

Populationsdynamik hos kortlivade växter i naturbetesmarker

Katariina Kiviniemi Birgersson har studerat kortlivade arter i sörmländska betesmarker för att testa teorier om fragmenterade populationer.

KATARIINA KIVINIEMI BIRGERSSON

I Sverige liksom i andra delar av världen pågår omfattande landskapsförändringar som ofta leder till att både naturliga och kulturpåverkade naturtyper splittras upp, fragmenteras, vilket hotar många växt- och djurarters existens. Fragmenteringen leder till att naturtypen eller biotopen minskar i storlek och därigenom blir mer isolerad i landskapet samtidigt som dess kvalitet förväntas bli sämre (Saunders m.fl. 1991). Den försämrade kvaliteten av ett fragment är kopplad både till dess storlek och form. Man talar exempelvis om kanteffekter som kan medföra en ökad invasion från det omgivande landskapet av främmande arter, ofta så kallade generalister, på bekostnad av de arter som är mer specialiserade på just den biotopen (Kiviniemi & Eriksson 2002).

Teorierna om öbiogeografi (MacArthur & Wilson 1967) och metapopulationsdynamik (Hanski 1999) förutspår att en ökad fragmentering leder till minskande populationsstorlekar. Detta medför en ökad risk för att lokala växt- och djurpopulationer ska dö ut, eftersom små populationer är speciellt känsliga för slumphändelser, antingen i enskilda individers

Figur 1. Arterna studeras i gamla naturbetesmarker i Ludgo i Sörmland. Betesmarken i Davik på bilden har enligt historiska kartor hävdats sedan 1600-talet.

Many of the pastures studied have a long continuity, this one for at least 300 years





Figur 2. Dynamiken hos fyra kortlivade arter studeras i sörmländska naturbetesmarker.

A) Kummin är ofta tvåårig. Den blommar i maj och de aromatiska frukterna mognar i juli.

B) Ängsskallra är en ettårig halvparasit som har relativt stora vingkantade frön. Ängsskallran måste förlita sig på årlig föryngring då den saknar fröbank.

C) Harklöver förekommer fläckvis i naturbetesmarkerna, men hittas också på annan mark.

D) Styvmorsviol förekommer i de torraste partierna i betesmarkerna, ofta i anslutning till berghällar. Den blommar från våren till långt in på hösten.

Four short-lived species were studied in semi-natural pastures in the province of Södermanland, SE Sweden, viz. *Carum carvi*, *Rhinanthus minor*, *Trifolium arvense* and *Viola tricolor*.

förökning och överlevnad eller på grund av slumpmässigt varierande omvärldsfaktorer (se Eriksson 1993). Teorierna förutsår dessutom att kolonisationen av fragmenterade habitat försvåras på grund av den ökade isoleringen. Öbiogeografiteorin har varit en stor inspirationskälla för studier av artrikedom i olika livsmiljöer. MacArthur och Wilson ville ursprungligen med sin teori förklara varför öar ofta har ett mindre antal arter än motsvarande områden på fastlandet, och varför stora öar som ligger nära fastlandet oftare har fler arter än små öar som är mer isolerade från fastlandet. Metapopulationsteorin har sitt ursprung i denna teori men är mer inriktad på studier av enskilda arter eller populationer i en fragmenterad miljö.

Fragmentering av naturbetesmarker

Den storskaliga minskningen av ogödslade fodermarker – ängar och naturbetesmarker – är ett påtagligt exempel på en dramatisk landskapsförändring som har skett på relativt kort tid. Fodermarkerna utgör biotoper som under flera hundra år har präglats av en mer eller mindre kontinuerlig hävd i form av slåtter och bete (figur 1). I och med jordbrukets effektivisering under 1900-talet omvandlades stora delar av dessa marker till åker, skogsplanteringar eller gödslade betesvallar, medan andra enbart slutade att hävdas vilket ledde till att igenväxningen tog fart. Av två miljoner hektar traditionellt hävdad mark på 1800-talet återstår idag bara ungefär tio procent, varav den största andelen utgörs

Tabell 1. Egenskaper hos de fyra studiearterna.

Characteristics of four short-lived species studied in semi-natural pastures.

	Frövik (mg)	Spridnings- attribut	Finns/hittats i fröbank	Gronings- tid	Blomnings- tid	Frösprid- ningstid
Kummin <i>Carum carvi</i>	2,37	Saknas	Nej	Vår/höst	Maj–juli	Juli
Ängsskallra <i>Rhinanthus minor</i>	1,87	Vingar	Nej	Vår	Juni–aug.	Augusti
Harklöver <i>Trifolium arvense</i>	0,38	Hårigt foder	Nej	Vår/höst	Juni–aug.	Augusti
Styvmorsviol <i>Viola tricolor</i>	0,50	Elaiosom	Ja	Höst	April–okt.	Juli

av naturbeten (Berner 2001). Detta har lett till att naturbetesmarkerna har blivit fragmenterade i landskapet. De har blivit allt färre, mindre och mera isolerade. Dessa ogödslade marker hyser en mängd växtarter, däribland många hotade arter (Gärdenfors 2005). Även ett stort antal insekter, fåglar och svampar är knutna till betesmarkerna.

Kortlivade växters dynamik

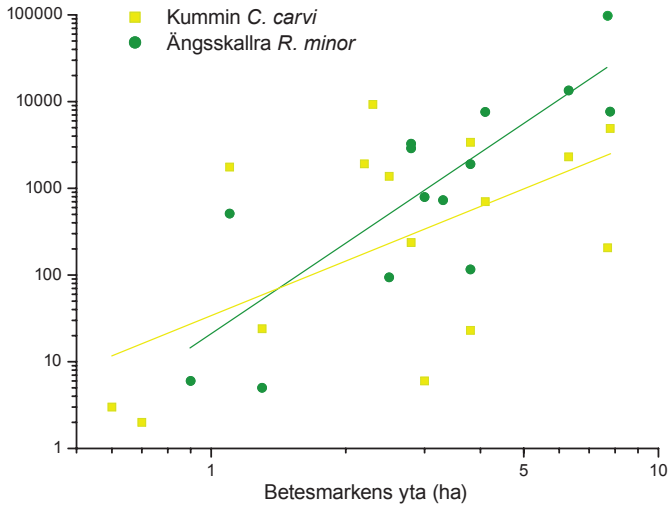
Antalet individer varierar ständigt i naturliga populationer eftersom de faktorer som styr överlevnad och förökning hela tiden förändras, som till exempel väder, förekomst av betande djur, bränder eller sjukdomar av olika slag. Det är dessa svängningar i populationernas storlek som man kallar för deras "naturliga" dynamik. Kortlivade växter (annueller och biennier) har en större benägenhet att växla i populationsstorlek jämfört med långlivade växter som ofta har mer stabila populationer. Kortlivade växter i naturbetesmarker brukar vara så kallade tidiga successionsarter som gynnas av störningar i växttäcknet. I naturbetesmarker kan dessa arter bilda relativt långlivade populationer på grund av betesstörningen. Många av dessa arter har även en fröbank. Kortlivade arter tillhör emellertid dem som snabbast slås ut när hävden upphör (Eriksson 1996a).

Vid studier av enstaka arter som lever i en fragmenterad miljö har man ofta använt sig av

metapopulationsteori. En metapopulation kan beskrivas som en regional population bestående av lokala populationer som är sammankopplade genom spridning. De få metapopulationsstudier som är gjorda på växter har till stor del undersökt den regionala dynamiken hos kortlivade växter (t.ex. Husband & Barrett 1998).

Dynamiken i en metapopulation karakteriseras av ständigt pågående kolonisationer och utdöenden av enskilda biotopfragment, eller "patcher" (Hanski 1999). En patch kan beskrivas som en gynnsam plats för arten ifråga att växa och föröka sig på. Patcherna kan vara besatta (etablering av individer har skett) eller tomma (ingen kolonisation har skett eller så har individerna dött ut på platsen). Trots att lokala populationer löper en stor risk att dö ut så kan en metapopulation överleva på lång sikt eftersom åter- och nykolonisation mellan patcherna sker.

För långlivade växter är metapopulationsbegreppet kanske inte lika användbart. Det finns dock varianter av metapopulationsstruktur som har beskrivits för både kortlivade och långlivade växter. Den långlivade kattfoten *Antennaria dioica* verkar exempelvis ha ett system av käll- och mottagarpopulationer ("source and sink dynamics"), där mottagarpopulationerna erhåller kolonisationer från källpopulationerna (Eriksson 1996b).

Populations-
storlek

Figur 3. Mina studier visar att kortlivade arter ofta har större populationer i större fragment. Här visas det positiva sambandet år 2005 mellan populationsstorlek och betesmarkens storlek för två av studiearterna (Kiviniemi opubl.). Observera de logariterade skalorna. The significant positive correlation between population size and pasture area for two short-lived species.

Kortlivade arter

Jag har under tre år studerat fyra kortlivade arter: kummin *Carum carvi*, ängsskallra *Rhinanthus minor*, harklöver *Trifolium arvense* och styvmorsviol *Viola tricolor* (figur 2). Arterna har studerats i naturbetesmarker som har klassats som skyddsvärda (klass 1–3) i Ludgo socken i Södermanlands län (Anonym 1992). Studiearterna är i olika hög grad knutna till naturbetesmarker och skiljer sig åt med avseende på fröstorlek och spridningssätt. Harklövern och ängsskallrans frukter har egenskaper som främjar deras spridning (tabell 1). Styvmorsviolen har ganska små frön med ett oljerikt bihang (elaiosom) som attraherar myror vilka sprider fröna kortare sträckor. Förekomsten av arterna studeras i sammanlagt 23 naturbetesmarker som varierar i storlek och grad av isolering.

Fragmenteringseffekter

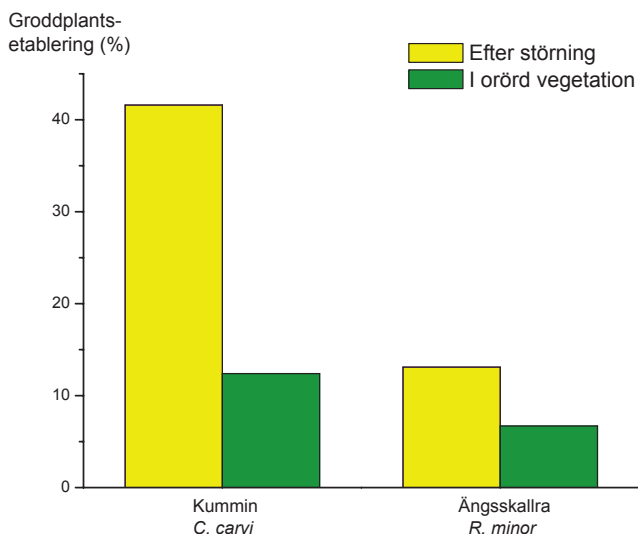
En av mina frågeställningar är att undersöka om fragmentstorlek och isolering (avstånd mellan fragment) påverkar arternas förekomst. Enligt teoribildningen så är populationsstorleken positivt kopplad till fragmentets storlek. Det finns dock motstridiga resultat när det gäller fragmenteringens effekter (Eriksson & Ehrlén 2001).

De tidigare undersökningar som har gjorts i studieområdet har inte visat på några klara samband med betesmarkernas storlek eller grad av isolering (t.ex. Eriksson m.fl. 1995). En förklaring kan vara att det tar förhållandevis lång tid för arterna att försvinna eftersom dessa marker domineras av långlivade växter. Hos många långlivade växter i naturbetesmarker är det en fördröjning från det att hävden minskar till dess populationen avtar i storlek. Detta gör att utdöendet av en lokal population kan ta väldigt lång tid, kanske femtio till hundra år (Eriksson & Kiviniemi 1999, Kiviniemi 2002). Till skillnad från långlivade växter karakteriseras däremot kortlivade arters populationer av en snabb dynamik (hög omsättning av individer) och de förväntas därför reagera snabbare på eventuella fragmenteringseffekter.

Det är intressant att undersöka om populationsstorlek verkligen är positivt kopplad till fragmentstorlek, vilket faktiskt inte alls är så välundersökt och kanske inte gäller för alla arter. Mina studier i Sörmland visar att det fanns positiva samband mellan naturbetesmarkernas storlek och arternas populationsstorlekar för tre av de fyra studiearterna (figur 3). Inga effekter av avståndet mellan fragmenten kunde dock

Figur 4. Småskaliga störningar är viktiga för mina studiearter. Ett större antal groddplantor av både kummin och ängsskallra överlevde i provrutor utan vegetation än i rutor med orörd vegetation. Medelvärden i procent redovisas i figuren som baserar sig på ett utsåningsförsök i flera naturbetesmarker.

A higher proportion of seedlings survived in disturbed plots than in undisturbed vegetation.



skönjas för någon av arterna. Studierna visar dessutom på ganska så stabila förekomster av dessa kortlivade arter i naturbetesmarkerna.

Kolonisationsförmåga

Arternas kolonisationsförmåga har även studerats genom utsåningsförsök (t.ex. Ehrlén & Eriksson 2000). Frön har såtts in i lokala populationer för att undersöka effekter av tillförsel av frön. Utsåningsförsök har även utförts på platser där arterna ifråga inte fanns men där de borde kunna finnas. Vad som utgör en lämplig plats för en art är dock väldigt svårt att definiera i förväg. Man kan utgå från kunskap om artens miljökrav och om vilka andra arter som ofta förekommer tillsammans med arten ifråga. Att en plats utgör en möjlig lokal för en art vet man dock säkert bara efter det att arten har lyckats etablera sig där. Det är viktigt att följa utsåningsstudier under en längre tid för att kunna fastställa om individer verkligen lyckas etablera sig i befintliga populationer eller om populationer kan etablera sig på nya platser (Turnbull m.fl. 2000).

Mina utsåningsförsök har bland annat visat att småskaliga störningar (när man blottlägger jorden) har en positiv effekt på rekryteringsför-

mågan hos arterna (figur 4). Lyckade resultat av utsåning av frön på platser där arten saknats tyder även på att arterna är spridningsbegränsade i studieområdet (Kiviniemi, opubl.).

Få stora eller många små?

Stora naturbetesmarker härbärgerar ett större antal individer av de flesta av mina arter, inklusive de arter som är mer knutna till naturbetesmarker. Resultat från en tidigare studie utförd i samma studieområde (Kiviniemi & Eriksson 2002) visade att kantzonerna i små betesfragment verkar vara mer utsatta för invasion (av generalister) jämfört med kantzonerna i stora betesmarker, trots att dessa hävdas på ett likartat sätt. Dessa resultat poängterar betydelsen av fragmentens storlek i sig. För att på lång sikt kunna bevara traditionella arter i naturbetesmarker så verkar stora fragment vara att föredra framför flera små.



- Jag vill tacka Ove Eriksson och Björn Birgersson för värdefulla kommentarer på manuskriptet. Jag vill även tacka Emma Jansson och Tone Jacobsen för utmärkta insatser i fält. Studierna i projektet finansieras av Formas och Stiftelsen Oscar och Lili Lamms Minne.

Citerad litteratur

- Anonym 1992. Ängs- och hagmarker i Södermanlands län. – Länsstyrelsens landsbygdsenhet, Södermanlands län, Nyköping.
- Berner, C. 2001. Biologisk mångfald i Sverige: en landstudie. – Naturvårdsverket, Solna.
- Ehrlén, J. & Eriksson, O. 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. – *Ecology* 81: 1667–1674.
- Eriksson, O. 1993. Att förutsäga utdöenden – några synpunkter på populationsekologi och artbevarande. – *Svensk Bot. Tidskr.* 87: 169–176.
- Eriksson, O. 1996a. Population ecology and conservation – some theoretical considerations with examples from the nordic flora. – *Symb. Bot. Ups.* 31: 159–167.
- Eriksson, O. 1996b. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. – *Oikos* 77: 248–258.
- Eriksson, O. & Ehrlén, J. 2001. Landscape fragmentation and the viability of plant populations. – I: Silvertown, J. & Antonovics, J. (red.), *Integrating ecology and evolution in a spatial context*. Blackwell, Oxford, sid. 157–175.
- Eriksson, O. & Kiviniemi, K. 1999. Site occupancy, recruitment and extinction thresholds in grassland plants: an experimental approach. – *Biol. Conserv.* 87: 319–325.
- Eriksson, Å., Eriksson, O. & Berglund, H. 1995. Species abundance patterns of plants in Swedish semi-natural grasslands. – *Ecography* 18: 310–317.
- Gärdenfors, U. (red.) 2005. Rödlistade arter i Sverige 2005. – *ArtDatabanken, SLU, Uppsala*.
- Hanski, I. A. 1999. *Metapopulation ecology*. – Oxford Univ. Press, Oxford.
- Husband, B. C. & Barrett, S. C. H. 1998. Spatial and temporal variation in population size of *Eichhornia paniculata* in ephemeral habitats: implications for metapopulation dynamics. – *J. Ecol.* 86: 1021–1031.
- Kiviniemi, K. 2002. Population dynamics of *Agri- monia eupatoria* and *Geum rivale*, two perennial grassland species. – *Plant Ecol.* 159: 153–169.
- Kiviniemi, K. & Eriksson, O. 2002. Size-related deterioration of semi-natural grassland fragments in Sweden. – *Divers. Distrib.* 8: 21–29.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. – Princeton Univ. Press, Princeton.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J. & Margules, C. R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. – *Conserv. Biol.* 5: 18–32.
- Turnbull, L. A., Crawley, M. J. & Rees, M. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. – *Oikos* 88: 225–238.

ABSTRACT

Kiviniemi Birgersson, K. 2006. Populationsdynamik hos kortlivade växter i naturbetesmarker. [Population dynamics of short-lived plants in semi-natural grasslands.] – *Svensk Bot. Tidskr.* 100: 149–154. Uppsala. ISSN 0039-646X.

During the last century, 90% of the semi-natural grasslands in Sweden have disappeared. Semi-natural grasslands are important because they are species-rich and contain many threatened species. Four short-lived plant species in 23 grasslands of varying size and degree of isolation were studied in the province of Södermanland, SE Sweden. For three of the species, a positive correlation between fragment size and population size was found, whereas no effect of fragment isolation was seen. Sowing experiments revealed that seedling establishment was higher in disturbed plots than in undisturbed vegetation.



Katariina Kiviniemi Birgersson är växtekolog och leder ett forskningsprojekt där hon studerar kortlivade växters populationsdynamik i olika skalor i ett fragmenterat landskap. I sitt avhandlingsarbete studerade

Katariina populationsdynamiken hos några långlivade gräsmarksväxter (bl.a. småborre) och betydelsen av marginella biotoper (t.ex. vägrenar) och fröspridning för växter i naturbetesmarker.

Adress: Botaniska institutionen, Stockholms universitet, 106 91 Stockholm
E-post: katariina.kiviniemi-birgersson@botan.su.se