

Död ved i skogen

Hur mycket behövs för att bevara den biologiska mångfalden?

Hur viktig den döda veden i kvistar, lågor och stubbar är för skogens mångfald av svampar och småkryp har uppmärksammats allt mer på senare tid. Men hur mycket död ved behövs egentligen och hur bör den se ut? Tre skogsökologer har tittat närmare på den forskning som har gjorts och illustrerar här tydligt tesen att död ved lever!

JOHNNY DE JONG, ANDERS DAHLBERG
& JOGEIR N. STOKLAND

Död ved är en av de viktigaste förutsättningarna för biologisk mångfald i våra skogar (Samuelsson & Ingelög 1996, Jonsson & Kruys 2001). Det moderna skogsbruket har medfört en kraftig minskning av mängden död ved, men hur mycket död ved som egentligen krävs för att bevara vedlevande arter är en svår fråga.

Man kan konstatera att det är mycket stor skillnad i mängden död ved mellan en natur-

skog och en brukad skog. I naturskogen är andelen högre och uppgår ofta till mellan 20 och 30 procent av vedvolymen (Siitonen 2001). Åtminstone sedan 1993 då en ny skogspolitik infördes har det varit ett klart uttalat politiskt mål att mängden död ved i skogen ska öka. Då miljökvalitetsmålen infördes (år 2000) konkretiserades målet ytterligare. I ett av delmålen till miljökvalitetsmålet "Levande skogar" står det följande: "... mängden hård död ved skall öka med minst 40 % i hela landet och med avsevärt mer i områden där den biologiska mångfalden är särskilt hotad ...".

I den här artikeln vill vi sammanfatta kunskapsläget när det gäller vilka kvaliteter av död ved som är viktiga och hur mycket död ved som krävs.

Många gillar död ved

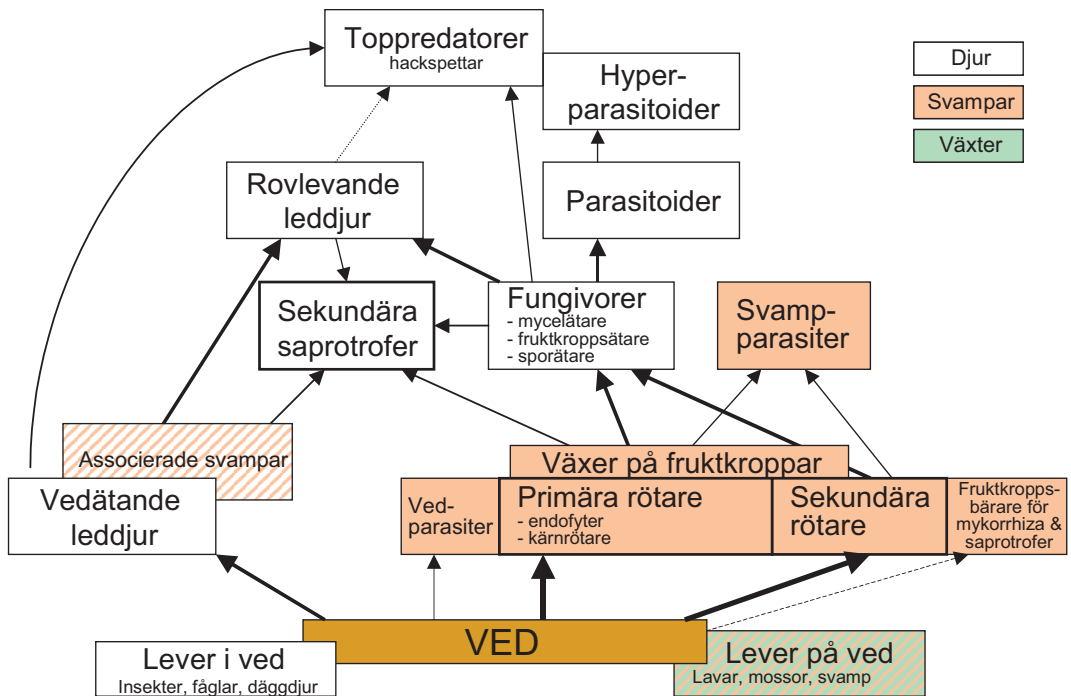
Över 20 000 av Sveriges omkring 50 000 flercelliga arter är knutna till träd och skogsekosystem (Cederberg 2001, Gärdenfors m.fl. 2003).



Vissa arter kräver död ved i ostörda miljöer. Liten hornflikmossa är en rödlistad levermossa som främst växer på lågor av gran. Den föredrar väl slutna skogar med hög och jämn luftfuktighet och med god tillgång på död ved i olika nedbrytningsstadier.

Foto: Tomas Hallingbäck.

Lophozia ascendens is a red-listed liverwort that is usually found on fallen logs in dense and moist spruce forests.



Figur 1. Näringsväv för vedlevande arter. Död ved är viktig för den biologiska mångfalden i skog och utgör basen för en komplex näringsväv med drygt 6 500 arter i Sverige. Copyright © Jogeir N. Stokland. Dead wood is the basis for a complex food web with over 6 500 species of plants, animals and fungi in Sweden.

Skogslevande träd och övriga kärlväxter samt mossor och lavarnas alger vilka alla använder solenergin direkt, omfattar knappt 2 000 arter. Resterande skogslevande arter är direkt eller indirekt beroende av växternas bundna solenergi för sin existens. Död ved är en viktig energikälla och en förutsättning för många olika organismer och en hög biologisk artmångfald i skogen (figur 1). Död ved används såväl som födokälla, växtplats och skydd undan vinterkyla och sommartorka av många vedlevande arter. Vedlevande arter definieras som arter som under någon del av sin livscykel är beroende av 1) död eller döende ved på levande, döende, eller döda (stående eller fallna) träd eller 2) förekomsten av andra vedlevande organismer (Speight 1989).

Vi har fortfarande en högst ofullständig kunskap om vilka arter som är vedlevande och i synnerhet vilka speciella miljökrav olika vedlevande arter har. Nyligen har antalet vedlevande arter beräknats vara drygt 6 500 i Sverige (Dahlberg & Stokland 2004).

Som en följd av en lång historia av skogsbruk i Sverige är andelen naturskog och förhållandevis obrukad skog låg. Värdet av död ved för den biologiska mångfalden är därför inte uppenbar, eftersom mängden död ved i brukad skog är mycket låg. Den stora betydelsen av död ved, speciellt vissa kvaliteter, framgår däremot i den svenska rödlistan som förtecknar arter som löper risk att försvinna från Sverige. Omkring hälften av omkring 2 100 skogslevande rödlistade arter är beroende av död ved (Gärdenfors 2000).

Tabell 1. Antalet kombinationsmöjligheter av faktorer som påverkar den döda vedens kvaliteter och därmed förutsättningarna för biologisk mångfald är i det närmaste obegränsat.

There is a huge number of possible combinations of factors affecting the quality of dead wood and thus an equal number of available niches.

Faktorer som påverkar den döda vedens kvalitet	Exempel	Antal olika typer
Träd- och buskarter	Gran, tall, vårtbjörk, glasbjörk, asp, ek, rönn osv.	> 50
Veddimension	l – >50 cm i diameter; t.ex. 3 intervaller; < 10 cm, 10–30 cm och > 30 cm	> 3
Nedbrytningsgrad	T.ex. hård, något nedbruten, nedbruten, mycket nedbruten	> 4
Vedens mikroklimat	Torr – fuktigt – nedsänkt i vatten, solexponerat – skuggigt	> 5
Del av träd	Krona, gren, stam, rot,	> 4
Del av ved	På ytan, i bark, kambiet, öppet skikt mellan bark och ved, kärnved, splintved	6
Vedens dödsorsak	Försvagad och långsamt döende på rot efter t.ex. angrepp av svampar och insekter, eller direktdödad efter t.ex. storm, brand eller avverkning.	> 3
Vedens tillväxthastighet	Långsam – snabb	2
Andra faktorer	Associerade arter	> 10
Antal olika kombinationsmöjligheter med denna uppsättning av faktorer		> 1 000 000

Död ved omfattar liggande och stående trädstammar och stamdelar vars livsfunktioner upphört och börjat brytas ner av processer och arter av olika slag (Skogsstyrelsen 2001). Döda partier i träd, till exempel döda grenar och partier av död ved i hålträd, ingår i begreppet död ved, men däremot inte veden i levande stammar, grenar och rötter även om den huvudsakligen består av döda celler. Det är mycket få arter som kan bemästra trädens försvar och utnyttja denna ved.

Nedbrytningen av ved sker huvudsakligen av svampar eftersom de är i stort sett de enda organismer som kan bryta ner cellulosa och lignin.

Insekter bidrar till nedbrytningen genom att de tuggar sönder veden och sprider svampsporer, men de livnär sig inte på veden utan i första hand på att beta vedlevande svampars mycel och den mer lättillgängliga näringen i splintved eller kambium.

Tillförseln av död ved och vedens nedbrytningshastighet varierar, precis som skogens bonitet, mellan olika delar av Sverige och olika skogstyper. Årligen skapas död ved i form av grenar och rötter medan grövre ved först skapas när träd dör, ibland hastigt genom brand och storm, eller som en följd av en långsamt tynande död orsakad av brandskador, torcka eller angrepp

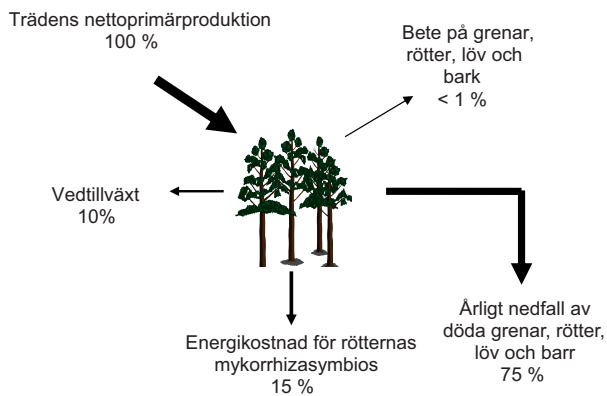
av insekter eller svampar. Död ved som skapats genom en långsam döendeprocess är vanlig i naturskog men sällsynt i brukad skog. Död grov ved bildas numera sällan genom naturligt döende utan skapas vid gallring och framförallt vid slutavverkning av skog. Idag transporteras dessutom merparten av denna ved bort för att bli timmer eller pappersmassa.

Arter som lever i, på eller av grov ved är mer välkända än arter på klenved och är mer uppmärksammade i naturvårdssammanhang. Men klenved kan också vara ett viktigt substrat för vedlevande arter, speciellt i brukade skogar där död grov ved är en sällsynthet. Många vedlevande arter kan uppträda på både klenved och grov ved. Klenved kan dock inte ersätta grov ved eftersom många rödlistade och sällsynta arter enbart eller huvudsakligen förekommer på död grov ved (Jonsell m.fl. 1998, Krays och Jonsson 1999, Nordén m.fl. 2004a). Ved som har en diameter grövre än 10 cm definieras ofta som grov ved medan ved med en diameter på mindre än 10 cm kallas klenved. Under en skogsgeneration är den skapade mängden klenved betydligt större än volymen grov ved, men eftersom nedbrytningen av klenved går mycket fortare observerar vi inte denna skillnad. Mängden klen död ved som skapas under ett år överstiger betydligt mängden grov ved som bildas (figur 2).

Vilken typ av död ved behövs?

Mångfald av kvaliteter

Den grundläggande förutsättningen för vedlevande arters existens är att det överhuvudtaget finns död ved och det är en stark korrelation mellan mängden död ved och såväl mängden som artrikedomen av vedlevande arter (se t.ex. Økland m.fl. 1996, Martikainen m.fl. 2000). Men det är inte bara volymen död ved som är viktig. Ofta är den döda vedens kvalitet direkt avgörande för om vissa arter förekommer eller inte. Vanliga arter är ofta generalister och är anpassade till att sprida sig, medan många ovanligare arter har snäva miljökrav och uppenbarligen dålig spridningsförmåga för att kolonisera nya områden (t.ex. Komonen m.fl. 2000, Siito-



Figur 2. Omkring hälften av den solenergi ett träd assimilerar går åt till att upprätthålla trädets livsfunktioner. Den resterande hälften, den s.k. netto-primärproduktionen, används för trädets tillväxt. Ungefär 10 % av denna åtgår för trädets vedtillväxt medan närmare 75 % årligen omsätts som grenar, rötter, barr och blad (data från en studie av en 120-årig tallskog; Persson m.fl. 1980).

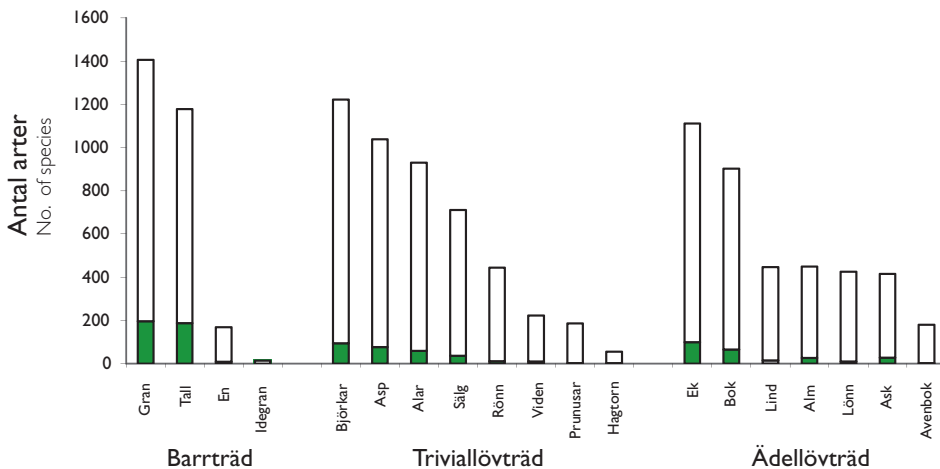
Only 10% of the net primary production of a pine tree is used for the growth of the tree, while 75% is shed yearly as roots, branches, and needles. 15% is lost to mycorrhizal fungi and <1% is lost to herbivores.

nen & Saaristo 2000). Många specialister har dock mycket god spridningsförmåga, exempelvis brandgynnade insekter.

De mest uppenbara faktorerna för förekomsten av vedlevande arter är den döda vedens trädslag, vedens dimension, nedbrytningsgrad och mikroklimatet i dess omgivning. Avgörande faktorer för hur successionsordningen kommer att bli är också vilka svampar och insekter som redan är etablerade i veden och vilka som finns i omgivningen. Antalet kombinationsmöjligheter för vilka olika slags kvaliteter död ved kan ha är mycket stort och är en anledning till att död ved hyser en hög biologisk mångfald (tabell 1).

För 3 600 av Sveriges cirka 6 500 vedlevande arter har uppgifter sammanställts om vilken slags ved de uppträder på (Dahlberg och Stokland 2004). Statistiken i denna artikel baseras på uppgifter om dessa arter.

Trädslag. Vedens kemi och struktur skiljer sig åt mellan olika trädslag och olika vedlevande arter har anpassats till detta. Det finns omkring 100



Figur 3. Antalet vedlevande arter i Sverige som förekommer på olika trädslag, grupperade som barr-, triviallöv- och ädellövräd. De gröna staplarna anger antalet arter som enbart eller huvudsakligen uppträder på ett trädslag. Siffrorna i figuren baseras på uppgifter om 3 600 arter (efter Dahlberg & Stokland 2004). Numbers of wood-living species in Sweden connected to different woody species. The green part of the bars refer to the number of species that are only or mainly connected to that tree. The most important species are *Picea abies* (gran), *Pinus sylvestris* (tall), *Betula* (björkar), *Populus tremula* (asp), *Alnus* (alar), *Salix caprea* (sälåg), *Quercus* (ek), and *Fagus sylvatica* (bok).

träd- och buskarter i vårt land. Flest vedlevande arter är kända från tall, gran, björk, ek, asp och al med vardera minst 1 000 arter. Det verkliga antalet är större, kanske närmare det dubbla, eftersom dessa siffror baseras på uppgifter om de 3 600 vedlevande arterna som är medtagna i Dahlberg och Stokland (2004) (figur 3).

Över hälften av alla svenska vedlevande arter uppträder bara på lövträd. Närmare 30 procent bara på barrträd medan ungefär 10 procent är generalister som uppträder på såväl barr- som lövträd (figur 4). Det stora flertalet arter förekommer på flera trädarter, men det är få som utnyttjar både barr och lövträd. Även om över hälften av alla vedlevande arter inte uppträder på barrträd, svarar gran och tall ensamt för 90 procent av all död ved som skapas i Sverige (Skogsstyrelsen 2003).

Vedens dimension. Död ved kan vara allt från centimetertjocka grenar och rötter till meter-tjocka stammar. Olika arter har olika förutsättningar att kunna utnyttja olika dimensioner.

Grov ved har en större artrikedom – speciellt av ovanliga och hotade arter – än klenved (Grove 2002, Jonsell m.fl. 1998, men se även t.ex. Nordén m.fl. 2004a). Merparten av de rödlistade vedlevande arterna är knutna till grov ved (figur 5). Förklaringar till detta är bland annat att grov ved är ett mer heterogent habitat som samtidigt kan innehålla många arter, att grov ved tar längre tid att bryta ned och därför ger ett stabilare mikroklimat vilket gynnar vissa arter och slutligen förekomsten av vissa svamparter – som flera vedlevande insekter är beroende av – på grov ved. För vissa svampar är förmodligen grövre dimensioner en förutsättning för att de ska kunna producera fruktkroppar eftersom de då får tillräckligt med energi. För insekter som bara utnyttjar barken kan beroendet av grov ved helt enkelt vara en funktion av barkens fysiska dimension, insekternas gnagargångar fordrar centimetertjock bark.

Vedens nedbrytningsgrad. Det är bara ett mindre antal insekter (till exempel barkborrar och

enstaka långhorningar) och parasitiska svampar (exempelvis tall- och svavelticka) som kan angripa levande träd. Det är först i och med att trädet har dött och dess aktiva försvar mot angrepp upphört som veden på allvar blir tillgänglig för vedlevande arter.

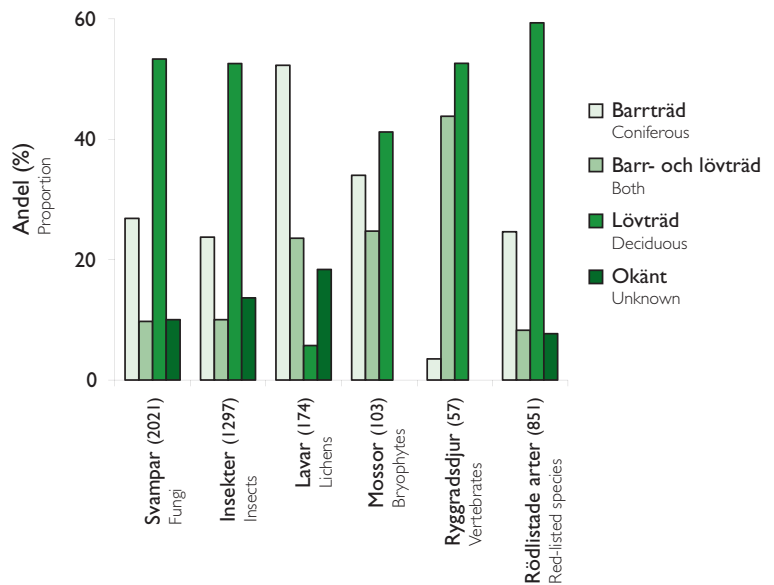
Nedbrytning av ved är en komplex process med såväl svampar, bakterier och insekter inblandade (Rayner & Boddy 1988). Insekter och svampar som koloniserar färsk eller nyligen död ved är ofta specialiserade i sina krav på trädslag, bland annat genom anpassningar till trädens kemiska försvar (t.ex. Nordén m.fl. 2002). Successivt under nedbrytningen blir vedens energi- och näringskvalitet sämre. Detta påverkar vilka arter som förekommer: arter som anländer senare är mindre specialiserade när det gäller val av värdräd. Det största antalet vedlevande svamparter uppträder intermedieärt i vedens nedbrytning (figur 6; Renvall 1995).

Associationer av arter. Vedlevande arter är ofta beroende av varandra. Svampar och insekter avlöser varandra tills den döda vedens energi- och näringsinnehåll förtärts (Ehnström & Waldén 1986, Boddy 2001). Den näringsrika innerbarken är eftertraktad av insekter. Därefter

följer mindre trädslagsspecialiserade arter i den allt mer nedbrutna veden. De åter framförallt svamp och det viktiga för dessa är därför vilka svampar som växer i veden. Ytterligare en grupp som tillkommer är parasiter och rovdjur som livnär sig på andra smådjur. I det allra sista nedbrytningsstadiet förekommer många arter från markfaunan i den multna veden.

Successionsordningen av svampar och insekter avgörs redan av vilka svampar som först etableras på den döda veden (Ehnström & Waldén 1986, Renvall 1995, Boddy 2001). Eftersom olika vedlevande svampar har olika uppsättningar av lignin- och cellulosedbrytande enzymer, får veden olika nedbrytningsförlopp och skapar lämpliga miljöer för olika svampar och med dem associerade insekter. Svampar med i första hand cellulosedbrytande enzym resulterar i brunröta, medan svampar med ett mera balanserat förhållande mellan cellulosa- och ligninbrytande enzym resulterar i vitröta. Insekter är ofta specifikt knutna till antingen vit- eller brunrötad ved eftersom de livnär sig på insekter knutna till dessa svampar eller på vissa svamparters hyfer, eller lägger ägg i lämpligt rötad ved eller fruktkroppar. Vissa arter av insekter stannar enbart ett par månader,

Figur 4. Andelen vedlevande arter som förekommer på barrträd, lövträd eller på både barr- och lövträd. Inom parentes anges antal arter inom varje grupp (baserad på uppgifter om 3 600 arter; efter Dahlberg & Stokland 2004). The proportion of different groups of wood-living species that are connected to coniferous or deciduous trees. Numbers of species in each group are given in parentheses.



medan andra kan utnyttja samma träd under kanske hundra år.

Vedens närmiljö. En låga med god markkontakt får en annan fuktighet och ett annat nedbrytningsförlopp än en låga med föga markkontakt eller ett stående dött träd eller en högstubbe. Många insekts- och lavararter är beroende av sol-exponerade, gamla och döende träd (Ehnström & Axelsson 2002). Å andra sidan är flertalet mossor och svampar knutna till skuggiga och fuktiga miljöer (Dahlberg & Stokland 2004).

Speciella vedkvaliteter. Vedspecialister kräver ofta speciella och ovanliga vedkvaliteter som branddödad och kolad ved (Wikars 2001) eller hålträd med mulm och särskilt stabila förhållanden (Ranius & Hedin 2001). Död ved är också viktig för vattendragens mångfald. Särskilt betydelsefull är vattenmättad grov ved för många akvatiska vedlevande insekter, till exempel nattsländor (Braccia & Batzer 2001) men även för vissa lavar och svampar (Dahlberg & Stokland 2004). Döda grenar och kvistar kan också öka uppehållstiden av löst organiskt material i vattnet, vilket påverkar bottendjursproduktionen som i sin tur utgör födobas för fiskar och en lång rad andra arter.

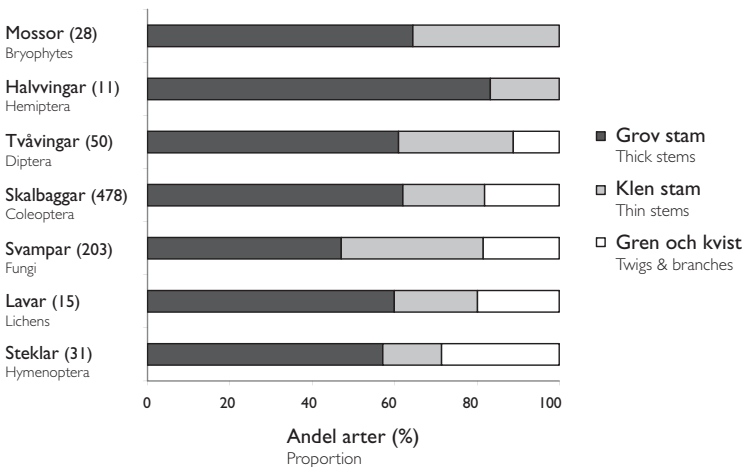
Vedens täthet. Ved från ett snabbväxande träd med breda årsringar får andra egenskaper än

den från ett träd som vuxit näringsfattigt och långsamt med täta årsringar. Flera rödlistade arter är knutna till långsamt växande, så kallade senvuxna träd. Träd, i synnerhet tallar, som dör stående och sedan är utsatta för sol och vind får en torr och hård ved med speciella egenskaper. Lavar som vedspik *Calicium abietinum* och svampar som vedticka *Phellinus viticola* vilka förekommer på denna virkestyp kan också påträffas i liknande människoskapade miljöer, till exempel gårdsgårdar och omålade hus, där veden får liknande egenskaper.

Olika delar av veden. Olika vedlevande arter föredrar ofta olika delar av veden. Många sporsäcksvampar och gelésvampar finns bara på de klenaste grenarna (t.ex. Nordén m.fl. 2002), medan flertalet vedlevande arter nyttjar huvudstammen, bland annat de flesta tickor och skinnsvampar och merparten av vedlevande skalbaggar.

Några arter är specialiserade på att utnyttja trädens rötter. Ett exempel är rotticka *Heterobasidion annosum* som sprider sig mellan träden via rötterna och parasiterar på veden både i rötterna och i den nedre delen av stammen.

Mossor och lavar utnyttjar bark och ved att växa på. Flera insektsarter är specialiserade på att göra gnagångar inne barken. I växtzonen mellan barken och veden finns den största

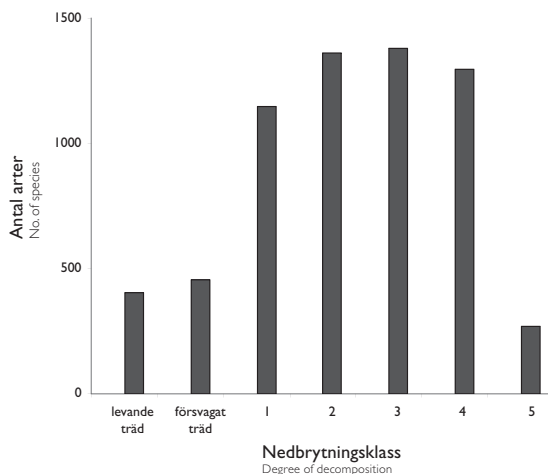


Figur 5. Andelen rödlistade arter som huvudsakligen uppträder på grova stammar, klena stammar eller grenar och kvistar (efter Dahlberg & Stokland 2004).

The proportion of red-listed species that are connected to dead wood of different dimensions.

Figur 6. Antal vedlevande arter som förekommer på ved av olika nedbrytningsgrad. Specialister uppträder tidigt och sent i vedens nedbrytning. Flest arter uppträder intermediärt under nedbrytningen av ved (efter Dahlberg & Stokland 2004)

No. of species on dead wood in increasing degree of decomposition. Levande träd = living tree, försvagat träd = weakened tree.



näringskoncentrationen i veden och bland annat barkborrar, långhorningar och praktbaggar utnyttjar detta. Detta medför att barken lossnar från veden vilket senare leder till kolonisering av en rad andra arter, som svamp- och insektsarter som livnär sig av exkrementer och döda larver, samt ett antal rovlevande insekter. Inne i veden förekommer också olika skikt, där kärn- och splintved skiljer sig åt kemiskt och ofta hyser olika arter. Som en följd av att kärnved har en lägre vattenhalt och en högre halt av giftiga fenoler än splintved, har den en bättre beständighet mot angrepp av svampar och insekter. Ved med en hög inlagring av kåda, till exempel hos törskateangripna tallar, blir extremt tålig mot nedbrytning och antalet svamparter som kan bemästra denna giftiga miljö är få (Ehnström & Axelsson 2002).

Vilka organismer behöver död ved?

De artrikaste vedlevande organismgrupperna i Sverige är insekterna med över 3 000 arter och svamparna med över 2 000 arter (tabell 2). Minst 15 procent av alla svenska insektsarter är vedlevande. De insekter som oftast förknippas med död ved är skalbaggar och omkring 1 300 av våra 4 400 arter är beroende av död ved. Men även svampätande myggor, tvåvingar och steklar innefattar många vedlevande arter. Även bland spindlarna, och då framför allt kvalstren, finns många vedlevande arter. Mer än 700 tvåvingar, 1 000 steklar och 300 kvalster är vedlevande.

Drygt 2 500 av alla svenska 4 500 storsvampar är beroende av död ved. Ett fåtal av dem, till exempel trådticka *Climacocystis borealis* och

oxtungssvamp *Fistulina hepatica* är parasitiska och specialiserade på att angripa levande träd. Den helt övervägande delen av vedlevande svampar växer i redan död ved. Vedlevande svampar är ofta generalister och uppträder på flera trädslag och olika kvaliteter av ved. Det går dock en tydlig skiljelinje mellan om veden kommer från löv- eller barrträd.

Närmare hundra mossarter förekommer på död ved i Sverige. Av dessa förekommer 28 arter enbart på liggande död ved. Många mossor kräver att träden får bli gamla och grova. Ju grövre dimension veden har, desto bättre förutsättningar finns det för att vedberoende arter ska hinna etablera sig. Är en låga inte tillräckligt grov växer marklevande mossor snabbt över den, vilket omöjliggör en kolonisation av mer konkurrenssvaga mossor. Den grova diametern gör dessutom lågan mer långlivad.

Ungefär 250 lavar växer på död ved och av dessa förekommer 90 arter uteslutande på död ved. Vedberoende lavar förekommer främst på torrakor, med några få undantag, bland annat dvärgbägarlaven *Cladonia parasitica* och några skorplavar som växer på gamla, omkullfallna, exponerade stammar. Även om lavar generellt sett klarar torra och exponering bättre än mossor växer de oftast långsammare och kräver därför långvariga och stabila substrat, vilket ofta veden på senvuxna träd erbjuder. En del arter är dock knutna till halvskugga och periodvis fuktig



Kolticka är mycket sällsynt med bara ett fåtal svenska fynd. Den har en specialiserad ekologi och växer på brända ytor av grova tallågor, ett sällsynt vedkvalitet i dagens skogar. Den är rödlistad och starkt hotad (VU). Foto: Göran Eriksson.

The red-listed *Gloeophyllum carbonarium* has only a few Swedish finds. It is highly specialized and is found on burnt areas of thick pine logs.

ved och återfinns på gamla lågor i skog. På bark av levande träd kan man hitta ytterligare ungefär 600 lavararter i Sverige.

De mest utpräglade vedberoende ryggradsdjuren är hackspettarna. De utmärks av sin förmåga att hacka ut bohål, vilket är avgörande för andra hålhäckande fåglar. Sammanlagt är omkring 40 fåglar och däggdjur helt beroende av död ved. Utöver hackspettarna är det en rad fåglar som utnyttjar gamla bohål i död ved, bygger bo i toppar av naturliga högstubbar eller använder sig av gamla risbon. Flera däggdjur, till exempel ekorre och mård, utnyttjar håligheter, murkna stammar eller gamla bohål. Övervintande fladdermöss använder ofta gamla och ihåliga träd och flertalet arter utnyttjar dessutom håligheter i träd under sommaren. Större och mindre vattensalamandrar uppehåller sig i murken ved där de finner föda och skydd från fiender och uttorkning.

Hur mycket död ved finns?

Naturskogar

Hur mycket död ved som finns i naturskogar varierar naturligtvis avsevärt, framförallt beroende på markens produktionsförmåga, nedbryt-

ningshastigheten och frekvensen av naturliga störningar (Harmon m.fl. 1986).

Det finns ett antal studier där man har mätt mängden död ved i naturskogar och i vissa fall jämfört med brukade skogar. Siitonen (2001) presenterar en översikt över 18 sådana studier från äldre tall och granskogar i Sverige, Finland och Ryssland. Medianvärdet för samtliga studier ligger på 78 kubikmeter per hektar (m^3/ha). Av den totala mängden ved utgörs mellan 18 och 40 procent av död ved. Generellt är mängden död ved större i naturskogar i den sydliga och mellanboreala zonen jämfört med den nordligt boreala zonen, både beträffande gran- och tallskog.

Brukad skog

De data som presenteras här bygger helt på riks-skogstaxeringens beräkningar. Fakta har hämtats från Skogsstatistisk årsbok (Skogsstyrelsen 2003), Skogsdata 2000 (Anonym 2000) och data framtagna i samband med Skogsvårdsorganisationens utvärdering av skogspolitiken 2001 (Skogsstyrelsen 2002). Observera att all denna statistik av död ved bara gäller grov död ved (>10 cm). Mängden klenved kan vara lika stor

Tabell 2. Antal svenska arter som är knutna till ved hos olika organismgrupper. Beräkningen baseras på en finsk (Siitonen 2001) och en svensk sammanställning (Dahlberg & Stokland, 2004). ¹Gärdenfors m.fl. 2003, ²Gärdenfors 2000.

Number of Swedish species in different groups connected to dead wood.

Organismgrupp	Arter i Sverige¹ No. of Swedish species	Vedlevande arter Wood-living species	Rödlistade vedlevande arter² Red-listed, wood-living species
Insekter	24 475	3 000–3 900	571
Skalbaggar	4 359	1 300	478
Tvåvingar	6 690	700–1 100	50
Steklar	7 728	900–1 400	31
Övriga insekter	5 698	>80	12
Svampar	9 216	2 500	203
Sporsäcksvampar	4 764	1 000	19
Basidiesvampar	4 452	1 500	184
gelésvampar	ca 930	100	9
skinnsvampar	ca 510	490	71
skivlingar	ca 2 100	300	29
tickor	ca 210	195	67
övriga	ca 300	110	8
Övriga	8 338	ca 800	58
Alger	ca 1 000	?	–
Blötdjur	654	?	5
Enkel- o. dubbelfotingar	92	>100	–
Klokrypare	21	5	5
Kvalster	1 054	300	–
Lavar	2 009	170	15
Mossor	1 053	100	28
Nematoder	1 008	150	–
Ryggradsdjur	503	ca 50	5
Slemsvampar	240	>50	–
Spindlar	704	5	–
Totalantal	42 029	6 000–7 000	832

som mängden grov död ved (Kruys & Jonsson 1999, Nordén m.fl. 2004b).

I genomsnitt finns det 6,5 m³/ha död ved på produktiv skogsmark (taxeringsperiod 1998–2000), alltså mindre än 10 procent av vad som normalt finns i naturskogar. Om man jämför

med taxeringsperioden 1995–1997 så har den totala mängden död ved inte ökat. Om man vill hitta något område med riktigt stor mängd död ved på produktiv skogsmark får man söka sig till den fjällnära skogen, där mängden död ved uppgår till 17,2 m³/ha.

Det finns också skillnader i mängden död ved beroende på skogens ålder. Det är minst död ved, cirka 3 m³/ha, i bestånd som är 10–30 år gamla. Dessa skogar avverkades på 1970–1990-talen, det vill säga under den förra skogspolitiken då naturhänsynen var lägre. Dessutom har troligen en del av de hänsynsträd som lämnades blåst ner och tagits till vara av vedhuggare. På helt nya hyggen lämnas relativt mycket naturhänsyn och mängden död ved är betydligt större än i medelålders bestånd. I avverkningsmogna bestånd är mängden död ved ca 10 m³/ha.

Skillnaden mellan mängden död ved i naturskogar och i produktionsskogar medför också skillnader på artnivå, vilket har påvisats i ett flertal studier (Gustafsson & Hallingbäck 1988, Söderström 1988, Andersson & Hytteborn 1991, Väisänen m.fl. 1993, Økland 1994, Siitonen 1994, Lindblad 1998, Martikainen m.fl. 1999, 2000, Sippola m.fl. 2001). Artrikedomen är generellt större i naturskogar än i äldre produktionsskogar. Söderström (1988) och Väisänen m.fl. (1993) visade dock att artrikedomen (mosor, lavar och skalbaggar) per substratmängd kunde vara lika stor i produktionsskog som i naturskog.

Hur mycket död ved behövs?

Relation mellan mängden död ved och artantal

Ju mindre en population är desto större är risken att den dör ut. Om den har ett visst utbyte med andra närliggande populationer är sannolikheten att populationen överlever betydligt större än om den är helt isolerad (Gaston 1994). Om det är så att populationen begränsas av en viss biotopkvalitet – som ju är fallet med många av de arter som lever i död ved – så krymper alltså populationen i takt med att arealen av just denna biotopkvalitet minskar. Samtidigt som arealen minskar ökar också isoleringsgraden (Andrén 1994). När en viss kritisk nivå passerats, ett så kallat tröskelvärde, är sannolikheten att hitta livskraftiga populationer i området mycket liten (Fahrig 2001).

Det finns många exempel på studier där man tycker sig ha identifierat sådana tröskelvärden (Jansson 1999, Angelstam & Breuss

2001, Muradian 2001). Att hitta ett tröskelvärde kräver ofta en stor insats i form av datainsamling och analyser. Oftast koncentrerar man sig då endast på om arten förekommer eller ej och relaterar detta till andra faktorer, exempelvis mängden död ved. Ett problem i sammanhanget är att man inte vet om förekomst av arten också betyder att miljön är gynnsam. Arten kan ändå ha en negativ populationsutveckling. För att utröna om detta är fallet krävs ett mått på tätheten av individer eller på reproduktionsframgången. Att mäta täthet eller reproduktionsframgång är dock i praktiken oftast helt omöjligt, och inte ens täthet är ett säkert mått på substrat- eller biotopkvalitet (Van Horne 1983).

Omvänt kan arten saknas i en gynnsam miljö på grund av spridningsproblem, men även spridningsbiologi är svårt att studera. Angelstam m.fl. (2003) föreslår därför istället tre olika nivåer på tröskelvärden: ej livskraftig (arten kan definitivt inte överleva), osäker (enstaka individer förekommer men det är osäkert om arten är livskraftig i området) och livskraftig (arten reproducerar sig och har en livskraftig population i området). En annan möjlighet är att simulera tröskelvärden med hjälp av datorprogram (Fahrig 2001). Även datasimuleringar kräver dock goda kunskaper om arten som man studerar. Det behövs kunskaper om bland annat substratkrav, spridningsbiologi och reproduktionsstrategi.

Ett annat problem är att tröskelvärdena varierar beroende på bland annat klimatet och förekomsten av andra arter. Kraven kan mycket väl vara högre i utkanten av utbredningsområdet än i dess centrum (Fahrig 2001).

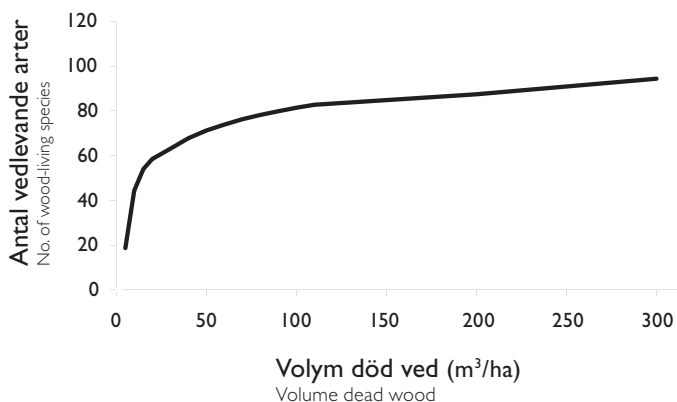
Även om man kan visa att sannolikheten för att hitta en viss organism ökar om mängden död ved ökar är det inte säkert att det är mängden död ved som förklarar förekomsten. Organismen kanske är beroende av någon annan faktor som endast gäller för naturskogar, till exempel ett visst klimat eller ostörda förhållanden och lång kontinuitet (Økland 1994).

Exempel på tröskelvärden

I Finland och Ryssland har Martikainen m.fl. (2000) studerat vedlevande skalbaggar och

Figur 7. Relation mellan volymen död ved och antal vedlevande skalbaggar. Modifierad efter Martikainen m.fl. (2000). Ungefär vid 20 m³/ha börjar linjen plana ut.

Number of wood-living Coleoptera as a function of the volume of dead wood.



jämfört ett antal skogar med olika mängd död ved. Man jämförde också naturskogar, överåriga brukade skogar och avverkningsmogna brukade skogar. Resultatet visar på ett positivt samband mellan artantal av vedlevande skalbaggar och mängden död ved. Detta samband var dock inte linjärt utan det fanns ett tröskelvärde kring 20 m³ död ved/ha (figur 7). Det vill säga en ökning av mängden död ved i ett område som hyser små mängder död ved, till exempel från 3 m³/ha till 13 m³/ha, kan få stor betydelse för artantalet, medan en fortsatt ökning från 13 m³/ha till 23 m³/ha får mindre betydelse för artantalet. I materialet fanns exempel på äldre (>120 år) brukade skogar med endast 20 m³ död ved/ha som hyste lika många arter som naturskogar med över 100 m³ död ved/ha. Även bland lite yngre (95–120 år) brukade skogar fanns exempel på mycket artrika skogar trots att mängden död ved ”bara” uppgick till 20 m³/ha. I genomsnitt var dock artdiversiteten av vedlevande skalbaggar betydligt större i naturskogar än i brukade skogar. Förklaringen till detta, förutom att mängden död ved i genomsnitt var större, är sannolikt bland annat att vissa kvaliteter av död ved är mycket sällsynta i brukade skogar, exempelvis riktigt grova barr- och lövträd.

Nu är det förstas inte bara artantalet som är viktigt. Målet är att alla arter ska kunna förekomma med livskraftiga populationer i landskapet. Vissa arter tycks saknas helt om mängden död ved är för liten. Detta har påvisats

av Økland m.fl. (1996). De fann att fem olika arter av skalbaggar saknades helt om mängden död ved understeg cirka 24 m³/ha. Ett annat mått som Økland m.fl. (1996) använde var antal grova träd (>40 cm) per hektar. Det visade sig att tre arter av vedlevande skalbaggar inte förekom om antalet grova träd var färre än 4 stycken/ha. Antalet individer var dock få vid så låga värden som 20 m³ död ved/ha, och 4 stycken grova träd/ha. Det fanns i genomsnitt oftast betydligt mindre än en individ per lokal. Det är först när mängden död ved kommer upp i närmare 100 m³/ha eller mer, eller när antalet grova träd överstiger 20 per hektar, som antalet individer överstiger en individ per lokal. Studien visade också att förhållandet mellan olika ekologiska och faunistiska variabler varierar beroende på i vilken skala man arbetar. Vissa variabler får betydelse först på lite större skala. Mängden död ved är därför mätt som volym per hektar inom 4 km².

Som vi redan varit inne på är det inte bara den totala volymen död ved som är intressant. Vissa speciella kvaliteter måste också finnas i tillräcklig mängd, som exemplet med grova träd ovan visar. I en studie av Bader m.fl. (1995) i Norrland påvisades ett positivt samband mellan antalet lågor per hektar och antalet vedlevande svamparter. Artantalet påverkades också positivt av lågornas genomsnittliga diameter och nedbrytningsgrad från lite till intermediärt nedbrutna lågor. Studien påvisar inte några trös-

kelvärden. Antalet arter ökar i stället linjärt med ökad mängd lågor. Tätheten av lågor i studieområdena varierade från 25 till 150 per hektar, och inom detta intervall tycks artantalet öka linjärt. Även antalet arter per låga ökade linjärt med antalet lågor.

Helt klart är att det finns åtskilliga arter med betydligt högre krav än vad som exemplen ovan visar. Ju mer död ved som finns, desto mer ovanliga substrat förekommer. Arter som kräver ovanliga substrat finns följaktligen bara i områden med mycket stora mängder död ved. Den vedlevande skalbaggen *Pytho kolwensis* är ett sådant exempel. Siitonen & Saaristo (2000) studerade arten i Finland och visade på mycket höga krav på miljön för förekomst. Den totala mängden död ved där arten förekommer uppgår till 73–111 m³/ha. Arten finns dock endast i

relativt grova och hårda, stående döda granar. Endast cirka 25 procent av den döda veden var lämpligt substrat för arten.

Hur mycket död ved behövs i landskapet?

Kan vi utifrån dessa studier dra slutsatser om hur mycket död ved vi behöver i landskapet? Sammanfattningsvis kan man nog påstå att det finns ganska lite stöd från forskarna för hur mycket död ved som krävs för att klara mångfalden. Antalet studier där man visar på vilken effekt olika mängder död ved har på mångfalden är få. Förklaringen till detta är att det är så många olika faktorer som påverkar förekomsten av en art vilket gör att det är mycket svårt att få fram enhetliga resultat. För att få entydiga svar krävs kunskaper om bland annat vilka krav olika arter har, hur mycket död ved det finns av den kvalitet som efterfrågas, hur stor en livskraftig population av arten är, hur stor täthet arten har, artens spridningsbiologi, andra faktorer som påverkar förekomsten (predatorer m.m.), och vilken betydelse olika landskapsförhållande har. Det är givetvis omöjligt att gå igenom art för art och mäta alla dessa faktorer.

För att nå resultat måste man alltså förenkla modellerna, vilket ökar osäkerheten men modellerna kan ändå ge en indikation på vilken mängd död ved som behövs. I en tysk studie av ek och granskog föreslås att mängden död ved bör uppgå till 5–10 m³/ha för att åstadkomma en lämplig miljö för vedlevande skalbaggar (Hilt



Klibbticka är en av Sveriges vanligaste tickor. Den är ett exempel på en vedlevande svamp med bred ekologi. Klibbtickan växer på flera olika trädslag, huvudsakligen gran, men även bl.a. tall, björk och al. Fruktkroppen är flerårig och nyttjas av många insekter för föda och skydd. Foto: Johnny de Jong. *Fomitopsis pinicola* is a very common Swedish polypore. It can grow on a range of tree species.

& Ammer 1994). Från övriga studier som vi refererar till här drar vi dock slutsatsen att det behövs mer, troligen omkring cirka 20 m³ död ved per hektar på beståndsnivå fördelat över en viss andel av landskapet (se nedan), för att säkert kunna hysa de flesta av de mer krävande död ved-specialisterna. För att klara alla arter krävs dessutom kärnområden med betydligt större mängd död ved.

Olika arter är specialiserade på en mängd olika kvaliteter av död ved. Av varje vedkvalitet måste det finnas en tillräcklig mängd för att hysa en livskraftig population. Enda sättet att skapa detta är att bevara tillräckligt mycket av den ved som hela tiden naturligt tillförs i olika miljöer och av olika trädslag. Vi vet att det finns tröskelvärden för en mängd olika kvaliteter: grova träd, olika trädslag, nedbrytningsgrader, exponering och så vidare. I framtiden kan man möjligen sätta upp mål för var och en, men just nu saknar vi data för att göra det. Däremot kan man göra bristanalyser och peka på olika substrat som är särskilt värdefulla för en mängd arter och som bör öka, till exempel grov ved (Gustafsson & Hallingbäck 1988, Söderström 1988, Kruijs m.fl. 1999) eller förekomst av speciella trädarter i tillräcklig mängd (Siitonen & Martikainen 1994).

Ett landskapsperspektiv

Enligt delmålet om död ved ska mängden död ved öka mest i områden där mångfalden är särskilt hotad. Detta kan tolkas på flera sätt. Ska mängden död ved öka mest i områden där det redan finns mycket mångfald och mycket död ved, det vill säga i anslutning till naturreservat och biotopskyddsområden, men där det kan behövas en förstärkning på lång sikt? Eller avses områden som redan är utarmade med avseende på biologisk mångfald och som behöver en förstärkning för att bibehålla de få rester som finns kvar? Det är helt klart att mängden död ved inte kan vara lika stor överallt, men i landskapet som helhet ska det finnas utrymme för alla arter.

Var är det då mest lönsamt att satsa på stor mängd död ved? Detta är en viktig fråga eftersom det visat sig att landskapsekologiska fakto-

rer som fragmentering, isolering och spridningsmöjligheter har stor betydelse för vedlevande arter (Økland 1996, Komonen m.fl. 2000). Andra faktorer som biotopsammansättning i närmiljön och kontinuitet av död ved spelar också in (Økland 1994; se dock Ohlson m.fl. 1997).

Det finns några exempel på vedlevande arter som studerats i ett landskapsperspektiv och där man kan dra slutsatser om arternas utbredning i relation till förekomsten av död ved.

Vanlig svampsvartbagge *Bolitophagus reticulatus* lever uteslutande i döda fruktkroppar av den vedlevande svampen fnöskticka *Fomes fomentarius*. Skalbaggen förekommer allmänt överallt där det finns fnösktickor. Närmare studier visar dock att utnyttjandegraden (andel tickor med förekomst av arten) varierar med koncentrationen av döda träd med fnösktickor. Rukke & Midtgaard (1998) fann att inom en radie på 29 meter från bebodda fnösktickor användes 90 procent av alla träd med fnöskticka av skalbaggen. Däremot utnyttjades endast 25 procent av de träd med fnösktickor som låg på 30–200 m från bebodda tickor, och på mer isolerade träd var utnyttjandegraden bara 20 procent. Resultaten stämmer väl överens med en annan studie av samma art (Nilsson 1997).

En annan noggrant studerad art är gränsticka *Phellinus nigrolimitatus* som är rödlistad i både Sverige och Norge. Denna art förekommer på intermediärt till starkt förmultnande granlågor av grova dimensioner. Den finns också sällsynt på tallågor. I en studie av arten fann Sverdrup-Thygeson & Lindenmayer (2002) att mängden lämpligt substrat på lokalen och andelen gammal kontinuitetsskog inom en radie på 500 m var de faktorer som bestämde artens förekomst. På lokaler där arten påträffades utgjordes 35 procent av omgivningarna av gammal kontinuitetsskog medan landskapet runt lokaler där arten saknades enbart hade 10 procent sådan skog.

Stokland & Kausrud (2003) studerade gränstickans förekomst i förhållande till mängden substrat på lokalen. I naturskogar med stora lokala koncentrationer av substrat förekom arten

i genomsnitt på cirka 30 procent av alla lågor med för gränstickan rätt kvalitet. I brukad skog förekom arten i genomsnitt på cirka 5 procent av lågor med rätt kvalitet. I denna studie var den genomsnittliga mängden lågor av för gränstickan rätt kvalitet 24,2 m³/ha i naturskogar, medan mängden i brukad skog var 2,2 m³/ha.

En slutsats av dessa studier är att nyttjandegraden minskar betydligt när substratmängden reduceras. Detta stämmer också med studier av arter i andra livsmiljöer och med metapopulationsteorin (Hanski 1999). Resultaten medför att det är ineffektivt att generellt öka mängden död ved från en låg nivå till en något högre nivå. En bättre strategi vore att öka mängden död ved i anslutning till lokaler där det redan finns stora mängder död ved och där det fortfarande finns vedberoende arter (Økland 1996). Det samma gäller den generella naturhänsynen. Det är störst chans att naturhänsyn på hyggen gör nytta i områden som ligger nära artrika skogar (Väisänen m.fl. 1993, Wikars 2003). Genom en snabb förstärkning av kärnområdena och sedan en successiv ökning av mängden död ved i den brukade skogen kan man stärka lokala populationer och därigenom skapa ökade möjligheter för spridning i landskapet och öka överlevnaden.

Om vi drar slutsatsen att skog med 20 m³ död ved/ha är en lämplig biotop för många arter som är beroende av död ved, måste vi också besvara frågan hur mycket av den biotopen som behövs i landskapet. Det finns ett antal teoretiska och empiriska studier där man analyserat frågan om hur stor areal som krävs på landskapsnivå för att bevara olika arter. Slutsatsen från en studie av framförallt fåglar och däggdjur är att arealen lämplig biotop varierar mellan 10 och 30 procent på landskapsnivå beroende på bland annat artens egenskaper och landskapets struktur (Andrén 1994, Fahrig 1998), vilket också stöds av resultaten från studien av gränstickan.

Problem med att öka mängden död ved

Det finns en mängd olika problem med att öka mängden död ved. Naturliga störningar som brand, översvämning, stormar, insekts- och svampangrepp är de faktorer som snabbast ökar

mängden död ved. Att minska brandbekämpning, tillåta naturliga vattenståndsfuktuationer och undvika att upparbeta allt virke som blåser ner skulle snabbt ge effekt. Det är dock uppenbart att detta skulle medföra stora ekonomiska konsekvenser för skogsägarna och för hela samhället. Stora mängder färskt barrvirke utgör en risk för utbrott av skadeinsekter och enligt skogsvårdslagen tillåts inte mer än 5 kubikmeter färsk barrved per hektar. En långsam ökning av mängden död ved genom att man spar en del vindfällan och brända områden skulle dock vara möjligt utan problem med skadliga organismer, och begränsa de ekonomiska konsekvenserna (Hedgren 2003).

En viss tillgång till färsk barrved är en förutsättning om man vill bevara mångfalden. Många arter av barkborrar är beroende av färsk död ved, och en av våra största skadegörare, granbarkborren, är en nyckelart i barrskogsekosystemet eftersom den skapar förutsättningar för en mängd andra arter (Weslien 1992). De arter som kräver stor mängd färsk död barrved (se t.ex. Siitonen & Saaristo 2000) kommer aldrig att kunna kombineras med skogsbruk utan kräver större naturreservat.

Ett annat problem med en ökad mängd död ved är att det medför praktiska svårigheter när man bedriver skogsbruk. Den döda veden kan utgöra en fara för skogsarbetaren, stockar försämrar framkomligheten och döda träd påverkar återväxten. Det finns dock inte några siffror på var smärtgränsen går för ett ekonomiskt lönsamt skogsbruk. Hur mycket död ved tål det ekonomiskt lönsamma skogsbruket?

Negativa attityder till död ved är ytterligare ett hinder mot att öka mängden. Hysing m.fl. (opubl.) visar i en intervjuundersökning att detta är ett stort hinder mot att nå miljömålet levande skogar. Att förändra attityder är en långsam process och även detta leder till svårigheter att snabbt öka mängden död ved. Ett sådant beslut skulle varken få gehör hos allmänheten eller skogsägarna. Det finns inte några långsiktiga studier av hur attityderna till död ved har förändrats. Däremot har det visat sig att attityderna när det gäller naturvård i skogen

generellt är relativt positiv hos många markägare (Danielsson m.fl. 2002, Hysing m.fl. opubl.).

Slutsatser

Den här sammanställningen visar att det är mycket stor skillnad i mängden död ved mellan brukade skogar och naturskogar. Den visar också att vissa specialiserade arter kräver mycket stor mängd död ved. De kräver i princip naturskogar för att kunna överleva, vilket gör det omöjligt att kombinera bevarandet av dessa arter och skogsbruk på beståndsnivå. Samtidigt ger ju miljömålet egentligen inte uttryck för några kompromisser när det gäller att bevara arter. Studien visar också att ett stort antal arter påträffas i skogar med mindre mängd död ved och de exempel som finns tyder på att det krävs minst 20 kubikmeter död ved per hektar för att hysa dessa arter. Detta motsvarar alltså ungefär lika mycket död ved som fanns i genomsnitt i de nyckelbiotoper Skogsstyrelsen valt ut för miljöövervakning (Skogsstyrelsen 2001). Vidare visar andra studier att det krävs en tillräckligt stor areal på landskapsnivå, cirka 10–30 procent av arealen, med lämplig biotopkvalitet för att kunna bibehålla livskraftiga populationer.

Hur mycket död ved som bör finnas i resten av landskapet beror på en mängd faktorer, bland annat vilka spridningsmöjligheter som finns mellan kärnområdena. Inom potentiella spridningskorridorer eller andra strategiskt belägna bestånd bör andelen vara högre (10–20 m³/ha), medan den i andra mer produktionsinriktade och ur naturvårdssynpunkt mindre intressanta områden kan vara betydligt lägre. Mängden död ved varierar också med beståndsålder. Ju äldre skogen är desto mer död ved kan man förvänta sig. En stor del av den döda veden försvinner vid avverkning, i vissa fall beroende på brist på naturhänsyn, i andra fall blåser kvarlämnade träd ner och tas om hand av vedhugare. En del försvinner också i gallringen. Ett realistiskt scenario för framtiden skulle alltså kunna vara ett nätverk av högkvalitativa biotoper med minst 20 kubikmeter grov död ved per hektar och mer produktionsinriktade bestånd med lägre mängd.

Konkreta mål är bra för att få igång aktiviteter och för att röra sig i rätt riktning. Det finns dock många fallgropar att se upp för. Hur mycket död ved som i genomsnitt finns per hektar i Sverige är i sig egentligen inte intressant. Det intressanta är hur mycket som finns i landskapet, vilka kvaliteter som finns, hur veden är fördelad och vilka förutsättningar som finns för att bevara arterna. Små, enstaka fläckar med mycket ved räcker inte. Man borde rimligen utgå från de kärnområden som finns och förstärka dessa istället för att skapa lika mycket (eller lika lite) död ved överallt i landskapet (Väisänen & Heliövaara 1994, Økland 1996, Jonsson m.fl. opubl.).

I vissa miljöer är mängden död ved naturligt ganska liten. Där kan det istället handla om behov av vissa substrat, till exempel mycket grova träd, eller senvuxna träd. Mängden död ved får alltså inte vara det enda måttet. En viktig fråga är om den så kallade svenska modellen med utspridd generell hänsyn är effektiv. Det är oomtvistat att de högstubbar och hänsynsytor som lämnas verkligen utnyttjas av sällsynta arter (Kaila m.fl. 1997, Martikainen 2001, Lindhe 2004). Däremot har vi dåliga kunskaper om den lilla mängd som lämnas verkligen tillför något i skogslandskapet som helhet, och om de ger ett nettoöverskott av individer. Även om så inte är fallet skulle de möjligen kunna fungera som "stepping stones" mellan olika bestånd och som värdefulla substrat i den nya uppväxande skogen.

Det är knappast troligt att vi någonsin kan få ett säkert svar på hur mycket död ved som krävs av olika kvaliteter för alla organismer i olika regioner. En viss grad av generalisering måste till för att komma vidare i naturvårdsarbetet. Det man däremot behöver är fler exempel på kritiska värden för väl utprovade och robusta paraplyarter eller indikatorer. Ett sådant exempel är vitryggig hackspett: genom att bevara miljöer lämpliga för vitryggig hackspett skapar vi samtidigt förutsättningar för ett antal hotade skalbaggsarter (Martikainen m.fl. 1998), eller andra arter av hackspettar som indikatorer på fågeldiversitet (Mikusinski m.fl. 2001). Vi behöver också mer data för arter med mycket speci-

ella substrat som riktigt grova träd. Hur många evighetsträd per hektar behövs för att uppnå livskraftiga populationer av dessa? Framförallt behövs mer data på vad en livskraftig population behöver. Det räcker inte med data på förekomst/ icke förekomst. Det pågår en diskussion om den så kallade utdöendeskulden och man har uppskattat att det i Finland idag finns ungefär tusen arter mer än vad som borde finnas med tanke på mängden tillgängliga biotoper (Hanski 2000).

Det är ofrånkomligt att produktionsskog alltid kommer ha en mindre mängd död ved – och därmed sämre förutsättningar för en hög biologisk mångfald – än en naturskog. Frågan är snarare vilka typer av ved som är mest angelägna att öka för att ekonomiskt och effektivt gynna de vedlevande arter som minskar med dagens brukande av skogen. En analys av rödlistans omkring tusen vedlevande arter kan vara ett bra instrument för att ta fram vilka kvaliteter av ved som det råder störst brist på. Alla rödlistade arters ekologiska krav är dokumenterade och dessa krav är i realiteten en analys av vilka brister svensk natur har på substrat och habitat.

Sammanfattningsvis har våra skogar ett stort underskott på grov död ved av alla trädslag: tall, gran och trivallövträd som asp, björk och sälg i norra Sverige samt alla förekommande lövträd därtill i södra Sverige. Det är också stora brister i tillgång på långt nedbruten ved. Ett ökat hänsynstagande vid gallring och avverkning för att inte köra sönder och förstöra gamla lågor är angeläget. Grova barr- och lövträd bör lämnas att naturligt åldras och successivt dö med den speciella vedkvalitet som då bildas. Det är i detta sammanhang viktigt att se till att de inte upparbetas som brännved om de blåser omkull. Skapandet av högstubbar är bra och bör skapas av fler trädslag än gran. I södra Sveriges är det dessutom en allvarlig brist på riktigt grova, helst solexponerade lövträd. Dessa träd hyser många specialiserade arter och bebos av några av våra mest ovanliga och hotade vedlevande arter.



• Underlaget till artikeln har tagits fram av Centrum för biologisk mångfald (SLU och Uppsala universitet) och ArtDatabanken på uppdrag av Naturvårdsverket och Skogsstyrelsen som också har bidragit ekonomiskt. Arbetet har genomförts som en del i ett större projekt om död ved inom ramen för forskningsprogrammet naturvårdskedjan. Vi vill tacka Malin Almstedt, Bengt-Gunnar Jonsson, Nicolas Kruys, Jan Olsson, Erik Hysing och Jari Niemelä för synpunkter under arbetets gång.

Citerad litteratur

- Andersson, L. I. & Hytteborn, H. 1991. Bryophytes and decaying wood, a comparison between managed and natural forest. – *Holarct. Ecol.* 14: 121–130.
- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on bird and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. – *Oikos* 71: 355–366.
- Angelstam, P. & Breuss, M. (red.) 2001. Critical habitat thresholds and monitoring tools for the practical assessment of forest biodiversity in boreal forest. – Rapport från MISTRA.
- Angelstam, P. K., Bütler, R., Lazdinis, M., Mikusinski, G. & Roberge, J.-M. 2003. Habitat thresholds for focal species at multiple scales and forest biodiversity conservation – dead wood as an example. – *Ann. Zool. Fenn.* 40: 473–482.
- Anonym 2000. Skogsdata 2000. – Inst. för skoglig resurshushållning och geomatik, SLU.
- Bader, P., Jansson, S. & Jonsson, B.-G. 1995. Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. – *Biol. Conserv.* 72: 355–362.
- Boddy, L. 2001. Fungal community ecology and wood decomposition processes in angiosperms: from standing tree to complete decay of coarse woody debris. – *Ecol. Bull.* 49: 43–56.
- Braccia, A. & Batzer, D. P. 2001. Invertebrates associated with woody debris in a southeastern US forested floodplain wetland. – *Wetlands* 21: 18–31.
- Cederberg, B. 2001. Skogsbrukets effekter på rödlistade arter. – ArtDatabanken rapporterar 4. ArtDatabanken, SLU, Uppsala
- Dahlberg, A. & Stokland, J. N. 2004. Vedlevande arters krav på substrat – en sammanställning och analys av 3600 arter. – Rapport 7. Skogsstyrelsen, Jönköping (<http://www.svo.se/forlag/rapport.asp?boktyp=rappporter>).
- Danielsson, B., Andersson, R., Gotte, G. m.fl. 2002. De skogliga aktörerna och skogspolitiken. Hur

- förändringar bland skogsbrukets aktörer och organisationer kan ha påverkat genomförandet av skogspolitiken. – SUS rapport 8H 2001. Skogsstyrelsens förlag, Jönköping.
- Ehnström, B. & Axelsson, R. 2002. Insektsnag i bark och ved. – ArtDatabanken, SLU, Uppsala.
- Ehnström, B. & Waldén, H. W. 1986. Faunavård i skogsbruket. Den lägre faunan. – Skogsstyrelsen, Jönköping.
- Fahrig, L. 1998. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? – Ecol. Model. 105: 273–292.
- Fahrig, L. 2001. How much habitat is enough? – Biol. Conserv. 100: 65–74.
- Gaston, K. J. 1994. Rarity. – Chapman & Hall, London.
- Grove, S. J. 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. – Annu. Rev. Ecol. Syst. 33: 1–23.
- Gustafsson, L. & Hallingbäck, T. 1988. Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forests in southwest Sweden. – Biol. Conserv. 44: 283–300.
- Gärdenfors, U. (red.). 2000. Rödlistade arter i Sverige 2000 – ArtDatabanken, SLU, Uppsala.
- Gärdenfors, U., Hall, R., Hallingbäck, T., Hansson, H. G. & Hedström, L. 2003. Djur, svampar och växter i Sverige 2003. Förteckning över antal arter per familj. – ArtDatabanken, SLU, Uppsala.
- Hanski, I. 1999. Metapopulation ecology. – Oxford Univ. Press, Oxford.
- Hanski, I. 2000. Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation. – Ann. Zool. Fenn. 37: 271–280.
- Harmon, M. E., Franklin, J. F., Swanson, F. J. m.fl. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. – Adv. Ecol. Res. 15: 133–302.
- Hedgren, P. O. 2003. Granbarkborren (*Ips typographus*) och naturvården. – Entomol. Tidskr. 124: 159–165.
- Hilt, M. & Ammer, U. 1994. Beetles inhabiting dead woody material in commercial forest spruce and oak compared. – Forstwiss. Centralbl. 113: 245–255.
- Hysing, E., Olsson, J., Angelstam, P. & Törnblom, J. (opubl.) Mer död ved i skogen – är skogsbrukets attityder och beteende ett problem?
- Jansson, G. 1999. Landscape composition and birds in managed boreal forests. – Doktorsavhandling. Inst. för Naturvårdsbiologi, SLU, Uppsala.
- Jonsell, M., Weslien, J. & Ehnström, B. 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. – Biodiv. Conserv. 7: 749–764.
- Jonsson, B.-G. & Kruys, N. (red.). 2001. Ecology of woody debris in boreal forests. – Ecol. Bull. 49. Blackwell Science, Oxford.
- Jonsson, B.-G., Kruys, N. & Ranius, T. (opubl.) Lessons from species ecology for dead wood management at a landscape scale.
- Kaila, L., Martikainen, P. & Punttila, P. 1997. Dead trees left in clear-cuts benefit saproxylic Coleoptera adapted to natural disturbances in boreal forests. – Biodiv. Conserv. 6: 1–18.
- Komonen, A., Penttillä, R., Lindgren, M. & Hanski, I. 2000. Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus. – Oikos 90: 119–126.
- Kruys, N. & Jonsson, B.-G. 1999. Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests of northern Sweden. – Can. J. For. Res. 29: 1295–1299.
- Kruys, N., Fries, C., Jonsson, B.-G., Lämås, T. & Ståhl, G. 1999. Wood-inhabiting cryptogams on dead Norway spruce (*Picea abies*) trees in managed Swedish boreal forests. – Can. J. For. Res. 29: 178–186.
- Lindblad, I. 1998. Wood-inhabiting fungi on fallen logs of Norway spruce: relations to forest management and substrate quality. – Nord. J. Bot. 18: 243–255.
- Lindhe, A. 2004. Conservation through management – cut wood as substrate for saproxylic organisms. – Doktorsavhandling. Silvestria 300, SLU, Uppsala.
- Martikainen, P. 2001. Conservation of threatened saproxylic beetles: significance of retained aspen *Populus tremula* on clearcut areas. – I: Jonsson, B.-G. & Kruys, N. (red.), Ecology of woody debris in boreal forests. Ecol. Bull. 49. Blackwell Science, Oxford, sid. 205–218.
- Martikainen, P., Kaila, L. & Haila, Y. 1998. Threatened beetles in White-backed woodpecker habitats. – Conserv. Biol. 12: 293–301.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Kaila, L., Punttila, P. & Rauh, J. 1999. Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) and associated beetle species in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. – For. Ecol. Manage. 116: 233–245.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L. & Rauh, J. 2000. Species richness of coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. – Biol. Conserv. 94: 199–209.
- Mikusinski, G., Gromadzki, M. & Chylarecki, P. 2001. Woodpeckers as indicators of forest bird diversity. – Conserv. Biol. 15: 208–217.
- Muradian, R. 2001. Ecological thresholds: a survey. – Ecol. Econ. 38: 7–24.
- Nilsson, T. 1997. Spatial population dynamics of the black tinder fungus beetle *Bolitophagus reticulatus*

- (Coleoptera, Tenebrionidae). – Doktorsavhandling. Inst. för zoökologi, Uppsala univ., Uppsala.
- Nordén, B., Appelqvist, T. & Olausson, B. 2002. Sporsäcksvampar i död ved – mångfald, ekologi och naturvårdsaspekter. – Svensk Bot. Tidskr. 96:139–148.
- Nordén, B., Ryberg, M., Götmark, F. & Olausson, B. 2004a. Relative importance of coarse and fine woody debris for the diversity of wood-inhabiting fungi in temperate broadleaf forests. – Biol. Conserv. 117: 1–10.
- Nordén, B., Götmark, F., Tönning, M. & Ryberg, M. 2004b. Dead wood in semi-natural temperate broadleaved woodland: contribution of coarse and fine dead wood, attached dead wood and stumps. – For. Ecol. Manage. 194: 235–248.
- Ohlson, M., Söderström, L., Hörnberg, G., Zackrisson, O. & Hermansson, J. 1997. Habitat qualities versus long-term continuity as determinants of biodiversity in boreal old-growth swamp forests. – Biol. Conserv. 81: 221–231.
- Persson, T., Bååth, E., Clarholm, M. m.fl. 1980. Trophic structure, biomass dynamics and carbon metabolism in soil organisms in a Scots pine forest. – Ecol. Bull. 32: 419–459.
- Ranius, T. & Hedin, J. 2001. The dispersal rate of a beetle, *Osmoderma eremitica*, living in tree hollows. – Oecologia 126: 363–370
- Rayner, A. D. M. & Boddy, L. 1988. Fungal decomposition of wood: Its biology and ecology. – Bath Press, Bath.
- Renvall, P. 1995. Community structure and dynamics of wood rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. – Karstenia 35: 1–51.
- Rukke, B. & Midtgaard, F. 1998. The importance of scale and spatial variables for the fungivorous beetle *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera, Tenebrionidae) in a fragmented forest landscape. – Ecography 21: 561–572.
- Samuelsson, J. & Ingelög, T. 1996. Den levande döda veden – bevarande och nyskapande i naturen. – ArtDatabanken, SLU, Uppsala.
- Siitonen, J. 1994. Decaying wood and saproxylic Coleoptera in two old spruce forests: a comparison based on two sampling methods. – Ann. Zool. Fenn. 31: 89–95.
- Siitonen, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. – I: Jonsson, B.-G. & Krus, N. (red.), Ecology of woody debris in boreal forests. Ecol. Bull. 49.
- Siitonen, J. & Martikainen, P. 1994. Occurrence of rare and threatened insects living on decaying *Populus tremula*: A comparison between Finnish and Russian Karelia. – Scand. J. For. Res. 9: 185–191.
- Siitonen, J. & Saaristo, L. 2000. Habitat requirements and conservation of *Pytho kolwensis*, a beetle species of old-growth boreal forest. – Biol. Conserv. 94: 211–220.
- Sippola, A.-L., Lehesvirta, T. & Renvall, P. 2001. Effects of selective logging on coarse woody debris and diversity of wood decaying polypores in eastern Finland. – Ecol. Bull. 49: 243–254.
- Skogsstyrelsen 2001. Miljöövervakning av biologisk mångfald i nyckelbiotoper. – Meddelande 5–2001. Skogsstyrelsen, Jönköping.
- Skogsstyrelsen 2002. Skogsstyrelsens utvärdering av skogspolitikens effekter SUS 2001. – Meddelande 1–2002. Skogsstyrelsen, Jönköping.
- Skogsstyrelsen 2003. Skogsstatistisk årsbok 2003. – Skogsstyrelsen, Jönköping.
- Speight, M. C. D. 1989. Saproxylic invertebrates and their conservation. – Council of Europe, Nature and Environment Series 42: 1–79.
- Stokland, J. N. & Kauserud, H. 2003. *Phellinus nigrolimitatus* – a wood-decomposing fungus highly influenced by forestry. – For. Ecol. Manage. 187: 333–343.
- Sverdrup-Thygeson, A. & Lindenmayer, D. B. 2002. Ecological continuity and assumed indicator fungi in boreal forest: the importance of the landscape matrix. – For. Ecol. Manage. 174: 353–363.
- Söderström, L. 1988. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and managed forest stand in northeast Sweden. – Biol. Conserv. 45: 169–178.
- Van Horne, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. – J. Wildl. Manage. 47: 893–901.
- Weslien, J. 1992. The arthropod complex associated with *Ips typographus* (L.): species composition, phenology, and impact on bark beetle reproduction. – Entomol. Fenn. 3: 205–213.
- Wikars, L.-O. 2001. The wood-decaying fungus *Daldinia loculata* (Xylariaceae) as an indicator of fire-dependent insects. – Ecol. Bull. 115: 267–275.
- Wikars, L.-O. 2003. Raggbocken (*Tragosoma depsarium*) gynnas tillfälligt av hyggen men behöver gammelskogen. – Entomol. Tidskr. 124: 1–12.
- Väisänen, R., Biström, O. & Heliövaara, K. 1993. Sub-cortical Coleoptera in dead pines and spruces: is primeval species composition maintained in managed forests? – Biodiv. Conserv. 2: 95–113.
- Väisänen, R. & Heliövaara, K. 1994. Hot-spots of insect diversity in northern Europe. – Ann. Zool. Fenn. 31: 71–81.
- Økland, B. 1994. Mycetophilidae (Diptera), an insect group vulnerable to forestry practices? A comparison of clearcut, managed and semi-natural spruce forests in southern Norway. – Biodiv. Conserv. 3: 68–85.

- Økland, B. 1996. Unlogged forests: important sites for preserving the diversity of mycetophilids (Diptera: Sciarioidea). – *Biol. Conserv.* 76: 297–310.
- Økland, B., Bakke, A., Hågvar, S. & Kvamme, T. 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. – *Biodiv. Conserv.* 5: 75–100.

ABSTRACT

De Jong, J., Dahlberg, A. & Stokland, J. N. 2004. Död ved i skogen. Hur mycket behövs för att bevara den biologiska mångfalden? [Dead wood: a critical resource for maintaining forest biodiversity.] – *Svensk Bot. Tidskr.* 98: 278–297. Uppsala. ISSN 0039-646X.

Dead wood is one of the most important prerequisites for conserving forest biodiversity. In Sweden, between 6000 and 7000 species are dependent on dead wood. In managed forests, the amount of dead wood is on average 6.5 m³/ha, which is less than 10% of the amount in old-growth forests. It is an explicit ambition of the Swedish parliament that the amount of dead wood shall increase, and this is also expressed in the Swedish environmental objectives. Several factors affect the quality of dead wood, such as tree species, trunk dimension, degree of decomposition, microclimate, cause of death, growth rate, etc. An analysis of the approximately 1000 wood-dependent red-listed species shows that dead wood from all tree species is lacking, especially larger trunks and wood in later decomposition stages. Another limited resource in south Sweden is large, sun-exposed, deciduous trees. Several studies show that the probability to find rare and more specialised species increases considerably when the abundance of dead wood is more than 20 m³/ha. However, some species require much more dead wood. Other studies show that in order to avoid isolation effects, at least 10–30% of the landscape must consist of suitable habitats. We conclude that we in the future need larger areas with high-quality habitats with at least 20 m³ of dead wood/ha. It is important to identify hot-spots where the abundance of dead wood should increase quickly.



Johnny de Jong är forskare vid Centrum för biologisk mångfald med inriktning på naturvårdsbiologi, och är framförallt intresserad av skogsbrukets effekter på olika organismer.

Adress: Centrum för Biologisk Mångfald, Box

7007, 750 07 Uppsala

E-post: johnny.de.jong@cbm.slu.se



Anders Dahlberg är svampekolog och arbetar på ArtDatabanken. Hans huvudsakliga intresseområde är svampars populationsekologi.

Adress: ArtDatabanken, Box 7007, 750 07 Uppsala

E-post: anders.dahlberg@artdata.slu.se



Jogeir N. Stokland har under de senaste tio åren forskat kring vedlevande skalbaggar och svampar vid det norska institutet för jord- och skogskartläggning.

Adress: Norsk institutt for jord- og skogkartleg-

ging, Box 115, NO-1431 Ås, Norge

E-post: jns@nijos.no