



Värdväxters betydelse för andra organismer – med fokus på vedartade värdväxter

Sebastian Sundberg, Tomas Carlberg, Jonas Sandström & Göran Thor (red.)

Redaktörer

Sebastian Sundberg, Tomas Carlberg, Jonas Sandström, Göran Thor

Huvudansvarig för respektive del

Karin Ahrné – Fjärilar

Tomas Hallingbäck – Mossor

Mari Jönsson – Figur 5, Invasiva trädskadegörare

Tommy Knutsson, Michael Krikorev, Elisabet Ottosson – Svampar

Artur Larsson – Steklar

Håkan Ljungberg – Skalbaggar

Jonas Sandström – Introduktion, resultat och diskussion, spindeldjur, halvvingar, tvåvingar, övriga organismgrupper

Sebastian Sundberg – Sammanfattning, introduktion, metod vid klassningar, resultat och diskussion, övriga organismgrupper, sammanfattande diskussion

Göran Thor – Introduktion, lavar

Henrik Thurfjell – Fåglar, däggdjur

Tack

Tack till Karin Ahrné, Ulf Bjelke, Liselott Sjödin Skarp och Lena Tranvik som har granskat och kommenterat rapporten.

Utöver flera av författarna har många experter klassat värdväxter utifrån publicerade källor och opublicerad fälterfarenhet.

Bild

Omslagsfoto: varglav *Letharia vulpina* på gammal torraka av tall *Pinus sylvestris* ute på en myr (Foto: Veera Tuovinen), bändelkorsnäbb *Loxia bifasciata* på någon art i släktet granar, troligtvis blågran *Picea pungens*. (Foto: Tomas Carlberg), almsnabbvinge *Satyrrium w-album* på åkertistel *Cirsium arvense* (Foto: Tomas Carlberg).

Övriga medverkande fotografer och illustratörer anges vid respektive bild.

Layout

Katarina Nyberg

Språkgranskning

Anna Lejfelt-Sahlén

Utgivare

ArtDatabanken SLU, Box 7007, 750 07 Uppsala

Rekommenderad citering

Sundberg, S., Carlberg, T., Sandström, J. & Thor, G. (red.) 2019. Värdväxters betydelse för andra organismer – med fokus på vedartade värdväxter. ArtDatabanken Rapport 22. ArtDatabanken SLU, Uppsala.

English title

The importance of vascular plants (notably woody species) to other organisms.

Distribution

Rapporten kan kostnadsfritt laddas ner eller beställas från www.artdatabanken.se/vardvaxter

Copyright © 2019

Förlag: ArtDatabanken SLU, Uppsala

Tryck: Stibo Graphic A/S

ISBN: 978-91-87853-41-8 (tryck)

978-91-87853-42-5 (pdf)

ISSN: 1402-6090

Innehåll

Viktiga slutsatser och rekommendationer	3
Sammanfattning	4
Summary	5
Introduktion	7
Bakgrund	7
Växter som värdar för andra organismer	7
Djur som använder värdväxter	7
Arter med kärlväxter som livsrum: lavar, mossor och svampar	9
Trädskadegörare och risken för samutdöenden	10
Metod vid klassningar	12
Gjorda värdväxtklassningar	12
Klassningar på växtdelar och av stadier	12
Underlag och säkerheter i bedömningarna	13
Resultat och diskussion	15
Generella mönster	15
Antal värdväxtkopplingar	15
Antal värdberoende arter i förhållande till värdväxters abundans i tid och rum	15
Överrepresenterade värdtaxa	16
Monospecifika värdväxtkopplingar	18
Rödlistade värdberoende arters relation till värdväxter	19
Växtgrupper med få värdberoende arter	20
Skillnader mellan värdväxter i samma släkte	21
Främmande värdväxter	21
Geografisk spridning hos värdberoende arter	22
Presentation av de viktigaste värdträden och värdbuskarna	25
Gran	25
Tall	28
Ekar	29
Björkar	30
Bok	30
Asp (popplar)	30
Viden	30
Hassel	31
Alar	31
Almar	31
Ask	31
Ur de värdberoende arternas perspektiv	33
Storsvampar	33
Vedlevande svampar	33
Mykorrhizasvampar	33
Lavar	34
Lavar på bark	34
Lavar på ved	34
Mossor	35
Skalbaggar	36
Skalbaggar på icke vedartade växtdelar	36
Skalbaggar som lever av ved och bark	36
Skalbaggar som lever av svamp	36
Skalbaggar som lever av eller med andra djur	37
Svårigheter med att beskriva skalbaggars trädslagsberoenden	37
Fjärilar	38
Halvvingar	40
Steklar	41
Tvåvingar	43
Spindeldjur	44
Fåglar	45
Däggdjur	46
Övriga organismgrupper	46
Sammanfattande diskussion	48
Invasiva trädskadegörare	48
Åtgärder och hänsyn	49
Referenser	50
Bilagor	52



Foto: Michael Krikorev

Den här rapporten visar att om vi inte bekämpar invasiva arter som kan angripa vedartade växter i Sverige kommer det att få drastiska konsekvenser för resten av den biologiska mångfalden. Även om de flesta av oss vuxna har slutat klättra i träd är det aldrig för sent att bli trädkramare.

Träden är värdar för en mycket stor del av vår biologiska mångfald – de är väl värda en kram!

Viktiga slutsatser och rekommendationer

- Många vanliga växter, särskilt träd, är viktiga för en lång rad andra arter, där gran, tall och ek har vardera omkring 1 000 andra arter av svampar, lavar, mossor och ryggradslösa djur knutna till sig.
- Även följande växter hyser hundratals arter: viden, björkar, popplar och bok. Ljung, blåbär, röllika, starrar och malörter har omkring 100 värdberoende arter vardera.
- En dryg femtedel av alla Sveriges landlevande arter är beroende av en enda värdväxt (en art eller ett släkte).
- Invasiva främmande växter har generellt få anknutna arter (och därmed få växtätare eller parasiter), vilket kan ha underlättat deras expansion, exempelvis: blomsterlupin, jättebalsamin och vresros.
- Klimatförändringar och ökad handel riskerar att leda till att fler allvarliga växtskadegörare når Sverige. Det är viktigt med väl fungerande handlingsberedskap och tydliga ansvarsroller. Tidiga insatser kan göra stor skillnad, medan frånvaro av dem kan göra att nya invasiva främmande arter får fotfäste i landet.
- Växtskadegörare som drabbar en värdväxt kan få svåra konsekvenser för en rad andra arter. Almsjukan och askskottsjukan är två sentida och allvarliga exempel på detta.
- Europa är betydligt artfattigare på träd än Nordamerika och Ostasien. Detta faktum gör vår region och dess värdberoende arter särskilt sårbara för nya trädskadegörare.
- Olikåldriga blandskogar med äldre träd, öppna ytor och bryn samt gamla gräsmarker med ett artrikt fält- och buskskikt kan hysa särskilt många värdberoende arter. Sådana miljöer är viktiga att värna.
- Alla värdväxtklassningar kommer snart att vara sökbara i Artfakta.

Sammanfattning

Träd och andra växter är viktiga för en rad andra arter, där gran, tall och ek vardera hyser omkring 1 000 arter av svampar, lavar, mossor och ryggradslösa djur. Även mindre växter hyser många arter, exempelvis blåbär med närmare 100. Denna rapport analyserar värdväxtberoenden för svenska träd och andra växter i syfte att peka ut de som är särskilt viktiga. Sentida trädskadegörare, som alm- och askskottsjukan, påverkar ett stort antal arter utöver själva träden. Klimatförändringar och ökad handel riskerar att leda till att fler allvarliga växtskadegörare når Sverige. Miljöer med en mångfald av trädarter och andra växter innebär oftast en mycket stor rikedom av anknutna arter, varav flera är viktiga för att upprätthålla ekosystemtjänster av olika slag. Invasiva växtarter har ofta få arter knutna till sig, något som sannolikt bidrar till att de snabbt kan spridas i landskapet. Rapportens innehåll är högaktuellt och viktigt för svensk natur- och miljövard.

Kärlväxterna utgör näringsbasen för nästan allt liv på land. Många organismer är mer eller mindre specialiserade och beroende av enskilda växtarter eller växtsläkten. Om dessa värdväxter minskar kraftigt eller till och med försvinner, vilket nu sker med almar och ask till följd av invasiva trädskadegörare, riskerar många värdberoende arter att drabbas starkt eller helt försvinna genom så kallat samutdöende. Denna rapport har tillkommit för att öka förståelsen för betydelsen av olika växter som värdar för en stor del av vår biologiska mångfald, med fokus på vedartade växter.

Under 2015–2017 klassades värdväxter för arter knutna till växter, särskilt till vedartade växter i ArtDatabankens artefaktadatabas, utifrån tillgänglig kunskap i litteratur och hos experter. Totalt finns nu ca 10 500 arter med värdväxtklassning i Artefakta (<http://artfakta.artdatabanken.se/>). Varje värdberoende art klassades utifrån vilken betydelse enskilda värdväxter har för den, hur den värdberoende artens relation ser ut till värdväxten och vilken växtdel samt vilket stadium i värdväxtens livscykel som nyttjas. Resultaten av klassningarna redovisas per organismgrupp och växtsläkte eller -art, andelen rödlistade arter samt hur antalet värdberoende arter och deras grad av specialisering varierar med värdväxternas utbredning och mängd, historik i Sverige och livslängd. Arter knutna till olika trädslag är redan idag sökbara i Artefakta. Framöver kommer även arter knutna till andra arter än träd att vara sökbara.

Generellt är de flesta inhemska träd viktiga för ett stort antal värdberoende arter i Sverige. Gran utmärker sig som viktig för flest arter (1 100), följd av tall (920), ekar (880), björkar (810), viden (640), bok (640) och popplar (främst asp; 630). Svampar (2 500 arter), fjärilar (2 300), skalbaggar (2 200), halvvingar (1 200), steklar (800), lavar (600) och tvåvingar (300) är de organismgrupper inom vilka flest arter har värdväxtklassats. Antalet värdberoende arter på en viss växt förklaras till stor del av hur vanlig växten är, hur gammal en värdindivid kan bli, och hur länge växten har funnits i landet. Graden av

värdväxtspecificitet hos de värdberoende arterna förklaras av vilka delar av värdväxten som nyttjas. Arter som nyttjar mjuka växtdelar (t.ex. blad och finrötter) är mer specialiserade än arter som nyttjar ved och bark av levande vedartade växter, och minst specialiserade är de arter som nyttjar död ved. På motsvarande sätt faller graden av specialisering på en viss värdväxt i ordningen: örter och stråväxter (50–80% av de värdberoende arterna är specialiserade på ett växtsläkte) > buskar och ris (30–70%) > barrträd (30–60%) > lövträd (20–50%).

Hos almar och ask är drygt 50% av de värdberoende arterna (varav många lavar och mossor) rödlistade, vilket delvis förklaras av att träden själva är rödlistade. Även bok, ekar, lind, gran och hassel hyser många rödlistade arter (30–40% av arterna knutna till dessa är rödlistade). De rödlistade värdberoende arterna är inte jämnt fördelade över värdväxternas utbredningsområden utan ofta koncentrerade till vissa områden. Gran, tall, björkar och viden har hyser flest rödlistade arter i norra Sverige och de sydliga trädslagen (ekar, bok, almar och ask) i Skåne och Västergötlands län.

Utöver träden är flera arter eller släkten av buskar, ris, örter, halvgräs och gräs viktiga för många arter. Flest arter hyser prunusar (130 arter; särskilt slån), starrar (119), odonsläktet (118; främst blåbär och odon), malörter (87; särskilt faltmalört), rosor (77), rubusar (75) och röllikor (61).

Slutsatsen av rapporten är att en mångfald av växtarter i olika stadier bidrar till en hög artrikedom av värdberoende arter. Miljöer som solbelysta bryn med många arter av buskar och lövträd, flerskiktade blandskogar samt artrika gräsmarker med en del buskar och träd är viktiga livsmiljöer för många arter. Alternativa nyttjanden av skogen, och alternativa skogsbruksformer som gynnar förekomst av fler träd-, busk- och andra växtarter i flerskiktade och olikåldriga bestånd, leder till att åtskilliga värdberoende arter i sin tur gynnas. Artrika skogsekosystem bör dessutom leda till högre motståndskraft mot klimatförändringar och andra katastrofer, så att skogens ekosystemtjänster kan upprätthållas. Många rödlistade arter är knutna till grova gamla träd, vilket innebär att åtgärdsplaner för särskilt skyddsvärda träd fyller en viktig funktion. För att undvika samutdöenden bör man:

1. motverka att nya invasiva trädskadegörare kommer in i landet
2. bekämpa och begränsa skadeutbrotten om och när det är möjligt (som med almsjukan på Gotland),
3. anpassa skötseln efter rådande kunskapsläge, och
4. att inom Sverige eller i samarbete med andra länder arbeta med att ta fram resistent genotyper av berörda arter.

Det är också viktigt att det finns en bred beredskap i samhället (lagstiftning, ansvarsfördelning och resurser) för att snabbt ta fram kunskap om och åtgärdsplaner för att förhindra spridning av nya invasiva skadegörare.

Summary

Vascular plants constitute a fundamental food source for virtually all other terrestrial species. Many organisms are more or less specialised and dependent on a single plant species (or genus). If such host plants decrease dramatically, or go extinct, many species that depend on them are also likely to decline strongly, or vanish through so-called co-extinction. This is currently happening to many species associated with elms *Ulmus* spp. and Ash *Fraxinus excelsior*, as these tree species are undergoing a rapid decline due to alien, invasive fungal pathogens. The purpose of this report is to increase the understanding of how important vascular plants (notably trees) are as hosts to a large part of Swedish biodiversity. The report is the first ever to encompass the relationships between host plants and their associated species across multiple organism groups.

During 2015–2017, the relationships between host plants and the species associated with them – based on available information in literature and among experts – were classified and entered into the database Artfakta (<http://artfakta.artdatabanken.se/>), which currently comprises data on c. 10,500 host-dependent species.

For each species-host plant relationship, we classified the importance of the host plant, the nature of the relationship, as well as which part(-s) of the host plant is being used by the species. The results of these classifications are displayed for each group of species and for each host plant taxon. The proportion of red-listed, host-dependent species is presented, as well as the way in which the number of host-dependent species and their degree of host specificity varies with the abundance and distribution of the host plants, their longevity and residence times in Sweden. The species associated with trees are already searchable in Artfakta, and in the future species associated with other hosts will also be searchable.

Generally speaking, most indigenous tree species are important to a large number of Swedish species. Norway Spruce *Picea abies* has the highest number of host-dependent species (1,100), followed by Scots Pine *Pinus sylvestris* (920), oaks *Quercus* (880), birches *Betula* (810), willows *Salix* (640), Beech *Fagus sylvatica* (640) and poplars (notably Aspen *Populus tremula*; 630). The organism groups with the highest number of classified species associations are fungi (2,500 species), butterflies and moths (2,300), beetles (2,200), hemipterans (1,200), hymenoptera (800), lichens (600) and dipterans (300). The number of species associated with a particular host plant is largely explained by the abundance, longevity and residence time of the host plant in the country. The degree of host specificity of the classified species depends mainly on which part of the plant is used. Species utilizing soft plant tissue (e.g. leaves and rootlets) tend to be more specialized than those utilizing bark and wood of living ligneous plants, whereas species utilizing dead wood are less strongly linked to a single host taxon. Analogously, the degree of specificity drops from herbaceous plants (50–80% of the host-dependent species are

linked to a single host genus) > shrubs and sprigs (30–70%) > conifers (30–60%) > deciduous trees (20–50%).

Slightly more than 50% of the species associated with elms and Ash are red-listed, which is largely explained by the fact that the host trees are also red-listed. A substantial portion (30–40%) of the species associated with Beech, oaks, limes *Tilia*, Norway Spruce and Hazel *Corylus avellana* are also included in the 2015 Swedish Red List. The red-listed species tend to be concentrated to certain parts of their host plants' distributions. The number of red-listed species associated with Norway Spruce, Scots Pine, birches and willows is highest in northern Sweden, while those associated with southern tree species (oaks, Beech, elms and Ash) occur primarily in the counties of Skåne and Västergötland.

Several species or genera of shrubs, sprigs, forbs and graminoids are also important to numerous associated species. Of these, *Prunus* (notably Blackthorn *P. spinosa*) has the highest number of host-dependent species (130), followed by *Carex* (119), *Vaccinium* (notably Bilberry *V. myrtillus* and Bog Bilberry *V. uliginosum*; 118), *Artemisia* (notably Field Wormwood *A. campestris*; 87), roses *Rosa* (77), *Rubus* (75) and *Achillea* (61).

Thus, sites with a large number of plant species at various life stages are likely to harbour a high biodiversity also among the host-dependent species. Sun-exposed forest edges with many tree and shrub species, mixed forests with a multi-layered structure, and species-rich grasslands with intermixure of shrubs and trees are habitats vital to many species. Alternative forestry methods promoting multilayered stands with a high diversity of tree, shrub and herb species and trees of varying age will lead to a high diversity also among the host-dependent species. In addition, such species-rich forest ecosystems are probably more resistant to climate changes and other natural disasters, and their greater resilience will enable them to maintain vital ecosystem services. Many red-listed species are associated with large, old trees, which underlines the importance of the Swedish action plan for trees of high conservation values. In order to avoid co-extinctions, it is important to:

1. Counteract introduction of new, invasive alien tree pests and pathogens
2. If possible, control and limit outbreaks of such diseases (cf. Dutch elm disease on the island of Gotland)
3. Adapt the management to the current state of knowledge, and (as a last resort)
4. Develop pathogen-resistant tree hybrids, which may serve as “lifeboats” for the organisms dependent on threatened tree species.

It is also important for society as a whole to maintain a general alert in terms of legislation as well as allocation of responsibilities and resources, enabling us to take swift action against new, invasive alien pest and pathogens.



Trådticka *Climacocystis borealis* på gran *Picea abies*. Foto: Michael Krikorev

Introduktion

Bakgrund

Nästan alla har som barn klättrat i träd, även om de flesta slutar när de blir vuxna. Få är dock medvetna om att de har klättrat på ryggraden för en stor del av vår biologiska mångfald.

Om en värdart försvinner kan det få dramatiska konsekvenser för den övriga biologiska mångfalden. Ett klassiskt exempel är amerikansk kastanj *Castanea dentata*, som var det kanske viktigaste beståndsbildande lövträdet i östra USA, där det utgjorde en fjärdedel av träden i ett område på 800 000 kvadratkilometer. Trädet kunde nå en höjd av över 30 meter, hade en vid krona och var ett ekonomiskt viktigt träslag med fina egenskaper som rötbeständigt byggnadsmaterial. Det var också uppskattat för sina ätliga frukter (kastanjerna).

År 1904 uppmärksammas de första döende träden på Bronx Zoo, New York. Endast 50 år senare var i princip varje amerikansk kastanj död – totalt fyra miljarder träd. Vi vet idag att sju arter av nattfjärilar, som var specialiserade på amerikansk kastanj, dog ut när deras värd kollapsade, och att ekkorpopulationen kraschade när en av dess viktigaste födokällor försvann. Därutöver bör populationerna av ett 50-tal andra, mindre värdväxtspecifika nattfjärilar som levde på amerikansk kastanj ha påverkats negativt. Hur många andra arter i mer okända organismgrupper som dog ut eller påverkades kraftigt vet vi inte.

Träden infekterades av den införda, vindspridda svampen *Chryphonectria parasitica*, en sporsäcksvamp som förekommer naturligt i Ostasien och angriper regionens kastanjearter utan att leda till omfattande skador, då de delvis är resistent. Troligen fördes svampen till USA från Japan med importerad japansk kastanj *Castanea crenata*, som började föras in 1876, och som 30 år senare fanns i de flesta plantskolor¹.

Detta misstag, tillsammans med de redan förödande svampsjukdomarna alm- och askskottsjuka i Sverige och resten av Europa, bör ha gett oss viktiga lärdomar för att undvika att samma sak sker igen. Flera andra trädskadegörare, som allvarligt kan skada träddarter i Sverige – och indirekt även de arter som lever på och i dem – riskerar att inom en nära framtid spridas till Sverige till följd av ökande handel och ett varmare klimat. Denna rapport är ett bidrag till kunskapen om den nyckelroll våra träd och andra växter har för åtskilliga andra arter.

Växter som värdar för andra organismer

Organismer utnyttjar sina värdväxter på olika sätt; vissa äter direkt av växtens olika delar, medan andra livnär sig på de primära konsumenterna. Exempel på sekundära konsument är arter som lever på svampar vilka bryter ned växten, eller predatorer/parasiter på organismer som primärt äter växten. Växten kan också ha andra ekologiska funktioner än föda, då många arter använder värdväxten som partner i symbios eller som livsrum, dvs. de sitter fast, söker skydd eller bygger bo utan att direkt konsumera växten primärt eller sekundärt.

Kopplingen till växter varierar stort och det finns ett spektrum av nyttjande, allt ifrån de arter som endast nyttjar en växtart eller ett växtsläkte (specialister) till de arter som har kopplingar till en rad växtfamiljer (generalister).

Djur som använder värdväxter

Bland växtätande leddjur dominerar de specialiserade arterna, medan polyfaga arter (generalister) är i minoritet. I en sammanställning över brittiska växtätande insekter bedömdes >70% vara mono- eller oligofager (Bernays & Chapman 1994).

Orsaken till värdspecialiseringen har varit föremål för diskussion och spekulation. Arter med en bred diet har troligen en säkrare tillgång till föda i tid och rum. De kan sannolikt ha ett större utbredningsområde, fler generationer, en mer balanserad diet m.m. Varför är då arter ofta specialister, när fördelarna med en bred värdkoppling verkar överväldigande? Flera hypoteser försöker förklara en mer begränsad värdkoppling. Ingen enskild faktor tycks vara allenarådande, utan flera faktorer samverkar eller påverkar i olika sammanhang. Dessutom kan man fråga sig om vissa faktorer verkligen driver evolutionen mot specialisering, eller om de är en sekundär effekt av specialiseringen.

- En förutsägbar förekomst av värdväxten i tid och rum bör gynna uppkomsten av monofagi. Omvänt kommer sällsynta, eller temporära (efemära) värdväxter att stimulera polyfagi (t.ex. encounter-frequency hypothesis eller resource availability hypothesis). Hypotesen stöds av att utbredda värdväxter har fler arter knutna till sig (Opler 1974, Strong m.fl. 1984), och har en större andel monofaga arter (Jonsell m.fl. 1998). Monofagt nyttjande tycks även förekomma i områden där värdväxten är vanlig. Värdväxter med en lång historik i ett geografiskt område har dessutom fler specialister än relativt nyinförda värdväxter har (Bernays & Chapman 1994). Arters förflyttningsförmåga påverkar deras möjlighet att finna sina värdväxter. Rörliga arter bör ha lättare att finna värdväxterna och därmed ha lättare att klara sig som monofaga än arter med mer begränsad förmåga att förflytta sig.
- Konkurrens mellan arter, som gör att resurser (värdväxter) delas upp mellan dem. Hypotesen är att den som specialiserar sig har ett övertag och konkurrerar ut generalisten. Det finns dock endast sparsamt med bevis för konkurrens mellan arter som är knutna till samma växt. Ett vanligt argument mot hypotesen är att värdväxter ofta förekommer i överflöd, och bara en liten del av resursen utnyttjas, vilket inte skulle ge upphov till konkurrens.
- Den värdberoende arten utvecklar ofta särskilda anpassningar till växter för att undvika predation, det kan vara kamouflage-teckning (Brower 1958), eller ackumulering av giftiga substanser från växten för att göra sig själv giftig för predatorer. Specialisering leder till en bättre anpassning

¹ Fritt översatt från: Opler (1978) och Thompson (2012)



Nötkräkan *Nucifraga caryocatactes* är rödlistad som Nära hotad (NT). Underarten tjocknäbbad nötkräka häckar i barr- eller blandskog med god förekomst av hassel *Corylus avellana* inom ca 5 kilometers avstånd. Foto: Magnus Martinsson/N

till växten (bättre kamouflage, högre giftighet), som i sin tur gör att den värdberoende arten kan undvika predation. Det är svårt för en generalist att vara multi-anpassad. Flera experiment har påvisat den starka påverkan av predation och fördelen med specialisering. Anpassningar kopplade till andra påverkansfaktorer, annat än predation, skulle kunna ge liknande effekter.

- Reproduktionen är kopplad till värdväxten genom att könen möts på en särskild växtart (sexual rendezvous hypotesis). Specialiseringen ökar chansen att finna en partner, och därmed även möjligheten att reproducera sig.
- Näringsämnen eller sekundära substanser i växter (giftverkan) kräver speciella fysiologiska anpassningar som leder till specialisering. Detta förutsätter att det är svårt och/eller kostsamt för den värdberoende arten att tillgodogöra sig dessa ämnen, eller oskadliggöra dem. Det är i så fall fysiologiskt svårt att vara anpassad till ett större spektrum av värdväxter. Närbesläktade värdväxter bör då ha fler gemensamma värdberoende arter än mer avlägset besläktade värdväxter. Hypotesen stöds av att det finns flera exempel på närbesläktade specialister som lever på närbesläktade värdväxter, vilket antyder att egenskaper hos värdväxten har stor betydelse vid artbildning eller värdväxtsbyte. Ett argument mot hypotesen är att många arter i experiment tycks kunna livnära sig på fler växter än de faktiskt väljer som värdväxter, dvs. födovalsbeteende snävar in värdspektrat mer än den

fysiologiska förmågan att tillgodogöra sig värdväxten. Vilket antyder att det inte är en stor kostnad att vara anpassad till ett bredare spektrum av värdarter.

- Andelen monofaga arter avtar med värdväxtens nedbrytningsgrad. Detta är särskilt tydligt när det gäller vedlevande arter. I och med att trädet har dött upphör dess aktiva försvar mot angrepp, och veden blir mer tillgänglig för etablering. Andelen monofaga arter minskar med tilltagande nedbrytning av veden, och trädartens betydelse minskar (Haack & Slansky 1987, Jonsell m.fl. 1998, Stokland m.fl. 2012). Vanligtvis är det svampar som bryter ned veden, så förmodligen kommer svamparten att bli den viktigaste faktorn för substratvalet hos den värdberoende arten. Kunskapen om kopplingen mellan vedlevande arter och specifika svamparter i veden är sämre än kunskapen om kopplingen trädart/vedlevande art, men den antas vara relativt specifik. När svampens fruktkropp sedan bryts ned blir den i sin tur värd för fler generalister (Jonsell & Nordlander 2004).
- Identifiering av värden kräver sinnesanpassningar hos den värdberoende arten. Begränsningar i den växtätande artens sensoriska system gör det svårt att identifiera ett stort spektrum av värdväxter (Levins & MacArthur 1969). Hypotesen poängterar vikten av att snabbt och säkert kunna identifiera sin värdväxt.
- Värdväxter med lång generationstid har svårare att anpassa sig än de med kort generationstid, och de förra bygger upp



Rölliika *Achillea millefolium* är en av flera korgblommiga växter som nyttjas av många insekter, främst ett stort antal fjärilsarter.
Foto: Sebastian Sundberg

resurser för reproduktion under lång tid. En hypotes är att värdväxter med lång generationstid därför är mer försvarsinriktade och således skulle ha en högre andel monospecifika värdberoende arter, medan kortlivade värdväxter, som är mindre försvarsinriktade, bör ha fler generalister. (Stokland m.fl. 2012)

Arter med kärlväxter som livsrum: lavar, mossor och svampar

Kopplingen mellan olika arter av svampar, lavar och mossor och deras värdväxter kan variera. Värdväxten kan utgöra underlag för arten (svampen/laven/mossan) så att den kommer högre upp och når ljus, arten kan leva i symbios med sin värdväxt och arten kan vara en parasit som potentiellt dödar sin värd. När mossor växer på vedväxter är de tämligen löst fästade vid barken eller veden, medan svampar och lavar generellt är mer integrerade i underlaget. Detta kan vara orsaken till att det finns få mossor som är knutna till bara en värdväxt, då deras koppling till växten ofta är att använda denna som underlag för en gynnsam växtplats (beträffande ljus, fuktighet, temperatur, näring, pH) utan att de på något sätt interagerar med den. Förekomsten av mossor på bark av bok påverkas främst av barkens pH och trädets vitalitet, medan förekomsten av lavar främst påverkas av trädets ålder (Fritz m.fl. 2009). De fysiologiska mekanismerna bakom detta är fortfarande dåligt studerade.

Svampar har ofta både inbördes och i förhållande till sina värdväxter mycket komplexa relationer. Lavar – vilka i sig ofta utgörs av flera svamparter som lever tillsammans ihop med olika bakterier, alger och/eller cyanobakterier – avviker från övriga svampar genom att vara ett helt samhälle (Spribille m.fl. 2016) som kan fotosyntetisera. Eftersom svampar inte kan fotosyntetisera är de beroende av organiskt material som kolkälla. Antingen dött organiskt material som lågor, torrakor och förna (s.k. saprotrofer), eller parasiter som växer på eller i levande växter. Ofta kan parasitiska svampar till slut döda värdväxten. En tredje grupp, som går lite på tvärs mot dessa två grupper, är mykorrhizasvamparna. Mykorrhizasvampar är involverade i ett samarbete med trädets rötter, där trädet ger dem kolhydrater i utbyte mot vatten och näring (t.ex. fosfor och kväve) som svampen tar upp ur marken. Saprotrofer och mykorrhizasvampar är distinkt separerade i marken så tillvida att saprotroferna dominerar i förnan, medan mykorrhizasvamparna mestadels återfinns i humuslagret (Bödeker m.fl. 2016).

Artsammansättningen hos svampsamhället i död ved ändras successivt i takt med ökad nedbrytningsgrad och minskad förekomst av olika vedkomponenter (som försvarssubstanser, cellulosa och lignin). Det förekommer en intensiv kemisk kamp inuti veden mellan olika svamparter, där även evertebrater tycks påverka svampsamhällets artsammansättning, men de många mekanismer som styr den är ännu okända (Rajala m.fl. 2012, Hiscox & Boddy 2017, Jacobsen m.fl. 2018). Nedbryt-



Skogsalm *Ulmus glabra* (CR) är numera hotad på grund av almsjukan, som orsakas av svampen *Ophiostoma novo-ulmi*, som i sin tur sprids av almsplintborrar *Scolytus* spp. Foto: Jonas Sandström

ningstakten hos död ved ökar med dess näringsinnehåll, och lövved bryts generellt ned snabbare än barrved (Weedon m.fl. 2009). Svampar på kärlväxter har sitt mycel inne i rötterna, barken eller veden. Detta medför en högre grad av anpassning hos svampen till växten, vilket kan förklara att det finns många värdväxtspecifika arter av svampar. Lavarna har också hyfer i barken eller veden, och även de har många värdspecifika arter. Speciellt hos skorplavarna kan hela eller stora delar av bålen vara insänkt i barken eller veden, medan endast en mindre del av bålen är insänkt hos blad- och busklavar. Ibland växer också olika kryptogamer på varandra på ved eller bark, även om detta är mindre vanligt. Ett exempel är laven vit levermosslav *Puttea margaritella* som enbart växer på levermossan tät fransmossa *Ptilidium pulcherrimum*, vilken i sin tur växer på bark eller ved.

Trädskadegörare och risken för samutdöenden

Alla växter, inte minst våra träd, utsätts ständigt för angrepp av olika organismer som försöker utvinna näringsämnen ur dem. Många av dessa organismer är just de värdberoende arter som beskrivs i denna rapport. I de flesta fall fungerar växternas försvarsmekanismer så att skadorna kan begränsas, men i andra fall kan effekterna bli omfattande och i värsta fall katastrofala, som när vissa organismer introduceras till helt nya områden där växterna inte har anpassat sig till de nya angriparna. I

Sverige (och övriga Europa) har de två främmande invasiva² svampsjukdomarna almsjuka och askskottsjuka uppmärksamats under senare år, då de lett till att en hög andel av almar och askar insjuknat och dött.

Almsjukan orsakas av två arter av sporsäcksvampar i släktet *Ophiostoma*, nämligen *O.ulmi* och *O.novo-ulmi*. Den förra började uppmärksammas i Västeuropa i början av 1900-talet och den senare, aggressivare arten kom till Nordvästeuropa först under 1970-talet (CABI 2018a, b). *Ophiostoma novo-ulmi* utgörs av två underarter, subsp. *novo-ulmi* och subsp. *americana*, vilka båda finns i Europa. Almsjukan angriper främst lundalm och skogsalm i Sverige, medan den sällsynta vresalmen inte verkar angripas i någon större utsträckning, troligen till följd av att den har en barkstruktur som motverkar angrepp av vektorerna almsplintborrar inom släktet *Scolytus*. Dessa skalbaggar får svampen på sig i infekterade träd och sprider den sedan då de flyger till ännu friska träd. Det finns tyvärr ingen bra dokumentation av almsjukans spridning i landet, men åtminstone i Skåne har majoriteten av de vuxna träden redan dödats. I resten av Götaland och i östra Svealand sprider sig sjukdomen snabbt sedan början av 2000-talet, men det finns fickor kvar där det fortfarande finns friska träd. På Gotland – där sjukdomen upptäcktes så sent som 2005 – bekämpas den aktivt, och skadorna på öns lundalmar har än så länge kunnat begränsas tack vare dessa åtgärder (Menkis m.fl. 2016).

²En arts population klassas som invasiv om den är främmande i ett visst område samt blir lokalt riklig och/eller vitt utbredd där (Colautti & MacIsaac 2004).



Ask *Fraxinus excelsior* (EN) drabbad av askskottsjuka. Foto: Tomas Carlberg

Askskottsjukan har sitt ursprung i Ostasien och upptäcktes så sent som 2001 i Sverige. Sjukdomen drabbar åtminstone de arter av ask som förekommer i Europa och orsakas av den vindspridda askskottsjukevampen *Hymenoscyphus fraxineus*. I en studie under 2009–2010 i Götaland konstaterades att mer än hälften av träden uppvisade en betydande kronutglesning, och att 30% av alla askar var svårt skadade eller döda (Wulf & Hansson 2011). En inventering av 330 skyddsvärda askar i Västra Götalands län åren 2009–2011 och 2013–2015 visade att andelen angripna träd hade ökat från 62% till 90%, och att dödligheten hade ökat från 1,4% till 2,15% per år (Bengtsson 2016). Endast omkring ett av hundra träd uppvisar något slags motståndskraft mot sjukdomen (Kjær m.fl. 2012).

Svampsjukdomar orsakade av äggsporsvampar har på senare år konstaterats hos alar (alphytophthora *Phytophthora alni*) och bok (*P. cambivora* och *P. plurivora*), även om omfattningen av angreppen på dessa träd än så länge är jämförelsevis begränsad (Bjelke m.fl. 2016, Redondo 2018).

Det finns en avsevärd risk för att ytterligare aggressiva invasiva arter, som kan drabba svenska trädarter, kan nå landet. Som exempel kan nämnas tallvedsnematod *Bursaphelenchus xylophilus*, som sprids med långhorningar av släktet *Monochamus* (bl.a. tallbock *M. sutor*) och angriper tall, svampsjukdomen *Gibberella circinata*, vilken sprids av de sibiriska ädelspinnarna *Dendrolimus sibiricus* och *D. superans* och drabbar barrträd gene-

rellt, ekvissnesjuka *Ceratocystis fagacearum* och äggsporsvampen *Phytophthora ramorum* från Nordamerika som angriper ekar, amerikansk björksmalpraktbagge *Agrilus anxius* som angriper björkar, *Agrilus planipennis* (smaragdgrön asksmalpraktbagge) från Ostasien som främst angriper askar samt de asiatiska långhorningarna *Anoplophora chinensis* och *A. glabripennis* som angriper flera andra arter av lövträd, kanske främst lönnar, popplar och viden (Jordbruksverket 2018).

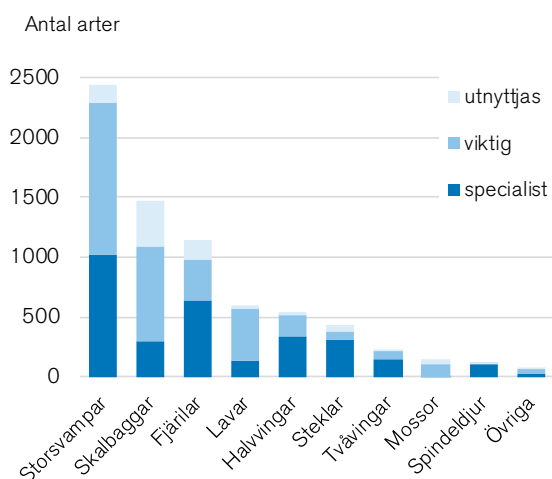
Den primära frågan är hur Sverige kan undvika att ytterligare invasiva aggressiva skadegörare kommer in i landet. Vidare är det fundamentalt att förstå hur skadegörarna sekundärt kommer att påverka värdberoende arter, som är mer eller mindre starkt knutna till de enskilda trädslagen. Kunskap om detta är avgörande för att kunna göra korrekta hotbedömningar av arter inför kommande rödlistor. Om en värdväxt minskar kraftigt eller t.o.m. försvinner kommer det drabba åtskilliga andra, mer eller mindre specialiserade värdberoende arter (kaskadeffekt, se t.ex. Jönsson & Thor 2012). Effekterna skulle kunna bli ödesdigra i Sverige, då vår trädflora är artfattig (Adams & Woodward 1989).

Metod vid klassningar

Under 2015–2017 klassades värdväxter för arter knutna till växter, särskilt till vedartade växter. Vedartade växter med en enkel stam och en maximal höjd på över fem meter betecknas som träd, medan arter med flera stammar från basen och en maximal höjd av tio meter klassas som buskar. De buskar som endast når upp till en meters höjd har klassats som ris (kallas även för dvärgboskar). (Nationalencyklopedin 1990–1995, Fitschen 2007). Klassningar av värdberoende arter på örtartade värdväxter gjordes även hos flera organismgrupper, exempelvis skalbaggar och fjärilar. Klassningar på örtartade växter saknas främst hos svampar samt för många tvåvingar och steklar.

Gjorda värdväxtklassningar

Klassningar av värdväxtrelationer gjordes främst hos rödlistningsbedömda värdberoende arter (rödlistade + Livskraftiga (LC) arter; ArtDatabanken 2015), men hos en del artgrupper har även Ej rödlistningsbedömda (NE) värdberoende arter klassats. Det handlar om totalt 1 600 NE-arter bland steklar, halvvingar, lavar, storsvampar, tvåvingar och spindeldjur. Dock saknas ännu värdväxtklassningar för åtskilliga NE-arter. Värdberoende arter som inte är eller har varit bofasta i Sverige har normalt inte klassats och omfattas inte heller av denna rapportens sammanställning, dvs. de som klassats som NA (Ej tillämplig) på svenska rödlistan.



Figur 1. Svampar, skalbaggar och fjärilar är de organismgrupper som har flest arter som är beroende av växter. Antal arter per organismgrupp som är klassade på vedartade värdväxter. Det är den värdberoende artens högsta värde vid klassning på någon vedartad växt som redovisas.

Klassningarna har gjorts så långt ned i den taxonomiska hierarkin hos värdväxterna som befintlig kunskap medger, ofta på artnivå men i många fall bara på släktesnivå. Hos många släkten finns det dock bara en inhemsk art. Exempel på detta är gran, tall, bok, ask, avenbok, hassel, ljung, vass och fjällsippa. I andra släkten utgör en av arterna en stor majoritet av släktets inhemska förekomster – exempelvis skogslind, skogsek och backtimjan – och för dessa släkten avser klassningar på släktesnivå i princip denna art. För många breda generalister har klassningar gjorts ännu högre upp i den taxonomiska hierarkin (exempelvis barrträd eller blomväxter), men dessa klassningar ingår i regel inte i analyserna som denna rapport behandlar.

Vid klassningarna har en bedömning gjorts av hur viktig en värdväxt, i något av sina livsstadier, är för en värdberoende art i Sverige, och hur starkt detta beroende är (se Figur 1 för arter som är klassade på vedartade växter): +1 (utnyttjas; bedöms nyttjas till 5–25 % av arten eller dess populationer), +2 (viktig; bedöms vara nödvändig för 25–100 % av arten eller dess populationer), +3 (specialist/monospecifik; värdväxten är helt nödvändig för den värdberoende artens fortlevnad; denna koppling fås genom att filtrera fram värdberoende arter som har klassning +2 på endast ett värdtaxon³, medan ingen annan värdväxt har fått någon klassning på +1 eller +2). I princip innebär dessa klassningar att en värdberoende art kan ha maximalt 20 stycken +1-klassningar på olika värdväxter (om den saknar +2-klassningar) eller max fyra stycken +2-klassningar.

Klassningar på växtdelar och av stadier

Klassningar har inte bara gjorts med avseende på värdväxt, utan även med avseende på vilken del av växten som nyttjas. För vedartade taxa har vi skiljt mellan vedartade växtdelar och ej vedrelaterade delar. Ibland har en mer specifik klassning gjorts på exempelvis blad, blommor, bark, grenar, stam eller finrötter samt vilken typ av nyttjande som avspeglas (föda, substrat/underlag, mykorrhiza, parasitism). Klassningarna på vedartade växter har i 47 % av fallen även delats upp på död respektive levande ved, eller klassats som nyttjande båda alternativen.

För värdberoende arter där olika stadier (till exempel ägg, larv och adult, eller specifika perioder av livscykelns som t.ex. häckning) har olika relation till värdväxterna, har kopplingen ofta även gjorts till det aktuella livsstaadiet eller delen av livscykelns. Det är främst primära kopplingar till värden som har klassats. Sekundära eller tertiära värdväxtförhållanden har i regel inte klassats. Med sekundära avses arter som lever på en art som i sin tur är knuten till en eller flera värdväxter. Arter som är predatorer på herbivorer (vilka sekundärt nyttjar en värdväxt) kan dock ha en stark primär koppling till värden genom att den exempelvis bygger bo där eller lägger ägg på barken. Det är dock ofta svårt att dra en skarp gräns mellan växtparasiter och herbivorer respektive mellan rovdjur och parasitoider.



Blomkålssvamp *Sparassis crispa* är parasit på tallens rötter. Foto: Michael Krikorev

Underlag och säkerheter i bedömningarna

Som kunskapsunderlag för klassningarna har befintlig litteratur med relevans för svenska förhållanden gått igenom. I brist på skriftliga underlag har expertbedömningar gjorts. Eftersom många värdväxter och värdberoende artgrupper är dåligt studerade får de klassningar och resultat som redovisas i denna rapport ses som delmål i ett pågående arbete, vilket manar till fler och fördjupade studier. För en fullständig förteckning över de viktigaste källorna för enskilda värdberoende artgrupper, se elektronisk Bilaga 1.

Ett problem med en analys baserad på klassningar på släktesnivå är att systematiken för flera släkten har förändrats, så att ett falskt samband skapas om exempelvis den tidigare vanligaste arten förts till ett annat släkte men klassningarna ligger kvar. Detta har vi tagit hänsyn till vid utpekandet av särskilda släkten i texten. Ett annat problem är att vissa släkten ännu idag inte är monofyletiska⁴.

Vid klassningarna fanns möjlighet att bedöma säkerheten i bedömningen (från ”Mycket låg” via ”Godtagbar” till ”Hög”). I uttagen för denna rapport har samtliga säkerheter tagits med, men ytterst få bedömningar, färre än 3%, har ”Mycket låg” eller ”Låg” säkerhet, medan de flesta, mer än 97%, har ”Godtagbar”, ”Hög” eller ”Mycket hög” säkerhet.

Nomenklaturen följer Dyntaxa, och normalt anges det vetenskapliga namnet tillsammans med eventuellt svenskt namn första gången en art nämns i ett avsnitt – dock inte för kärlväxter, där oftast bara det svenska namnet används.

Hittills är det endast för inhemska träd som samtliga värdberoende arter (förekommer '+1', viktig '+2') finns sökbara, men motsvarande funktion kommer att finnas även för övriga växter i ArtDatabankens databas Artfakta framöver.

³ Ett taxon är en taxonomisk enhet; exempelvis en art, ett släkte, en familj, en underart eller en varietet.

⁴ Monofyletisk = taxonomiskt sammanhållen, vilket innebär att alla ingående taxa har ett gemensamt ursprung och är varandras närmaste släktingar.



Alkonblåvinge *Maculinea alcon* (EN) på värdväxten klockgentiana *Gentiana pneumonanthe* (VU). Foto: Tomas Carlberg

Resultat och diskussion

Generella mönster

Antal värdväxtkopplingar

Totalt har vi klassat ca 42 000 kopplingar mellan värdberoende arter och deras värdväxter, av vilka 20 700 kopplingar bedöms som viktiga, medan 21 500 bedöms ha betydelse men vara mindre viktiga. Av de viktiga värdväxtkopplingarna bedöms 4 600 utgöras av monospecifika arters värdväxtförhållanden, dvs. 45% av de växtanknutna arterna är specialiserade på ett värdväxtsläkte eller en enskild växtart, som därmed är livsnöd-vändig. Detta innebär att drygt en femtedel (22%) av samtliga terrestra svenska arterna är beroende av en enda växtart eller ett släkte (jämför Figur 1). Observera att generalister bland de värdberoende arterna, som saknar stark anknytning till en specifik växtart eller ett visst växtsläkte, inte ingår i redovisningar över specifika kopplingar. De ingår dock i vissa analyser som en jämförelsegrupp (jämför Figur 1).

Figur 2. Ju vanligare ett trädslag är desto fler arter kan det hysa, men där exempelvis ekar och bok hyser fler medan almar och oxlar (inklusive rönn) hyser färre arter än förväntat. Förhållandet mellan den skattade andelen av virkesvolymen hos de vanligaste trädslagen och antalet värdberoende arter för vilka trädsläktet är viktigt ('+2'). Virkesvolymerna härrör från Riksskogstaxeringens Skogsdata (SLU 2017). Rödmarkerade släkten ingår inte som underlag för regressionslinjen, då deras virkesvolymerna är baserade på enskilda storvuxna arter medan värdväxtklassningarna ofta har gjorts på hela släktet. Det sanna värdet för dessa arter ligger därför någonstans mellan de angivna punkterna. Observera att x-axelns värden visas i en logaritmisk skala, vilket innebär en avklingande ökning av antalet värdberoende arter med ökad virkesvolym.

Figur 3. Förekomstarean och antal värdberoende arter. Förhållandet mellan förekomstarean (antalet 2 x 2 km-rutor) hos olika värdväxtsläkten i Artportalen efter 1970 och antalet värdberoende arter för vilka värdväxten är viktig ('+2'). Observera att x-axelns värden visas i en logaritmisk skala, vilket innebär att ökningen av antalet värdberoende arter stiger med ökad förekomstarean.

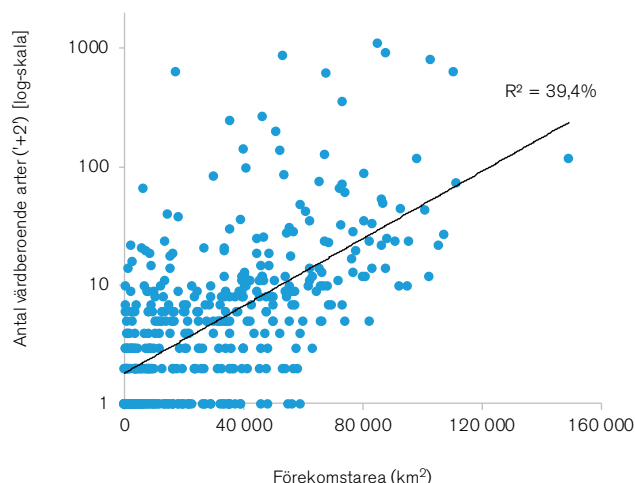
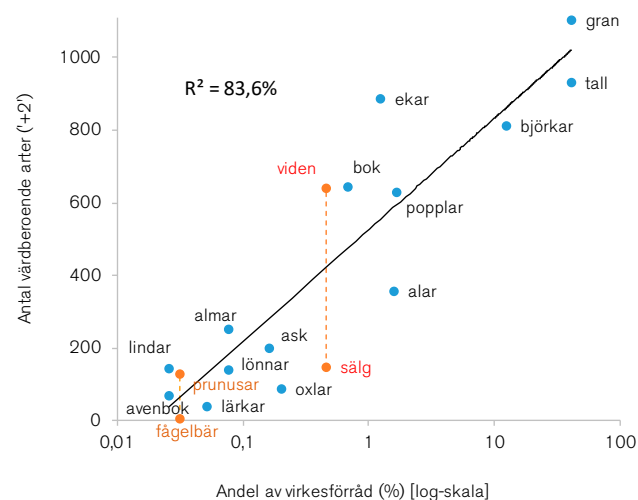
Om klasser för värdsläktets förväntade genomsnittsalder* läggs till i en multipel regressionsanalys stiger förklaringsgraden (R^2 -värdet) till 55%, och om dessutom värdsläktets förekomstalder** i Sverige inkluderas stiger förklaringsgraden till 57,5% (samtliga faktorer är statistiskt signifikanta; $p < 0,001$).

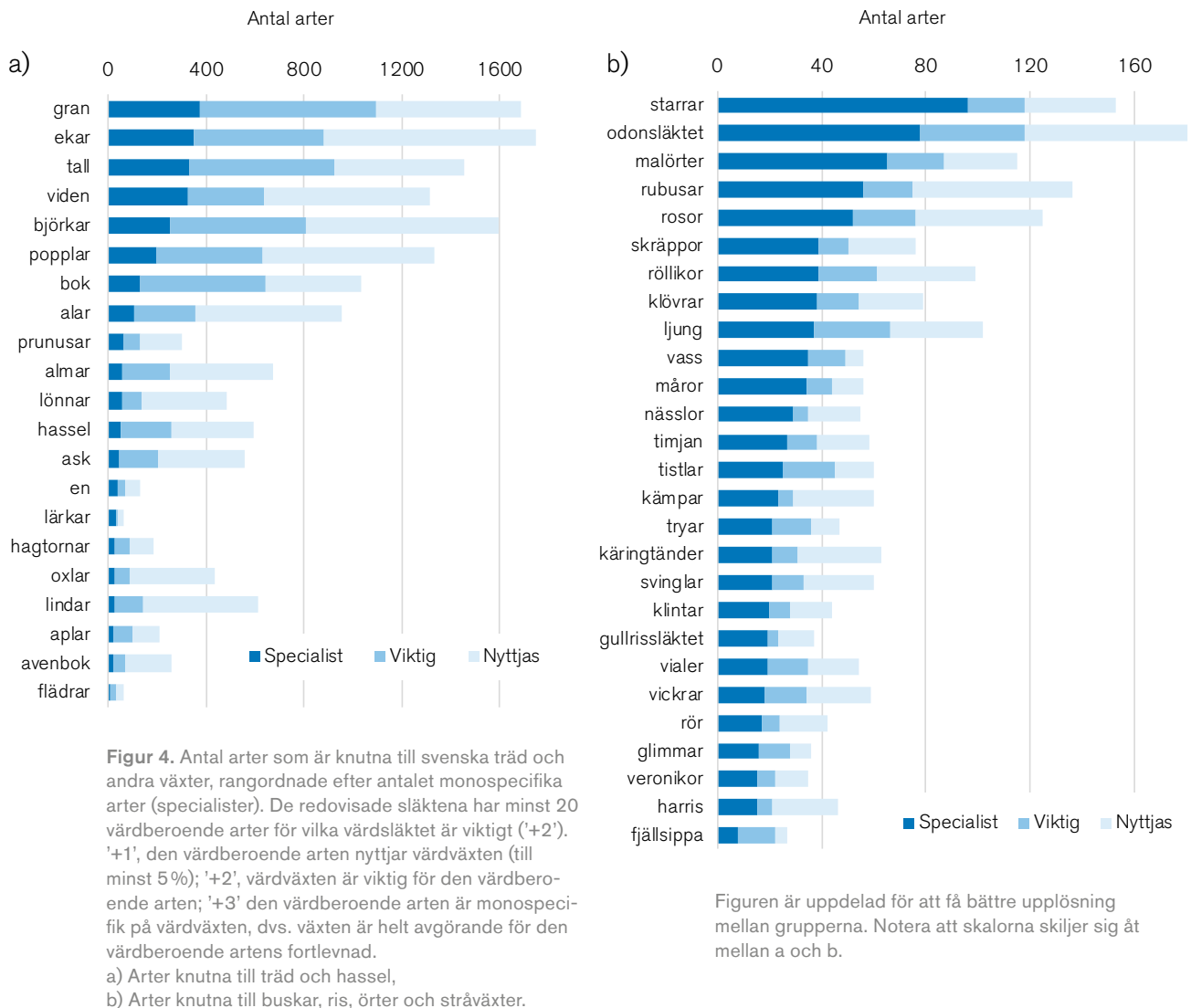
*0, ett- och tvååriga växter; 1, fleråriga örter och gräs; 2, buskar och ris; 3, träd.

**2, gamla och spontana taxa; 1, införda och etablerade före år 1800; 0, införda och etablerade efter 1800. För släkten med både gamla och senare införda arter sattes värdet efter den art eller de arter som är vanligast i landet idag (och som till stor del bestämmer förekomstarean).

Antal värdberoende arter i förhållande till värdväxters abundans i tid och rum

Här presenteras främst de stora mönstren samt enstaka, tydliga avvikelser. För den kompletta bilden för enstaka värdväxter hänvisas till elektronisk Bilaga 2. Ju vanligare en värdväxt är, både i fråga om utbredning och hur vanlig den är inom utbredningsområdet, och ju mer långlivad den är (dvs. förutsägbar i tid och rum), desto fler värdberoende arter kan den härbärgera. Detta visas genom det starka positiva sambandet mellan antalet värdberoende arter och olika trädslags virkesvolym (Figur 2), växterns förekomstarean, växtindividernas förväntade livslängd samt hur länge de har funnits i landet (Figur 3). Detta stämmer därmed med existerande teorier (Opler 1974, Strong m.fl. 1984, Bernays & Chapman 1994).



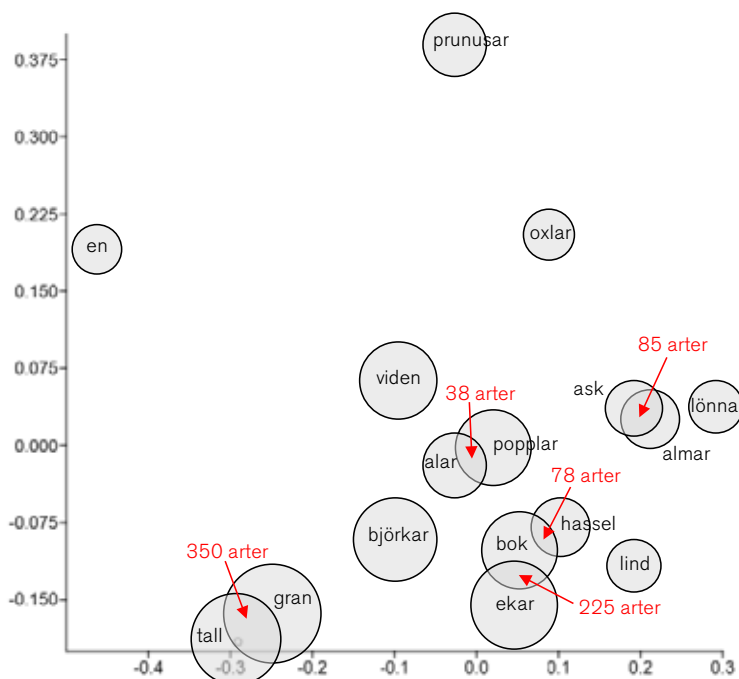


Överrepresenterade värdtaxa

Nästan alla kärllväxter nyttjas av andra organismer på ett eller annat sätt. De flesta är viktiga värdar för en eller ett fåtal specialiserade värdberoende arter. Endast ett fåtal kärllväxter är viktiga för ett stort antal andra arter. Bland de växter som hyser många andra arter är träd och buskar överrepresenterade (Figur 4; se även sid. 25–31 där träden presenteras). I Figur 5 visas de vanligaste värdsläktena och i vilken utsträckning de delar värdberoende arter med varandra. Utöver dessa är främst följande grupper väl representerade bland värdväxterna (Figur 6):

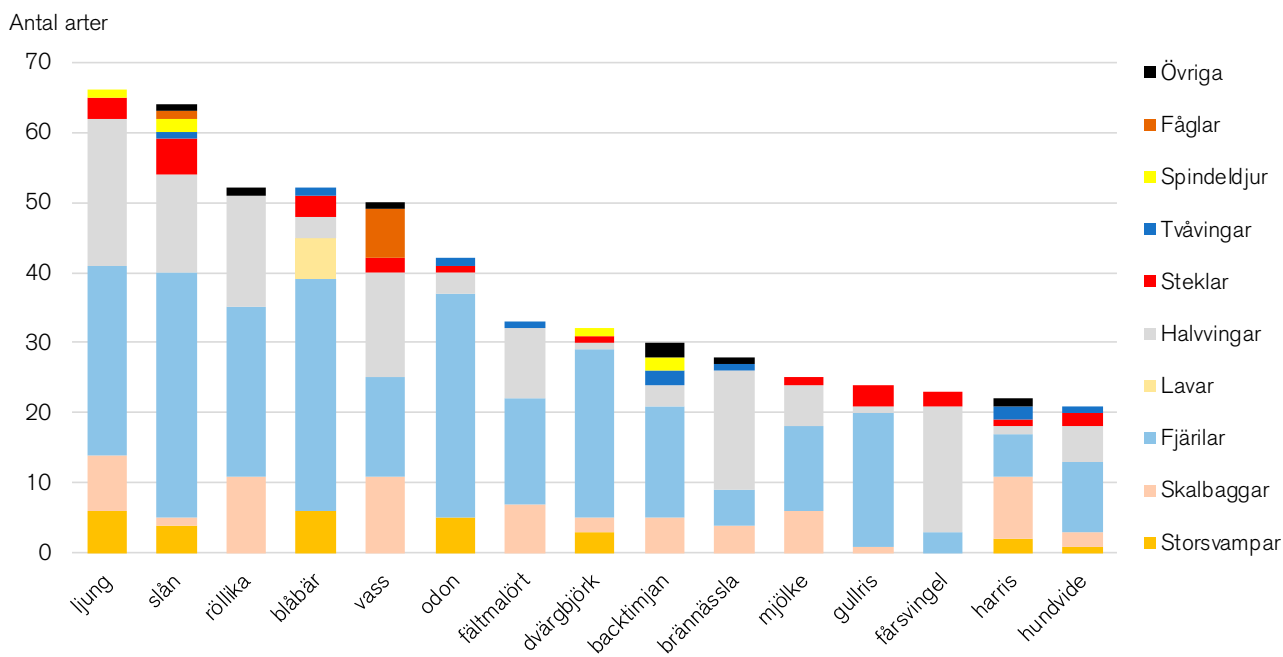
- Vedartade ljungväxter (Ericaceae) härbärgerar många fjärilsarter på främst ljung, blåbär och odon (Figur 6).
- Slån är värd för många fjärilar och halvvingar (Figur 6).
- Andra rosväxter, som rubusar *Rubus* spp. och rosor *Rosa* spp., är värdar främst för många stekelarter.

- Korgblommiga växter (Asteraceae) som röllika, fältmalört, gullris (Figur 6) och renfana är värdar för många fjärilar och halvvingar.
- Gräsen vass och färsvingel är viktiga för många arter av halvvingar, vass även för relativt många fågelarter (Figur 6).
- Släktet *Thymus*, främst representerat av arten backtimjan, har 32 värdberoende arter bland främst fjärilar (Figur 6). Backtimjan sticker ut i familjen kransblommiga växter (Lamiaceae), trots att den är relativt ovanlig.
- Brännässla har främst många halvvingar och några fjärilar knutna till sig (Figur 6).
- Mällor (familjen amarantväxter Amaranthaceae), där många ettåriga arter, främst ogräsmällor *Chenopodium* s.lat. (sedan några år uppdelade på flera släkten) har 26 värdberoende arter, medan fetnmällor *Atriplex* har 18 arter knutna till sig, varav 12 fjärilsarter.

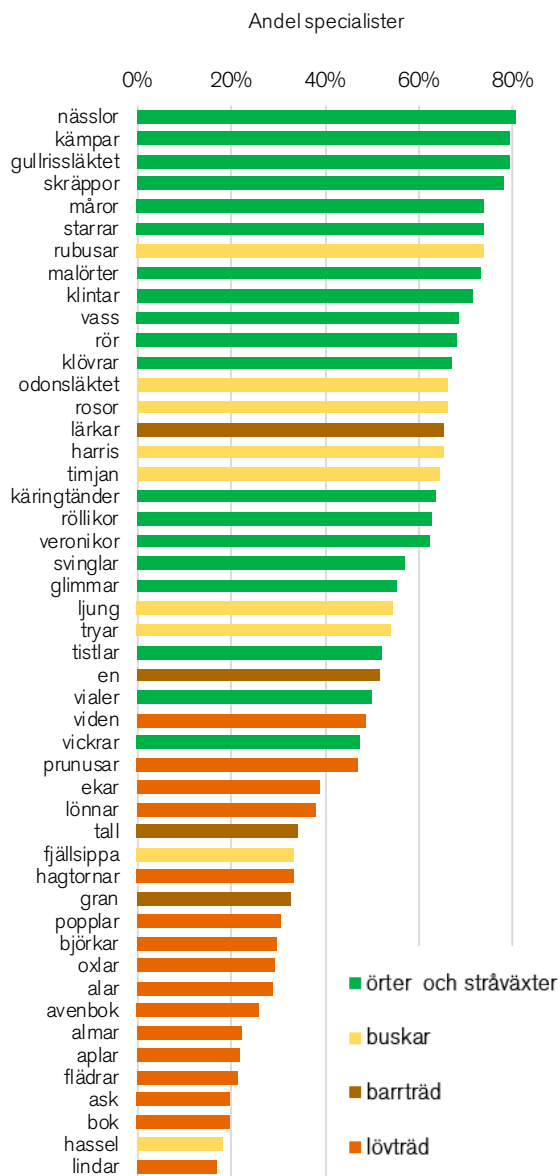


Figur 5. De två trädslag som är mest hotade av skadedörare (almar och ask) har en hög andel gemensamma arter knutna till sig. Illustration av sammansättningen av värdberoende arter hos de vanligaste trädsläktena genom NMDS-ordination*, baserad på klassningar av viktiga ('+2') kopplingar. Närliggande trädslag i diagrammets yta har många gemensamma arter, medan de som är vitt åtskilda har få eller inga gemensamma arter. De närliggande träden är ofta systematiskt närstående genom att de tillhör samma familj (t.ex. gran och tall i familjen Pinaceae samt ekar och bok i Fagaceae) eller har en likartad barkkemi med högt pH (ask, almar och lönnar). Cirklarnas yta är proportionell mot antalet värdberoende arter hos trädsläktet. Röd text visar antalet gemensamma arter för vilka båda trädslagen är viktiga.

*Ordination är ett slags sortering av prover (här trädslagets betydelse som viktiga värdar för tusentals organismer) som matematiskt beskriver hur mycket proverna liknar varandra. Ordinationsmetoder som NMDS (non-metric multidimensional scaling) extraherar och sammanfattar variationen i ett dataset, och uttrycker variationen längs ordinationsaxlar, eller komponenter. Den starkaste gradienten i ett dataset visas längs den första ordinationsaxeln (här x-axeln). För ordinationerna användes Bray-Curtis distansmått, och ordinationen hade en godtagbar visualisering av data (stress A = 0,14) över två dimensioner. Förklaringsgraden av variationen över ordinationsaxlarna (R^2) är 30% för x-axeln och 27% för y-axeln.



Figur 6. Antalet värdväxtklassningar ('+2') hos enstaka arter av mindre buskar, ris, örter och gräs med många värdberoende arter, uppdelade på olika organismgrupper. Observera att för örter och gräs har exempelvis svampar och vissa steklar inte klassats, så dessa blir underrepresenterade i denna presentation. Fjärilar och halvvingar utgör de viktigaste artgrupperna på dessa växtarter.

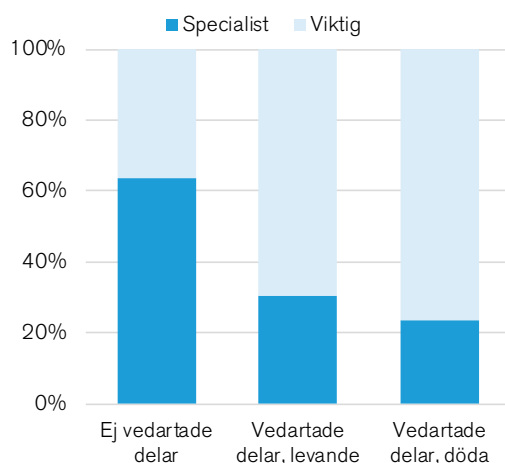


Monospecifika värdväxtkopplingar

Andelen specialiserade/monospecifika värdberoende arter ökar tydligt med mängden lättillgänglig levande vävnad och därmed potentiella kemiska försvar hos värdväxterna. Detta framgår genom:

1. den stigande andelen specialiserade värdberoende arter hos träd < buskar och ris < örter och stråväxter (Figur 7);
2. den stigande andelen specialiserade värdberoende arter som nyttjar vedartade växters olika delar enligt: död ved < levande ved och bark < icke vedartade växtdelar (blad, blomdelar, finrötter) (Figur 8);
3. den stigande andelen specialiserade värdberoende arter som har olika nyttjande av värdväxterna enligt: saprotrofer < mykorrhiza < växtätare; samt
4. den stigande andelen monospecifika värdberoende arter hos olika organismgrupper, vilket till stora delar återspeglar vilka växtdelar de nyttjar: lavar och mossor (epifyter på ved och bark) < skalbaggar (växt-, ved- och svampätare eller rovdjur) < storsvampar (både mykorrhizabildare och nedbrytare) < fjärilar (larverna ofta växtätare) < halvvingar (till stor del växtsugare) (Figur 9). Dessa förhållanden stöds till stor del av teoribildningen (Haack & Slansky 1987, Jonsell m.fl. 1998, Grove 2002, Stokland m.fl. 2012) (Stokland m.fl. 2012).

Figur 7. Nässlor och kämpar hör till de växtsläkten som har högst andel värdspecifika arter knutna till sig medan träden har en lägre andel specialister. Andelen av de värdberoende arterna som är specialiserade på ett visst värdväxtsläkte, i förhållande till alla värdberoende arter som har klassats som viktiga ('+2') på släktet. De redovisade släktena har minst 20 värdberoende arter för vilka värdsläktet är viktigt.

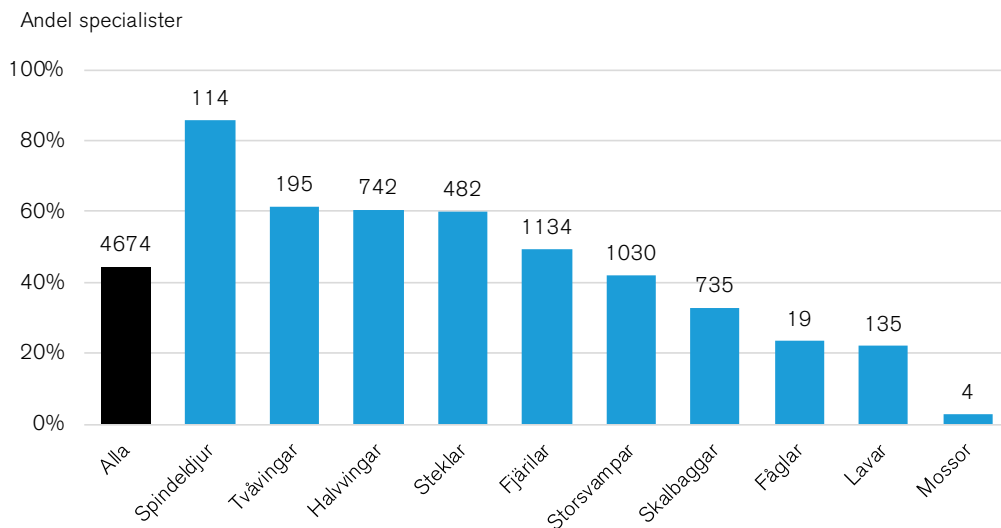


Figur 8. Mjuka (= Ej vedartade delar) växtdelar har en högre andel värdspecifika arter knutna till sig jämfört med vedartade delar. Andel monospecifika värdberoende arter på vedartade värdars olika delar. Andelen av dem för vilka värdväxten är klassad som viktig ('+2') på vedartade växter, och som är knutna till olika delar av värdarna: icke vedartade strukturer (blad, finrötter, blomdelar etc), levande respektive. död ved och bark. Att det finns en högre andel värdspecialister på icke vedartade strukturer än på ved och bark, samt att det finns en högre andel på levande än på död ved stämmer med ekologisk teori. De "mer levande" strukturerna bör ha fler kemiska försvarssubstanser, vilket kräver en högre grad av specialisering hos de värdberoende arterna.

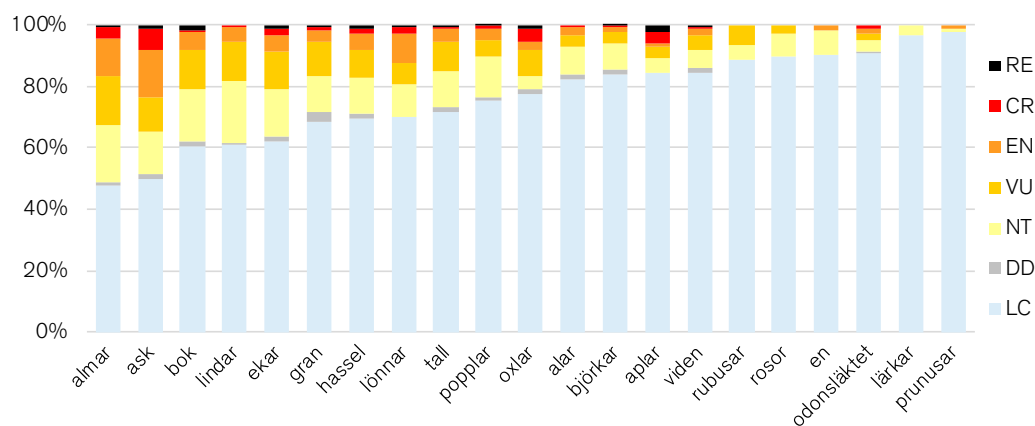
Rödlistade värdberoende arters relation till värdväxter

Bland träd och större buskar hyser almar och ask högst andel rödlistade arter, vilket förklaras av att dessa träd själva minskar snabbt på grund av almsjukan respektive askskottsjukan och bedöms som hotade (ArtDatabanken 2015). Därutöver har bok, ekar och lindar en relativt hög andel rödlistade arter, och bland monospecifika värdberoende arter har även gran,

hassel och tall höga andelar rödlistade arter. En orsak till den höga andelen rödlistade arter som är knutna till dessa trädarter skulle kunna vara att de rödlistade arterna är knutna till riktigt gamla och grova träd, och att dessa numera är relativt ovanliga. En, björkar, viden, alar och prunusar har i stället en låg andel rödlistade arter (Figur 10).



Figur 9. Andel av de värdberoende arterna i olika organismgrupper som är specialister i förhållande till alla i gruppen som är klassade som viktig ('+2') på värdväxter. De organismgrupper (t.ex. halvvingar och fjärilar) som till stor del nyttjar gröna strukturer hos arterna har en högre andel monospecifika arter (specialister) än grupper som nyttjar veden (eller organismer som lever i ved). Den höga andelen monospecifika arter hos spindeldjuren beror på att de bedömda arterna huvudsakligen utgörs av gallbildande kvalster. Lavarna är mer monospecifika än mossorna, vilket bl.a. beror på att skorplavarna lever mer integrerade i barken än mossorna. Siffrorna ovanför stapeln anger antalet monospecifika arter inom gruppen.



Figur 10. Almar och ask är de trädslag som har högst andel rödlistade värdberoende arter knutna till sig. Dessa träd är själva rödlistade och minskar snabbt till följd av aggressiva, främmande svampsjukdomar. Fördelning av värdberoende arter på rödlistekategorier (ArtDatabanken 2015) hos några viktiga träd- och busksläkten. Urvalet är värdberoende arter för vilka värdsläktet är viktigt ('+2').



Slån *Prunus spinosa* är värdväxt för många fjärilar och halvvingar. Foto: Sebastian Sundberg

Växtgrupper med få värdberoende arter

Följande vanliga växtgrupper och arter hyser få eller inga värdberoende arter:

- Ormbunsväxter (klass Polypodiopsida, dock är örnbräken viktig för nio arter, varav sju steklar).
- Lummerväxter (familjen Lycopodiaceae: 0).
- Orkidéer har inga klassade kopplingar till värdberoende arter men vissa orkidéer används som nektarkällor av generalistiska insekter, vilket inte framgår av de gjorda klassningarna.
- Pyrolor, trots att de är perenna och hör till samma familj som de för många värdberoende arter viktiga vedartade ljungväxterna (Ericaceae). Ingen av arterna i släktena *Pyrola*, *Orthilia* eller *Moneses* är viktig för någon värdberoende art, och ryl är viktig endast för en svampart.
- Ranunkelväxter (familjen Ranunculaceae) verkar ha relativt få värdberoende arter, och en vanlig art som sticker ut är blåsippan (viktig för endast en stekel).
- Lejonfibblor i släktet *Leontodon*, med endast en värdberoende art knuten till höstfibbla.
- Nunneörter har bara en art knuten till sig – den Starkt hotade (EN) mnemosynefjärilen *Parnassius mnemosyne*.

Ett- eller tvååriga växter hyser generellt få värdberoende arter. Undantagen bland kortlivade växter som hyser förhållandevis många arter är: piggtistlar *Carduus* (20), löktrav (9), lomme (8) och flera av mållorna (se ovan).

- Vattenklöver (2).
- Skogsstjärna (0).

Inhemsk vedartade växter med få värdberoende arter är:

- Oxbär (som är viktig för endast två spindeldjur). Som kontrast är hagtornar viktiga för 82 värdberoende arter, trots att de bara är dubbelt så vanliga som oxbären, och trots att båda släktena ingår i familjen rosaväxter.
- Tibast (3)
- Tok (1 fjäril)
- Murgröna (3)
- Havtorn (7)
- Sötkörnbär (6)
- Linnea (1 svamp)
- Idegran (1 fjäril).

Är de underrepresenterade släktena och arterna särskilt väl skyddade mot exempelvis växtätare, eller är de dåligt studerade med avseende på värdberoende arter? I fallet med annueller gör ju själva livshistoriestrategin – att deras uppträdande är mer eller mindre variabelt i tid och rum – att de i viss mån kan undvika växtätare och parasiter.

Skillnader mellan värdväxter i samma släkte

Fältmalört har dubbelt så många (34; Figur 6) värdberoende arter som släktingen gråbo (17), trots att den är noterad i bara en femtedel så många 4 × 4 km-rutor (*Artemisia* har dock hela 92 värdberoende arter för vilka släktet är viktigt). Kanske har det att göra med att fältmalörten förekommer mer stabilt i sandmarker, medan gråbo uppträder mer tillfälligt i samband med markstörning? Det finns hela 14 värdberoende arter knutna till svartkämpar, men bara en enda som är knuten till rödkämpar. Fältsippa har fem värdberoende arter medan backsippa bara har en, trots att backsippa är mer frekvent. Det finns många värdberoende arter på slån (64) men relativt få på hägg (35), trots att den senare är mer utbredd och mer storvuxen.

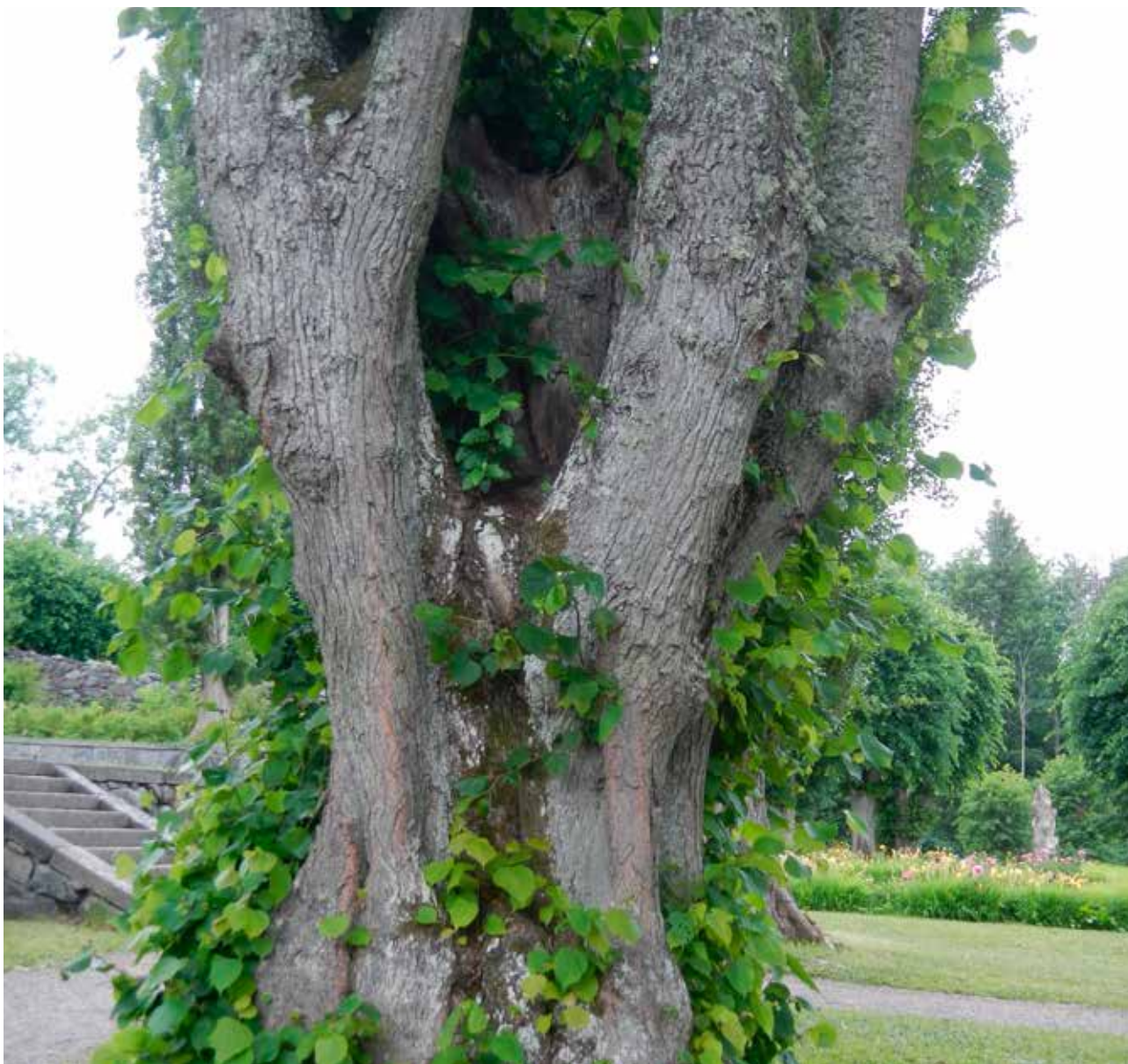
Släktet viden *Salix* har många värdväxtkopplingar (1317, varav 632 viktiga, och av dessa är 241 monospecifika; Figur 4a). Flest +2-klassningar har sälg (154). Därefter följer knäckepil (24; införd till Sverige under medeltiden) och krypvide (22) samt ytterligare sju videarter med 10–20 värdberoende arter var.

Främmande värdväxter

Som väntat har främmande växter få värdberoende arter. Detta beror på att växterna har förts till ett främmande område med ett avvikande klimat, samt att många av de arter som är knutna till dem i deras ursprungsländer bör ha svårt att sprida sig hit om de inte förs in tillsammans med växten. En viktig anledning till att vissa främmande arter kan bli problematiska och invasiva är troligen just att de arter (exempelvis insekter och svampar) som håller dem i schack i deras naturliga utbredningsområde saknas (enligt den så kallade "enemy release hypothesis"). Att vissa introducerade växter inte angrips lika mycket som inhemska växter av generella fiender, och därmed får en konkurrensfördel, kan också vara en anledning till introducerade arters framgång (Keane & Crawley 2002). Det finns dock en del undantag, där växter som har förts in och förvildats efter år 1800 har relativt många värdberoende arter i Sverige; exempelvis släktet lärkar (39 värdberoende arter; Figur 4a), släktet ädelgranar (20), tysklönn (15), svartpoppel (18), hästkastanj (5), spireor (5) och stockros (3). I många fall handlar det om att de har "fått" värdberoende arter från närstående arter (som i fallet tysklönn gentemot skogslönn). I fallet med lärkar är dock 30 av de värdberoende arterna specialiserade på släktet. Det är troligt att många av de värdberoende arterna har förts in samtidigt med plantmaterial av lärk, men också att flera av dess associerade arter har haft möjlighet att sprida



Backtimjan *Thymus serpyllum* (NT) (ovan t.v.) är viktig för många fjärilar, av vilka 18 är rödlistade. Ljung *Calluna vulgaris* (ovan t.h.) är det ris som har flest arter knutna till sig, ett hundratal, främst många småfjärilar. Foto: Sebastian Sundberg



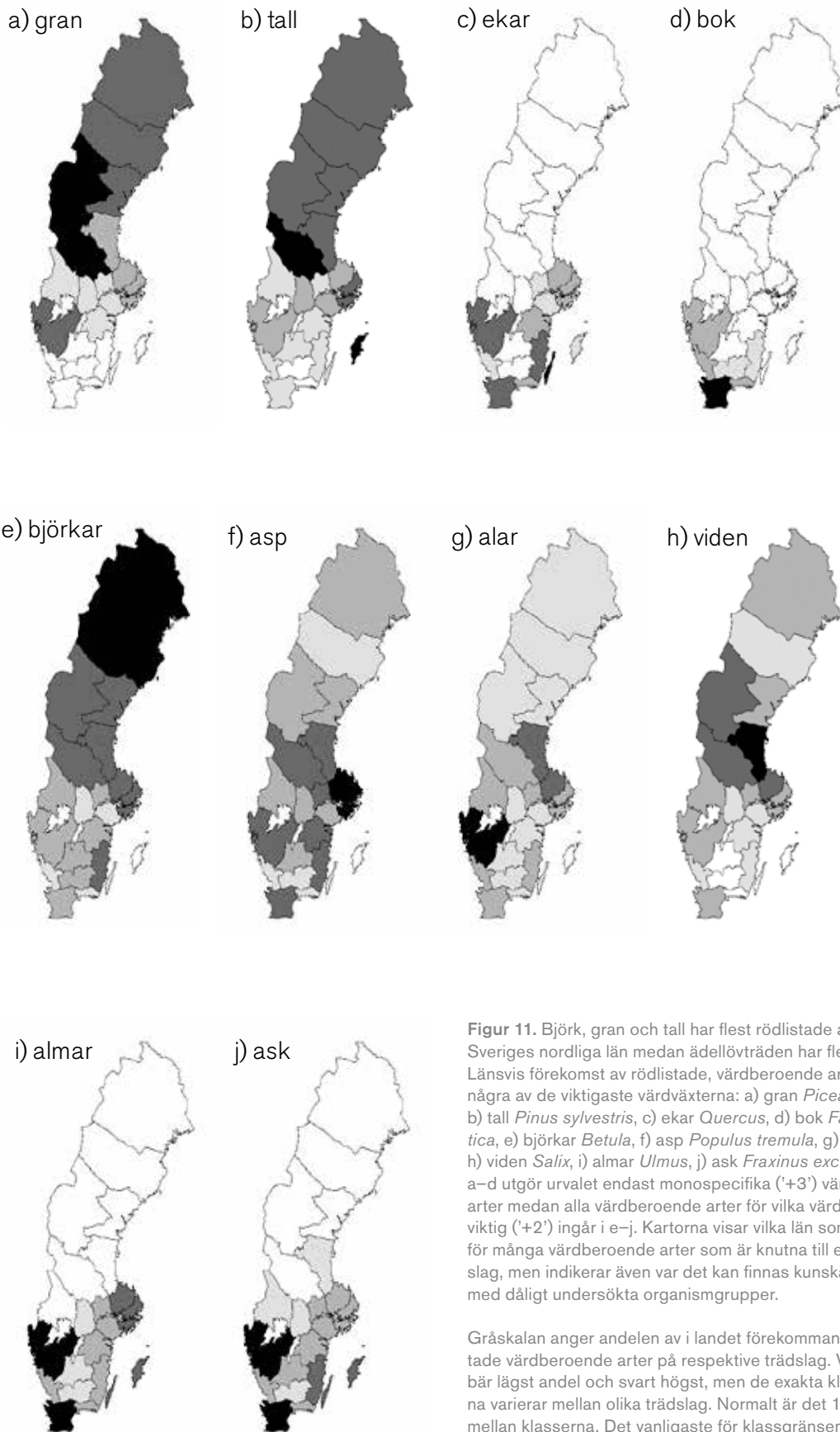
Lind *Tilia* hyser relativt få värdberoende arter, men en hög andel av dem är rödlistade. Foto: Göran Thor

sig, då lärken har planterats i stor omfattning över hela norra Europa med relativt små avstånd mellan planteringarna. Harris är införd till Sverige (dock redan under medeltiden; Nordstedt 1920) och är viktig för minst 22 andra organismer.

Geografisk spridning hos värdberoende arter

Även om de flesta av trädarterna hyser många arter så är de värdberoende arterna spridda över olika stadier av trädens livscykel, vilket illustreras väl i Bengt Ehnströms och Martin Holmers bokserie om olika trädslag (2010, 2012, 2015, 2017). Dessutom är många värdberoende arter mer begränsade i sin utbredning än sina värdar. Detta kan illustreras genom en jämförelse av utbredningen hos tall (ett av våra vanligaste träd) och länsförekomsterna av de rödlistade arter som är knutna till tall (de flesta av de icke rödlistade arterna har inte klassats med avseende på länsförekomst). Tallens associerade rödlistade

arter förekommer i genomsnitt i 9,6 (44%) av Sveriges 22 län, med de högsta andelarna i Dalarnas (60%), Gävleborgs (59%) och Norrbottens län (58%) och de lägsta i Blekinge (23%), Kronobergs (26%) och Hallands län (30%). För rödlistade tallspecialister är i stället Gotland viktigast (50%; Figur 11). För rödlistade värdberoende arter knutna till gran är Dalarnas och Jämtlands län viktigast (66%), hos arter knutna till björkar är Norrbottens och Västerbottens län viktigast (61%), för aspknutna arter Stockholms län (69%) och för arter knutna till viden Gävleborgs län (57%; Figur 11). Hos mer sydliga träd har förstas även de värdberoende rödlistade arterna en mer sydlig tyngdpunkt i sin utbredning (Figur 11). Denna kunskap kan vara viktig vid planering och prioritering av naturvårdsåtgärder, exempelvis för grön infrastruktur (Naturvårdsverket 2018a).



Figur 11. Björk, gran och tall har flest rödlistade arter i Sveriges nordliga län medan ädellövträden har flest i söder. Länsvis förekomst av rödlistade, värdberoende arter hos några av de viktigaste värdväxterna: a) gran *Picea abies*, b) tall *Pinus sylvestris*, c) ekar *Quercus*, d) bok *Fagus sylvatica*, e) björkar *Betula*, f) asp *Populus tremula*, g) alar *Alnus*, h) viden *Salix*, i) almar *Ulmus*, j) ask *Fraxinus excelsior*. För a–d utgör urvalet endast monospecifika ('+3') värdberoende arter medan alla värdberoende arter för vilka värdväxten är viktig ('+2') ingår i e–j. Kartorna visar vilka län som är viktiga för många värdberoende arter som är knutna till ett visst trädslag, men indikerar även var det kan finnas kunskapsluckor med dåligt undersökta organismgrupper.

Gråskalan anger andelen av i landet förekommande, rödlistade värdberoende arter på respektive trädslag. Vit färg innebär lägst andel och svart högst, men de exakta klassgränserna varierar mellan olika trädslag. Normalt är det 10%-intervall mellan klasserna. Det vanligaste för klassgränsen mellan vit och ljusgrå är 30% samt mellan mörkgrå och svart 60%.



Gran *Picea abies* är faktiskt den svenska växt som har flest värdberoende arter knutna till sig. Granen är en viktig värd för omkring 1 100 arter, varav 310 rödlistade. Foto: Michael Krikorev

Presentation av de viktigaste värdträden och värdbuskarna

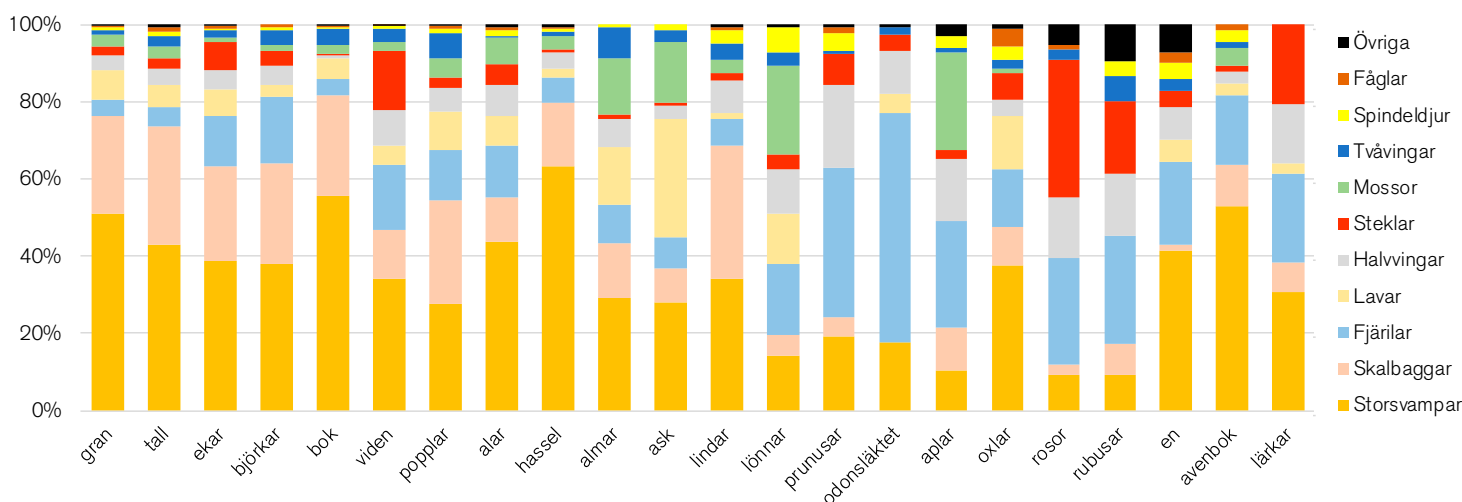
Utan tvekan är våra träd bärare av en hög andel av Sveriges biologiska mångfald (Figur 13). Samtliga trädarter är viktiga, inte minst eftersom vi har en så artfattig trädflora med endast 41 inhemska arter samt ytterligare tio arter som fördes in och blev bofasta före år 1800. Storsvampar och skalbaggar är de artrikaste organismgrupperna på träden (Figur 1), men den relativa vikten hos olika organismgrupper varierar mellan trädsläkten (Figur 12) liksom vilken typ av nyttjande som de olika organismgrupperna representerar. Träd som har relativt få värdberoende arter (skogslönn, skogslind, vildapel och fläder; få även på släktesnivå) ”delar” en del arter med andra lövträd och kan därmed vara viktiga livbåtar för många värdberoende arter (särskilt mossor) som förekommer på almar och ask, nu när dessa trädarter är hårt trängda av främmande invasiva svampsjukdomar. Hos de mer storvuxna träden är det främst veden och barken som nyttjas av de värdberoende arterna, men hos exempelvis avenbok och lärk utgör de vedlevande arterna färre än hälften, liksom hos buskarna (Figur 14). Hos de flesta trädarter är den döda veden viktig för fler arter än den levande veden och barken, men hos lönnar, aplar, ask, almar och viden är i stället den levande veden viktigast (Figur 15). Nedan presenteras de viktigaste trädarterna och större buskarterna mer detaljerat.

Gran

Granen är, tätt följd av tallen, den dominerande trädartern i Sverige och står för 41 % av virkesförrådet (SLU 2017). Arten finns över större delen av landet, men dess naturliga sydgräns

(innan den planterades söder och väster om den) går genom nordligaste Skåne samt vidare norrut genom centrala Halland och Bohuslän (Hultén 1971), det vill säga ungefär samma gräns som skiljer den boreala regionen från den kontinentala enligt EU:s art- och habitatdirektiv. Granen förekommer främst i boreala områden, från Skandinavien (utom Danmark) och Centraleuropa till östligaste Sibirien (Hultén & Fries 1986). Den växer främst i friska till fuktiga, något näringsrikare miljöer. I genomsnitt blir granar troligen inte lika gamla som tallar, men enstaka klonala och krypande granar i den södra delen av fjällkedjan kan nå en ålder av minst 600 år, i extremfallet bortåt 10 000 år (Kullman 2009). Sveriges högsta gran är 51 meter hög (Mitchell & Wilkinson 1983), men vanligen blir den upp till 30 meter. Till skillnad från tallen missgynnas granen av skogsbrand, men i gengäld kan granen etableras och tillväxa i skuggan av andra träd.

Granen är den svenska växt som har flest värdberoende arter knutna till sig, vilket förklaras av att den är så ”pålitlig” – det vill säga allmän, utbredd och långlivad. Granen är en viktig värd för omkring 1 100 arter, varav drygt 310 rödlistade, och den nyttjas av ytterligare drygt 600 arter. Nära 375 arter är specialiserade på gran, och 114 av dessa är rödlistade. Granen är särskilt viktig för mer än 500 arter av mykorrhiza- och vedsvampar, 85 lavararter samt närmare 300 skalbaggsarter (Figur 12). Hos gran är det främst den döda veden som nyttjas av de värdberoende arterna (Figur 14, 15), men bland lavarna är det främst barken som fungerar som substrat.



Figur 12. Svampar och skalbaggar är de talrikaste grupperna på träd medan fjärilar, halvvingar och steklar är det på buskar och ris. Andel värdväxtklassningar (viktig, '+2') på de viktigaste värdväxtsläktena uppdelade på de större organismgrupperna, rangordnade i fallande skala efter antalet värdberoende arter.

Figur 13. Olika delar och stadier av en värdväxt nyttjas av olika värdberoende arter. Likaså utnyttjas olika delar av värdväxterna under olika delar av de värdberoende arternas livscykel. Detta illustreras här med ett jätteträd av skogsek *Quercus robur*, en av de viktigaste värdväxterna, som kan myllra av liv. Arter som är specialiserade ('+3') på ekar markeras med en asterisk, och för rödlistade arter anges förkortningen av rödlistekategorin (ArtDatabanken 2015) inom parentes efter det vetenskapliga namnet. Illustration: Martin Holmer



1. vågbandat ordensfly *Catocala sponsa**

Ekblad

2. bandat galläpple av gallstekeln *Cynips longiventris**

3. knappgaller av gallstekeln *Neuroterus numismalis**

4. linsgaller av gallstekeln *Neuroterus quercusbaccarum**

5. ekdruvor av gallstekeln *Neuroterus quercusbaccarum**

6. larv av lindmätare *Erannis defoliaria*

7. lövviveln *Phyllobius argentatus*

8. ekbladjordloppa *Altica quercetorum**

9. larv av mindre frostjäril *Operophtera brumata*

10. larv av ekvecklare *Tortrix viridana**

11. eksnabbvinge *Favonius quercus**

12. gallstekel (Cynipidae)

13. fyrprickig asbagge *Dendroxena quadrimaculata* med byte

14. brunlångöra *Plecotus auritus*

15. skogsduva *Columba oenas*

16. större ekbock *Cerambyx cerdo** (CR)

17. ljusgrått träfly *Lithophane ornitopus*

18. bålgeting *Vespa crabro*

19. bålgetingkortvinge *Quedius dilatatus*

20. bredbandad ekbarkbock *Plagionotus detritus** (EN)

21. ekticka *Phellinus robustus* (NT)

22. ekoxe (♂) *Lucanus cervus*

23. svavelticka *Laetiporus sulphureus*

24. oxtungssvamp *Fistulina hepatica** (NT)

25. gulmjöl *Chrysothrix candelaris*

26. gammelekslav *Lecanographa amylacea** (VU)

27. grå skärelav *Dendrographa decolorans*

28. stor ärgmossa *Zygodon rupestris*

29. kattuggla *Strix aluco*

30. imago och puppa av klocksäckspinnare *Bacotia claustralla* (NT)

31. brun trämyra *Lasius brunneus**

32. ekglasvinge *Synanthedon vespiformis* (VU)

33. skeppsvarvsfluga *Lymexylon navale** (NT)

34. svart guldbagge *Gnorimus variabilis* (EN)

35. matt mjölbagge *Tenebrio opacus* (VU)

36. saffransticka *Aurantiporus croceus** (CR)

37. tårticka *Inonotus dryadeus** (VU)

38. rödpalpad rödrock *Ampedus hjorti*

39. gammelekklokrypare *Larca lata* (NT)

40. mulmknäppare *Elater ferrugineus* (VU)

41. läderbagge *Osmoderma eremita* (NT)

42. korallticka *Grifola frondosa** (NT)

Savflöde

43. lönnsavblomfluga *Brachyopa bicolor*

44. ekguldblomfluga *Ferdinandea ruficornis*

45. griffelblomfluga *Ceriana conopsoides* (NT)

Knappnåslavar

46. guldspik *Calicium adspersum**

47. brun nållav *Chaenotheca phaeocephala**

48. ekspik *Calicium quercinum** (VU)

49. rödbrun blekspik *Sclerophora coniothecae* (NT)

50. gul dropplav *Cliostomum corrugatum* (NT)

51. sotlav *Acolium inquinans*

52. ädellövskinnbagge *Megacoelum infusum* (NT)

Mykorrhizasvampar

53. lömsk flugsvamp *Amanita phalloides*

54. eldsopp *Suillellus luridus*

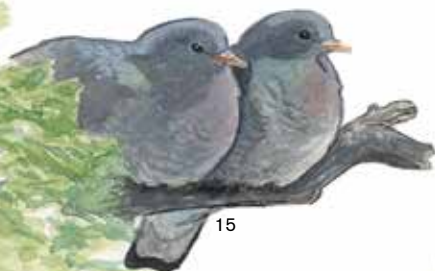
55. ekriska *Lactarius quietus**

56. djävulssopp *Rubroboletus satanas* (EN)

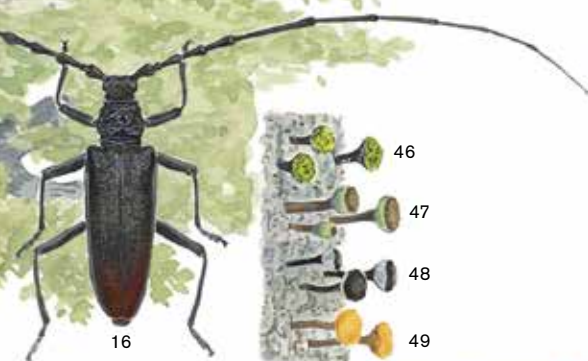
57. svavelmusseron *Tricholoma sulphureum*



14



15



16



46

47

48

49



43

44

45



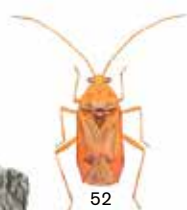
35

36

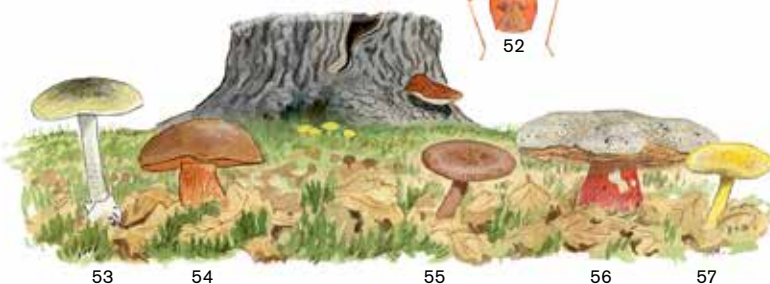


50

51



52



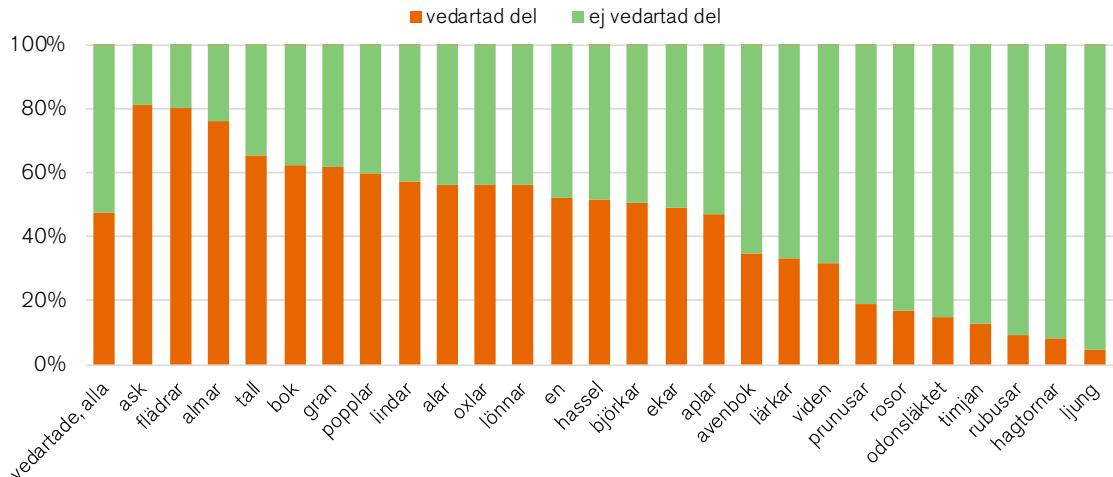
53

54

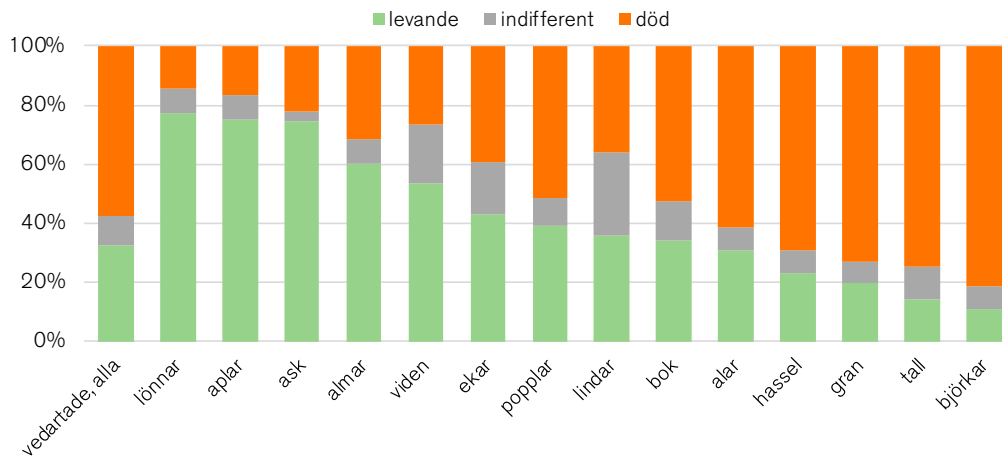
55

56

57



Figur 14. Träden har en högre andel vedlevande arter medan buskar och ris har högst andel som lever av blad och blomdelar. Andelen av de värdberoende arterna för vilka ett värdsäkte är viktigt ('+2') och som lever i/på ved respektive på icke vedartade strukturer hos några vanliga vedartade värdväxtsläkten. Ask *Fraxinus*, almar *Ulmus* och flädrar *Sambucus* har en hög andel värdberoende epifytiska mossor och lavar, som ofta växer på rikbark (ingår i klassningen ved) som dessa träd har.



Figur 15. Hos björk, tall och gran är majoriteten av arterna beroende av död ved medan de har en artfattig epifytflora. Andelen av de värdberoende arterna för vilka ett värdsäkte är viktigt ('+2') och som lever på/i levande respektive död ved hos några vanliga trädsläkten (hassel *Corylus* räknas dock som en stor buske). Lönnar *Acer*, ask *Fraxinus*, almar *Ulmus* och viden *Salix* har en hög andel värdberoende arter som är knutna till levande ved, eftersom många av de värdberoende arterna är epifytiska mossor och lavar som gärna växer på den rikbark som dessa träd har.

Tall

Tallen är det näst vanligaste trädet i Sverige och utgör omkring 39% av det totala virkesförrådet. I norra Norrland är den avsevärt vanligare än granen och utgör där hälften av virkesförrådet nedanför fjällen (SLU 2017). Den har en liknande utbredning som granen men förekommer naturligt i nästan hela landet, även längs Västkusten, och saknas bara i sydligaste Skåne (Hultén 1971). Det naturliga utbredningsområdet sträcker sig från Skandinavien och Centraleuropa till östra Sibirien, men till skillnad från granen förekommer den naturligt något längre västerut och söderut i Europa, bland annat i Pyrenéerna och i Skottland (Hultén & Fries 1986). Tallen växer

i torra till fuktiga, ofta magra/näringsfattiga marker. Arten klarar måttliga skogsbränder, och etableringen av fröplantor kräver relativt öppna förhållanden. Tallen kan bli mycket gammal och flerhundraåriga individer är inte ovanliga om de får stå kvar. Sveriges äldsta tall är i dag minst 770 år gammal och växer på Hornslandet i Hälsingland, följd av en 30 år yngre tall i nationalparken Muddus (Andersson & Niklasson 2004). En hög ålder uppnås ofta på magra marker, där tallarna växer långsamt och inte blir så höga, och gärna där det förekommer störningar som icke dödliga bränder och insektsangrepp.



Tallticken *Phellinus pini* (NT) är parasit på stammen av gamla, grova tallar *Pinus sylvestris*. Foto: Michael Krikorev

Tallen är en viktig värd för omkring 920 arter, varav 245 rödlistade, och ytterligare 530 arter nyttjar den. Omkring 330 arter är specialiserade på tall, och 89 av dem är rödlistade. Tallen är väl representerad som värd för de stora organismgrupperna, särskilt för skalbaggar (viktig för närmare 290 arter). Hos tall är det främst den döda veden som nyttjas av de värdberoende arterna (Figur 14, 15).

Ekar

Eksläktet representeras av två arter i Sverige, den avsevärt vanligare skogseken *Quercus robur* samt den i främst Götalands kusttrakter förekommande bergeken *Q. petraea*. Skogseken kan nå de grävsta dimensionerna av alla svenska träd, där den uppskattningsvis 1000 år gamla Rumskullaeken i Norra Kvill i Småland (Kalmar län) har en stamomkrets på över 14 meter vid basen, medan bergeken kan bli högre (max 43 m, jämfört med 36 m hos skogsek; Mitchell & Wilkinson 1983).

Eken är det trädslag som hyser flest värdberoende arter om man inkluderar de värdberoende arter som nyttjar den i lägre grad ('+1'), vilket skulle kunna förklaras med att den kan bli så gammal och grov samt att den kan erbjuda många olika mikrohabitat (Figur 13). Eken är en viktig värd för nästan 900 arter, varav nästan 300 rödlistade, och ytterligare nästan 900 arter nyttjar den. Mer än 350 arter är specialiserade på ek, och 94 av dem är rödlistade. Eken är väl representerad som värdväxt för de stora organismgrupperna, och kanske särskilt viktig för fjärlilar (113 arter) och steklar (63), medan den är ett viktigt substrat för endast 10 mossarter (Figur 12).



Skogsek *Quercus robur* angripen av snedstreckad ekstylväl *Acrocercops bronniardellus*. Foto: Tomas Carlberg



Bokvårtlav *Pyrenula nitida* (NT) förekommer främst på äldre bokar *Fagus sylvatica* i gamla bokskogar. Foto: Ulf Arup



Sprängtickan *Inonotus obliquus*, även kallad chaga, växer på ungefär 1 av 5 000 björkar *Betula*. Den har använts som medicinsk läkesvamp sedan medeltiden. Sprängtickan är en aggressiv parasit som får trädet att utveckla knotor. Foto: Tomas Carlberg

Björkar

Björkarna utgörs av tre arter i landet: både glasbjörk (som främst växer i fuktiga miljöer) och vårtbjörk (som främst finns i friska miljöer) är vanliga över större delen av Sverige. Busken dvärgbjörk förekommer i stora delar av landet på myrar men är vanlig endast i de norra två tredjedelarna, där den även förekommer på hedar. Fjällbjörken är skogsbildande i fjälltrakterna, där den även bildar skogsgräns mot kalvfället.

Fjällbjörken har troligen uppstått genom inblandning av dvärgbjörk i glasbjörkens genom (Elkington 1968). Glasbjörk och vårtbjörk massetableras ofta efter skogsbränder, och båda dessa kan nå en maxhöjd av ca 25 m (Mitchell & Wilkinson 1983), medan fjällbjörken är mer lågvuxen.

Björkarna är viktiga värdar för omkring 810 arter, varav närmare 120 rödlistade, och de nyttjas av ytterligare nära 800 arter. Omkring 250 arter är specialiserade på björkar, men endast 15 av dem är rödlistade. Björkarna är väl representerade som värdar för de stora organismgrupperna, särskilt fjärlarna (viktig för ca 140 arter). Hos björkarna är det annars den döda veden som nyttjas av de flesta värdberoende arterna (Figur 14, 15).

Bok

Boken finns naturligt bara i Götaland, där den är beståndsbildande på torra-friska marker. Liksom granen bildar boken täta och mörka bestånd, och på samma sätt kan dess ungträd växa upp i skuggan av andra träd. Boken är ett av våra mest högväxta trädslag. I Sverige kan den nå en höjd av 44 meter, en omkrets på 8 meter och en ålder av 400 år (Lagerberg 1947). Boken förekommer endast i Europa (Hultén & Fries 1986).

Boken är den växtart som hyser flest värdberoende arter i förhållande till dess förekomstare i Artportalen (dvs. ligger högst över regressionslinjen i Figur 3). Boken är en viktig värd för närmare 640 arter, varav 239 rödlistade, och ytterligare nästan 400 arter nyttjar den. Omkring 135 arter är specialiserade på bok, och 56 av dem är rödlistade. Boken är väl representerad som värdväxt för de stora organismgrupperna, men har en särskilt hög andel storsvampar (nära 360 arter) bland sina värdberoende arter (Figur 12).

Asp (popplar)

Asp är den enda poppelart som är ursprunglig i Sverige, men vi har ytterligare fem införda arter vilka idag räknas som bofasta. Till största delen är det just aspen som avses som värdväxt. Liksom björkarna etableras aspen ofta efter skogsbränder eller i bryn. Aspen sprider sig främst genom rotskott, och enskilda kloner kan bli utbredda och gamla. Arten finns över större delen av landet nedom fjällen.

Aspen är viktig som värd för nästan 630 arter, varav närmare 140 rödlistade, och drygt 700 arter nyttjar den. Drygt 200 arter är specialiserade på asp (och andra popplar), och 29 av dem är rödlistade. Aspen har en relativt hög andel skalbaggar (170) och tvåvingar (41) knutna till sig (Figur 12). På grund av sin basiska bark ingår även ganska många lavar (62) och mossor (33) (Figur 12).

Viden

Viden *Salix* spp. omfattar ett 30-tal arter i Sverige, främst buskar men även några träd. Sälg är det viktigaste, mest kända och utbredda trädet, men även jolster, knäckepil, mandelpil, vitpil och daggvide är eller kan bli trädformiga. Dessutom bildar många av videarterna hybrider med varandra, av vilka några lokalt är vanligare än föräldrarterna (Stenberg 2010). Den största mångfalden av videarter finns i norra Sverige.

Videna är viktiga värdar för närmare 640 arter, varav drygt 80 rödlistade, och ytterligare drygt 670 arter nyttjar dem. En hög andel (52%; 334 arter) av de värdberoende arterna är specialiserade på viden, men bara 21 av dem är rödlistade.

Videna är representerade som värdväxter för alla de artrika organismgrupperna, men speciellt för fjärilar (viktiga för 109 arter), steklar (99) och halvvingar (58; Figur 12). Hos viden är det främst icke vedartade delar (blad och pollen) som nyttjas, och bland de vedlevande värdberoende arterna är det främst den levande veden som används (Figur 14, 15).

Hassel

Hassel är egentligen en buske, men den kan nå relativt grova dimensioner. Med en maxhöjd på 12 meter och en maximal stamomkrets av drygt 2 meter överträffar den vissa träd, även om den enskilda stammen knappast blir äldre än 100 år (Lagerberg 1947). Hasseln finns i södra halvan av Sverige men är relativt vanlig bara söder om den biologiska norrlandsgränsen. Arten växer främst i näringsrika lundmiljöer.

Hassel är den växtart som hyser näst flest värdberoende arter i förhållande till dess förekomstare i Artportalen, dvs. den ligger näst högst över regressionslinjen i Figur 3. Hasseln är viktig som värd för drygt 270 arter, varav 72 rödlistade, och ytterligare drygt 330 arter nyttjar den. Ungefär 50 arter är specialiserade på hassel, och 14 av dem är rödlistade. Hassel har en hög andel associerade svampar (164, dvs. 63% av de värdberoende arterna), och 51% av svamparterna är mykorrhizasvampar (Figur 12). Detta är förvånande då hasseln växer i ganska näringsrika miljöer, där behovet av extra näringsupptag via mykorrhiza borde vara litet.

Alar

Alsläktet representeras av två arter i Sverige, klibbal med en sydlig tyngdpunkt och gråal med en mer nordlig tyngdpunkt i sin utbredning. Klibbal växer i fuktiga miljöer som stränder och sumpskogar (alkärr), medan gråal växer främst på frisk mark. Båda når en maxhöjd av 25 meter (Mitchell & Wilkinson 1983).

Alarna är viktiga värdar för omkring 355 arter, varav 55 rödlistade, och ytterligare nära 600 arter nyttjar dem. Omkring 110 arter är specialiserade på alar, men endast sex av dem är rödlistade. Alarna är värdar för alla de artrika organismgrupperna. Det är något förvånande att de är associerade med och viktiga för så många mykorrhizasvampar (55), trots att alarna fixerar sitt eget kväve med hjälp av bakterier.

Almar

Den svenska almfloran representeras av tre arter: skogsalm, lundalm och vresalm. Alla tre är sydliga ädellövträd på näringsrika jordar, men skogsalmen förekommer sällsynt som underarten bergalm (subsp. *montana*) i sydbranter ända upp i mellersta Norrland. Lundalmen förekommer naturligt bara på Öland och Gotland, medan vresalmen är mycket sällsynt och inskränkt till centrala Öland. Skogsalm och framför allt lundalm (som är klonbildande) är mycket känsliga för almsjuka, medan vresalmen klarar sig bättre då den tros ha en barkstruktur som inte inbjuder till angrepp av sjukdomsvektorer almsplintborrar. Dock är den lika känslig om den väl blir smittad.



Hamlad ask *Fraxinus excelsior* (EN) ger livsrum åt många arter.
Foto: Anna-Maria Wremp

Almarna är viktiga värdar för omkring 250 arter, varav 121 rödlistade, och ytterligare drygt 420 arter nyttjar dem. Nästan 60 arter är specialiserade på almar, och av dem är 23 rödlistade. Den höga andelen rödlistade värdberoende arter har att göra med att almarna minskar snabbt till följd av almsjukan. Almarna är framför allt viktiga värdar för många mossor (33) men även för många lavar (38), då de har en gynnsam barkkemi (Figur 12). Hos almarna är det främst den levande veden och barken som nyttjas av de värdberoende arterna (Figur 14, 15), p.g.a. att en hög andel av dem är epifyter.

Ask

Asken är, liksom almarna, ett sydligt rikbarksträd som växer på friska till fuktiga och näringsrika mulljordar. Även asken har drabbats av en invasiv svampsjukdom, askskottsjukan, även om dödligheten (åtminstone hittills) inte verkar vara lika hög som hos almarna.

Asken är viktig som värd för drygt 200 arter, varav 94 rödlistade, och ytterligare 360 arter nyttjar den. Drygt 40 arter är specialiserade på ask, och 15 av dem är rödlistade. Den höga andelen rödlistade värdberoende arter har att göra med att asken minskar till följd av askskottsjukan. Asken är framför allt en viktig substrat-/värdväxt för många lavar (68) och mossor (34), då den har en gynnsam barkkemi, medan den hyser en låg andel svampar och nästan helt saknar associationer med ektomykorrhizasvampar (Figur 12). Hos ask är det främst den levande veden och barken som nyttjas av de värdberoende arterna (Figur 14, 15) p.g.a. att en hög andel av dem är epifyter.



Blå taggsvamp *Hydnellum caeruleum* (NT) bildar mykorrhiza med både tall *Pinus sylvestris* och gran *Picea abies*. Ofta är den knuten till näringsfattig och torr mark med inslag av t.ex. renlavar och lingon. Foto: Michael Krikorev

Ur de värdberoende arternas perspektiv

Storsvampar

Det finns ca 10 000 kända svamparter i landet, varav drygt hälften är s.k. storsvampar som bildar fruktkroppar större än ca 1 mm. Resterande arter bildar inga eller mycket små fruktkroppar. Av de runt 4 000 svampar som bedömts inom detta projekt är drygt 2 400 knutna till vedartade växter. Dessa kan delas in i två stora ekologiska grupper; vedlevande (främst saprotrofer) respektive mykorrhizabildande svampar (Figur 16).

Vedlevande svampar

Majoriteten av vedsvamparna lever som nedbrytare (saprotrofer) och växer främst på liggande, död ved. Men runt 50 arter, som exempelvis talticka *Phellinus pini*, lever som parasiter och är specialiserade på att angripa levande (friska eller försvagade) träd. I levande träd utgör kärnveden ett viktigt substrat. Där kan flera parasitiska vedsvampar som t.ex. svavelticka *Laetiporus sulphureus* växa i flera decennier.

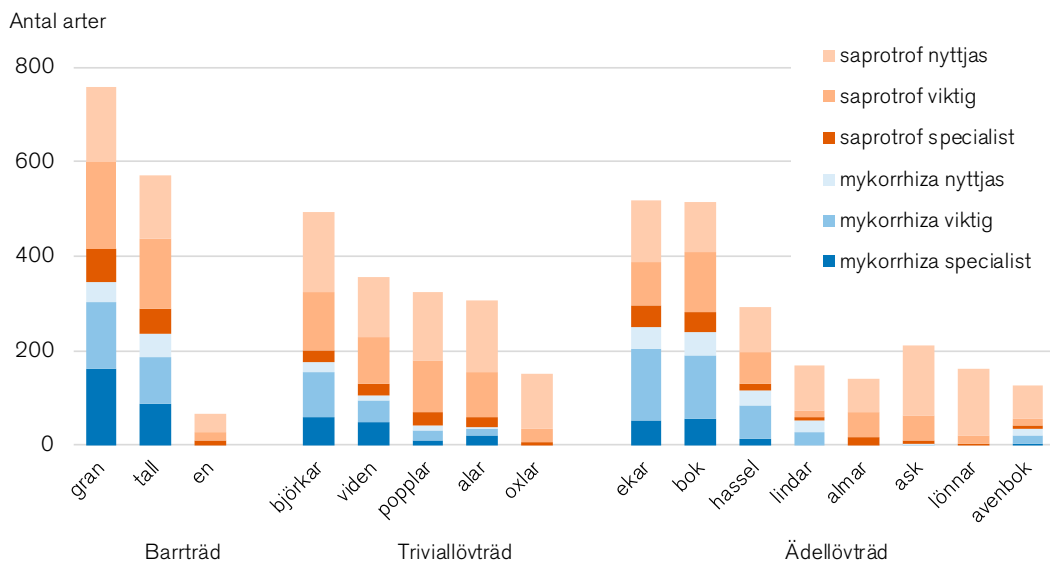
Drygt hälften av alla vedsvampar är knutna till lövved, en dryg fjärdedel till barrved och bara en liten del kan växa på

ved av både löv- och barrträd. Av våra trädslag har gran flest svamparter knutna till sig, följd av tall, björkar, ekar och bok (Figur 16). Barrträden har störst andel arter som är enbart knutna till dessa släkten. Lind har lägst andel värdspecifika arter.

Mykorrhizasvampar

Mykorrhizasymbiosen mellan svampar och träd (s.k. ektomykorrhiza) är ett ömsesidigt fördelaktigt förhållande, där svampen och trädet utbyter näringsämnen, sockerarter och vatten med varandra. Uppskattningsvis 90% av jordens drygt 300 000 kärlväxtarter bildar mykorrhiza med svampar (Smith & Read 2008). Ett träd kan växa i symbios med över 100 olika arter av mykorrhizasvampar, och dessutom med flera svampindivider av varje art (Beiler m.fl. 2010, Bahram m.fl. 2011). Ju äldre och större ett träd är, desto fler mykorrhizasymbioser kan det ha, och ett svampmycel (en svampindivid) kan vara förbundet med flera olika träd samtidigt (Beiler m.fl. 2010).

De flesta av våra vanliga svenska träd bildar ektomykorrhiza med svampar som producerar fruktkroppar och sporer på sex-



Figur 16. Gran, tall och de långlivade lövträden ek och bok har många och en hög andel mykorrhizasvampar medan övriga träd hyser en högre andel nedbrytande svampar. Storsvamparnas fördelning mellan ekologiska grupper och värdtaxa; antalet svamparter som är knutna till ett visst värdträdsfamilj samt svamparnas fördelning mellan mykorrhiza och nedbrytare (saprotrofer), rangordnade efter antalet värdberoende arter. '+1', den värdberoende arten förekommer på värdväxten (till minst 5%); '+2', värdväxten är viktig för den värdberoende arten; '+3', den värdberoende arten är monospecifik (specialist) på värdväxten, dvs. växten är helt avgörande för den värdberoende artens fortlevnad. Notera att "rikbarksträden" almar *Ulmus*, ask *Fraxinus* och lönnar *Acer* i princip saknar ektomykorrhiza-arter medan busken hassel *Corylus* har många olika värdberoende arter bland storsvamparna. Det verkar vidare finnas ett starkt samband ($R^2 = 81\%$; $p < 0,001$) mellan andelen associerade mykorrhiza-arter och antalet värdberoende arter (viktiga associationer, '+2') i stort, och därmed till hur vanlig en art är. Orsaken till detta är okänd. Avenbok *Carpinus* avviker genom att ha en hög andel mykorrhiza-arter men få värdberoende arter i övrigt. Kan det vara så att växter som associerar sig med mykorrhizasvampar (genom att sänka sin kemiska gard) för att få tillgång till mer näring och vatten under begränsade förhållanden samtidigt öppnar upp sig för nyttjande av fler andra värdberoende arter, eller är det tvärtom så att "flitig" mykorrhizabildning är en förutsättning för att en trädart ska kunna bli dominant?

uell väg. Ett exempel på ektohykorrhizabildande svampar är spindlingar i släktet *Cortinarius*, som med sina över 400 kända arter är det atrikaste svampsläktet i Sverige. Svampar som bildar andra typer av mykorrhiza – såsom arbuskulär mykorrhiza (ett relativt litet antal arter som finns bl.a. hos almar och ask) och ericoid mykorrhiza (hos många ljungväxter) – bildar sällan fruktkroppar och har asexuell reproduktion.

Lavar

Till skillnad från de övriga grupper som presenteras i denna publikation utgör lavarna inte en egen organismgrupp, eftersom varje lav är ett samhälle i vilket ett flertal organismer ingår. Hos stora blad- och busklavar ingår sannolikt ofta 1–3 basidiesvampar, en eller flera alger (nästan alltid grönalger) och/eller cyanobakterier, en mängd olika bakterier och en sporsäcksvamp (Spribile m.fl. 2016, Thor m.fl. 2017). Namnet på sporsäcksvampen är det som enligt definitionen också är namnet på laven. Relationen mellan de olika komponenterna, och vilken roll de har, är fortfarande praktiskt taget okänd. Globalt sett har lavar stor betydelse, då 8% av jordens markyta domineras av lavar. I skogar ansvarar de för basala ekosystemtjänster som att delta i näringsomsättningen och producera organiskt kväve, utgöra föda och skydd för många djurarter och reglera markfuktigheten (t.ex. Seaward 2008, Asplund & Wardle 2013). Av de omkring 2000 lavararter som är rapporterade från Skandinavien är omkring 900 epifyter (Spribile m.fl. 2008), dvs. omkring 45%. Övriga arter förekommer på sten eller på marken.

Lavar på bark

Många av lavarna är generalister och kan hittas på flera olika träarter. Oftast växer de direkt på bark, men de kan också växa på mossor, andra lavar eller fruktkroppar av svampar på



Varglav *Letharia vulpina* (NT) uppträder på gammal, torr, hård ved, främst tallved, i öppna lägen. Naturliga habitat utgörs av torrakor, högstubbar och rotvältor, främst i kanten av eller ute på myrar.
Foto: Veera Tuovinen

ett träd. Hur mellanartsvariationer mellan t.ex. olika lavar eller mellan lavar och mossor påverkar vilka arter som förekommer på ett träd är fortfarande dåligt studerat. Det som styr om man kan hitta en lavart på ett visst träd är sannolikt en eller flera av följande faktorer i kombination: (1) barkens pH, ålder, struktur och sammansättning; (2) solexponering (Färber m.fl. 2014); (3) markhistorik och skötsel; (4) hur frekvent barken betas av sniglar och snäckor; samt (5) om vatten finns i form av vätska eller gas (Gauslaa 2014). Lavar med grönalger förekommer där det är hög luftfuktighet, medan lavar med cyanobakterier förekommer där vatten finns som vätska (regndroppar eller rinnande vatten). Detta resulterar också i att höjden över marken kan spela en roll för om, och i så fall var, en art förekommer. Medan vissa arter bara växer vid markytan finns andra arter upp till ögonhöjd eller ännu högre upp. Fortfarande är dock lavfloran uppe i trädkronorna dåligt studerad. Många av arterna har alltså ett ganska brett spektrum vad gäller dessa fem faktorer. Ett flertal arter har dock ett snävt spektrum, även om det fortfarande i huvudsak är okänt exakt vilka faktorer som styr detta. Det kan resultera i att dessa arter bara förekommer på ett träslag, men även att de kanske bara förekommer i ett visst mikrohabitat på ett visst träslag, och då endast på träd av en viss ålder i ett visst lokalklimat i ett område med en viss skötselhistorik. Arter som är starkt knutna till mikrohabitat som endast finns på gamla träd, och/eller är spridningsbegränsade, är överrepresenterade bland rödlistade arter.

Generellt är halvöppna, produktiva skogar med hög luftfuktighet och lång trädkontinuitet mycket artrika. Det träslag som hyser flest lavararter är gran, men beroende på vilken typ av granskog det är, skiljer sig lavfloran dramatiskt. En tät granskogsplantage på en före detta åker i sydligaste Sverige kan praktiskt taget helt sakna lavar, medan en luckig granskog med lång trädkontinuitet och ett lokalklimat som resulterar i hög luftfuktighet kan hysa ett stort antal arter. Ädellövträden sticker också ut. Trots att dessa träslag är ovanliga finns en hög andel av Sveriges lavar på dem, och många av dem är rödlistade (Thor m.fl. 2010). Ett exempel är att totalt minst 33 arter förekommer främst på ask och/eller alm och riskerar att försvinna från Sverige p.g.a. almsjukan och askskottsjukan. Även sälg och asp hyser ett stort antal ovanliga eller rödlistade arter. Lokalklimatet och i vilken del av Sverige trädet står är avgörande för vilka arter som går att hitta.

Lavar på ved

Lavfloran på ved är avsevärt mindre studerad än den på bark, och fortfarande påträffas nästan varje år nya arter för Sverige. Omkring 5% av alla epifytiska lavar i Sverige är obligat knutna till död ved, och många fler kan ibland växa där. Ur ett naturvårdsperspektiv är det därför viktigt att ha kunskap om denna grupp av lavar. I ett historiskt perspektiv har volymen död ved i skogen minskat drastiskt i Sverige. Framför allt lavar knutna till speciella typer av ved har minskat sina populationer, och är därför rödlistade. Samtidigt är det en komplex grupp att arbeta med, eftersom många arter (numera) är ovanliga, vilket gör dem svåra att studera. Ved är också ett substrat som kan variera stort vad gäller t.ex. ålder, hårdhet, exponering, lutning, diameter, höjd över marken, närings-



Rödtandad hättmossa *Orthotrichum pulchellum* växer främst på bark av lövträd. Foto: Tomas Hallingbäck

innehåll och vattenhalt. Alla dessa variabler påverkar lavfloran. Hård och kådimpregnerad, gammal tallved (s.k. keloved) är numera ovanlig, men ett flertal lavar växer huvudsakligen på detta underlag (Santaniello m.fl. 2017). Dessutom är obligat vedlevande lavar i flera fall fortfarande dåligt kända taxonomiskt, och utbredningen hos många arter är ofullständigt känd (Spribille m.fl. 2008).

Mossor

Mossor har inga strikta preferenser för specifika trädslag som värdräd. Istället har trädslag med liknande barkkemi en likartad uppsättning av mossor. Förutom barkkemin är exponering och luftfuktighet samt luftkvalitet viktiga faktorer. På levande träd växer mossor uteslutande på barken. Rikligast förekommer de på lövträd i sydligaste delen av landet, där även flest arter finns. Längre norrut är mossor ovanliga på levande träd, medan mossor på död ved är något vanligare. Förutom en syd-nordgradient finns även skillnad mellan oceaniska och kontinentala områden. I områden med ett oceaniskt klimat kan träden vara helt täckta av mossor, nästan oavsett trädslag, medan mosspåväxten är sparsammare och artsammansättningen annorlunda i de kontinentala områdena. Exempel på en trädlevande mossa i kontinentala områden är aspfjädermossa *Neckera pennata* (VU).

På levande träd koloniserar mossor yttervävnaden (barken) på stammar och grenar, utan att ta vatten eller näring från trädets levande vävnader. Ett träd kan delas upp i trädskrona, kronbas, mittdel och stambas. En grupp mossarter föredrar att växa vid basen av trädets, medan andra växer på grenar och

kvistar i trädets krona. Grenar och kvistar kan ha en unik flora av arter som oftast är mer ljusälskande och torktåligare än de arter som växer på trädets baspartier. Ett exempel är rödtandad hättmossa *Orthotrichum pulchellum*, som växer på kvistar och grenar av främst fläder. Den horisontella zonerings påverkas av sol- och vindexponering. Floran och mängden av epifyter på trädens olika sidor skiljer sig åt beroende på rådande ljus-, fukt- och vindförhållanden.

I den lilla skalan utgör barksprickor en mer stabil livsmiljö för mossor än de utskjutande barkflagorna, som regelbundet faller av. Barksprickor – särskilt grova sådana – ger en skuggig, vindskyddad och fuktig mikromiljö som behåller fukt och damm (med näring och pH-höjande egenskaper). Sår på träden är positiva för somliga arter. Såren producerar sav, som oftast har ett högre pH än omgivande bark (Fritz m.fl. 2009). Aplar beskär vanligtvis, vilket skapar extra många sårytor som lämnar efter sig gynnsamma näringsbäddar och dessutom gör att mer ljus når in till trädstammen.

En tradition bland ekologer i Sverige har varit att dela in den epifytiska moss- och lavfloran i rikbarksarter och fattigbarksarter, vilket ganska väl speglar barkens pH (Du Rietz 1945). Rikbarksträd (ask, lönn och alm) brukar ha ett barkpH över 5 och fattigbarksträd (björk, rönn och gran) ett pH mellan 3 och 5 (Hallingbäck 1996).

Medelantalet epifytiska mossarter registrerade per trädart har visat sig främst bero på barkens pH (Bates m.fl. 2004, Hallingbäck 1996). Barkens surhet och näringsinnehåll verkar åtminstone delvis påverkas av markförhållandena (Bates 1992, Gustafsson & Eriksson 1995) samt av sura atmosfäriska föroreningar, som lätt kan överskrida barkens begränsade buf-

fertkapacitet (Farmer m.fl. 1991). Stoff och damm som fäster på trädens bark är en annan viktig faktor som gynnar somliga mossor men missgynnar andra (Bergström & Tweedie 1998). Detta gäller t.ex. träd som står i kanten av åkrar eller i alléer längs grusvägar.

Hos omkullfallna träd är det främst på barrträd man hittar mossor, och då mest på stammens murkna ved. Denna typ av flora kallas epixyler. På murken ved kan man finna flera rödlistade levermossor, t.ex. vedtrappmossa *Anastrophyllum helterianum*. Sedan trädet dött påbörjas ett antal fysiska förändringar av veden; förlust av bark, uppmjukning och slutligen upplösning av veden. Söderström (1988) delade in mossfloras utseende efter succession i fyra steg: 1) fakultativa epifyter som har följt med när trädet föll (mestadels lavar och tät fransmossa *Ptilidium pulcherrimum*); 2) tidiga epixyla (vedtrappmossa, cirkelmossa *Sanionia uncinata* samt bägarlavar i släktet *Cladonia*) som koloniserar trädet snart efter att det fallit medan veden fortfarande är hård; 3) sent epixyla arter (t.ex. grön sköldmossa *Buxbaumia viridis*, fingermossa *Lepidozia reptans*, nordgräsmossor i släktet *Sciuro-hypnum* och kvastmossa *Dicranum scoparium*), som lever på ruttnande ved samt; 4) vanliga markmossor, som tar vid när stocken börjar bli till humus.

Skalbaggar

Av de ca 4500 svenska skalbaggsarterna är 25% på ett eller annat sätt knutna till vedartade växter. Skalbaggsarter med trädanknytning omfattar såväl växtätare (på levande träd) som nedbrytare (i död ved), rovdjur, svampätare, parasitoider och inkviliner (arter som lever i bon av andra insekter). Skalbaggar- nas kopplingar till vedartade växter är därmed mångfacetterade.

Skalbaggar på icke vedartade växtdelar

Många skalbaggar – främst inom de stora familjerna bladbaggar (Chrysomelidae) och vivlar (Curculionidae) – lever av blad, knoppar eller frukter/frön på buskar och träd. Pollen och nektar nyttjas som födoresurs av många skalbaggar. Vanligen är nyttjandet inte begränsat till specifika växtarter, men blommande träd och buskar som hagtorn och fläder är – tillsam-

mans med örter som älggräs och flockblommiga växter – viktiga näringskällor för många skalbaggar med vedlevande larver.

Skalbaggar som lever av ved och bark

Vedlevande skalbaggar finns inom flera familjer, t.ex. trägnagare (Ptinidae), träborrare (Bostrichidae), praktbaggar (Buprestidae), långhorningar (Cerambycidae) och barkborrar (vivlar av underfamiljen Scolytinae). Ett fåtal arter angriper levande träd, och vid massförekomst kan några av dem (t.ex. granbarkborre *Ips typographus*) t.o.m. döda fullt friska träd. Det stora flertalet är dock nedbrytare i död ved; antingen i döda vedpartier eller grenar på levande träd, eller i helt döda träd och träddelar i olika stadier av nedbrytning.

Skalbaggar som lever av svamp

Det tycks som om nästan alla vedlevande skalbaggar är beroende av svampar, som hjälper till att bryta ned veden till något som är möjligt att ta upp näring ur. Svamparna är i sin tur ibland beroende av skalbaggar för spridning mellan lämpliga vedföremål. När veden är färsk är många av trädets försvarsmekanismer fortfarande aktiva, och då har trädslaget stor betydelse för vilka arter som kan nyttja den. Under nedbrytningen är i många fall typen av röta (och därmed typen av vedsvamp) betydligt viktigare än själva trädslaget. En del arter lever endast i vitrötad ved, där både lignin och hemicellulosa bryts ned av svampen. Andra förekommer uteslutande i brunrötad ved, där endast cellulosan bryts ned. Många arter som lever i starkt nedbruten ved kan därför nyttja både barr- och lövträdsved.

Många skalbaggsarter som äter svamp (fungivor) är mer eller mindre starkt trädanknutna. Hit hör arter som utvecklas i fruktkropparna av specifika vedlevande svampar, arter som lever av mycel i ved (eller av svampangripen ved, se ovan), arter som näringsnager direkt av svampfruktkroppen eller av svampsporerna och arter som lever av mögelsvampar. Arter som utvecklas i vedsvamp är ofta inte knutna till enskilda svamparter utan nyttjar flera arter inom samma svampsläkte (eller flera släkten). Dessutom är flera av de viktigaste värdsvamparna – t.ex. klibbticka *Fomitopsis pinicola* och fnöskticka *Fomes fomentarius* – inte strikt specifika med avseende på trädslag.



Svartoxe *Ceruchus chrysomelinus* (EN). Larvutvecklingen sker i gamla, grova lågor med god markkontakt och fuktig, starkt brunrötad ved. Främst i granlågor, men även i lågor av asp, al, ek och tall. Foto: Gillis Aronsson



Gäddnatebock *Donacia versicolore*. Larvutvecklingen sker under vattnet på olika arter av nate, främst gäddnate *Potamogeton natans*. Foto: Håkan Ljungberg



Aspidapion aeneum (en skalbagge i familjen spetsvivlar, Apionidae) har olika malvor *Malva* spp. och stockros *Alcea rosea* som värdväxter. Foto: Krister Hall

Vissa barkborrar lever av s.k. ambrosiasvampar, som de inympar i sina gångar under barken på träd. Hit hör bl.a. de splintborrar i släktet *Scolytus* som fungerar som spridningsvektorer för almsjukan.

Det är dåligt känt i vilken utsträckning skalbaggar som lever av marksvampars mycel kan vara strikt knutna till mykorrhizabildande svamparter (och därmed indirekt trädanknutna).

Vissa arter lever av slemsvampar, av vilka flera växer på död ved.

Skalbaggar som lever av eller med andra djur

Många rovlevande skalbaggar lever av andra insekter, som i sin tur är knutna till träd. Nyckelpigor (familj Coccinellidae) och grenlöpare i släktet *Dromius* lever av bladlöss, medan larvmördare i släktet *Calosoma* lever av fjärilslarver som äter på lövträdsblad. Många arter (t.ex. myrbaggar i släktet *Thanasimus*) är rovdjur som angriper andra vedlevande insekter, medan andra arter lever av de många insekter som utvecklas i vedsvampars fruktkroppar eller mycel.

En grupp skalbaggar är knuten till bon av sociala insekter, särskilt myror. En del av dem äter skräp och matrester, andra är snyltgäster som matas av sitt värdjur. De myror som ofta bygger bon i ved hyser ett antal skalbaggsarter, som därmed får en indirekt (mer eller mindre stark) koppling till träd. Ett antal arter lever i gångarna gjorda av andra vedlevande insekter; en del av dem är nedbrytare som äter gnagmjöl, svampmycel eller döda insektsrester, andra är rena rovdjur. Skalbaggar som (i egenskap av nedbrytare eller rovdjur) lever i fågelbon påträffas ofta i ihåliga träd.

Svårigheter med att beskriva skalbaggars trädslagsberoenden

Som framgår av beskrivningen ovan kan kopplingen mellan en viss skalbaggsart och ett visst trädslag ofta vara indirekt i ett eller flera led. För en skalbagge som exempelvis lever av insekter knutna till vedlevande svamp beror styrkan och specificiteten i kopplingen till ett visst trädslag på flera faktorer: specificiteten i skalbaggens val av bytesdjur, hur specifika bytesdjuren är i sin koppling till olika vedsvampar, och hur specifika dessa i sin tur är i sin koppling till trädslaget. Skalbaggar har dessutom fullständig metamorfos, vilket gör att larver och fullbildade skalbaggar ofta nyttjar helt olika födoslag.

Träd är dessutom – särskilt när de är gamla – strukturellt komplexa med många mikrohabitat. Ett exempel är hålträd, där hålligheten förutom ved (både levande och död, i olika stadier av nedbrytning) även innehåller s.k. mulm bestående av nedbrutna vedrester, multnande löv, döda insekter m.m. Ofta finns rester av både fågel- och myrbon i mulmen, som dessutom kan vara genomvävd av svampmycel. För många hålträdslevande skalbaggar kan det därför vara svårt att avgöra vad de egentligen lever av; vissa arters larver verkar t.ex. kunna äta både nedbruten ved och andra insekters larver.

Denna komplexitet gör – i kombination med kunskapsbrist – att skalbaggars beroenden av olika trädslag ofta är svåra att bedöma och kvantifiera. De klassningar av skalbaggars ekologi och värdväxtassociationer som används i denna rapport är en del av ett pågående projekt som syftar till att ta fram ekologiska beskrivningar av alla svenska skalbaggar (Ljungberg m.fl. in prep.), och de är därmed att betrakta som preliminära.



Almsnabbvinge *Satyrrium w-album* (NT) är främst knuten till skogsalm *Ulmus glabra* (CR), men kan undantagsvis även leva av lundalm *U. minor* (CR), och sannolikt också på den sällsynta vresalmen *U. laevis* (VU). Foto: Tomas Carlberg

Fjärilar

De flesta fjärilar är beroende av en eller flera värdväxter i larvstadiet. Arterna kan vara knutna till en, ett fåtal eller flera olika växtarter. Bland träden är det ekar, björkar, viden, prunusar (plommonsläktet), gran och tall som hyser flest arter. Flera buskar, ris och örter är också värdväxter för många fjärilar, exempelvis blåbär, odon, ljung, backtimjan, dvärgbjörk, fältmalört, gullris och slån. Fältmalört och backtimjan sticker ut genom att de flesta av fjärilarna som är knutna till dem är rödlistade. De växer i torra, öppna, sandiga eller grusiga, gärna kalkrika marker som torrbackar och hedar – miljöer som ofta hotas av igenväxning. Många rödlistade arter är också knutna till olika nejlikväxter i liknande miljöer.

På längre sikt kan även fjärilar med olika risväxter som värdväxter påverkas negativt, då virkesvolymerna ökar och marktäckande risväxter minskar i produktionsskogen. Senaste sammanställningen från Riksskogstaxeringen visar att täckningen av blåbärsris i produktionsskog minskade med drygt 20% mellan 1999 och 2011 (SLU 2017). Andra studier har visat att täckningen av flertalet risväxter minskar, särskilt i södra Sverige (Hedwall & Brunet 2016). Andra hot mot arter som lever på vedartade växter är trädskadegörare. Almsjukan och askskottsjukan har lett till att ett tiotal fjärilsarter knutna till dessa träd har bedömts som Nära hotade (NT).

Majoriteten av fjärilarna lever av växternas blad eller barr, men det finns också de som utnyttjar rötter, stammar, blom-

mor, frukter eller frön av sina värdväxter. Rotfjärilar (familjen Hepialidae), till exempel, lever på rötter av olika växter, och larverna i familjen glasvingar (Sesiidae) lever i värdväxternas rötter, stjälkar och stammar. Larver av flertalet nattfjärilar och ett par dagfjärilar lever av blomdelarna, och ett drygt hundratal arter (främst malar och vecklare) lever på sina värdväxters frön, frukter, nötter eller kottar. En del fjärils-larver är sociala och rör sig i grupp, t.ex. processionsspinnarna. Några arter (t.ex. dvärgbjörksspinnare *Eriogaster arbusculae*) spinner ett nät eller en spånad kring grenarna på sin värdväxt, där de är skyddade från angrepp av fåglar och parasiter när de inte äter. En del arter byter värdväxter under utvecklingens gång. Det gäller t.ex. asknätfjäril *Euphydryas maturna*, vars larver lever socialt på ask eller olvon fram till övervintringen, varefter de sprider ut sig och lever på lågväxta örter.

I Finland har dagfjärilar knutna till vedartade växter expanderat sin utbredning norrut mer än arter knutna till örter och gräs till följd av ett varmare klimat (Pöyry m.fl. 2009). Liknande resultat framkom i en analys av dagfjärilars och större nattfjärilars expansion norrut i Sverige mellan 1973 och 2010, där värdväxtgeneralister och skogslevande arter utökade sitt utbredningsområde snabbare än andra arter (Betzholtz m.fl. 2012). Expansionen av utbredningsområdet för värdväxtspecialister var större hos arter vars larver lever av kvävegynnade växter.



Asknätfjärilens *Euphydryas maturna* (EN) larver lever socialt i grupper om många hundra, från äggstadiet och fram till övervintringen i september. Enda värdväxter under denna utvecklingsfas är ask *Fraxinus excelsior* och olvon *Viburnum opulus*. Foto: Tomas Carlberg



Dvärgbjörksspinnare *Eriogaster arbusculae* (hona t.v., larv t.h.). Artens larver lever främst på dvärgbjörk *Betula nana*, men ofta även på hjortron *Rubus chamaemorus*, blåbär *Vaccinium myrtillus*, odon *V. uliginosum* och på olika viden, t.ex. lappvide *Salix lapponum*. Illustrationer: Karl Jilg



Öronstrit *Ledra aurita* lever främst av växtsafter från skogsek *Quercus robur*, men den kan även nyttja andra lövträd som hassel *Corylus avellana* och klibbal *Alnus glutinosa*. Förekommer främst på lavklädda trädstammar. Foto: Jonas Sandström

Halvvingar

Alla halvvingar (ordningen Hemiptera) har sugande mundelar och livnär sig av såväl växter som andra djur, även om växtätarna dominerar inom ordningen. Underordningarna växtlöss (Sternorrhyncha) och stritar (Auchenorrhyncha) är växtätare, medan den tredje underordningen skinnbaggar (Heteroptera), inkluderar både växt- och djurätare. De är ofta specialiserade på ett fåtal värdar, särskilt i nymfstadierna. Vissa arter, t.ex. inom familjen ängsskinnbaggar (Miridae), är dock mer gene-



Tallbarkstinkfly *Aradus cinnamomeus* är monofag på tall *Pinus sylvestris*. Lever under barkflagor och suger växtsaft till skillnad från många andra barkskinbaggar, som lever på trädlevande svampar. Illustration: Martin Holmer

rella och kan ibland leva på en blandad växt- och djurdiet. De flesta av arterna lever på levande växter, men inom familjen barkskinbaggar (Aradidae) finns arter som lever av svamp på döda träd. I Rödlista 2015 dominerar barkskinbaggar över de halvvingar som nyttjar vedartade värdväxter (7 av totalt 14 rödlistade arter).

Halvvingarna som ordning har exploaterat nästan alla delar av levande växter som föda, inklusive stjälkar, frön, frukter, rötter och gallbildningar. Ofta förekommer specialiseringar inom varje familj – till exempel nyttjar många arter i familjen fröskinnbaggar (Lygaeidae) frön. Växterna används också i andra syften, exempelvis kan barkspringor fungera som substrat för äggläggning och övervintring. Arterna kräver dessutom ofta särskilda abiotiska förhållanden, t.ex. blottad sand eller ett varmt mikroklimat.

Endast de två underordningarna skinnbaggar och stritar bedömdes i Rödlista 2015, så sammanställningen beaktar främst dessa grupper.

Alla drygt 400 arter av svenska stritar är växtätare, och deras värdväxter har bedömts för alla arter med känd biologi. Drygt hälften av stritarna är monofager på en värdväxt (art eller släkte). Stritar livnär sig främst på stråväxter såsom starrar, svinglar, rör, vass och tåg. Vedartade värdväxter utgörs huvudsakligen av lövträd – främst viden, ekar, asp, alar och björkar. Endast 2% av arterna har koppling till barrträd. Relativt få arter (<10%) är knutna till örter.

Av de drygt 600 svenska arterna av skinnbaggar är två tredjedelar växtätare, och alla arter med känd biologi har bedömts. Till skillnad från stritarna har många arter koppling

till vedartade växter, såväl barr- som lövträd. Viktiga vedartade värdar är tall, ekar, viden, gran, ljung, asp och björkar. Bland örterna finns många värdar i familjerna korgblommiga växter, ärtväxter och kransblommiga växter.

Den tredje stora underordningen, växtlös (Sternorhyncha), utgörs enbart av växtätare. Växtlösen har inte bedömts i rödlistningsarbetet, men värdväxtrelationer för mer än 400 av totalt 550 kända bladlusarter (överfamilj Aphidoidea) finns inlagda i Artfakta. Ungefär 25% av dem lever på vedartade växter, där gran, björkar, hägg, popplar och hagtorn är vanliga värdar. Bland örter är familjen korgblommiga växter rikt representerad (20% av alla bladlös har värdväxtrelationer till denna familj), företrädesvis malörter och röllikor. En tiondel av bladlösen lever på halvgräs (starrar) och gräs. För de övriga växtlusgrupperna – bladloppor, sköldlöss och mjöllöss (överfamilj Aleyrodoidea) har värdväxterna ännu inte datalagts.

Steklar

Steklar (ordning Hymenoptera) är en av de atrikaste insektsgrupperna, såväl i Sverige (ca 8500 arter) som i världen, och de uppvisar en stor mångfald av anpassningar och värdväxtval. Trots mångfalden har de fortfarande några saker gemensamt – behovet av boplats, proteiner och socker – och det är här värdväxterna spelar roll. Proteiner behövs för att larverna ska kunna utvecklas till fullbildade djur, medan nektar ger socker och utgör energikällan för larver såväl som vuxna.

De allra flesta steklarna är parasitsteklar (infraordning Parasitica) – det vill säga, de är parasitoider på andra djur.

”Boplatsen” är uppenbar; stekelns larv lever inuti eller utanpå den spindel eller insekt som därmed utgör mat åt den. Det förekommer dessutom parasitsteklar som är beroende av andra parasitsteklar, som i sin tur parasiterar en organism (inte sällan en växtätare). Således kan det finnas ett helt samhälle med arter som är direkt eller indirekt beroende av enskilda värdväxter i en näringskedja bestående av värdväxt–växtätare–parasitstekel–hyperparasitstekel och i sällsynta fall ytterligare en parasitstekel. Ibland går kedjan via en svamp som lever på eller tillsammans med ett träd; svampen förtärs av t.ex. fluglarver som parasiteras av en stekel. En annan vanlig kedja utgörs av värdväxt–växtätare–rovstekel, där den senare ofta är en grävstekel, geting eller myra. På det sättet tillgodoser parasitsteklarna och de rovlevande steklarna sina larvers behov av proteiner.

Ett intressant sätt att lösa proteinbehovet finns hos bina, som i stället för att förse sina larver med kött samlar proteinrikt pollen, som de lagrar upp i boet innan de lägger sitt ägg. Pollenet samlar de i blommor, där det också finns nektar – ett ”allt i ett”-arrangemang, helt enkelt. I blommorna får de göra sällskap med parasitsteklar, rovlevande steklar, guldsteklar, skalbaggar, flugor och fjärilar som är där enbart för att dricka nektar.

Bina är mer eller mindre nogräknade med vilket pollen de samlar, medan nektar kan tas från ett bredare spektrum av blommor. Såväl örter som buskar och träd nyttjas, och bland de vedartade växterna framstår ljungväxter, rosväxter och videväxter som särskilt viktiga. Ljungväxterna med ris som ljung, blåbär och lingon är särskilt viktiga i skogsbygder.



Andricus testaceipes (familj gallsteklar, Cynipidae) anlägger udda gallar vid basen av späda skogsek *Quercus robur*. Foto: Artur Larsson

Viden, som sälg och pilar, är särskilt viktiga på våren, när de slösar med nektar och pollen, då det finns få andra blommor. Rosväxterna omfattar såväl örter som buskar och träd. Där ingår inte bara rosor utan även många av våra bärbuskar och frukträd såsom körsbär, plommon, päron, äpple, hallon och björnbär. Dessa blir i första hand pollinerade av steklar som är där för att hämta nektar och pollen, och steklarna bidrar på så sätt starkt till fruktsättningen. Frukt är för övrigt inte bara en källa till socker för oss människor – under sensommar och höst, när blomningen avtar, blir fallfrukten en populär samlingsplats för getingar.

Sätten att förse sig med socker är många. Ytterligare en anpassning ser vi hos myrorna, som har för vana att ”mjölka” bladlös på den sockerhaltiga vätska de avger efter att ha sugit i sig saven från en växt. Myrorna kan ibland ses anordna stora vandringståg upp i träden för att mjölka bladlös som lever uppe i trädkronorna. Steklar och andra insekter samlas dessutom kring savande skador på träden, och några arter (t.ex. bälgeting) orsakar skador själva genom att gnaga i barken på kvistar.

En långt utvecklad anpassning finner vi hos familjen gallsteklar (Cynipidae) som utvecklat förmågan att manipulera sina värdväxter till att skapa så kallade gallar, dvs. utväxter av olika slag i vilka stekelns larv lever. Gallbildningen utgör såväl boplats som föda åt larven, och inte sällan utnyttjas gallen och dess larv även av andra steklar som är inhysingar eller parasiter. Särskilt framstår ekar som viktiga värdar, med många arter

som gör gallar på blad, knoppar, stammar eller rötter. Det finns också ett antal arter som utnyttjar gallbildningar på rosväxter (rosor, rubusar/plommonväxter och några örter).

Växtsteklar (underordning Symphyta) är direkt beroende av sina värdväxter, då de utgör föda för steklarnas larver. De flesta larver äter på barr eller blad från utsidan, men några (s.k. minerare) gör gångar inne i växtvävnaden och äter från insidan. Många arter inom underfamiljen Nematinae har förmågan att skapa gallar, i vilka larven lever. Gallerna anläggs på blad, knoppar eller kvistar hos viden. I stort sett alla svenska trädslag och många buskar tjänar som värdväxter för växtsteklar. Störst mångfald av arter är knutna till det som man uppfattar som ”vanliga” träd, dvs. björkar, alar, viden, asp, gran och tall. Även bland örter och enhjärtbladiga växter är ofta de stora växtgrupperna viktiga värdväxter, sett till antalet stekelarter, till exempel gräs och halvgräs samt rosväxter. Flera arter är också specialiserade på ormbunksväxter, en grupp som få arter annars utnyttjar.

En liten men intressant grupp bland växtsteklarna är familjerna vedsteklar (Siricidae) och halssteklar (Xiphydriidae), vars larver gräver gångar i död ved. Särskilt vedsteklarna har en fascinerande ekologi genom att honan vid äggläggningen planterar in lite mycel av en särskild svamp som hon bär med sig. Larven lever sedan av den svampangripna veden när den gräver sig fram i stammen. För ved- och halssteklar utgör barrträd och våra trivallövträd såsom björkar, asp och viden viktiga värdar.



Aspärta *Harmandiola tremulae* orsakar stora, röda gallar på asp *Populus tremula* men även på andra arter i familjen videväxter. Flera gallmyggearter i detta släkte orsakar liknande, men mindre gallar. Den orangefärgade larven lever i gallen, kryper sedan ut och övervintrar i marken som puppa; den vuxna myggan kläcks nästa år. Illustration: Martin Holmer



Almsavblomfluga *Brachyopa insensilis* förekommer i skogar, alléer och parker med gamla savande träd. Den har flera gånger påträffats vid savflöden på skogsalm *Ulmus glabra*, där hanen har svävat intill savflödet eller suttit i dess närhet. Vid ett tillfälle påträffades samtidigt en larv i savflödet. Flera av dessa almar har sedermera dött av almsjukan. Arten har också setts på bland annat savande ask *Fraxinus excelsior*, lundalm *Ulmus minor* och hästkastanj *Aesculus hippocastanum*. Foto: Krister Hall

Med boplats avses egentligen plats för uppfödning av larven. Larven får oftast klara sig själv efter att honan lagt ägget. Det är i stort sett bara myror, bin och getingar som gör några allvarliga försök att anlägga ett bo eller till och med ta hand om larverna. Bona anläggs ofta i marken, men en betydande del av arterna anlägger sina bon i ved eller andra växtdelar. Få steklar kan göra hål i hård ved, i stället utnyttjar de hålen efter andra insekter som grävt gångarna. Även ihåliga eller mörghylla stjälkar och stammar används, såsom hallon, trädkvistar, kraftiga örter och gräs. Framför allt är det bin och andra gaddsteklar som nyttjar sådana boplatser. I samtliga fall krävs att veden och växterna får stå kvar i naturen även efter sin död, och all bortstädning av sådant material utgör ett problem för dessa arter.

Tvåvingar

Ordningen tvåvingar (Diptera) omfattar drygt 8 000 arter i Sverige och uppvisar en stor variation i fråga om levnadssätt och associationer till växter. Inom gruppen finns växtätare, saprofager (som livnär sig av dött organiskt material), pollinatörer, predatorer och gallbildare, vilka har olika kopplingar till växter. I denna sammanställning berörs främst växtätare och saprofager med association till vedartade värdväxter, medan pollinatörer och predatorer har haft lägre prioritet. Likaså är de arter som är bedömda i samband med arbetet med Rödista 2015 (drygt 20%) prioriterade.

De familjer som har bedömts med avseende på värdväxtrationer är samtliga blomflugor (Syrphidae), delar av familjen gallmyggor (Cecidiomyiidae) samt en mindre andel av minerarflugor (Agromyzidae), daggflugor (Drosophilidae), storharkrankar (Tipulidae), träflugor (Clusiidae) med flera mindre familjer. Totalt har värdväxter bedömts för drygt 300 arter, men det verkliga antalet är säkert betydligt större, då 10–20% av tvåvingarna bedöms vara växtätare. De stora familjerna med växtätare är gallmyggor, minerarflugor och borrflugor (Tephretidae), med totalt drygt 1 000 arter i Sverige. Gallmyggorna omfattar en hög andel monofaga växtätare, som ett resultat av deras speciella anpassning som gallbildare. Av blomflugorna är 20% (ca 90 arter) associerade med värdväxter, då deras larver antingen är växtätare, lever som saprofager i savflöden eller är predatorer på bladlöss på specifika växter. Bland daggflugorna förekommer arter vars larver lever i frukter. Träflugornas larver lever ofta som saprofager i död ved.

Bland de bedömda arterna är nog kopplingarna till de vedartade växterna mest representativa. Här dominerar lövträden (85%) över barrträden (15%). Det är främst viden som framträder bland lövträden, på grund av gallmyggornas förkärlek för detta släkte. Andra lövträd som är frekventa är bok, björkar, almar och rosväxter. Bland barrträden är associationer med tall vanligare än med gran.



Galler av gallkvalstret hägghorn *Phyllocoptes eupadi* på hägg *Prunus padus*. Arten är monofag på släktet *Prunus*. Bestämning av gallkvalster från gallbildning kan dock vara osäker. Foto: Jonas Sandström



Barrhoppspindel *Dendryphantes rudis*. Rovdjur som uppehåller sig främst på tall, mer sällan på gran och en. Spinner inget nät men gör en vit bosäck mellan barren. Illustration: Mattias Starkenberg

Spindeldjur

Spindeldjuren (klass Arachnida) i Sverige är uppdelade på de tre ordningarna spindlar (Aranea), lockespindlar (Opiliones) och klokrypare (Pseudoscorpiones) samt underklassen kvalster (Acari). De tre förstnämnda är främst predatorer, medan vissa kvalster är växtätare.

Spindlar som spinner nät är beroende av strukturer där nätet kan fästas. Strukturerna är ofta växter i form av grenar, löv, grässtrån eller blomställningar. Även spindlar som jagar utan nät är beroende av växter när de söker föda. Växterna nyttjas även till konstruktion av skydd för avkomman, eller som skyddade viloplats för den vuxna spindeln.

Trots att spindlar ofta nyttjar växter som substrat är de sällan värdspecifika. När det gäller de vedartade växterna finns det spindelarter som huvudsakligen förekommer på barrträd; exempelvis hoppspindlarna i släktet *Dendryphantes*, ruterspindel *Araneus sturmi* och granbaldakinspindel *Pityohyphantes phrygianus*. Andra arter förekommer på lövträd, exempelvis gurkspindlar i släktet *Araniella* och kvistkrabbspindel *Pistius truncatus*. Ett flertal arter (t.ex. flera snabbblöpare i släktet *Philodromus*) är också beroende av bark; såväl levande bark som utrymmet under lös bark på döda träd. Dock tycks få av de barklevande arterna vara särskild värdspecifika, de verkar vara mer beroende av barkens struktur.

Gräs nyttjas av flera arter inom familjen säckspindlar (Clubionidae) som bygger intrikata äggkokonger i gräsblad, och



Skäggmes *Panurus biarmicus* (NT) är helt beroende av bladvass *Phragmites australis* för sin existens. Foto: Johan Carlberg

vippoppsspindel *Sittiflor floricola* bebor vassens blomställningar. Blomställningar är ofta populära reträttplatser för nätbyggande spindlar. Sävrens blommor utnyttjas på detta sätt av vasshjulspindel *Larinioides cornutus*, och ljungkardarspindel *Dictyna arundinacea* gömmer sig gärna i torra blomställningar.

Mossor är annars en växtgrupp som hyser en relativt rik spindelfauna. Många arter – exempelvis klotspindlar i släktet *Robertus* – söker skydd i mossa, men det är mindre känt om de är strikt bundna till särskilda mossarter.

Klokrypare är en relativt liten ordning, med en hög andel arter som lever som predatorer. De har ofta starka band till träd, såväl levande som döda. De förekommer i håligheter och under lös bark av i första hand ek, tall, lind och bok. Vissa arter lever i fågelbon.

Bland kvalster finns en stor diversitet i fråga om levnadssätt. Många lever som predatorer i jord/förna, andra är limniska, och vissa är parasiter. Familjen gallkvalster (Eriophyidae) är utpräglade växtätare. Många av dem bildar galler på lövträd – ofta lönn och hägg – medan endast ett fåtal arter tycks nyttja barrträd. Ungefär hälften av gallkvalstrens värdväxtassocieringar har datalagts.

Fåglar

För fåglar har växterna i första hand tre funktioner: som strukturer, föda och källor/substrat för animalisk föda. Träd, buskar och vass bidrar till att skydda bon och göra dem mer

svårupptäckta och svåråtkomliga för rovdjur. Grövre trädstammar erbjuder också håligheter för hålhäckande arter. Vissa arter föredrar täta granar för att gömma boet, medan andra (särskilt stora rovfåglar som kungsörn, havsörn och fiskgjuse) kräver en vid och kraftig krona för att boet ska hållas uppe. Då blir det främst tall som utnyttjas. Generellt är det dock trädets form snarare än trädslaget som avgör: en nötskrika eller taltrast kanske oftast häckar i granar, men egentligen är det ett tätvuxet boträd de är ute efter. På samma sätt kan vi anta att våra rovfåglar kanske lika gärna hade använt kraftiga ekar att bygga bon i, om dessa varit vanliga i landskapet. Åtminstone fem arter – rördrom, brun kärnhök, vassångare, trastsångare och skäggmes – är direkt beroende av större bälten med vass, men även ett flertal andra arter förekommer ofta i eller i anslutning till vassområden.

När det gäller träd som föda finns det fröätare, som ofta både äter och sprider arter. Även här är flest arter kopplade till tall och gran, men även träd som har stora nötter, ollon eller bär (t.ex. ek, bok, rönn och hassel) har flera arter knutna till sig. Även örter och gräs är viktiga för fröätare som t.ex. finkar och sparvar, särskilt under hösten och vintern. Det finns också fåglar som betar – exempelvis tjädern, som äter en hel del blåbär under sommaren, medan tallbarr dominerar vinterdieten.

För andra fåglar utgör växterna substratet för deras föda (främst insekter och deras larver). Ett exempel är hackspettarna, som är specialiserade på att söka insektslarver under bark. Den vitryggiga hackspetten har t.ex. stora krav på samman-



Bändelkorsnäbben *Loxia bifasciata* använder liksom andra korsnäbbar sin speciellt utformade näbb till att plocka frön ur kottar. Bändelkorsnäbben är specialiserad på lärkträdens frön, men den äter även frön från andra barrträd, här blågran *Picea pungens*. Foto: Tomas Carlberg

hängande områden med grova lövträd (främst asp och björk) med mycket död ved. Den döda veden utgör substrat för stora insektslarver och skapar därmed en livsmiljö där den vitryggiga hackspetten blir konkurrenskraftig. Egentligen skulle man kunna säga att de flesta insektsätande fåglar nyttjar växter sekundärt. Växterna skapar livsmiljöer för insekterna, och blir därigenom födosökmiljöer för fåglarna.

Däggdjur

Kärlväxterna bidrar främst med föda och strukturer till däggdjuren samt sekundärt med livsmiljöer för deras bytesdjur.

När det gäller växter som föda finns det frö- och fruktätare (t.ex. hasselmus och ekorre) som främst är specialiserade på vedartade växters frön (bl.a. hasselnötter, ekollon, hallon och rönnbär), medan andra möss och sorkar specialiserar sig mer på gräsfrön. Det finns också större djur (t.ex. brunbjörn) som ofta är beroende av blåbär för att bygga upp ett tillräckligt fettlager inför vintern. Vildsvinet å andra sidan har en reproduktiv plasticitet som är anpassad till de mer eller mindre oregelbundna ollonåren hos bok och ek (Bieber & Ruf 2005).

Det finns också många arter som betar såväl vedartade växter som gräs och örter. Skott och knoppar från vedartade växter äts ofta av harar och hjortdjur. Undantaget är renen, som i och för sig tämjts, men som är en utpräglad lavätare i både vilt

och tamt tillstånd. Bland gräsätarna hittar vi de flesta rena vegetarianerna, och till och med björnen äter av det första gräset på våren. Hit hör också många sorkar, och bland hjortarna är den införda dovhjorten den mest utpräglade gräsätaren. Bark är en viktig resurs för många arter under vintern. Detta gäller i synnerhet för bäver, men även harar äter gärna fällda aspar, sorkar gnager ofta i sig barken från späda lövträd, och kronhjorten repar gärna i sig granbark. Inget däggdjur är dock exklusivt beroende av ett enskilt kärlväxtsläkte.

Övriga organismgrupper

Utöver de ovan redovisade organismgrupperna finns det ett antal arter i andra grupper som är beroende av kärlväxter som värdar: exempelvis andra kärlväxtarter och hoppkrävtvingar m.fl. Dessa grupper är bedömda men redovisas inte separat.

Den största gruppen bland de bedömda utgörs av kärlväxter som är parasitiska (saknar klorofyll) eller halvparasitiska (har klorofyll). Dessa representeras främst av ett 30-tal rotparasiter i familjen snyltrotsväxter (Orobanchaceae). Bland dessa finns de helparasitiska snyltrötterna *Orobanche* (åtta bofasta arter i södra Sverige, av vilka fyra bedöms som spontana och är sällsynta samt rödlistade), vilka är mer eller mindre specialiserade på enstaka arter eller släkten av örter och vedartade växter. I samma familj finns också vätteros *Lathraea squamaria*



Skogslämmel *Myopus schisticolor*. Mossor är den dominerande födan, men den äter även gräs, fräkenväxter och blad av lingon, annat bär-
ris och vide. Foto: Stefan Oscarsson/N

som parasiterar på främst hassel och klibbal, samt de halvparasitiska arterna i släktena ögontröster *Euphrasia*, kovaller *Melampyrum*, skallror *Rhinanthus*, spiror *Pedicularis*, rödtoppor *Odontites* samt svarthö *Bartsia alpina*, vilka alla är fotosyntetiserande men även snyltar näring från ett stort antal andra växter. Även snärjor *Cuscuta* (två bofasta arter i landet) parasiterar på stammar och grenar. I varmare delar av världen utgör snärjorna svåra parasiter på vissa odlade grödor. Den kanske mest välkända halvparasitiska växtarten är nog annars mistel *Viscum album* som lever på träd; i Sverige främst lindar, lönnar och aplar men även exempelvis popplar och hagtornar. Mistelns bär utgör i sin tur föda för övervintrande dubbeltrastar, som därmed hjälper till med fröspridningen. Dubbeltrastens vetenskapliga och engelska namn, *Turdus viscivorus* respektive Mistletoe Thrush, anspelar på detta förhållande.

En annan stor grupp bland de bedömda utgör ordningen hoppvätvingar med två underordningar. Underordningen gräshoppor är i regel växtätare som har ett relativt brett värdväxtspektrum med förkärlek för gräs. Underordningen långhornsrätvingar, som består av syrsor och vårtbitare, är främst predatorer, men även växter ingår i födan. En del sländor, blötdjur och kräftdjur är klassade som värdväxtberoende.

Slutligen finns en rad värdväxtberoende grupper som inte klassats ännu, t.ex. nematoder, bladlöss, tripsar och vissa familjer av tvåvingar.



Vätters *Lathraea squamaria* parasiterar främst på hassel *Corylus avellana* men även på klibbal *Alnus glutinosa* och asp *Populus tremula*. Foto: Sebastian Sundberg

Sammanfattande diskussion

De flesta träd och större buskar är viktiga för en stor mängd andra organismer, och vissa av dem utmärker sig som särskilt betydelsefulla. De utgör föda, partners i symbiotiska relationer, substrat, boplatser eller gömställen. Att dessa grupper är viktiga som värdar beror sannolikt på att de är stora och erbjuder en mängd olika mikrohabitat samt att de är långlivade på en bestämd plats och alltså förutsägbara i tiden. Hos några långlivade träd, som skogsek och tall, kan åldern som levande träd dessutom ofta matchas av antalet år som död ved, och hos gamla träd finns både levande och döda strukturer samtidigt. Att de har olika delar (krona, bark, ved, rötter) av olika dimensioner, sammansättning, nedbrytningsgrad och gradienter i mikroklimat innebär att de kan erbjuda många olika strukturer (se t.ex. De Jong m.fl. 2004). Att det finns många primärt värdberoende arter leder i sin tur till sekundära beroenden genom interaktioner mellan arterna som predation, parasitism, nedbrytning och symbios. Ett exempel är fnöskticka *Fomes fomentarius*, som växer på de flesta lövträdsarter, särskilt på björkar. Fnösktickans långlivade fruktkroppar fungerar som ett eget samhälle med över 100 associerade arter av insekter och andra svampar, varav ett 50-tal är mer eller mindre specialiserade (Jonsell & Nordlander 2004). Det finns även ett starkt samband mellan vedartade växters abundans och i vilken utsträckning de nyttjas som värdar för värdberoende arter, dvs. det är viktigt att värdarna är förutsägbara även i rummet. Att värdväxten är allmänt förekommande och finns i stor mängd ökar sannolikt de värdberoende arternas möjligheter att sprida sig och bli talrika. Dessutom har Sverige en artfattig träd- och buskflora jämfört med de flesta andra delar av världen. Detta kan ha selekterat fram en preferens för, och ett beroende av, just dessa relativt talrika värdväxter. Dock finns det ett mörkertal genom att vi inte alltid vet vilken värd som nyttjas, och i vilken utsträckning, av många sällsynta värdberoende arter.

Invasiva trädskadegörare

Nya trädskadegörare, ibland i kombination med avverkningar och bristande förvaltning/skötsel, leder till både förhöjd dödlighet och minskad återväxt av viktiga värdträd på våra trädbärande marker. När populationer av riktigt gamla träd minskar får det allvarliga konsekvenser för ekosystemets integritet och biologiska mångfald (Ellison m.fl. 2005). Det uppstår ofta långvariga flaskhalsar i tid och rum innan populationer av resistenta träd har möjlighet att återhämta sig, om resistens överhuvudtaget finns eller kan utvecklas bland de inhemska populationerna. Under förloppet kan dessutom andra trädarter ta över lediga livsutrymmen, med ibland oanade kaskad-effekter. När nya trädskadegörare sprider sig i Sverige påverkar det således inte bara träden i sig utan också de organismer som lever på och av träden.

För de 106 arter som är specialiserade på ask och/eller almar är situationen ytterst allvarlig. En studie från Gotland

visar exempelvis att en tredjedel av de asklevande lavarna är i riskzonen för lokala utdöenden till följd av askskottsjukans framfart och minskade populationer av ask (Jönsson & Thor 2012). Resultatet i den här rapporten pekar på att skogslönnen kan komma att få större betydelse för många arter som är beroende av ask och almar i Sverige, då dessa tre trädsläkten har flest gemensamma värdberoende arter (Figur 5). Liknande resultat har erhållits i en brittisk studie, där tysklönn *Acer pseudoplatanus* och ekar (skogsek och bergsek) identifierades som de mest passande ersättningsträden för biologisk mångfald som är beroende av ask (Mitchell m.fl. 2016). Studien visade dessutom att tysklönn delar viktiga ekosystemfunktioner (kemi i förna och mark) med ask, till skillnad från ekarna. Det bör understrykas att vår svenska skogslönn inte testades i studien, eftersom den är införd och hittades som förvildad först 1905 i Storbritannien. Tysklönnen är också införd i Storbritannien, men den är naturaliserad där sedan 1632 (BSBI 2018). Det återstår att se i vilken utsträckning som resistenta askpopulationer kommer att utvecklas samt om lönnen kommer att ta över livsutrymmet efter almar och ask (Hyttborn m.fl. 2017).

För att minska risken för förlust av viktiga värdträd och samutdöenden krävs ett fortsatt arbete inom många olika områden. Tillämpbar svensk lagstiftning inom skogsvårdslagen (1979:429), skogsvårdsförordningen (1993:1096), växtskyddslagen (1972:318) och förordningen om växtskydd (2006:817) samt myndigheternas föreskrifter och allmänna råd för hanteringen av nya trädskadegörare behöver förstärkas, då det finns många gråzoner kring vem som har ansvar för bekämpningen och hur den ska ske (Skogsstyrelsen 2012). Även internationellt har det varit svårt att få upp frågor rörande såväl invasiva arter och trädskadegörare (Mackay m.fl. 2017) som särskilt skyddsvärda träd (Lindenmayer m.fl. 2014) på den politiska agendan. EU:s förordning 1143/2014 syftar dock till att ta itu med problem rörande förebyggande och hantering av introduktion och spridning av invasiva främmande arter på ett mer övergripande sätt. Det är viktigt att det finns en bred beredskap i samhället (lagstiftning, ansvarsfördelning och resurser) för att snabbt ta fram kunskap om och åtgärdsplaner för nya invasiva värdväxtskadegörare. Pågående skadeutbrott behöver också följas upp kontinuerligt och långsiktigt.

För att undvika samutdöenden bör man 1) motverka att nya invasiva trädskadegörare kommer in i landet, 2) bekämpa och begränsa skadeutbrotten om och när det är möjligt (som med almsjukan på Gotland), 3) anpassa skötseln efter rådande kunskapsläge och 4) att inom Sverige eller i samarbete med andra länder arbeta med att ta fram resistenta genotyper av trädarten.

Den rekommenderade skötseln vid ett skadeutbrott är beroende av trädskadegörarnas karaktär (t.ex. utbredning, spridning och andelen angripna träd) men också av markförhållanden, trädslagsblandning och beståndsålder (Skovsgaard m.fl. 2017). När det gäller askskottsjukan rekommenderas det

att friska träd och träd med mindre sjukdomssymptom (av alla åldrar) får stå kvar, så att de förhoppningsvis kan sprida resistent avkomma i framtiden (Pautasso m.fl. 2013, Skovsgaard m.fl. 2017). I skyddsvärda skogar med höga naturvärden kan det vara fördelaktigt att låta den naturliga successionen ha sin gång. Scenarion för skötsel har visat att starkt värdberoende arter gynnas av att man inte avverkar sjuka askar (Mitchell m.fl. 2014).

Generellt finns det två förhållningssätt om en invasiv art från ett område utanför Sverige etablerar sig här och börjar ställa till med skada. Antingen gör man ingenting ("låter naturen ha sin gång"), eller också beslutar man sig för att aktivt bekämpa arten. Hur man i så fall väljer att gå tillväga skiljer sig förstås från art till art. Sannolikt står vi inför scenariot att allt fler arter kommer att sprida sig till Sverige på grund av klimatförändringar och internationell handel. Dessa arter kan potentiellt orsaka mycket stora ekonomiska förluster för t.ex. jord- och skogsbruket, samtidigt som de kan vålla oersättliga skador på kulturella och biologiska värden. Det är fundamentalt att ansvariga myndigheter har resurser och en organisatorisk beredskap för att bekämpa de invasiva arter som nu finns i Sverige liksom de som kommer att ta sig till Sverige i framtiden. För att kostnadseffektivt bekämpa invasiva arter krävs att det snabbt går att komma igång med långsiktiga och relevanta åtgärder. I vissa fall kommer de invasiva arterna kanske ändå aldrig att helt försvinna, men bekämpningen kan få ned populationsstorlekarna på en så låg nivå att de inte ställer till med allvarlig skada. Till den senare kategorin hör t.ex. almsjukan på Gotland.

Åtgärder och hänsyn

Antalet stora och gamla träd har minskat kraftigt och fortsätter att minska i stora delar av världen till följd av rationellt skogsbruk och andra former av exploatering (Lindenmayer m.fl. 2014). Gamla, grova träd som bärare av biologisk mångfald har lyfts i åtgärdsprogrammet för särskilt skyddsvärda träd i kulturlandskapet 2004–2008 (Höjer & Hultengren 2004), vilket sedan reviderades och förlängdes som åtgärdsprogram för särskilt skyddsvärda träd under åren 2012–2016 (Höjer 2012). Åtgärdsprogrammet förväntades gynna minst 400 rödlistade arter. Särskilt skyddsvärda träd, oavsett om de är levande eller döda, utgörs av 1) Jätteträd (diameter >1 m); 2) Mycket gamla träd (>140 eller >200 år, beroende på trädslag); och 3) Grova hålträd (diameter >40 cm). Data om dessa särskilt utpekade träd lagras i Trädportalen (<https://www.tradportalen.se/>), där det 2018-05-15 fanns uppgifter om 579 940 träd. Trädportalen öppnade i november 2008 och drivs av ArtDatabanken, SLU, på uppdrag av Naturvårdsverket. En hög andel av Sveriges fler än 1500 naturminnen utgörs av jätteträd (Naturvårdsverket 2018b). I brist på riktigt gamla, grova träd med viktiga strukturer kan veteranisering av yngre träd vara ett alternativ. Veteranisering av skogsekar har testats vetenskapligt i större skala i Sverige, England och Norge sedan 2012 (Hedin m.fl. 2018).

Brynmiljöer är artrika med avseende på vedväxter, ädellövträd och buskar. Genom att de dessutom ofta är solbelysta och



Pluggad stubbe av lundalm *Ulmus minor* (CR) på Gotland. Pluggningen med rör fyllda med bekämpningsmedel resulterar i att stubben snabbt dör och då inte längre är intressant för de skalbaggar som sprider almsjukan. Foto: Karin Wågström

varma har de en potential att hysa många värdberoende arter, då många insektsarter är värmegynnade. Resultaten i denna rapport indikerar också att blandskogar med träd och buskar av olika åldrar, samt artrika betesmarker med snår av buskar och enstaka äldre träd, bör kunna hysa många värdberoende arter.

Genom att nyttja skogens resurser på andra sätt än genom det idag förhärskande trakthyggesbruket (Engelmark 2018) kan en mer artrik träd-, busk- och örtflora samt flerskiktade och olikåldriga skogar gynnas – och därmed också många av de värdberoende organismerna. En hög artrikedom ger dessutom skogsekosystemen en större motståndskraft mot klimatförändringar och andra kraftiga störningar och katastrofer (Peterson m.fl. 1998).

Träd och andra långlivade vedväxter har förmågan att hysa en stor biologisk mångfald, och då är ändå bara arter med någorlunda snäva preferenser medtagna här. De breda generalisterna – varav många är pollinatörer – ingår inte i någon större utsträckning i denna rapportens analyser.

Den här rapporten visar att om vi inte bekämpar invasiva arter som kan angripa vedartade växter i Sverige kommer det att få drastiska konsekvenser för resten av den biologiska mångfalden. Även om de flesta av oss vuxna har slutat klättra i träd är det aldrig för sent att bli trädkramare. Träden är värdar för en mycket stor del av vår biologiska mångfald – de är väl värda en kram!

Referenser

- Adams, J.M. & Woodward, F.I. 1989. Patterns in tree species richness as a test of the glacial extinction hypothesis. *Nature* 339: 699–701.
- Andersson, M. & Niklasson, M. 2004. Rekordgammal tall på Hornslandet i Hälsingland. *Svensk Botanisk Tidskrift* 98: 333–338.
- ArtDatabanken 2015. Rödlistade arter i Sverige 2015. ArtDatabanken, SLU.
- Asplund, J. & Wardle, D.A. 2013. The impact of secondary compounds and functional characteristics on lichen palatability and decomposition. *Journal of Ecology* 101: 689–700.
- Bahram, M., Pölme, S., Kõljalg, U. & Tedersoo, L. 2011. A single European aspen (*Populus tremula*) tree individual may potentially harbour dozens of *Cenococcum geophilum* ITS genotypes and hundreds of species of ectomycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology* 75: 313–320.
- Bates, J.W. 1992. Mineral nutrition acquisition and retention by bryophytes. *Journal of Bryology* 17: 223–240.
- Bates, J.W., Roy, D.B. & Preston, C.D. 2004. Occurrence of epiphytic bryophytes in a 'tetrad' transect across southern Britain. 2. Analysis and modelling of epiphyte–environment relationships. *Journal of Bryology* 26: 181–197.
- Beiler, K.J., Durall, D.M., Simard, S.W., Maxwell, S.A. & Kretzer, A.M. 2010. Architecture of the wood-wide web: *Rhizopogon* spp. genets link multiple Douglas-fir cohorts. *New Phytologist* 185: 543–553.
- Bengtsson, V. 2016. Askskottsjuke. Hur mår våra skyddsvärda askar? Länsstyrelsen i Västra Götalands län, Naturavdelningen, Rapport 2016:28.
- Bergström, D.M. & Tweedie, C.E. 1998. A conceptual model for integration studies of epiphytes: nitrogen utilisation, a case study. *Australian Journal of Botany* 46: 273–280.
- Bernays, E.S. & Chapman, R.F. 1994. Host-plant selection by phytophagous insects. Chapman & Hall.
- Betzholtz, P.-E., Pettersson, L.B., Ryrholm, N. & Franzén, M. 2013. With that diet, you will go far: trait-based analysis reveals a link between rapid range expansion and a nitrogen-favoured diet. *Proceedings of the Royal Society B* 280: 20122305.
- Bieber, C. & Ruf, T. 2005. Population dynamics in wild boar *Sus scrofa*: ecology, elasticity of growth rate and implications for the management of pulsed resource consumers. *Journal of Applied Ecology* 42: 1203–1213.
- Bjelke, U., Boberg, J., Oliva, J., Tattersdill, K. & McKie, B.G. 2016. Dieback of riparian alder caused by the *Phytophthora alni* complex: projected consequences for stream ecosystems. *Freshwater Biology* 61: 565–579.
- Brower, L.P. 1958. Bird predation and foodplant specificity in closely related procrystic insects. *American Naturalist* 92: 183–187.
- BSBI 2018. Online atlas of the British and Irish flora. <http://www.brc.ac.uk/plantatlas/> [uttag 2018-09-30]
- Bödeker, I.T.M., Lindahl, B.D., Olson, Å. & Clemmensen, K.E. 2016. Mycorrhizal and saprotrophic fungal guilds compete for the same organic substrates but affect decomposition differently. *Functional Ecology* 30: 1967–1978.
- CABI. 2018a. *Ophiostoma novo-ulmi* (Dutch elm disease). Invasive species compendium datasheet. Last modified 03 January 2018. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/37594>
- CABI. 2018b. *Ophiostoma ulmi* (Dutch elm disease). Invasive species compendium datasheet. Last modified 27 March 2018. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/12165>
- Colautti, R.I. & MacIsaac, H.J. 2004. A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions* 10: 135–141.
- De Jong, J., Dahlberg, A. & Stokland, J.N. 2004. Död ved i skogen. Hur mycket behövs för att bevara den biologiska mångfalden? *Svensk Botanisk Tidskrift* 98: 278–297.
- Du Rietz, G.E. 1945. Om fattigbark- och rikbarksamhällen. *Svensk Botanisk Tidskrift* 39: 147–150.
- Ehnström, B. & Holmer, M. 2010. Sälg – livets viktigaste frukost. Centrum för biologisk mångfald, SLU, Uppsala.
- Ehnström, B. & Holmer, M. 2012. Asp: darrar min asp, myllrar min värld. Centrum för biologisk mångfald, SLU, Uppsala.
- Ehnström, B. & Holmer, M. 2015. Björk – svart på vitt om myllrande mångfald. Centrum för biologisk mångfald, SLU, Uppsala.
- Ehnström, B. & Holmer, M. 2017. Tall – en tallrik biologisk mångfald. Centrum för biologisk mångfald, SLU, Uppsala.
- Elkington, T.T. 1968. Introgressive hybridization between *Betula nana* L. and *B. pubescens* Ehrh. in North-west Iceland. *New Phytologist* 67: 109–118.
- Ellison, A.M., Bank, M.S., Clinton, B.D., Colburn, E.A., Elliott, K., Ford, C.R., Foster, D.R., Kloeppel, B.D., Knoepp, J.D., Lovett, G.M., Mohan, J., Orwig, D.A., Rodenhouse, N.L., Sobczak, W.V., Stinson, K.A., Stone, J.K., Swan, C.M., Thompson, J., Von Holle, B. & Webster, J.R. 2005. Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3: 479–486.
- Engelmark, O. 2018. En skog av möjligheter. Carlssons, Stockholm.
- Farmer, A.M., Bates, J.W., & Bell, J.N.B. 1991. Seasonal variations in acidic pollutant inputs and their effects on the chemistry of stemflow, bark and epiphyte tissues in three oak woodlands in N.W. Britain. *New Phytologist* 118: 441–451.
- Fitschen, J. 2007. *Gehölzflora*. Quelle & Meyer Verlag.
- Fritz, Ö., Brunet, J. & Caldiz, M. 2009. Interacting effects of tree characteristics on the occurrence of rare epiphytes in a Swedish beech forest area. *The Bryologist* 112: 488–505.
- Färber, L., Solhaug, A., Esseen, P.A., Bilger, W. & Gauslaa, Y. 2014. Sunscreening fungal pigments influence the vertical gradient of pendulous lichens in boreal forest canopies. *Ecology* 95: 1464–1471.
- Gauslaa, Y. 2014. Rain, dew, and humid air as drivers of morphology, function and spatial distribution in epiphytic lichens. *Lichenologist* 46: 1–16.

- Grove, S.J. 2002. Saprophytic Insect Ecology and the Sustainable Management of Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:1–23.
- Gustafsson, L. & Eriksson, I. 1995. Factors of importance for the epiphytic vegetation of aspen *Populus tremula* with special emphasis on bark chemistry and soil chemistry. *Journal of Applied Ecology* 32: 412–424.
- Haack, R.A. & Slansky, F. 1987. Nutritional ecology of wood-feeding Coleoptera, Lepidoptera and Hymenoptera. *Insect Adaptations to Woody Environments* 15: 449–486.
- Hallingbäck, T. 1996. Ekologisk katalog över mossor. ArtData-banken och Naturvårdsverket, Rapport 4558, Uppsala.
- Hedin, J., Niklasson, M. & Bengtsson, V. 2018. Veteranisering – verktyg i stället för tid. *Fauna och Flora* 113(2): 12–25.
- Hedwall, P.-O. & Brunet, J. 2016. Trait variations of ground flora species disentangle the effects of global change and altered landuse in Swedish forests during 20 years. *Global Change Biology* 22: 4038–4047.
- Hiscox, J. & Boddy, L. 2017. Armed and dangerous – Chemical warfare in wood decay communities. *Fungal Biology Reviews* 31: 169–184.
- Hultén, E. 1971. Atlas över växternas utbredning i Norden. 2 uppl. Generalstabens litografiska anstalts förlag, Stockholm.
- Hultén, E. & Fries, M. 1986. Atlas of North European vascular plants: north of the Tropic of Cancer I–III. Koeltz Scientific Books, Königstein.
- Hytteborn, H., Svensson, B.M., Kempe, K., Press, A. & Rydin, H. 2017. Century-long tree population dynamics in a deciduous forest stand in central Sweden. *Journal of Vegetation Science* 28: 1057–1069.
- Höjer, O. 2012. Åtgärdsprogram för särskilt skyddsvärda träd. Mål och åtgärder 2012–2016. Rapport 6496, Naturvårdsverket.
- Höjer, O. & Hultengren, S. 2004. Åtgärdsprogram för särskilt skyddsvärda träd i kulturlandskapet. Rapport 5411, Naturvårdsverket.
- Jacobsen, R.M., Sverdrup-Thygeson, A., Kauserud, H., Mundra, S. & Birkemoe, T. 2018. Exclusion of invertebrates influences saprotrophic fungal community and wood decay rate in an experimental field study. *Functional Ecology* | <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13196>
- Jonsell, M. & Nordlander, G. 2004. Host selection patterns in insects breeding in bracket fungi. *Ecological Entomology* 29: 697–705.
- Jonsell, M., Weslien, J. & Ehnström, B. 1998. Substrate requirements of red-listed saprophytic invertebrates in Sweden. *Biodiversity & Conservation* 7: 749–764.
- Jordbruksverket 2018. Reglerade skadegörare på träd och buskar. <http://www.jordbruksverket.se/amnesomraden/odling/vaxtskydd/karantanskadegorare/skadegorarepatradochbuskar.4.1bd41dbf120d2f595da80005069.html> [uttag 2018-06-17]
- Jönsson, M.T. & Thor, G. 2012. Estimating coextinction risks from epidemic tree death: affiliate lichen communities among diseased host tree populations of *Fraxinus excelsior*. *PLoS ONE* 7(9): e45701.
- Keane, R.M. & Crawley, M.J. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 164–170.
- Kjær, E.D., McKinney, L.V., Nielsen, L.R., Hansen, L.N. & Hansen, J.K. 2012. Adaptive potential of ash (*Fraxinus excelsior*) populations against the novel emerging pathogen *Hymenoscyphus pseudoalbidus*. *Evolutionary Applications* 5: 219–228.
- Kullman, L. 2009. Fjällens evighetsgranar – svensk naturhistoria i nytt ljus. *Svensk Botanisk Tidskrift* 103: 141–148.
- Lagerberg, T. 1947. Vilda växter i Norden, band 2. 2 uppl. Natur och Kultur.
- Levins, R. & MacArthur, R.H. 1969. An hypothesis to explain the incidence of monophagy. *Ecology* 50: 910–911.
- Lindenmayer, D.B., Laurance, W.F., Franklin, J.F., Gene E. Likens, G.E., Banks, S.C., Blanchard, W., Gibbons, P., Ikin, K., Blair, D., McBurney, L., Manning, A.D. & Stein, J.A.R. 2014. New policies for old trees: Averting a global crisis in a keystone ecological structure. *Conservation Letters* 7(1): 61–69.
- Mackay, H., Kesikitalo, E.C.H. & Pettersson, M. 2017. Getting invasive species on the political agenda: agenda setting and policy formulation in the case of ash dieback in the UK. *Biological Invasions* 19: 1953–1970.
- Menkis, A., Östbrant, I.-L., Wägström, K. & Vasaitis, R. 2016. Dutch elm disease on the island of Gotland: monitoring disease vector and combat measures. *Scandinavian Journal of Forest Research* 31: 237–241.
- Mitchell, A. & Wilkinson, J. 1983. Träd i Nordeuropa. *Bonnier Fakta*.
- Mitchell, R.J., Beaton, J.K., Bellamy, P.E., Broome, A., Chetcuti, J., Eaton, S., Ellis, C.J., Gimona, A., Harmer, R., Hester, A.J., Hewison, R.L., Hodgetts, N.G., Iason, G.R., Kerr, G., Littlewood, N.A., Newey, S., Potts, J.M., Pozsgai, G., Ray, D., Sim, D.A., Stockan, J.A., Taylor, A.F.S. & Woodward, S. 2014. Ash dieback in the UK: A review of the ecological and conservation implications and potential management options. *Biological Conservation* 175: 95–109.
- Mitchell, R.J., Pakeman, R.J., Broome, A., Beaton, J.K., Bellamy, P.E., Brooker, R.W., Ellis, C.J., Hester, A.J., Hodgetts, N.G., Iason, G.R., Littlewood, N.A., Pozsgai, G., Ramsay, S., Riach, D., Stockan, J.A., Taylor, A.F.S. & Woodward, S. 2016. How to replicate the functions and biodiversity of a threatened tree species? The case of *Fraxinus excelsior* in Britain. *Ecosystems* 19: 573–586.
- Nationalencyklopedin 1990–1995. Bra Böcker.
- Naturvårdsverket 2018a. Grön infrastruktur. <https://www.naturvardsverket.se/gron-infrastruktur#gron> [uttag 2018-06-17]
- Naturvårdsverket 2018b. Naturminnen. <https://www.naturvardsverket.se/Var-natur/Skyddad-natur/Naturminne/> [uttag 2018-05-15]
- Nordstedt, O. 1920. Prima loca plantarum suecicarum. Första litteraturuppgift om de i Sverige funna vilda eller förvildade kärlväxterna. *Bilaga till Botaniska Notiser* 1920: 1–95.
- Opler, P.A. 1974. Oaks as evolutionary islands for leaf-mining insects: The evolution and extinction of phytophagous insects is determined by an ecological balance between species diversity and area of host occupation. *American Scientist* 62: 67–73.
- Opler, P.A. 1978. Insects of American chestnut: possible importance and conservation concern. I: MacDonald, W.L., Cech, F.C., Luchok, J. & Smith, C. (red.), *Proceedings of*

- the American Chestnut Symposium, 83–85. West Virginia University Books, Morgantown.
- Pautasso, M., Aas, G., Queloz, V. & Holdenrieder, O. 2013. European ash (*Fraxinus excelsior*) dieback – a conservation biology challenge. *Biological Conservation* 158: 37–49.
- Peterson, G., Allen, C.R. & Holling, C.S. 1998. Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems* 1: 6–18.
- Pöyry, J., Luoto, M., Heikkinen, R.K., Kuussaari, M. & Saari-
nen, K. 2009. Species traits explain recent range shifts of
Finnish butterflies. *Global Change Biology* 15: 732–743.
- Rajala, T., Peltoniemi, M., Pennanen, T. & Mäkipää, R. 2012.
Fungal community dynamics in relation to substrate
quality of decaying Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.)
logs in boreal forests. *FEMS Microbiology Ecology* 81:
494–505.
- Redondo, M.Á. 2018. Invasion biology of forest *Phytophthora*
species in Sweden. Doktorsavhandling, Acta Universitatis
agricolae Sueciae 2018:22.
- Santaniello, F., Djupström, L.B., Ranius, T., Weslien, J., Ru-
dolphi, J. & Thor, G. 2017. Large proportion of wood
dependent lichens in boreal pine forest are confined to old
hard wood. *Biodiversity & Conservation* 26: 1295–1310.
- Seaward, M.R.D. 2008. Environmental role of lichens. I: Nash,
T.H. (red.), *Lichen biology*, 2 uppl., 274–298. Cambridge
University Press.
- Skogsstyrelsen 2012. Beredskap vid skador på skog. Medde-
lande 3:2012.
- Skovsgaard, J.P., Wilhelm, G.J., Thomsen, I.M., Metzler, B.,
Kirisits, T., Havrdová, L., Enderle, R., Dobrowolska, D.,
Cleary, M. & Clark, J. 2017. Silvicultural strategies for
Fraxinus excelsior in response to dieback caused by *Hyme-
noscyphus fraxineus*. *Forestry* 90: 455–472.
- SLU 2017. Skogsdata 2017. Institutionen för skoglig resurshus-
hållning, Umeå.
- Smith, S. & Read, D. 2008. Mycorrhizal symbiosis. 3 uppl.
Academic Press.
- Spribile, T., Bunnell, F.L., Thor, G., Goward, T. & Björk,
C.R. 2008. Lichens on dead wood: species–substrate
relationships in the epiphytic lichen floras of the Pacific
Northwest and Fennoscandia. *Ecography* 31: 741–750.
- Spribile, T., Tuovinen, V., Resl, P., Vanderpool, D., Wolinski,
H., Aime, M.C., Schneider, K., Stabentheiner, E., Toome-
Heller, M., Thor, G., Mayrhofer, H., Johannesson, H. &
McCutcheon, J.P. 2016. Basidiomycete yeasts in the cortex
of ascomycete macrolichens. *Science* 253: 488–492.
- Stenberg, L. (red.) 2010. Norrbottens flora. Del II. SBF-
förlaget.
- Stokland, J.N., Siitonen, J. & Jonsson, B.G. (red.) 2012. Biodi-
versity in dead wood. Cambridge University Press.
- Strong, D.R., Lawton, J.H. & Southwood, S.R. 1984. Insects
on plants. Community patterns and mechanisms. Black-
well Scientific Publications.
- Söderström, L. 1988. Sequence of bryophytes and lichens in
relation to substrate variables of decaying coniferous wood
in northern Sweden. *Nordic Journal of Botany* 8: 89–97.
- Thompson, H. 2012. The chestnut resurrection. *Nature* 490:
22–23.
- Thor, G., Johannesson, H. & Tuovinen, V. 2017. Vad är en lav?
Fauna & Flora 112(2): 22–26.
- Thor, G., Johansson, P. & Jönsson, M.T. 2010. Lichen diversity
and red-listed lichen species relationships with tree species
and diameter in wooded meadows. *Biodiversity & Con-
servation* 19: 2307–2328.
- Turchin, P., Oksanen, L., Ekerholm, P., Oksanen, T. & Hent-
tonen, H. 2000. Are lemmings prey or predators? *Nature*
405: 562–565.
- Weedon, J.T., Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Zanne,
A.E., Wirth, C. & Coomes, D.A. 2009. Global meta-ana-
lysis of wood decomposition rates: a role for trait variation
among tree species? *Ecology Letters* 12: 45–56.
- Wulf, S. & Hansson, P. 2011. Askskottsjukan i Götaland. Natio-
nell riktad skadeinventering 2009 och 2010. Institutionen
för skoglig resurshushållning, SLU Umeå.

Bilagor

Bilaga 1 (elektronisk). Källor till de organismgruppsvisa värdväxtklassningarna.

Bilaga 2 (elektronisk). Enskilda värdväxters betydelse för andra organismer.

ArtDatabanken

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

I ArtDatabankens rapportserie har tidigare utkommit

- nr 21 Klassificering av främmande arters effekter på biologisk mångfald i Sverige – ArtDatabankens risklista. 2018
- nr 20 Predicted forest beetle distributions in Dalarna. 2018
- nr 19 Arters spridning i en grön infrastruktur – kunskapsöversikt och vägledning för analyser. 2018
- nr 18 Övervakning av värdefulla skogsbiotoper. 2015 – en utvärdering av extensivmetoden efter 10 år
- nr 17 Tillstånd och trender för arter och deras livsmiljöer. 2015
- nr 16 Svenska artprojektets marina inventering. 2014
- nr 15 Sötvattensstränder som livsmiljö. 2014
- nr 14 Naturvårdsarter. 2013
- nr 13 Fjärranalys av skador på al utmed vattendrag och sjöar i södra och västra Sverige. 2013
- nr 12 Svenska artprojektets vetenskapliga del de första tio åren. 2012
- nr 11 Populationsutveckling hos de vanligaste bottenfauna-arterna i rinnande vatten i Göta- och Svealand 1986–2010. 2012
- nr 10 Rödlistade arter och naturvård i sand- och grustäkter. 2012
- nr 9 Tillståndet i skogen. 2011
- nr 8 Rödlistade arter i källor. 2010
- nr 7 Naturtypsnnyckel för limniska miljöer. 2010
- nr 6 Analys av rödlistade sötvattensarter. 2010