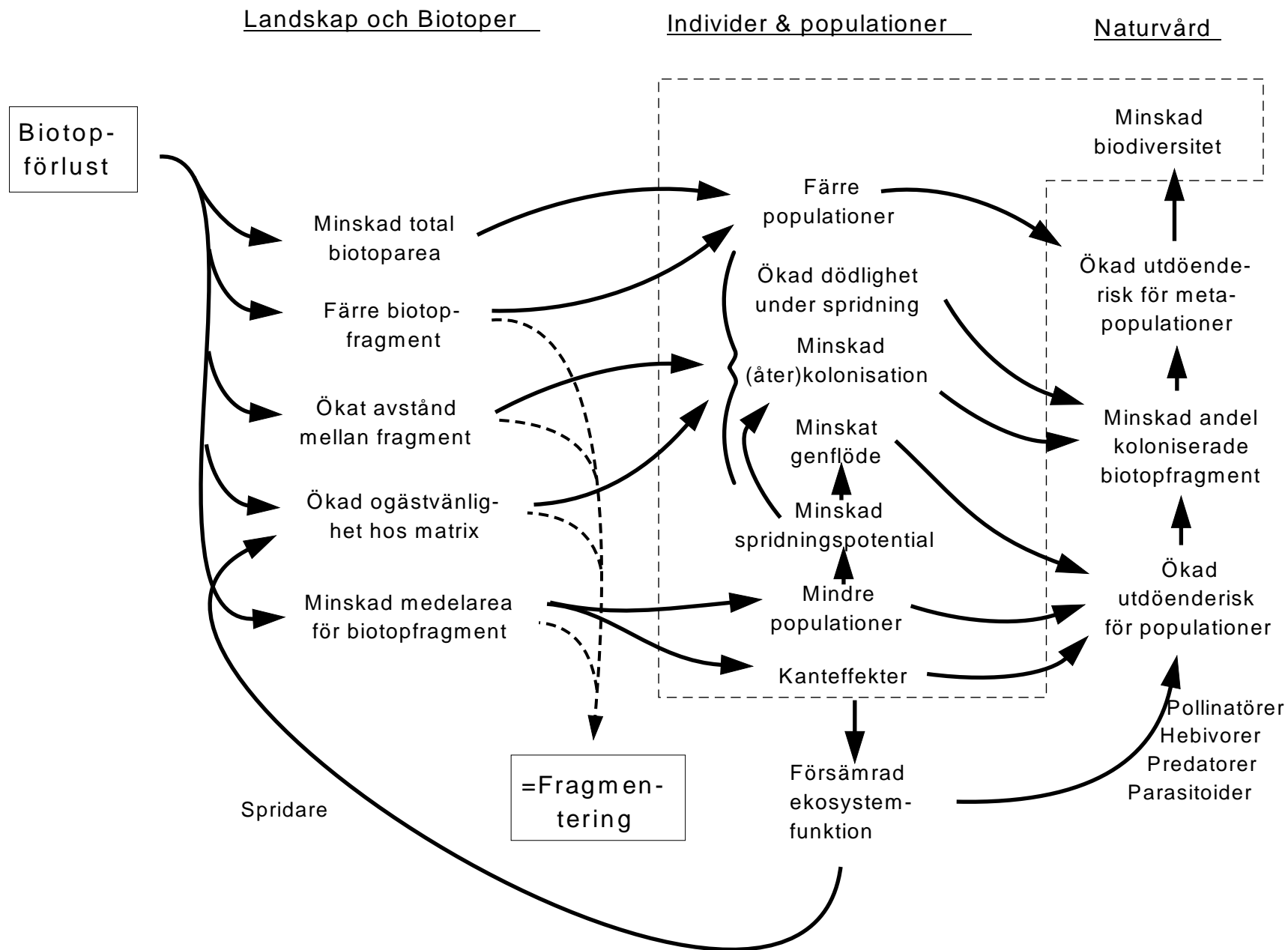
Figur 2.

Exempel på hur biotopfragment blir mer isolerade genom att den omgivande biotopen förändras, men utan att fragmentens rumsliga fördelning ändras.

I figur 3 har vi sammanfattat hur biotopförlust ger ekologiska effekter i olika skalor. Effekterna skapar naturvårdsproblem, i slutänden minskad biodiversitet. Som synes har vi betraktat begreppet fragmentering som en sammanfattande term för vissa av dessa effekter, nämligen färre och mindre biotopfragment som blir mer isolerade från varandra, antingen genom ökad distans eller genom ökad ogästvänlighet hos mellanliggande områden. Oavsett hur vi definierar fragmentering är det viktigt för naturvårdsarbetet att förstå dess orsaker och effekter (Collinge 2001), kanske i synnerhet hur olika faktorer kan samverka och därigenom förstärka negativa trender för biodiversiteten.

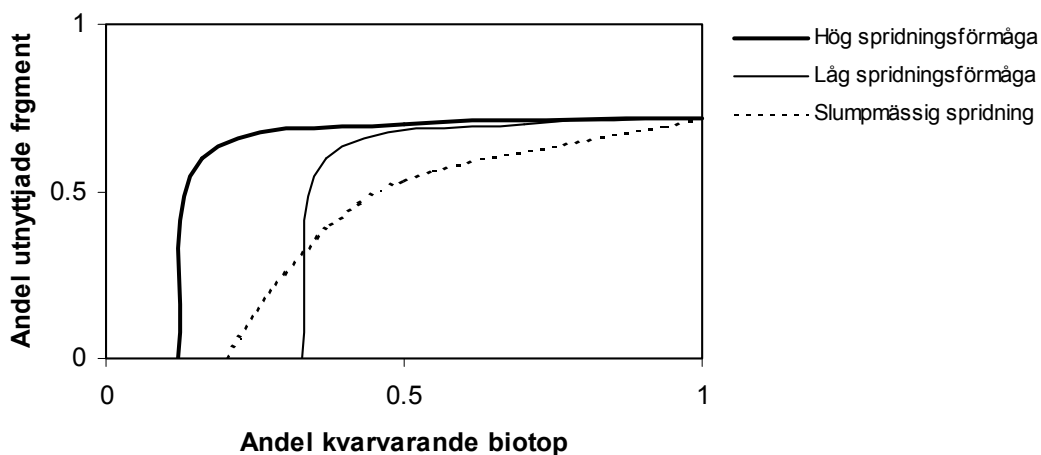
Figur 3

Sammanställning av hur biotopförlust får effekter på biotop- och landskapsnivå, vilka i sin tur påverkar populationer, för att i slutänden orsaka ökade utdöenden och minskad biodiversitet. Faktorerna inom den streckade ramen bygger tillsammans upp en ekosystemfunktion relaterad till spridning, pollination etc. Denna ekosystemfunktion får återverkningar på kolonisation (brist på spridande organismer betraktas här som en ökad ogästvänlighet hos matrix) och utdöenderisk för populationer.



Kritiska nivåer

För naturvårdsarbetet är det av största vikt att finna kritiska nivåer på fragmentering (Andrén 1994; 1996; Fahrig 1998; 2001; With & King 2001). Hur mycket av det ursprungliga habitatet måste finnas kvar för att arter ska ha en rimlig chans att överleva? Frågan har lett fram till begreppet minsta möjliga area (MacArthur & Wilson 1967; Bengtsson et al. 1995; Rosenzweig 1995; Gurd et al. 2001) men sambandet mellan area och utdöende är inte alltid enkelt. Bland annat kan man anta att effekten av fragmentering på biodiversiteten inte är rätlinjig, utan att det finns tröskelvärden för fragmentering. Vid tröskeln kommer en liten minskning av resterande biotop att dramatiskt minska arternas överlevnadschanser (Fahrig 2001). I tabell 1 och 2 har vi sammanställt funna kritiska nivåer både för teoretiska studier (Tabell 1) och empiriska studier (Tabell 2) samt de föreslagna mekanismerna bakom. Tabellerna tar upp de oftast citerade studierna, samt nyare arbeten.



Figur 4.

Exempel på tröskelvärden för fragmentering, från en teoretisk simulering (With & King 1999). De två heldragna linjerna visar modellorganismer som kan aktivt söka upp sin biotop. Arten med hög spridningsförmåga (fet linje) tål större biotopförlust innan den inte längre kan ta sig till de kvarvarande biotopfragmenten. Den streckade visar en organism som rör sig slumpmässigt.

Det är också svårt att hitta generella samband mellan area och utdöende på grund av att olika arter har olika förutsättningar. Om en population varierar kraftigt i storlek från år till år kan även mycket stora populationer dö ut (Tschamtké 1992). I sådana fall är artens överlevnad beroende av att det finns andra populationer i närheten och att återkolonisering kan ske.

Att hitta den exakta gränsen då populationerna dör ut eller att hitta den viktigaste faktorn som påverkar populationens överlevnad är viktigt men samtidigt mycket svårt. I teoretiska studier kan man variera förutsättningarna och med hjälp av simuleringar kan man följa populationsutvecklingar under flera hundra år. De första studier som simulerat vid vilken nivå fragmenteringen påverkat populationernas överlevnad har gett samstämmiga resultat: först när endast 20-40 % finns kvar av lämplig biotop blir effekterna av fragmenteringen påtaglig (Andrén 1994; 1996; With & Crist 1995; Bascompte & Sole 1996; Fahrig 1997). Senare studier har å andra sidan varnat att ta för lätt på fragmenteringens effekter och poängterar att arters känslighet är mycket beroende på deras spridnings- och fortplantningspotential (With & Crist 1995; Pagel & Payne 1996; Fahrig 1998; 2001; With & King 1999). Många arter kan därför vara betydligt känsligare för fragmentering än den klassiska 20%-gränsen (se vidare Tabell 1).

Att variera alla intressanta faktorer och att studera populationer under flera hundra år är inte möjligt i verkligheten. Empiriska studier är alltid begränsade i tid och i omfattning. Det finns trots det flera studier som har identifierat några av de begränsande faktorer som reglerar populationers tillväxt, spridning och utdöenderisk (se Tabell 2). Mekanismerna bakom fragmenteringseffekterna kan vara att de lämpliga områdena blir för små på grund av fragmentering (Thomas & Harrison 1992; Collinge 1998; Harrison et al. 2001; Wolf 2001), att de kommer allt för långt ifrån varandra, i verkligheten eller funktionellt (Thomas & Harrison 1992; Collinge 1998; Groom 1998; Harrison et al. 2001; Wolf 2001), eller att artinteraktioner såsom pollination hindras.

Nedan diskuteras dessa mekanismer närmare.

Betydelsen av storlek

Fragmentens storlek

Öbiogeografi är en ekologisk teori som förutsäger på att antalet arter på en ö ökar med dess storlek (MacArthur & Wilson 1967). Ju större ö desto fler individer av en art får plats, och detta ger underlag för specialiserade rovdjur, växtätare, pollinatörer etc. Areal som sådan skapar alltså fler nischer, både genom att fler småmiljöer/biotoper ryms på en större yta och genom ökat antal artinteraktioner (Launer & Murphy 1994; Maudsley 2000; Haddad et al. 2001; Denys & Tschardtke 2002). Då fragment minskar i storlek förändras artinteraktionerna vilket kan leda till utdöenden av arter som inte förväntades vara beroende av just den biotopen. Detta kallas utdöendekaskader (Pimm 1991). Det är även svårare för individer i rörelse att hitta ett mindre område än ett större område, vilket leder till minskad kolonisering och färre arter (Bowers 1985; Hanski 1994). Exempelvis är pollen- och fröspridning med vinden en slumpartad process och chanserna för träff minskar ju mindre området är (Nilsson & Wästljung 1987).

Davies and Jones (1986) studerade insekter specialiserade på solvända (*Helianthemum chamaecistus*). Större områden med solvända hade fler arter än små områden. Detsamma visade en studie av Zabel och Tschardtke (1998). Stora områden med brännässla (*Urtica dioica*) hade fler arter som var specialiserade på brännässla än små områden. Nielsen och Ims (2000) fann högre pollination och högre fröproduktion då området och tuvorna med tjärblomster (*Viscaria vulgaris*) var större. Generellt kan man säga att stora arter behöver större områden än mindre arter (Klein 1989; Pimm 1991; Ferreras 2001). Detta samband kompliceras dock av skillnader i arters rörlighet.

Populationers storlek

Som tidigare nämnts visar vissa studier att antalet arter minskar när fragmentens storlek minskar. Detta kan i många fall antas bero på minskande populationsstorlekar i minskande fragment (Klein 1989; Lei & Hanski 1997). Små populationer får ökad risk för utdöenden på grund av slumpen, demografiska orsaker (Klein 1989; Thomas & Harrison 1992; Hanski et al. 1995; Debinski & Holt 2000; Tischendorf & Fahrig 2000b) och/eller genetiska effekter (Saccheri et al. 1998; Edenhann et al. 1999; Kéry et al. 2000; Ray 2001).

Det är någorlunda lätt att skapa modeller för sambandet mellan populationsstorlek och utdöenderisk (Lennartsson 2000; Lennartsson & Oostermeijer 2001), Däremot är det svårare att hitta sambandet mellan populationsstorlek och yta, vilket gör det svårt att koppla samman yta och fragmentering med utdöenderisk (Nilsson & Ericson 1997). Generellt finns det många studier av biotopförlust och

fragmentering och många studier av populationsdynamik, men ytterst få studier som länkar fragmentering till populationsdynamik. Populationers storlek, demografi och genetik behandlas inte närmare i denna rapport, men se t.ex. Oostermeijer (1996), Hanski & Gilpin (1997) och Kéry et al. (2000). Trots svårigheterna finns det flera anledningar till att studera fragmentering ur ett populationsperspektiv. Mycket av naturvårdsarbetet tar sin bas i utdöenderisker, exempelvis arbetet med rödlistning av arter (IUCN 1994; Gärdenfors 2000). Utdöenderisk kan knappast bedömas utan populationsdata.

Arters känslighet för fragmentering varierar kraftigt beroende på skillnader i populationsdynamik. Exempelvis är ofta specialister känsligare än generalister (Bender et al. 1998). Vidare har naturliga svängningar i populationsstorleken stor betydelse för utdöenderisken. Om populationsstorleken varierar blir den effektiva populationsstorleken mindre (Ray 2001). Oftast verkar populationsdynamiska faktorer snabbare än de genetiska (Nilsson & Ericson 1997), men ett par studier har visat att vid små populationsstorlekar kan genetiska invelseffekter vara det som påskyndar populationernas utdöenden (Hanski 1998; Saccheri et al. 1998). Små populationer av fjärilen *Plebejus argus* dog ut oftare än stora populationer (Thomas & Harrison 1992) men Hanski et al. (1995) visade att även förhållandevis stora populationer av fjärilen *Meltaea cinxia* löper risk att dö ut inom två år om inte den får tillskott från omgivningen. Tschamtko (1992) studerade det ekologiska systemet bladvass (*Phragmites australis*) och nattfjärilen *Archanara geminipunctata*, vilket hade så hög variabilitet att det kraschade vart 3-4 år. För återkolonisering av den stora populationen behövdes små populationer inom räckhåll (som inte kraschade), vilka försåg det stora fragmentet med kolonisateurer. Ett 20-tal arter både insekter och fåglar var beroende av nattfjärilarna och följde deras populationsdynamik. I det fallet behövdes således inte bara en stor central population utan även flera mindre i omgivningen (Tschamtko 1992).

Populationsstudier behövs för att man skall kunna utvärdera betydelsen av direkta och indirekta effekter av isolering (se nästa avsnitt). Exempelvis har påvisats minskad pollination i isolerade växtpopulationer, men få studier har lyckats visa vilken betydelse det har för populationens överlevnad.

Slutligen får man inte glömma att det är lätt att överskatta en arts eller ett landskaps status om man bara ser till antalet populationer, andelen koloniserade fragment etc. Populationsdata kan avslöja att många av populationerna inte alls är livskraftiga (Tilman et al. 1994; Hanski 1998); de kan exempelvis bestå av icke-reproducerande gamla individer (Eriksson 1996; Kéry et al. 2000).

Isolering

De första studierna av minskad biodiversitet och utdöenden fokuserade på förlust av biotoper och minskning av tillgängliga områden samt därav följande isolering (MacArthur & Wilson 1967). Senare studier har alltmer fokuserat på vad som egentligen händer när populationer isoleras på grund av fragmentering (Hanski & Gilpin 1997). Isolering av fragment får både direkta och indirekta effekter på arter och samhällen. Det bör noteras att isolering är ett relativt begrepp. Ett fragment är isolerat för en viss art om individer har svårt att ta sig dit. Detta beror delvis på avståndet från spridningskällan, men också på artens rörlighet och det omgivande landskapets ogästvänlighet, sett med den specifika artens ögon (se avsnittet om arters känslighet sidan 10).

Direkta effekter

Spridning: Den rumsliga fördelningen av en art påverkas direkt av isolering, genom att spridningen mellan fragmenten minskar (Ferrerias 2001). Områden som ligger närmast spridningskällor får oftast

den största kolonisationen (Launer & Murphy 1994; Kruess & Tschardtke 2000; Ferreras 2001). En orsak till att spridningen är begränsad är att dödligheten för djur i spridningsfas är högre än för djur som uppehåller sig i sitt biotopfragment (Hanski 1998).

En typ av studier bygger på att skapa populationer med varierande grad av isolering i en ogästvänlig omgivning. På så sätt kan man exempelvis studera hur andra organismer, som pollinatörer och fiender, hittar fragmenten. I ett försök av Steffan-Dewenter och Tschardtke (1999) sattes experimentgrupper av senap (*Sinapis arvensis*) och rädisa (*Raphanus sativus*) ut i åkrar på varierande avstånd från blommande klövervallar. Vallarna hade en naturlig och full uppsättning av pollinatörer. Studien visade att ju längre från vallarna växterna stod desto färre arter och individer av pollinatörer besökte dem. Lei och Hanski (1997) visade att små fjärilspopulationer i närheten av huvudområdet dog ut oftare än små populationer längre bort, på grund av att parasitoider var vanligare i huvudområdet och hade svårt att sprida sig till populationer som var mer isolerade. Att spridningen verkligen är begränsande visade exempelvis Davies och Jones (1986). Genom att sätta till växtätande arter till isolerade solvändeområden kunde de öka antalet arter per område, men under de fem år som de studerade systemet såg de inga spontana nykoloniseringar.

Minskad spridning leder till minskad andel utnyttjad biotop: Ökad fragmentering kan minska storleken på de resterande populationerna vilket leder till ökat utdöende på lokal nivå samt minskad utvandring till omgivande områden. Resultatet blir minskad andel utnyttjade biotopfragment (Klein 1989; Dunning et al. 1992; Hanski et al. 1995; Moilanen & Hanski 2001). För isolerade områden med serpentinjordar hade de områden som låg längst bort från huvudlokalen lägst antal individer av specialiserade fjärilar medan antalet specialiserade kärlväxter bestämdes av områdets yta (Launer & Murphy 1994). Det är ett generellt mönster att andelen utnyttjade biotoper blir lägre ju längre från huvudområdet lokalerna ligger. Detta har visats både för fjärilar (Launer & Murphy 1994) och lodjur (Ferreras 2001). Med modeller kan man teoretiskt visa hur andelen använda områden minskar med ökande avstånd (Hanski 1994; Bascompte & Sole 1996; With & King 1999).

Minskad andel utnyttjade fragment ger också lägre artantal i fragmenten. Lägre artantal i små och isolerade fragment har påvisats av bl.a. (Quinn & Robinson 1987; Klein 1989; Dzwonko & Loster 1989; Launer & Murphy 1994). Resultatet kan bero på att arter i de isolerade fragmenten drabbas av slumpvisa utdöenden (Klein 1989; Hanski et al. 1995; Tabarelli et al. 1999). En annan anledning kan vara att fragmenten är för små för att hålla en population och därmed är beroende av invandring från omgivningen. Om ett sådant fragment isoleras dör populationen så småningom ut (Launer & Murphy 1994; Hanski et al. 1995; Collinge 1998).

Indirekta effekter

Isolering kan också påverka mer indirekt genom effekter på pollinatörer (Groom 1998; Steffan-Dewenter & Tschardtke 1999; Knapp et al. 2001), växtätare (Zabel & Tschardtke 1998), parasitoider (Kruess & Tschardtke 1994; 2000; Lei & Hanski 1997) och rovdjur (predatorer) (Zabel & Tschardtke 1998). Sådana förändrade effekter på artinteraktioner kan innebära både kostnader och vinster för de arter som finns kvar i fragmenten (Bierzychudek 1981).

Pollination: En negativ indirekt effekt av att växtpopulationer blir isolerade i samband med fragmentering är att pollineringen blir sämre (Kunin 1992; 1993; Corbet 1997; Kearns et al. 1998; Groom 2001). Det gäller både djur- och vindpollinerade växter. Den sydafrikanska clarkian (*Clarkia concinna*) pollineras av insekter och genom att skapa isolerade populationer kunde Groom (1998) visa att pollineringen blev lägre. Gränsen för vad som var en isolerad population gick i detta fall vid 100 m

och de flesta isolerade populationer som etablerades dog ut på mindre än 6 år (Groom 2001). Med ökande isolering gick frösättningen ner i en studie på senap och rädisa. Mekanismen bakom minskningen visade sig vara att både antalet arter och antalet individer av pollinatörer minskade med längd från naturliga bestånd av pollinatörer (Steffan-Dewenter & Tschardtke 1999).

Vindpollinerade växter får också reproduktionsminskningar med ökande avstånd, exempelvis idegran (*Taxus canadensis*) som fick pollinationsnedgång redan efter 1 m från närmsta granne (Allison 1990), bok (*Fagus sylvatica* L.) fick bara 16 % av normal fröproduktion redan 100 m från nästa träd (Nilsson & Wästljung 1987). Reproduktionen av ek (*Quercus douglasii*) minskade med ökande avstånd till nästa blommande träd (Knapp et al. 2001). I en studie av mursenap (*Diplotaxis erucoides*) i Israel blev det bättre pollination ju tätare växterna stod och inte beroende på hur många växter det var i populationen (Kunin 1992). Mekanismen bakom var att kvalitén på pollinationen, t.ex. i termer av andel kors-pollen, blir bättre om växterna står nära varandra (Kunin 1993). Minskad pollination leder inte bara till minskad frösättning utan också till minskat genflöde. Genom att bli självpollinerande kan växter slippa minskad frösättning men kan då få problem med inavelseffekter, såsom lägre frösättning (Karoly 1994; Jacquemyn et al. 2002) och lägre konkurrensförmåga (Kéry et al. 2000).

Herbivori: När en värdväxts utbredningsområde fragmenteras kan det bli svårt för de växtätande arterna att hitta växten. Växten kan på så vis indirekt undvika att bli uppäten medan växtätarna uppfattar fragmenteringen som negativ (Kruess & Tschardtke 1994; 2000). Områden med clarkia (*Clarkia concinna*) fick lägre grad av insektsangrepp med ökande avstånd från clarkians huvudområde (högre grad av isolering, Groom 2001).

Predation/parasitering: Då ett område fragmenteras kan bytesdjur undkomma sina fiender om fienderna har svårt att ta sig till det isolerade området (Kareiva 1987; Roland 1993; Maron et al. 2001). Kareiva (1987) fragmenterade värdväxtområden för bladlusen *Uroleucon nigrotuberculatum* och visade då att nyckelpigan *Coccinella septempunctata* inte hittade alla områden med bladlöss. Detta resulterade i att bladluspopulationerna tillväxte i de nyckelpigefria fragmenten. Samma resultat i en manipulerad studie fann Maron et al. (2001) då några individer av fjädertofsspinnaren *Orgyia vestusa* startade en ny population 1000 m från den gamla. I den nya populationen nådde de snart utbrottskännetecken medan tätheten var normal i gamla. Orsaken till att den nya populationen tillväxte så snabbt var att dess naturliga fiender inte hade följt med. Studien visade att det som skilde populationerna åt var högre dödlighet på grund av parasitering i den gamla populationen.

Fröspridning: Många växter är helt eller delvis beroende av djur för fröspridning (Edenhamn et al. 1999; Tabarelli et al. 1999). Fragmentering kan leda till att de fröspridande djuren helt försvinner, eller att de inte längre utnyttjar alla delar av växtens utbredningsområde. Detta hindrar växtens spridningsförmåga trots att växten som sådan överlever i fragmentet (Eriksson 1996).

Samverkan mellan positiva och negativa effekter av isolering

Att ett område fragmenteras kan ha både positiva och negativa effekter på de enskilda arterna (Kareiva 1987). Exempelvis fick clarkian sämre pollinering om plantorna växte i en isolerad population, men samtidigt blev de mindre skadade av växtätande insekter (Groom 2001). I detta fall vägde minskad pollination tyngre än minskad herbivori och populationstillväxten i isolerade populationer var negativ. I ett försök där nya isolerade klöverhabitat skapades med olika grad av isolering från ett kontinuerligt område med klöver (Kruess & Tschardtke 1994) visades att antalet arter av insekter som levde på klöver minskade med ökande avstånd från ängarna men också att antalet naturliga fiender till de klöverätande insekterna minskade ännu mer (se även Lei & Hanski 1997). Detta skulle kunna leda till

utbrott av skadeinsekter i isolerade populationer (jämför Maron et al. 2001). Från de klöverätande insekternas perspektiv var det negativt att de fick svårt att hitta klöverområdena men positivt att när de väl etablerats i ett isolerat område hade de inga fiender där (Kruess & Tschardt 1994).

De negativa effekterna av minskat antal naturliga pollinatörer kan i vissa fall motverkas av att andra pollinatörer tar över. Corbet (1997) samlade exempel på hur specialiserade pollinatörer kan ha svårt att hitta sin värdväxt om populationerna blir fragmenterade, men visade att i vissa fall kan förlusten av specialiserade pollinatörer uppvägas av generalistiska pollinatörer såsom tambin. I en studie gjord i skogsfragment i Amazonas tog tambin över pollineringen av skogsväxterna i de fragmenterade skogsavsnitten, vilket gav tillräcklig pollinering av trots att de inhemska pollinatörerna inte fanns i de små skogsfragmenten (Aizen & Feinsinger 1994).

Arters känslighet för fragmentering

Arters rörlighet

När upplever en art sitt landskap fragmenterat, dvs. när får den problem med att sprida sig mellan lämpliga biotopfragment? Detta beror naturligtvis på artens rörlighet (With et al. 1999). En hög rörlighet kan åstadkommas antingen genom att arten kan "hoppa" mellan biotopfragmenten, eller att arten kan röra sig i landskapet mellan fragmenten (den s.k. matrix). I det senare fallet är matrixen inte helt ogästvänlig för arten, eftersom den kan röra sig i den även om den inte kan uppehålla sig där permanent (Ferrerias 2001; Vandermeer et al. 2001). Det är dock stor skillnad mellan växter och djur med avseende på rörlighet (Edenhamn et al. 1999; Dzwonko & Loster 1989; DZWONKO 2001). Växternas spridning är ofta passiv och beroende av ett spridningsmedel, vind, vatten, människor eller djur. Å andra sidan kan ett enda frö vara början till en ny population, en potential de flesta högre djur saknar. Vindspridda frön sprider sig i regel längre än frön som sprids med djur, men vindspridningen är mer slumpartad (Edenhamn et al. 1999).

Genom att modellera hur små och stora individer av syrsa (*Acheta domestica*) förväntades röra sig i ett mer eller mindre fragmenterat gräslandskap, kunde With et al. (1999) förutsäga hur riktiga syrsor skulle bete sig då de släpptes ut i mer eller mindre fragmenterade arenor. De större individerna reagerade på en större skala och deras högre rörlighet gjorde att de sammanband fragmenten medan de små individerna samlades i isolerade fragment, allt enligt förutsägelseerna från modellen (With et al. 1999).

Thomas (2000) studerade fjärilsarters rörelse och skalor och visade att arter som rörde sig mycket klarade fragmenteringen bra. Även arter som rörde sig lite klarade sig bra, men de som hade intermediär rörlighet klarade fragmentering dåligt. Detta berodde på att de mest rörliga arterna inte uppfattar fragmenteringen som ett spridningshinder utan flyger lätt mellan de olika fragment de behöver. De arter som rör sig lite upplever inte heller fragmenteringen eftersom de sällan rör sig utanför sin egen biotop. De intermediära arterna rör sig däremot ofta utanför sin egen biotop men inte tillräckligt mycket för att nå nästa fragment (Thomas 2000).

När Roland och Taylor (1997) studerade parasitoider av olika storlekar i ett fragmenterat skogslandskap fann de att den större och rörligare parasitoiden inte fann området fragmenterat men att den undvek att födosöka i fragmenten. I och med detta blev utbrotten av ringspinnaren *Malacosoma disstria* långvarigare i fragmenterad skog (Roland 1993). Större kropsstorlek brukar ofta betyda större rörlighet, men det är ingen absolut regel. Då skogen fragmenteras i Amazonas minskade nedbrytningen på grund av att de stora dyng- och asbaggarna undviker att lämna den kontinuerliga

skogen (Klein 1989). I detta fall var det en fråga om att rörlighet motverkades av de större arternas specialisering.

Arters specialisering

Arters känslighet för biotopfragmentering beror till viss del av graden av specialisering. Specialiserade arter kan vara (direkt eller indirekt) mera känsliga för fragmentering än generalister, därför att de per definition är mer krävande vad gäller värdväxter, födotyp eller biotop och oftast har begränsad möjlighet att klara en föränderlig miljö (Didham et al. 1996; Zabel & Tscharntke 1998; Davies et al. 2000). I Aizen och Feinsingers (1994) studie av skogsfragmentering i Amazonas försvann de mer specialiserade insektspollinatörerna först. Bender et al. (1998) gjorde en metaanalys där de studerade resultatet av 25 publicerade studier av populationers täthet i fragmenterade områden. De delade in arterna i kategorier baserat bland annat på om arterna levde i kärnan eller i kanten av biotopfragmenten, samt om de var migrerande eller stationära. Metaanalysen visade att de olika kategorierna reagerade olika på fragmentering: migrerande arter var mindre känsliga för fragmentering och biotopförlust än stationära arter. Generalister som använder både kärnan och kanten av biotopfragmentet minskade i direkt proportion till hur mycket biotopen minskade. Kärn-arter minskade mer än vad man kunde förvänta sig utifrån minskningen i yta, medan kant-arter minskade mindre än förväntat (Bender et al. 1998). Kanteffekter kan vara mycket dramatiska. Genom ett skogsområde i Belize byggdes en skogsväg med högst 3-4 fordon om dagen. Vägen genom skogen gynnade kringströvande generalister, främst rävar, vilka åt upp smågnagare och fågelägg. Då antalet gnagare minskade ökade nyetableringar av växter längs vägen på grund av att det blev fler frön kvar. Inne i skogen var gnagare storkonsumenter på frön och hindrade på så vis nyetablering av växter (Burkey 1993).

Flera experiment och andra undersökningar har visat att arter högre upp i näringskedjan är känsligare för fragmentering än arter längre ner (Holt et al. 1999). Då brännässlebestånd blev mer isolerade minskade antalet predatorer mer än med de växt(brännässle)ätande arterna. Polyfaga brännässleätare (som också kan leva av andra växter) var mindre känsliga för fragmentering än monofaga, som endast äter brännässla (Zabel & Tscharntke 1998). Samma mönster fann Kruess och Tscharntke (1994) då de flyttade ut klöverplantor från klövervallar. Med ökat avstånd minskade alla insekter på klövermen predatorer och parasiter minskade mest. En uppenbar effekt av detta är ökad risk för utbrott av växtätande skadeinsekter vid fragmentering (Kareiva 1987; Roland 1993; Roland & Taylor 1997; Kruess & Tscharntke 2000; Maron et al. 2001).

Orsaken till att känsligheten ökar med trofisk nivå (Kruess & Tscharntke 1994; Holt et al. 1999) är bl.a. att specialister och arter högre upp i näringsväven lever på en mer sparsam resurs, som är svårare att hitta. En sparsam resurs blir också snabbare för knapp eller osäker för att garantera överlevnad. I en studie räknade Kunin och Iwasa (1996) teoretiskt ut när det skulle löna sig för en pollinatör att vara specialist respektive generalist beroende på hur tätt/hur många värdväxterna det fanns. Från pollinatörernas synvinkel innebär fragmentering att det blir mindre fördelaktigt att vara specialiserad om avstånden mellan växterna ökar eller antalet växter minskar.

Ekosystemfunktioner:

När ett ekosystem fragmenteras försvinner inte bara populationer och arter i sig utan även de ekosystemtjänster arterna tillhandahåller. Klassiska exempel på ekosystemtjänster är syreproduktion, nedbrytning, näringscirkulation, biomasseproduktion och vattenrening (Naeem et al. 1994). Jones et al. (1994) diskuterar ekosystemingenjörer och olika typer av ekosystemeffekter. De flesta

ekosystemfunktioner kräver samspel mellan flera arter och samspelet påverkar ekosystemet direkt eller mer indirekt genom energi- och materieflöde (Chapin et al. 2000). När antalet arter ökats i experimentella mikrokosmos cirkulerades mer CO₂ (Naeem et al. 1994) och biomasseproduktionen ökade (Lawton 1994; Tilman 1996). När antalet funktionella grupper av perenna savannväxter ökades i ett experiment, ökade biomasseproduktionen i systemet (Tilman et al. 1997). Då antalet arter och individer av dyng- och asbaggar minskade på grund av fragmentering av skogen i Amazonas minskade nedbrytningen (Klein 1989). Pollination är en ekosystemtjänst som direkt påverkar andra arter, liksom produktion för människans behov (Kearns et al. 1998; Allen-Wardell et al. 1998). Sammantaget kan förlorade ekosystemfunktioner och brutna artinteraktioner leda till att fragmenterade landskap förlorar fler arter och populationer än förväntat (Pimm 1991, se även figur 3).

Studier av fragmentering

För att få en bild av vilka av fragmenteringens komponenter som är viktiga har det utvecklats en mängd teoretiska modeller som simulerar olika fragmenteringsscenarios. Modellerna kan bl.a. hitta kritiska nivåer och tröskelvärden (Andrén 1994; Fahrig 1997; 1998; 2001; With & King 1999; Hanski & Ovaskainen 2000). Kritiska nivåer hittas mer sällan i empiriska studier och har till skillnad från modellerna sällan möjlighet att beskriva vad som händer när landskapet fragmenteras. Istället beskriver empiriska studier ofta ett tillstånd i ett fragmenterat landskap och antar att tillståndet beror på fragmenteringen.

Teoretiska modeller:

Teorierna om fragmentering började med observationsstudier som MacArthurs och Wilsons (1967) öbiogeografiteori (se sidan 5). Detta riktade intresset mot hur man skall spara biotoper för att åstadkomma största nytta för biodiversiteten. Eftersom det inte är möjligt att skapa fullskaliga experiment som täcker alla relevanta kombinationer av fragmentstorlekar och isolering började man använda modeller. De första modellerna behandlar frågan om få stora områden är bättre än flera små och vad som händer om det är korridorer mellan dem (Quinn & Hastings 1987; Quinn & Harrison 1988). Modellerna utvecklades bl.a. med source-sink-teorier, där sinkpopulationerna (mottagare) är helt beroende av source- (käll)populationerna i närheten för sin överlevnad (Pulliam 1988; Dias 1996).

Metapopulationsmodeller kombinerar populationsdynamik med rörlighet mellan populationer och fragment. En metapopulation består således av flera populationer utspridda bland biotopfragment. Inte alla fragment utnyttjas hela tiden, men arten i fråga kan röra sig mellan fragmenten (Hanski & Gilpin 1997). Metapopulationsteorierna liknar öbiogeografien i och med att det handlar om uppdelade områden, utdöenden och koloniseringar. De förutsätter dock inget fastland varifrån nya individer kommer, utan alla områden kan bidra med nya individer. Jämfört med öbiogeografiteorierna poängterar metapopulationsteorierna betydelsen av spridning mellan områdena mer (Harrison & Bruna 1999). Med tiden har fragmenteringsmodellerna blivit alltmer komplexa och försöker så långt som möjligt efterlikna naturen (jmf Fahrig 1997; 1998; 2001; With & Crist 1995; With et al. 1999; With & King 1999; Hanski & Ovaskainen 2000; Ray 2001).

Tabell 1. Sammanställning av viktigare teoretiska studier av fragmentering.

Artikel	Typ av studie	Miljövariabel	Modell-organism	Responsvariabel	Kritisk nivå	Observation	Orsak	Övrigt
Andrén 1994	Litteraturstudie	Grad av fragmentering	Fåglar, däggdjur	Artförlust	<30% biotop kvar	Fragmentering påverkade artantalet först då endast <30% biotop kvar. Vid >30 % var artförlusten kopplad till biotopförlust.	Fragmenterings-effekterna är isolering och minskande fragmentstorlek	Ibland ökat artantal vid fragmentering p.g.a. invaderande generalister
Andrén 1996	Simulering, slumpvis fördelning av biotop	Grad av fragmentering, andel biotop	Simulerade organismer med olika rörlighet och känslighet för fragmentstorlek	Andel utnyttjade fragment	<20% biotop kvar	Då andelen biotop blir < 20% minskade andelen utnyttjade fragment drastiskt och organismerna försvann.	Vid hög grad av fragmentering blir fragmentstorleken viktig för artförekomsten	
Bascompte & Soulé 1996	Simulering, kontrollerad fördelning av biotop	Andel biotop	Simulerad metapopulation	Andel utnyttjade fragment	<28% biotop kvar	Andelen besatta fragment minskade mer än linjärt med ökad fragmentering. Vid 28% dog metapopulationen ut.	När < 28% av biotopen är kvar fanns inga tillräckligt stora fragment kvar	
Doak et al. 1992	Simulering, kontrollerad fördelning av biotop, jämförelse med andra studier.	Fördelning och aggregering av biotop-fragment.	Simulerade djur	Mängden rörelse mellan och söktid efter fragment		Skalan på aggregering av områden bestämde söktiden. Vid mer storskalig aggregering blev söktiden längre och djuren stannade i fragmenten.		Vid jämförelsen med empiriska studier saknades ofta information om t.ex. avstånd mellan fragment
Fahrig 1997	Simulering, kontrollerad fördelning av biotop	Grad av fragmentering, andel biotop	Simulerade djur	Sannolikhet för lokala utdöende	<20% biotop kvar	Fragmentering påverkade utdöende först då < 20 % av biotopen fanns kvar.		Biotopförlust mycket farligare för arters överlevnad än fragmentering.
Fahrig 1998	Simulering, kontrollerad fördelning av biotop	Grad av fragmentering, andel biotop	Simulerade organismer med olika rörlighet & reproduktion	Tid till utdöende	(20%)	Fragmentering påverkade arten om: 1) rörligheten var 1-3 ggr avståndet till närmsta reproduktionsbiotop; 2) < 20% av biotopen var kvar; 3) biotopen var långlivad; 4) arten hade hög områdestrohet; 5) dödlighet var högre i matrix än i biotopen		

Tabell 1, forts.

Artikel	Typ av studie	Miljövariabel	Modell-organism	Responsvariabel	Kritisk nivå	Observation	Orsak	Övrigt
Fahrig 2001	Simulering, kontrollerad fördelning av biotop	Grad av fragmentering, matrixkvalitet, aggregering av biotop	Simulerade organismer med olika reproduktion och emigrationshastighet	Sannolikhet för lokala utdöende	1-99 % biotop förlust beroende på artens egenskaper	Kritisk nivå beroende på 1) artens reproduktionshastighet; 2) artens emigrationshastighet; 3) matrixkvalitet	Hög reproduktion gav lägre utdöende, hög emigration gav högre risk för utdöende och bättre matrix minskade utdöendet.	
Hanski 1994	Simulering, metapopulation	Fragmentstorlek & isolering	Simulerade fjärilar	Andel utnyttjade fragment, lokala utdöenden, återkolon.		Andel utnyttjade fragment minskade med minskad fragmentstorlek & ökad isolering	Högre utdöende i små fragment, lägre kolonisation i isolerade fragment	
Hanski & Ovaskainen 2000	Simulering, metapopulation	Avstånd mellan nya och gamla fragment	Simulerad fjärils-metapopulation	Utdöenden av metapop.		Ju närmare redan koloniserade fragment det nya fragmentet placeras, desto lägre utdöende.	Fragment nära metapopulationen betyder mer för dess överlevnad.	
Hanski & Thomas 1994	Simulering, metapopulation, modellen parametriserad med fjärilsdata	Fragmentarea och avstånd till utnyttjade fragment,	Data från två fjärilsarter används på en tredje art	Utdöenden av metapop		För att ett fragment ska bli en del i en metapopulation är det viktigare att det ligger nära redan koloniserade fragment än hur stort det är	Fjärilarna utnyttjar lättare fragment i närheten än längre bort.	Viktigt att spara även outnyttjade fragment i närheten av fjärilspopulationer.
Holt et al. 1999	Simulering av art-area sambandet, litteraturstudie	Fragmentstorlek	Simulerade organismer med olika trofiska nivåer	Förekomst i fragment		I små isolerade fragment dog organismer med högre trofisk nivå ut fortare än organismer på lägre nivåer	Organismer med högre trofisk nivå var känsligare för minskad fragment area	De empiriska studierna visade samma resultat
Pagel & Payne 1996	Simulering av minsta möjliga area som arter behöver	Fragment med olika grader av in- och utvandring	Simulerade organismer med varierande vandringsbenägenhet	Lokala utdöenden	Kritisk nivå starkt beroende av in- och utvandring	Lägre utdöendefrekvens om invandringen är hög och utvandringen låg.	Hög utvandring leder till minskande populationsstorlek vilket gav ökad risk för utdöende	Modeller utan utvandring är felaktiga. En viss utvandring finns alltid i naturen.

Artikel	Typ av studie	Miljövariabel	Modell-organism	Responsvariabel	Kritisk nivå	Observation	Orsak	Övrigt
Schneider 2001	Simulering av fienders påverkan på sina bytesdjur	Andel biotop	Simulerade gnagare och deras fiender	Förekomst, överlevnad	70% biotop kvar, <50% biotop kvar	Gnagarna undvek predatorer bäst när 70 % biotop var kvar. Sämre både vid mer eller mindre biotop. Vid <50% kvar blev de uppätta.	Med ökande fragmentering minskade först chansen att hitta gnagare, men ökade då det blev mindre biotop kvar	
With & Crist 1995	Simulering, kontrollerad fördelning av biotop Jämförelse med arenaförsök med gräshoppor	Andel biotop	Simulerade och riktiga gräshoppor med olika rörlighet och grad av specialisering	Aggregering av individer	<35-40% biotop kvar	Med sämre spridningsförmåga och ökande specialisering ökade aggregeringen av individer, vilket indikerar minskad spridning. Specialisterna känsligare för fragmentering.	Aggregeringen i fragmenten orsakas av ovilja att lämna lämpliga fragment	Samma resultat i simulering som i arenaförsöken
With & King 1999	Simulering, metapopulation	Minskning och aggregering av biotop	Simulerade organismer med olika rörlighet och reproduktion	Utdöende av metapop		Ju lägre reproduktion och spridning desto känsligare för biotopminskning och aggregering av biotop	Högre aggregering av biotop ger längre spridningsavstånd mellan biotopfragment	
With & King 2001	Simulering, jämförelse med fågeldata	Andel biotop	4 simulerade territoriella och migrerande fågelarter	Häckningsframgång och överlevnad	Varierande mellan 5% & 90 % biotop kvar	Det en art uppfattar som andel kvarvarande biotop beror på artens specialisering och känslighet för fragmentering	Känslighet för kanteffekter viktig	Varnar för kokboks regler, vilka ofta föreslår 20 % biotop kvar

Trots att modellering är ett sätt att reducera den naturliga variationen som finns i verkligheten och att isolera den variabel man är intresserad av, har modellerna resulterat i mycket olika resultat. Exempelvis fann Kareiva & Wennergren (1995) att man kan motverka de negativa effekterna av biotopminskning genom att konfigurera den resterande biotopen på rätt sätt. Fahrig (1998), å andra sidan, visade att den viktigaste faktorn som påverkar en arts överlevnad är biotopförlust och att konfigurationen har liten betydelse. Detta kom hon fram till genom att variera andelen lämplig biotop samtidigt som fragmenteringen hölls på samma nivå. Först när så lite som 20 % fanns kvar av det ursprungliga landskapet spelade fragmentering någon roll (Fahrig 1998). 20 % -gränsen gällde under förutsättningen att arten inte kan sprida sig långt. Ray (2001) modellerade hur effektiv populationsstorlek (se sidan 6) påverkar olika metapopulationsmodeller. Hon fann att det knappast går att förutsäga vilken lösning som är bäst: en stor population eller flera små. Det som framförallt krävdes för att bibehålla den genetiska variationen enligt Rays modell var att populationerna inte var miljömässigt korrelerade, dvs. att alla populationerna går tillbaka samtidigt. Detta skulle leda till att en stor del av den totala genetiska variationen för arten försvinner.

Med modeller kan man separera effekter från varandra men den biologiska tolkningen får inte glömmas bort. Exempelvis kan ett mycket fragmenterat landskap ha hög konnektivitet eftersom fragmenten är så små att all rörelse blir mellan fragmenten. I ett sådant landskap minskar fragmenteringen men också konnektiviteten om fragment försvinner (Fahrig 1997). I många modeller är det minst fragmenterade landskapet ett som bara har ett enda biotopfragment oavsett storlek. För en utförlig diskussion om olika åsikter om modellering se tex. (Tischendorf & Fahrig 2000a; Tischendorf & Fahrig 2000b; Moilanen & Hanski 2001; Tischendorf & Fahrig 2001).

Empiriska studier:

De olika mekanismerna bakom fragmenteringens (och biotopförlustens) effekter på biodiversiteten sammanfattas i figur 3. Empiriska studier har i olika grad behandlat de flesta av dessa mekanismer (Tabell 2). Som tidigare nämnts är det svårt att studera pågående förändringar av biodiversitet orsakade av fragmentering. Istället är de flesta empiriska studier antingen framåt- eller bakåtblickande. Framåtblickande studier behandlar en begränsad mekanism, exempelvis pollination i ett fragmenterat landskap (Oostermeijer et al. 1994; Ågren 1996; Kéry et al. 2000). Den begränsande mekanismen ger ingen direkt information om fragmenterins effekter på populationer, arter eller artdiversitet, men man kan göra antaganden om hur sådana effekter skulle kunna se ut. Bakåtblickande studier tittar på slutresultatet, t.ex. artdiversitet i biotopfragment (Økland 1996; Tabarelli et al. 1999; Harrison et al. 2001). Inte heller här finns någon direkt koppling mellan fragmentering och den studerade parametern, utan man får göra antaganden om hur fragmenteringen kan tänkas ha orsakat de observerade mönstren.

Samstämmighet mellan teoretiska och empiriska studier

Det har gjorts många studier på vilken faktor som är av störst betydelse för arters överlevnad vid fragmentering av landskapet och de flesta finner att förlust av biotop är den särklassigt viktigaste (Koopowitz et al. 1994; Trzcinski et al. 1999). Därefter följer biotopdegradering på grund av kanteffekter vid fragmentering (Harrison et al. 2001) och därefter isolering (Harrison & Bruna 1999). Resultatet är det samma i både i teoretiska och empiriska studier (t.ex. McGarigal & McComb 1995).

Tabell 2. Sammanställning av viktigare empiriska studier av fragmentering.

Studie	Typ av studie	Miljövariabel	Organismgrupp & område	Responsvariabel	Kritisk nivå	Observation	Orsak	Övrigt
Collinge 1998	Experimentellt klippt gräsvegetation på gammal vall	Fragmentstorlek & korridorer	Insekter Colorado, USA	Artantal	<1 ha, >10 m isolering	1) små fragment förlorade arter snabbare. 2) korridorer motverkade artförlust men endast i de medelstora fragmenten.	1) utdöenden i små pop på grund av pop.storlek 2) korridorerna ökade invandringen tillräckligt i medelstora fragment (10m ²), men för lite i små fragment. I stora var ökad invandring. utan betydelse.	
Ferreras 2001	Fragmenterad busk/trädveg. i jordbrukslandskap.	Isolering	Lodjur, <i>Lynx pardinus</i> , Spanien	Spridning		Minskad spridning med ökat avstånd till närmaste lämpliga fragment.	Lodjuren undviker öppen och människopåverkad mark	
Gonzales et al. 1998	Experimentellt fragmenterat mosstäcke på stenar	Fragmentstorlek	Mosslevande smådjur, Derbyshire, UK	Artantal	>7 cm isolering	Minskat artantal med ökande fragmentering	Utdöenden i små fragment om de var isolerade	Korridorer hjälper
Groom 1998	Fragmenterad utbredning längs å- och vägkanter	Fragmentstorlek	Kärlväxt, <i>Clarkia concinna</i> , Kalifornien, USA	Pollenöverföring, frösättning	>100m isolering	Små populationer fick lägre pollination och antal frön	Antalet pollinatörer minskade i små isolerade populationer. Stora isolerade populationer attraherade tillräckligt med pollinatörer.	
Harrison et al. 2001	Naturliga serpentinområden	Fragmentstorlek	Kärlväxter, Kalifornien, USA	Artantal	<5ha	Antalet främmande ogräsarter ökar i små fragment.	Kanteffekt; genom längre kant exponeras små områden för större invandring av främmande arter	
Jennersten & Nilsson 1993	Naturbetesmark i jordbrukslandskap	Fragmentstorlek	Kärlväxt, <i>Viscaria vulgaris</i> , Sverige	Pollination		Sämre pollination i små fragment	Färre pollinatörer i de små områdena	
Kéry et al. 2000	Fragmenterad naturbetesmark	Populationsstorlek	Kärlväxter, <i>Primula veris</i> , <i>Gentiana lutea</i> , Schweiz	Fekunditet & vitalitet i population	<200 ind. (<i>Primula</i>), <500 ind. (<i>Gentiana</i>)	Lägre fekunditet och avkomme-vitalitet i små populationer	Inavelsdepression p.g.a. sämre genetiska förutsättningar i små populationer	

Tabell 2, forts.

Studie	Typ av studie	Miljövariabel	Organismgrupp & område	Responsvariabel	Kritisk nivå	Observation	Orsak	Övrigt
Kunin 1993	Experimentellt planterade växter på åkermark	Populations-täthet & isolering	Kärlväxt, <i>Brassica kaber</i> , Washington, USA	Frösättning		1) låg pop.täthet gav sämre frösättning. 2) isolerade plantor fick sämre frösättning	Specialistpollinatörer pollinerade endast vid hög täthet och korta avstånd. Generalister har sämre förmåga att pollinera.	
Laakonen et al. 2001	Naturligt fragmenterad kustnära buskveg.	Områdesstorlek & kantlängd	Näbbmus, <i>Notisorex crawfordi</i> , Kalifornien, USA	Individantal		Små områden hade lägre förekomst av näbbmus, pga. ökad förekomst av en aggressiv myra	Små områden hade relativt mer kant från vilken områdena invaderades av en myra som mössen undviker.	
Nilsson & Wästljung 1987	Bokar i granskog	Fragmentstorlek	Vindpollinerade träd, <i>Fagus sylvatica</i> , Sverige	Frösättning		Sämre frösättning i små fragment med små trädpopulationer.	Täthetsberoende pollinering gav sämre pollinering i små populationer	
Ostermeijer et al. 1994	Naturbetesmark i jordbrukslandskap	Populationsstorlek	Kärlväxt, <i>Gentiana pneumonanthe</i> , Holland	Fekunditet & vitalitet i population;		Lägre vikt hos frön, groddplantor och vuxna i små populationer gav ökad utdöenderisk	Inavel i små populationer	
Summerville & Crist 2001	Experimentellt klippt gräsvegetation på gammal vall	Andel biotop	Fjärilar, Ohio, USA	Artantal och besöksfrekvens	<40% biotop kvar*	Sällsynta arter förekom inte om >60% biotop förlorats genom fragmentering. Andra arter minskade i proportion till fragmenteringen.		
Tabarelli et al. 1999	Regnskogs fragment kvar efter avverkning	Fragmentstorlek	Träd och buskar, Brasilien	Artantal i olika grupper		Antalet inhemska skogsarter minskade i de små fragmenten	Kanteffekter gav ändrade livsbetingelser	Djur försvann då buskar och träd med frukt minskade
Thomas & Harrison 1992	Fragmenterade fjärilsutbredningar i jordbrukslandskap	Isolering & fragmentstorlek	Fjäril, <i>Plebejus argus</i> , Wales, UK	Lokala utdöenden	>1 km, <0,5 ha	Ingen spridning mer än 1 km. Oftare lokalt utdöende i områden < 0,5 ha.		
Thomas et al. 1992	Fragmenterade fjärilsutbredningar i jordbrukslandskap	Isolering	Fjärilar, Wales, UK	Andel besatta fragment	varierande 0,6-2,5 km	Andelen besatta fragment minskade med ökat avstånd mellan lämpliga områden.	Begränsad spridningsförmåga, t. ex. <i>Mellicta athalia</i> 0,65-2,5 km	

Tabell 2, forts.

Studie	Typ av studie	Miljövariabel	Organismgrupp & område	Responsvariabel	Kritisk nivå	Observation	Orsak	Övrigt
van Langevelde 2000	Fragmenterad skog i jordbrukslandskap	Isolering (konnektivitet)	Fågel, <i>Sitta europaea</i> , Tyskland	Antal nya häckningsrevir	>3 km	Lägre avstånd mellan fragmenten gav mindre etablering av nya häckningsrevir	Ovilja hos nötväckorna att flyga ut över öppen mark.	
Wolf 2001	Naturliga serpentinområden	Fragmentstorlek	Kärlväxt, <i>Calystegia collina</i> , Kalifornien, USA	Frösättning	<5ha	Sämre frösättning i små områden	Lika många pollinatörer i små som i stora fragment, men troligen är pollenet av sämre kvalitet (inavel).	Veg. förökning gör att små populationer överlever ändå.
Ågren 1996	Öar i skärgård	Populationsstorlek	Kärlväxt, <i>Lythrum salicaria</i> , Sverige	Frösättning		Sämre frösättning i små populationer	Otillräcklig befruktning p.g.a. sämre kvalitet på pollenet	
Økland 1995	Fragmenterad gammelgran-skog	Andel lämpligt habitat på landskapsnivå	Tvåvingar (<i>Sciarioidea</i>), Norge	Artantal	<75 % kvar	Lägre artantal per fragment när <75 % gammelgran-skog finns kvar inom 100 km ²	Större yta och mindre isolering av fragment när andelen biotop ökar på landskapsnivå	

Att tänka på vid studier av fragmentering

Naturlig eller onaturlig fragmentering

Fragmentering är inte bara ett fenomen skapat av människor. Det finns en rad organismer som lever i heterogena miljöer som är och alltid har varit naturligt fragmenterade (Launer & Murphy 1994; Wolf 2001). Arter som förekommer i naturligt fläckvisa biotoper är anpassade till att sprida sig mellan områdena och klarar ytterligare fragmentering bättre än arter från sammanhängande biotoper som så att säga drabbats sekundärt av fragmentering (Hanski & Gilpin 1997; Nilsson & Ericson 1997). Dessa arter har naturliga spridningsmönster och kan bidra med mycken kunskap om vad som krävs av en art för att klara fragmentering (Harrison et al. 2001; Hobbs 2001). Den största faran för denna typ av system är inte själva fragmenteringen, utan att spridningen mellan områdena hindras genom att den mellanliggande matrixen förändras. Ett svenskt sådant exempel är gölgrodan (*Rana lessonae*) på Upplandskusten, där spridningen mellan dammarna hindras på grund av kalhyggen och utdikningar (Sjögren 1995).

Tidsskalor

Tidsaspekten är också mycket viktig när man studerar vad som händer inom ett fragmenterat system. Om fragmenteringen inträtt nyligen kan de processer som studeras vara systemets väg till jämvikt (Kruess & Tschardtke 1994; Steffan-Dewenter & Tschardtke 1999). En stor del av observationerna kan vara resultatet av tröghet i systemet, eftersom den artdiversitet man hittar i ett nyligen fragmenterat system utan tvekan är en rest från det tidigare ofragmenterade tillståndet (Magura et al. 2001). Exempelvis kan växter stå kvar länge trots att förutsättningarna för framtida överlevnad och fortplantning inte längre finns (Eriksson 1996). Tröga system ger underskattningar av fragmenteringens effekter. I en studie gjord i svenska hagmarker fann Eriksson et al. (1995) tvärtemot förväntningarna inte fler kärllväxtarter i större än i mindre hagar. De föreslog att artfördelning speglade hagmarkernas tidigare historia snarare än dagens tillstånd. På grund av tröghet i systemet hade arter inte hunnit försvinna från små hagar (Eriksson et al. 1995). Även små och rörliga organismer kan ha en tröghet. Davies et al. (2001) studerade populationsdynamik hos skalbaggar i fragmenterad eukalyptusskog. De fann att antalet individer minskade i fragmenten men att sju år var för kort tid för att de skulle se några utdöenden ens i de minsta fragmenten (Davies et al. 2001). I två tyska studier (Kruess & Tschardtke 1994; Steffan-Dewenter & Tschardtke 1999) poängteras betydelsen av att studera system i jämvikt. De studerade pollinatörers spridning från klöverängar som hade funnits under lång tid, vilket givit alla insekter och deras naturliga fiender chanser att anpassa sig till rådande omständigheter.

Tröghet kan även innebära en överskattning av fragmenteringens effekter. Exempelvis kan låg pollination, reproduktion etc. i små fragment tolkas som ett fragmenteringsproblem. Artens populationsdynamik kan dock vara sådan att enstaka reproduktionstillfällen räcker till att hålla utdöenderisken på låg nivå. Ett annat exempel är att växter kan finnas kvar i fröbanker trots att det inte finns några växande exemplar kvar (Wolf 2001). Över huvud taget är det viktigt att sätta in biologiska responsvariabler i sitt livscykel- och populationssammanhang för att kunna bedöma ifall en förändring verkligen innebär ett problem.

Succession jämfört med fragmentering

Om ett skogsområde fragmenteras kan detta starta en biotopsuccession i fragmenten, exempelvis genom uttorkning (Laurance et al. 2000). Beskogning av tidigare öppen mark leder till beskuggning, löv- eller barransamling etc. i de kvarvarande öppna fragmenten, som ger en successionsartad biotopförändring. Successionen är således en fragmenteringseffekt, men i sådana fall blandas de renodlade fragmenteringseffekterna (minskad yta, ökande avstånd, minskad konnektivitet etc.) med successionseffekter (till exempel förändrad livsmiljö, ändrade artinteraktioner, Saunders et al. 1991). Å andra sidan kan en typisk succession, som igenväxning av öppen mark, ge utpräglade fragmenteringseffekter. Lennartsson (manus) studerade utdöenderisk hos fältgentiana (*Gentianella campestris*) i enbuskmarker och fann att den största negativa effekten av förbuskningen var att pollinatörerna hade svårt att hitta till små och isolerade fragment.

Rumsliga skalor

Studierna av fragmentering måste givetvis bedrivas i en för systemet relevant skala. Det som är en oöverstiglig fragmentering för en art med begränsad rörlighet, kan ses som en kontinuerlig biotop för en rörlig art (Thomas 2000). Även skalberoendet bör sättas in i ett livscykelssammanhang, vilket sällan görs. En art kan mycket väl ha hög rörlighet i ett livsstadium, men mer begränsad i ett annat. Det kan också finnas skillnader mellan absolut rörlighet och funktionell rörlighet. Många flyttfåglar kan i princip flyga över hela jordklotet, men måste ändå ha tillgång till en ofragmenterad resurs under häckningen för att föda upp ungarna. Ytterligare ett exempel är arter som utnyttjar olika biotoper under olika livsstadier eller delar av året (Edenhamn et al. 1999).

Fragmentering och naturvård i jordbrukslandskapet

Den viktigaste orsaken till biotopfragmentering generellt är människans exploatering av naturliga ekosystem, i Sverige främst skog och våtmarker. Jordbrukslandskapet passar dock inte alltid in på denna klassiska beskrivning av fragmentering, eftersom det till stora delar är ett onaturligt, människoskapat ekosystem. En klassisk tolkning av jordbrukslandskapets fragmentering kan i vissa fall leda naturvårdsarbetet på villospår, om vi inte beaktar exempelvis följande faktorer:

1. Jordbrukslandskapet har alltid varit mycket mosaikartat och dess biotoper har därmed alltid varit kraftigt fragmenterade. Fragmenteringen kan delas upp i åtminstone två tydliga rumsliga skalor. En "hektarskala" kan tydligt urskiljas, det vill säga en mosaik av gräsmarker, åkrar, åkerholmar, småvatten etc. Dessutom finns fragmentering i en mycket mindre skala, i det att en stor andel av de artrika biotoperna har funnits utspridda i landskapet, i form av mer eller mindre punktformiga och linjära biotopelement. Som exempel kan nämnas gräsmarkernas arter, som inte bara funnits i egentliga slåtter- och betesmarker, utan även längs dikes- och vägrenar, brukningsvägar, fågator, brynzoner, bäck- och sjöstränder, i åkerholmar och i smågläntor i betad skog.
2. En avsevärd andel av biotopmosaikerna har bestått av blandningen mellan öppna och trädklädda biotoper. Detta gör att kanteffekterna i de senare blir mycket stora och att andelen bryn- och övergångsbiotop torde vara mycket högre än i något naturligt svenskt ekosystem.
3. De störningsregimer som präglat jordbrukslandskapets biotoper är betydligt mer frekventa (i princip årliga) och kraftiga (exempelvis upprepade bortförelser av biomassa) än de flesta

naturliga störningar. Även måttliga förändringar i markanvändningen kan därför innebära att biotopen snabbt byter skepnad. Även om biotopen till det yttre ser likadan ut, kan den från många organismers perspektiv ha upphört att existera.

I det följande diskuterar vi vilka konsekvenser ovanstående punkter kan tänkas få för naturvårdsproblem och åtgärder i jordbrukslandskapet.

Kritiska nivåer för andel biotop i landskapet

Sammanställningarna av empiriska och teoretiska studier, tidigare i denna rapport, visar att det inte finns särskilt många kvantitativa mått på kritiska fragmenteringsnivåer. Bland empiriska studier har två funnit brytpunkter i artantal för insekter när 40-75% biotop återstår, och simuleringar har föreslagit (1-) 20-50% kvarvarande biotop som gränsvärde bl.a. vad gäller andel besatta fragment.

Vilken betydelse har dessa resultat för det svenska jordbrukslandskapet? Kan man till exempel, med ledning av resultaten, bedöma när jordbrukslandskapets biotoper är alltför fragmenterade? Frågan måste givetvis ställas utifrån en viss organismgrupps perspektiv. Svaret blir både nej och ja. **Nej** därför att:

- Antalet kvantitativa resultat är alltför lågt för att ge säkra gränsvärden, särskilt vad gäller empiriska studier som kan verifiera teoretiska simuleringar. För många viktiga organismgrupper, t.ex. kryptogamer, finns praktiskt taget inga resultat över huvud taget.
- Även om vi kan lita på resultaten är det svårt att bedöma hur fragmenterat det svenska jordbrukslandskapet egentligen är – se punkterna ovan. Hur kan man uppskatta ”andel kvarvarande biotop” i ett landskap där biotopen redan från början varit fragmenterad? Hur kan man uppskatta ”biotopförlust” utan att ha ett normaltillstånd från vilket förlusten beräknas? Hur kan vi uppskatta totalmängden biotop när en stor andel av biotopen förekommer i form av linjära eller punktformiga strukturer, eller som övergångsbiotop i fragment med stora kanteffekter? Hur mycket av biotopen sköts egentligen på ett sådant sätt att den fortfarande kan anses vara den ursprungliga biotopen?

Frågan kan samtidigt besvaras med ett **Ja**, eftersom:

- Oavsett hur vi mäter det svenska jordbrukslandskapets fragmentering, biotopförlust eller liknande, och oavsett vilken studie vi jämför med, kommer vi säkert att finna att jordbrukslandskapet de flesta svenska regioner med god marginal hamnar på fel sida om gränsvärdet.

Slutsats beträffande kritiska nivåer för andel biotop i jordbrukslandskapet. Dagens jordbrukslandskap är troligen alltför fragmenterat för de flesta av dess arter och biotoper, och vi kan därför räkna med kraftig framtida försämring av dess biodiversitet. Vi vet dock inte till vilken nivå fragmenteringen (i termer av rumslig fördelning av biotop) måste reduceras. Det är angeläget att finna de svenska jordbrukslandskap där andelen värdefull biotop av olika slag ännu är hög, och att prioritera dessa områden vid restaurering och skötsel. I övriga områden torde möjligheterna skapa tillräckligt höga biotopandelar för närvarande vara små, och där kan åtgärder som gynnar spridning, fragmentstorlek och biotopkvalitet i stället vara mer angelägna (se följande avsnitt).

Isolering – en kombination av spridning och rumslig fördelning

Anledningen till att biotopernas rumsliga fördelning blir ett naturvårdsproblem är att biotopfragmenten blir isolerade – landskapet får lägre konnektivitet (se Figur 1). Isolering av fragment har studerats

empiriskt, och gränsvärden för insektsförekomst (inklusive pollination) har upptäckts av fyra studier vid mellan 10m och 1km. En fågelstudie (av nötväcka) fann ett gränsvärde för andel besatta fragment vid 3km isolering. Även direkta data på längsta kända spridningssträcka för olika arter kan användas, exempelvis 0,6–1 km för fjärilen *Plebejus argus*, och 2,25 för *Thymelicus acteon* (Thomas et al. 1992).

Hur kan dessa resultat tillämpas i det svenska jordbrukslandskapet? Återigen är antalet studier obarmhärtigt lågt, men det är, som tidigare diskuterats, trots allt troligt att biotoperna i de flesta svenska jordbrukslandskap ligger på fel sida om gränsvärdena. Vad gäller isolering skulle det innebära att värdefulla biotopfragment ofta ligger glesare än åtminstone 1km. En rimlig utgångspunkt är att konnektiviteten var tillräckligt god i det gamla jordbrukslandskapet (annars skulle dagens jordbrukslandskap inte vara så artrikt). Historiskt källmaterial visar mycket riktigt att fragmenten låg mycket tätare förr (t.ex. Lennartsson et al. 1996). Tätare, men inte nödvändigtvis så tätt att riktigt orörliga organismer som kärlväxter obehindrat kunde röra sig över landskapet. Som påpekats ovan har jordbrukslandskapet alltid varit kraftigt fragmenterat. Man kan med fog ställa frågan: hur kunde konnektiviteten vara tillräckligt hög i det historiska landskapet?

Svaret ligger säkerligen i att den historiska markanvändningen (främst höhantering och utmarksbete) bidrog starkt till att sprida djur och, i synnerhet, växter (Eriksson 1996; Edenhamn et al. 1999). Flera fältexperiment med insekter och kärlväxter har lyckats öka andelen utnyttjade fragment genom aktiv spridning (t.ex. Davies & Jones 1986; Eriksson & Kiviniemi 1999). Även det gamla landskapets rikliga innehåll av småbiotoper, linjära element etc. torde ha underlättat spridningen mellan huvudfragmenten, genom att fungera som korridorer (Yanes et al. 1995) och genom att sudda ut de ekologiska gränserna mellan biotop och matrix. Konnektiviteten bestod således inte bara av tätare rumslig fördelning mellan biotopfragment, utan även av bättre spridning. Den bättre spridningen bestod i sin tur av mänsklig spridningshjälp i kombination med mer gästvänlig miljö mellan fragmenten.

Slutsats beträffande spridning kontra rumslig fördelning: I det historiska jordbrukslandskapet torde konnektiviteten varit tillräckligt hög, genom att biotopfragmenten låg tätare, mellanliggande landskap var mer spridningsvänligt samt att organismer spreds med människans hjälp. I dagens landskap har alla dessa tre faktorerna försämrats, men det är troligt att spridningen är ett större problem än den rumsliga fördelningen av biotoper. Det är därför angeläget att närmare studera organismers spridning med människor och boskap i det svenska jordbrukslandskapet, i syfte att ta fram metoder för hur aktiv spridning skulle kunna användas i naturvårdsarbetet. Ett fokus på spridning är motiverat inte minst av att spridningen är en faktor vi förhållandevis lätt kan påverka i ett naturvårdssammanhang. Det är också angeläget att belysa småbiotopernas, inklusive igenväxningsstrukturer, betydelse för spridningen (exempelvis genom att de fungerar som korridorer) och att ta hänsyn till dem vid skötsel och restaurering.

Fragmentering jämfört med biotopförlust

Ett viktigt resultat av teoretiska studier (exempelvis Andrén 1994, Fahrig 1997) är att fragmentering ofta är ett litet problem jämfört med biotopförlust. När biotopen minskar ökar fragmenteringen, men det är själva förlusten av biotop som i första hand hotar biodiversiteten. Först när en stor andel (70-80 % enligt de två nämnda studierna) av biotopen försvunnit blir fragmenteringen, d.v.s. den kvarvarande biotopens rumsliga fördelning, viktig.

Hur kan dessa resonemang tillämpas på det svenska jordbrukslandskapet? Det finns två olika sätt att tolka resultaten: *Antingen*: De allra flesta värdefulla biotoper täcker långt mindre än 20 % av landskapet och biotopfragmentering är därför i dagsläget viktigare än biotopförlust. *Eller*: En livskraftig biotop kan minska upp till 80 % från sitt utgångsläge, innan fragmentering blir ett större hot än biotopförlust. En biotop som täckte, säg, 20 % i det gamla jordbrukslandskapet skulle därmed kunna minska till 4 % täckning innan fragmentering blev ett hot att räkna med. Denna tolkning kan vara relevant eftersom jordbrukslandskapets biotoper, som tidigare berörts (punkt 1, ovan), alltid varit fragmenterade och varje biotop därmed haft begränsad omfattning i landskapet.

Vilken tolkning som är den riktiga torde bero på vilken organism vi utvärderar, särskilt vilken spridningsförmåga den har (se föregående rubrik). Fahrig (2001) tog med spridningsförmågan i sin modell och kunde få i stort sett vilken kritisk nivå som helst, beroende på vilken rörlighet som tilldelades modellorganismerna. Rörliga organismer tålde mycket fragmentering innan biotopbristen blev kännbar, medan svårspredda arter drabbades av fragmentering och spridningsproblem långt innan andelen biotop på landskapsnivå blivit särskilt låg. Det bör dock noteras att problemet delvis är semantiskt. En orörlig organism som "sitter fast" i sitt biotopfragment kan lida av fragmentering (av att inte ha kontakt med andra populationer och att inte kunna sprida sig till nya fragment). Om den redan är isolerad kan den å andra sidan inte drabbas av ytterligare fragmentering (den är "immun" mot vad som händer utanför sitt eget fragment), utan bara av biotopförlust (genom att dess eget biotopfragment förstörs).

Slutsats beträffande fragmentering kontra biotopförlust: För att veta ifall vi måste beakta biotopernas rumsliga fördelning i jordbrukslandskapet, eller ifall det räcker med att öka deras totala yta, behöver vi god kunskap om olika arters spridningsförmåga. I dagens jordbrukslandskap torde endast mycket rörliga arter, exempelvis fåglar, vara i en sådan situation att biotopförlust på landskapsnivå är ett större hot än biotopernas rumsliga fördelning. Samtidigt är många organismer, t.ex. kärlväxter, helt låsta till sina biotopfragment och därmed ytterst känsliga för biotopförlust som drabbar dessa fragment. Det är angeläget att identifiera de mest värdefulla biotoperna i jordbrukslandskapet för att kunna förhindra ytterligare tillbakagång. För vissa biotopgrupper, främst öppna naturbetesmarker, har Sverige framgångsrikt gjort detta. Fortfarande är dock många gamla hävdbiotoper oidentifierade eller mycket dåligt kända vad gäller värden, utbredning, hot och åtgärder.

Biotopfragmentens storlek

En effekt av biotopförlust är att medelstorleken på kvarvarande fragment vanligen minskar i takt med att de blir färre. Det finns ett väl etablerat samband mellan fragmentstorlek och diversitet, även om endast fyra lästa studier har identifierat kritiska nivåer. 0,5-1 hektar har föreslagits för förekomst av insekter och 5 hektar för kärlväxtdiversitet (två studier).

Precis som för tidigare diskuterade mått på fragmentering är dessa uppskattningar alltför få för ge några säkra kritiska nivåer. Det är exempelvis omöjligt att, med ledning av studierna, bedöma vilka av det svenska jordbrukslandskapets biotopfragment som är för små. Detta inte minst eftersom fragmentstorlek måste bedömas i relation till en viss organism, till dess storlek, livslängd och liknande. Demografiska data kan relativt lätt användas för att uppskatta sambandet mellan populationsstorlek och utdöenderisk. Även om det ofta är svårare att hitta sambandet mellan populationsstorlek och fragmentstorlek, kan man säkert anta att en stor andel av jordbrukslandskapets populationer av rödlistade arter finns i fragment som är alltför

små för att hysa livskraftiga populationer. En generell naturvårdsåtgärd i ett fragmenterat landskap bör därför vara att vidmakthålla och skapa så stora biotopfragment som möjligt. Detta särskilt som fragmentstorlek många gånger är lättare att påverka med naturvårdsåtgärder (exempelvis restaurering) än faktorer på landskapsnivå. Åtgärden motiveras också av att ju sämre konnektivitet ett landskap får, desto viktigare blir enskilda fragment: När kolonisationstillfällena blir sällsyntare, blir det allt viktigare att populationer kan överleva så länge som möjligt i enskilda fragment.

Som antydde inledningsvis i detta kapitel, är kanteffekterna i jordbrukslandskapets biotoper mycket stora. Detta gäller särskilt trädbeväxta biotopfragment, som, om de är små, kommer att bestå av i stort sett enbart bryn. Kanteffekter betraktas vanligen som en negativ faktor för själva skogsbiotopen. Ofta räknas kantzonen bort från fragmentet, för att sålunda minska fragmentets funktionella yta (t.ex. Andersson 2000). För jordbrukslandskapets skogsbiotoper är emellertid kanteffekterna, d.v.s. sol, värme och vind, viktiga biotopkvaliteter. Exempelvis är den främsta orsaken till den utomordentligt höga artrikedomen hos gamla hagmarksträd. Av den anledningen måste kanteffekter, och fragmentstorlek generellt, bedömas något annorlunda i jordbrukslandskapet. För sådana biotoper där kanteffekterna är en viktig biotopkvalitet kan det vara viktigt att fragmenten är tillräckligt små.

Slutsats beträffande fragmentens storlek: En stor andel av jordbrukslandskapets biotopfragment torde vara alltför små för att kunna hysa livskraftiga populationer. Samtidigt ställer landskapets minskande konnektivitet större krav på just överlevnad i enskilda fragment. Därför bör biotopfragment göras så stora som möjligt, närhelst storleken kan påverkas. Ett undantag kan dock vara biotoper där kanteffekter är en viktig förutsättning för biotopens kvalitet. Det är angeläget att gå igenom exempelvis högklassiga miljöstödsobjekt och undersöka möjligheterna att öka deras yta genom restaureringar.

Biotopkvalitet

Inte bara fragmentens storlek påverkar populationers utdöenderisk, utan även biotopens kvalitet. Hög kvalitet innebär tillgång på sådana småmiljöer, substrat, mikroklimat, biotiska och abiotiska biotopprocesser som biotopens arter behöver. Jordbrukslandskapets biotoper är skapade och präglade av hävd, ja i många avseenden kan man säga att hävden *är* biotopen. Som tidigare berörts är hävden, ekologiskt sett, en mycket kraftig störning. Det finns därför risk att även en måttlig förändring av hävden innebär en stor ekologisk förändring, som påverkar utdöenderisken för växt- och djurpopulationer. Sådana förändringar har exempelvis skett i naturliga fodermarker, genom att slåttorn och utmarksbetet ersatts av hagmarksbete (Lennartsson 2001). Andra förändringar som kan tänkas öka utdöenderisken för biotopfragmentens populationer är eutrofiering genom luftburet kväve, vattenregleringar i slättsjöarna, avmaskningsmedel, lokal fragmentering genom förbuskning, samt utebliven dynamik i hävdens intensitet. Den sistnämnda faktorn innebär att dagens kvarvarande biotopfragment vanligen sköts (om de sköts alls) med en mycket högre regelbundenhet än förr. Många studier av enstaka arter antyder dock att enstaka år utan eller med svag hävd kan vara nödvändiga för att hålla populationers utdöenderisk på en rimlig nivå.

Ökad utdöenderisk i fragmenten innebär att frekvensen av återkolonisation skulle behöva öka i stället för att, som nu, minska genom minskad spridning och ökade avstånd mellan fragment.

Slutsatser beträffande biotopkvalitet: Samtidigt som organismernas rörlighet i jordbrukslandskapet minskar, pågår en försämring av förhållandena i många biotoper som kan antas leda till ökad

utdöenderisk för populationer. Skötseln av biotoper har hittills varit inriktad på att sköta dem över huvud taget, och tämligen liten eftertanke har ägnats frågan om skötseln är den rätta. I andra biotoper, främst på gamla utmarker, har skötselbehovet inte alls uppmärksamats. Det finns en uppenbar risk att felaktig eller utebliven hävd ökar populationernas utdöenderisk till nivåer vi aldrig kan kompensera för genom ökad spridning och restaurering av nya biotopfragment. Det är angeläget att utforma program för att snabbt utvärdera gynnsam bevarandestatus i hävdade biotoper och att identifiera andra viktiga biotoper i behov av hävd. ”Nygamla” hävdmetoder kan behöva utformas för att återföra populationers livskraft till normala nivåer – helst högre för att kompensera för minskade chanser till återkolonisation.

Ekosystemfunktion och samverkande faktorer

Hittills har vi huvudsakligen diskuterat de olika aspekterna på fragmentering var för sig: andel biotop, isolering, fragmentstorlek och balansen mellan utdöende och återkolonisation. I verkligheten samverkar dessa faktorer och förstärker varandra, som skisserats i figur 3 på sidan 4. En mängd sådana samverkanskedjor (”kaskader”) är tänkbara för det svenska jordbrukslandskapet, och de kan komma att ge plötsligt förhöjda utdöenden. För att motverka sådana behöver vi känna till och åtgärda de viktigaste länkarna i kaskaderna.

Tack

Vi vill tacka forskare och doktorander inom HagmarksMISTRA och vid institutionen för Naturvårdsbiologi, samt Gunnar Rosqvist vid Jordbruksverket för stimulerande diskussioner.

Referenslista

- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honeybees in Argentine Chaco Serrano. *Ecological Applications* **4**, 378-392.
- Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Cox, P.A., Dalton, V., Feinsinger, P., Ingram, M., Inouye, D., Jones, C.E., Kennedy, K., Kevan, P., Koopowitz, H., Medellin, R., Medellin-Morales, S., Nabhan, G.P., Pavlik, B., Tepedino, V., Torchio, P. & Walker, S. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology* **12**, 8-17.
- Allison, T.D. 1990. Pollen production and plant-density affect pollination and seed production in *Taxus canadensis*. *Ecology* **71**, 516-522.
- Andersson, P. 2000. Vad händer med skogsbrukets naturvårdshänsyn efter avverkning? -En studie av sparade träd och trädgrupper. Institutionen för Naturvårdsbiologi, Examensarbete 56 i ämnet naturvårdsbiologi 20p.
- 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.
- Andrén, H. 1996. Population responses to habitat fragmentation: Statistical power and the random sample hypothesis. *Oikos* **76**, 235-242.
- Bascompte, J. & Sole, R.V. 1996. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology* **65**, 465-473.
- Bender, D.J., Contreras, T.A. & Fahrig, L. 1998. Habitat loss and population decline: A meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* **79**, 517-533.
- Bengtsson, J., Nilsson, S.G. & Ås, S. 1995. Non-random occurrence of threatened land snails on forest islands. *Biodiversity Letters* **2**, 140-148.
- Bierzychudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *American Naturalist* **117**, 838-840.
- Bowers, M.A. 1985. Bumble bee colonization, extinction and reproduction in subalpine meadows in North-eastern Utah. *Ecology* **66**, 914-927.
- Burkey, T.V. 1993. Edge effects in seed and egg predation at two neotropical rainforest sites. *Biological Conservation* **66**, 139-143.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C. & Diaz, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**, 234-242.
- Collinge, S.K. 1998. Spatial arrangement of habitat patches and corridors: clues from ecological field experiments. *Landscape and Urban Planning* **42**, 157-168.
- Collinge, S.K. 2001. Spatial ecology and biological conservation. *Biological Conservation* **100**, 1-2.
- Corbet, S. 1997. Role of pollinators in species preservation, conservation, ecosystem stability and genetic diversity. *Proc. Int'l Symp on Pollination* 219-229.
- Davies, B.N.K. & Jones, P.E. 1986. Insects on isolated colonies of common rock-rose *Helianthemum chamaecistus*. *Ecological Entomology* **11**, 267-281.
- Davies, K.F., Margules, C.R. & Lawrence, J.E. 2000. Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? *Ecology* **81**, 1450-1461.
- Davies, K.F., Melbourne, B.A. & Margules, C.R. 2001. Effects of within- and between-patch processes on community dynamics in a fragmentation experiment. *Ecology* **82**, 1830-1846.
- Debinski, D.M. & Holt, R.D. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* **14**, 342-355.

- Denys, C. & Tschamtko, T. 2002. Plant-insect communities and predator-prey ratios in field margin strips, adjacent crop fields, and fallows. *Oecologia* **130**, 315-324.
- Dias, P.C. 1996. Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology & Evolution* **11**, 326-330.
- Didham, R.K., Ghazoul, J., Stork, N.E. & Davis, A.J. 1996. Insects in fragmented forests: A functional approach. *Trends in Ecology & Evolution* **11**, 255-260.
- Doak, D.F., Marino, P.C. & Kareiva, P.M. 1992. Spatial scale mediates the influence of habitat fragmentation on dispersal success -implications for conservation. *Theoretical Population Biology* **41**, 315-336.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J. & Pulliam, H.R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* **65**, 169-175.
- Dzwonko, Z. 2001. Effect of proximity to ancient deciduous woodland on restoration of the field layer vegetation in a pine plantation. *Ecography* **24**, 198-204.
- Dzwonko, Z. & Loster, S. 1989. Distribution of vascular plant species in small woodlands on the Western Carpathian foothills. *Oikos* **56**, 77-86.
- Edenhamn, P., Ekendahl, A., Lönn, M. & Pamilo, P. 1999. Spridningsförmåga hos svenska växter och djur. Stockholm; Naturvårdsverket.
- Eriksson, Å., Eriksson, O. & Berglund, H. 1995. Species abundance patterns of plants in Swedish seminatural pastures. *Ecography* **18**, 310-317.
- Eriksson, O. 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos* **77**, 248-258.
- Eriksson, O. & Kiviniemi, K. 1999. Site occupancy, recruitment and extinction thresholds in grassland plants: an experimental study. *Biological Conservation* **87**, 319-325.
- Fahrig, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Management* **61**, 603-610.
- Fahrig, L. 1998. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? *Ecological Modelling* **105**, 273-292.
- Fahrig, L. 2001. How much habitat is enough? *Biological Conservation* **100**, 65-74.
- Ferreras, P. 2001. Landscape structure and asymmetrical inter-patch connectivity in a metapopulation of the endangered Iberian lynx. *Biological Conservation* **100**, 125-136.
- Gonzalez, A., Lawton, J.H., Gilbert, F.S., Blackburn, T.M. & Evans-Freke, I. 1998. Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem. *Science* **281**, 2045-2047.
- Groom, M.J. 1998. Allee effects limit population viability of an annual plant. *American Naturalist* **151**, 487-496.
- Groom, M.J. 2001. Consequences of subpopulation isolation for pollination, herbivory, and population growth in *Clarkia concinna concinna* (Onagraceae). *Biological Conservation* **100**, 55-63.
- Gurd, D.B., Nudds, T.D. & Rivard, D.H. 2001. Conservation of mammals in eastern North American wildlife reserves: How small is too small? *Conservation Biology* **15**, 1355-1363.
- Gärdenfors, U. 2000. The 2000 red list of Swedish species. Uppsala; ArtDatabanken.
- Haddad, N.M., Tilman, D., Haarstad, J., Ritchie, M. & Knops, J.M.H. 2001. Contrasting effects of plant richness and composition on insect communities: A field experiment. *American Naturalist* **158**, 17-35.
- Hanski, I.A. 1994. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* **9**, 131-135.
- Hanski, I.A. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* **396**, 41-49.
- Hanski, I.A. & Gilpin, M.E. 1997. Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution. San Diego; Academic Press.

- Hanski, I.A. & Ovaskainen, O. 2000. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature* **404**, 755-758.
- Hanski, I.A., Pakkala, T., Kuussaari, M. & Lei, G.C. 1995. Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos* **72**, 21-28.
- Hanski, I.A. & Thomas, C.D. 1994. Metapopulation dynamics and conservation: a spatially explicit model applied to butterflies. *Biological Conservation* **68**, 167-180.
- Hansson, L. 1992. *Ecological Principles of Nature Conservation*. Cambridge; University Press.
- Harrison, S. & Bruna, E. 1999. Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? *Ecography* **22**, 225-232.
- Harrison, S., Rice, K. & Maron, J. 2001. Habitat patchiness promotes invasion by alien grasses on serpentine soil. *Biological Conservation* **100**, 45-53.
- Hobbs, R.J. 2001. Synergisms among habitat fragmentation, livestock grazing, and biotic invasions in southwestern Australia. *Conservation Biology* **15**, 1522-1528.
- Holt, R.D., Lawton, J.H., Polis, G.A. & Martinez, N.D. 1999. Trophic rank and the species-area relationship. *Ecology* **80**, 1495-1504.
- IUCN 1994. Red List Categories. Gland, Switzerland; IUCN species survival commission.
- Jacquemyn, H., Brys, R. & Hermy, M. 2002. Patch occupancy, population size and reproductive success of a forest herb (*Primula elatior*) in a fragmented landscape. *Oecologia* **130**, 617-625.
- Jennersten, O. & Nilsson, S.G. 1993. Insect flower visitation frequency and seed production in relation to patch size of *Viscaria vulgaris* (Caryophyllaceae). *Oikos* **68**, 283-292.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* **69**, 373-386.
- Kareiva, A.P. 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. *Nature* **326**, 388-390.
- Kareiva, A.P. & Wennergren, U. 1995. Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature* **373**, 299-302.
- Karoly, K. 1994. Inbreeding effects on mating system traits for 2 species of lupins (Leguminosae). *American Journal of Botany* **81**, 1538-1544.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W. & Waser, N.M. 1998. Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* **29**, 83-112.
- Kéry, M., Matthies, D. & Spillmann, H.H. 2000. Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. *Journal of Ecology* **88**, 17-30.
- Klein, B.C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology* **70**, 1715-1725.
- Knapp, E.E., Goedde, M.A. & Rice, K.J. 2001. Pollen-limited reproduction in blue oak: implications for wind pollination in fragmented populations. *Oecologia* **128**, 48-55.
- Koopowitz, H., Thornhill, A.D. & Andersen, M. 1994. A general stochastic model for the prediction of biodiversity losses based on habitat conversion. *Conservation Biology* **8**, 425-438.
- Kruess, A. & Tscharntke, T. 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science* **264**, 1581-1584.
- Kruess, A. & Tscharntke, T. 2000. Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia* **122**, 129-137.
- Kunin, W. 1992. Density and reproductive success in wild populations of *Diplotaxis eruroides* (Brassicaceae). *Oecologia* **91**, 129-133.
- Kunin, W. 1993. Sex and the single mustard - population-density and pollinator behavior effects on seed-set. *Ecology* **74**, 2145-2160.

- Kunin, W. & Iwasa, Y. 1996. Pollinator foraging strategies in mixed floral arrays: Density effects and floral constancy. *Theoretical Population Biology* **49**, 232-263.
- Laakkonen, J., Fisher, R.N. & Case, T.J. 2001. Effect of land cover, habitat fragmentation and ant colonies on the distribution and abundance of shrews in southern California. *Journal of Animal Ecology* **70**, 776-788.
- Launer, A.E. & Murphy, D.D. 1994. Umbrella species and the conservation of habitat fragments - a case of a threatened butterfly and a vanishing grassland ecosystem. *Biological Conservation* **69**, 145-153.
- Laurance, W.F., Delamonica, P., Laurance, S.G., Vasconcelos, H.L. & Lovejoy, T.E. 2000. Conservation - Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* **404**, 836.
- Lawton, J.H. 1994. What do species do in ecosystems. *Oikos* **71**, 367-374.
- Lei, G.C. & Hanski, I.A. 1997. Metapopulation structure of *Cotesia melitaearum*, a specialist parasitoid of the butterfly *Melitaea cinxia*. *Oikos* **78**, 91-100.
- Lennartsson, T. (manus) Extinction thresholds in fragmented plant populations - a field study of disrupted plant-pollinator interactions.
- Lennartsson, T. 2000. Management and population viability of the pasture plant *Gentianella campestris* : the role of interactions between habitat factors. *Ecological Bulletins* **48**, 111-121.
- Lennartsson, T. 2001. Skötsel av naturliga fodermarker- viktiga kunskapsluckor och forskningsuppgifter. *CBM:s skriftserie* **4**, 22-31.
- Lennartsson, T. & Oostermeijer, J.G.B. 2001. Demographic variation and population viability in *Gentianella campestris*: effects of grassland management and environmental stochasticity. *Journal of Ecology* **89**, 451-463.
- Lennartsson, T., Sundberg, S., & Persson, T. 1996. Landskapets historia i Uppland. I Upplands fåglar (eds Tjernberg, M. & Fredriksson, R.), Uppsala; Upplands Ornitologiska Förening / Almquist och Wiksell.
- MacArthur, R.H. & Wilson, O.E. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton; Princeton University Press.
- Magura, T., Kodobocz, V. & Tothmeresz, B. 2001. Effects of habitat fragmentation on carabids in forest patches. *Journal of Biogeography* **28**, 129-138.
- Maron, J.L., Harrison, S. & Greaves, M. 2001. Origin of an insect outbreak: escape in space or time from natural enemies? *Oecologia* **126**, 595-602.
- Maudsley, M.J. 2000. A review of the ecology and conservation of hedgerow invertebrates in Britain. *Journal of Environmental Management* **60**, 65-76.
- McGarigal, K. & McComb, W.C. 1995. Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon Coast Range. *Ecological Monographs* **65**, 235-260.
- Moilanen, A. & Hanski, I. 2001. On the use of connectivity measures in spatial ecology. *Oikos* **95**, 147-151.
- Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H. & Woodfin, R.M. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* **368**, 734-737.
- Nielsen, A. & Ims, R.A. 2000. Bumble bee pollination of the sticky catchfly in a fragmented agricultural landscape. *Ecoscience* **7**, 157-165.
- Nilsson, S.G. & Ericson, L. 1997. Conservation of plant and animal populations in theory and practice. *Ecological Bulletins* **46**, 117-139.
- Nilsson, S.G. & Wästljung, U. 1987. Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus sylvatica*) patches. *Ecology* **68**, 260-265.
- Oostermeijer, J.G.B. 1996. Population Viability of the Rare *Gentiana pneumonanthe* - the relative importance of demography, genetics, and reproductive biology. Amsterdam; University of Amsterdam.

- Oostermeijer, J.G.B., Vaneijck, M.W. & Dennijs, J.C.M. 1994. Offspring fitness in relation to population size and genetic variation in the rare perennial plant species *Gentiana pneumonanthe* (Gentianaceae). *Oecologia* **97**, 289-296.
- Pagel, M. & Payne, R.J.H. 1996. How migration affects estimation of the extinction threshold. *Oikos* **76**, 323-329.
- Pimm, S.L. 1991. *The Balance of Nature?: Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. Chicago; The University of Chicago Press.
- Pulliam, H.R. 1988. Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist* **132**, 652-661.
- Quinn, J.F. & Harrison, S. 1988. Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness - evidence from biogeographic patterns. *Oecologia* **75**, 132-140.
- Quinn, J.F. & Hastings, A. 1987. Extinction in subdivided habitats. *Conservation Biology* **1**, 198-208.
- Quinn, J.F. & Robinson, G.R. 1987. The effects of experimental subdivision on flowering plant diversity in a California annual grassland. *Journal of Ecology* **75**, 837-855.
- Ray, C. 2001. Maintaining genetic diversity despite local extinctions: effects of population scale. *Biological Conservation* **100**, 3-14.
- Roland, J. 1993. Large-scale forest fragmentation increases the duration of tent caterpillar outbreak. *Oecologia* **93**, 25-30.
- Roland, J. & Taylor, P.D. 1997. Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature* **386**, 710-713.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Saccheri, I., Kuussaari, M., Kankare, M., Vikman, P., Fortelius, W. & Hanski, I. 1998. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* **392**, 491-494.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation - a review. *Conservation Biology* **5**, 18-32.
- Schemske, D.W., Husband, B.C., Ruckelhaus, M.H., Goodwillie, C., Parker, I.M. & Bishop, J.G. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* **75**, 584-606.
- Schneider, M.F. 2001. Habitat loss, fragmentation and predator impact: Spatial implications for prey conservation. *Journal of Applied Ecology* **38**, 720-735.
- Sjögren, P. 1995. Orsaker till små populationers utdöende. -Metapopulationsdynamik hos gölgrödan och andra arter. Naturvårdsverkets rapport 3686.
- Steffan-Dewenter, I. & Tschamntke, T. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* **121**, 432-440.
- Summerville, K.S. & Crist, T.O. 2001. Effects of experimental habitat fragmentation on patch use by butterflies and skippers (Lepidoptera). *Ecology* **82**, 1360-1370.
- Svensson, L. 1996. Biologisk Mångfald i Skogslandskapet. Stockholm; Gotab.
- Tabarelli, M., Mantovani, W. & Peres, C.A. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* **91**, 119-127.
- Thomas, C.D. 2000. Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **267**, 139-145.
- Thomas, C.D. & Harrison, S. 1992. Spatial dynamics of a patchily distributed butterfly species. *Journal of Animal Ecology* **61**, 437-446.
- Thomas, C.D., Thomas, J.A. & Warren, M.S. 1992. Distributions of occupied and vacant butterfly habitats in fragmented landscapes. *Oecologia* **92**, 563-567.
- Tilman, D. 1996. Biodiversity: Population versus ecosystem stability. *Ecology* **77**, 350-363.

- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* **277**, 1300-1302.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L. & Nowak, M.A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* **371**, 65-66.
- Tischendorf, L. & Fahrig, L. 2000a. How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology* **15**, 633-641.
- Tischendorf, L. & Fahrig, L. 2000b. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* **90**, 7-19.
- Tischendorf, L. & Fahrig, L. 2001. On the use of connectivity measures in spatial ecology. A reply. *Oikos* **95**, 152-155.
- Trzcinski, M.K., Fahrig, L. & Merriam, G. 1999. Independent effects of forest cover and fragmentation on the distribution of forest breeding birds. *Ecological Applications* **9**, 586-593.
- Tscharntke, T. 1992. Fragmentation of Phragmites habitats, minimum viable population-size, habitat suitability, and local extinction of moths, flies, aphids and birds. *Conservation Biology* **6**, 530-536.
- van Langevelde, F. 2000. Scale of habitat connectivity and colonization in fragmented nuthatch populations. *Ecography* **23**, 614-622.
- Vandermeer, J., Hoffman, B., Krantz-Ryan, S.L., Wijayratne, U., Buff, J. & Franciscus, V. 2001. Effect of habitat fragmentation on gypsy moth (*Lymantria dispar* L.) dispersal: The quality of the matrix. *American Midland Naturalist* **145**, 188-193.
- With, K.A., Cadaret, S.J. & Davis, C. 1999. Movement responses to patch structure in experimental fractal landscapes. *Ecology* **80**, 1340-1353.
- With, K.A. & Crist, T.O. 1995. Critical thresholds in species responses to landscape structure. *Ecology* **76**, 2446-2459.
- With, K.A. & King, A.W. 1999. Extinction thresholds for species in fractal landscapes. *Conservation Biology* **13**, 314-326.
- With, K.A. & King, A.W. 2001. Analysis of landscape sources and sinks: the effect of spatial pattern on avian demography. *Biological Conservation* **100**, 75-88.
- Wolf, A. 2001. Conservation of endemic plants in serpentine landscapes. *Biological Conservation* **100**, 35-44.
- Yanes, M., Velasco, J.M. & Suarez, F. 1995. Permeability of roads and railways to vertebrates: the importance of culverts. *Biological Conservation* **71**, 217-222.
- Zabel, J. & Tscharntke, T. 1998. Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially? *Oecologia* **116**, 419-425.
- Ågren, J. 1996. Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* **77**, 1779-1790.
- Økland, B. 1996. Unlogged forests: Important sites for preserving the diversity of mycetophilids (Diptera: Sciaroidea). *Biological Conservation* **76**, 297-310.