

Spridningsförmågan hos insekter knutna till klibbticka och fnöskticka

MATTIAS JONSSON

Jonsson, M.: Spridningsförmågan hos insekter knutna till klibbticka och fnöskticka [**Dispersal abilities of insects associated with fruiting bodies of the wood-decaying fungi *Fomitopsis pinicola* and *Fomes fomentarius*.**] – Entomologisk Tidskrift 126 (4): 205-213. Uppsala, Sweden 2005. ISSN 0013-886x.

Many wood-living insect species have declined as an effect of modern forestry whereas others maintain viable populations also in managed forests. The dispersal ability is one important factor that influences the extinction risks of species when the habitat amount is declining. I here present results from several studies where the dispersal biology of species living in fruiting bodies of the wood-decaying fungi *Fomitopsis pinicola* and *Fomes fomentarius* that are differently sensitive to forest management has been studied. Previous studies have shown that *Oplocephala haemorrhoidalis* (Coleoptera: Tenebrionidae) and *Cis quadridens* (Coleoptera: Ciidae), and to some extent also *Medetera apicalis* (Diptera: Dolichopodidae) are sensitive to forest management whereas other species such as *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera: Tenebrionidae), *Cis glabratus* (Coleoptera: Ciidae) and *Dorcatoma robusta* (Coleoptera: Anobiidae) are less sensitive to forest management. Differences between these species were found concerning genetic structure, frequency of developed flight-muscles, flight willingness, flight ability, colonization frequencies at different distances from an old-growth forest and strategy to find a mate, that together suggests that differences in dispersal biology is an important reason why these species are differently sensitive to forest management.

Mattias Jonsson, Inst. f. entomologi, SLU, Box 7044, 75007 Uppsala. Nuvarande adress: National Centre for Advanced Bio-Protection Technologies, PO Box 84, Lincoln University, Canterbury, Nya Zeeland. E-post: jonssom2@lincoln.ac.nz

Många vedlevande insektsarter har minskat och hamnat på rödlistan till följd av modernt skogsbruk, medan andra arter fortfarande är vanliga. Vad är det då som skiljer arter som missgynnas av skogsbruk från dem som klarar sig bättre? Detta är en viktig fråga att söka svaret på om vi effektivt ska kunna skapa åtgärdsprogram för att skydda de rödlistade arterna.

Skillnader i substratkrav är säkerligen en viktig förklaring till varför arter är olika känsliga för skogsbruk eftersom vissa substrattyper minskat mer än andra. Exempelvis har grova döda träd minskat mer än döda träd av klena dimensioner vilka i vissa fall till och med har ökat till följd av skogsbruk. Arter som är specifikt beroende av

grov ved kan därför i större utsträckning förväntas minska till följd av skogsbruk än arter som utnyttjar klen ved. Spridningsförmågan är en annan biologisk faktor som kan förväntas ha betydelse för hur känsliga arter är för skogsbruk. Goda spridare kan förväntas tåla en högre grad av substratminskning än arter med sämre spridningsförmåga.

Fruktkroppar av tickor utgör en artrik och väldefinierad del av den döda veden (Jonsell m.fl. 2001, Komonen 2003), vilket är en förklaring till att jämförelsevis många studier har genomförts på insekter som lever av denna substrattyp. Arter som lever av en och samma tickart har visat sig vara olika känsliga för skogsbruk.

Komonen m.fl. (2000) visade att parasitflugan *Elfia* (= *Phytomyptera*) *cingulata* (Robineau-Desvoidy) var mer känslig för skogsfragmentering än sin värd, tiggarsvampmalen *Agnathosiella mendicella* (Denis & Schiffermüller). Jonsell & Nordlander (2002) undersökte faunan i fruktkroppar av fnöskticka, *Fomes fomentarius* (Fr.) Kickx, och klibbticka *Fomitopsis pinicola* (Fr.) Karst. och visade att olika arter påverkades på olika sätt av substratmängd och substratkontinuitet (Jonsell & Nordlander 2002). De arter som var tydligast negativt påverkade av låg substratmängd och/eller låg kontinuitet var rödhalsad svartbagge, *Oplocephala haemorrhoidalis* (F.) och jättesvampmal, *Scardia boletella* (F.), som båda lever specialiserat på fnöskticka, samt trädsvampborraren *Cis quadridens* Mellie som lever i klibbticka (Jonsell & Nordlander 2002). Andra arter som exempelvis trädsvampborraren *Cis glabratus* Mellie, vanlig svampsvartbagge *Bolitophagus reticulatus* (L.) och tickgnagaren *Dorcatoma robusta* Strand visade inga som helst tecken på att vara påverkade av mängd och kontinuitet av substrat (Jonsell & Nordlander 2002). Dessa skillnader i förekomsttjänster mellan olika arter kan ha orsakats av skillnader i spridningsförmåga.

I denna artikel presenterar jag resultat från ett antal studier av spridningsbiologin hos olika insektsarter som lever i fruktkroppar av fnöskticka (Fig. 1) eller klibbticka. Baserat på detta kommer jag att diskutera om skillnader i spridningsbiologi hos dessa arter kan förklara arternas olika känslighet för minskade mängder av död ved till följd av skogsbruk. Diskussionen baseras i stor utsträckning på resultat från min doktorsavhandling som blev klar i maj 2002.

Vanlig svampsvartbagge och rödhalsad svartbagge

Rödhalsad svartbagge, *Oplocephala haemorrhoidalis*, och vanlig svampsvartbagge, *Bolitophagus reticulatus* (Fig. 2a), lever båda specialiserat på fruktkroppar av fnöskticka. Inventeringar har visat att den sällsynta rödhalsad svartbagge är vanligare i bestånd med en stor mängd och lång kontinuitet av död ved än i bestånd med kortare vedkontinuitet, medan den allmänna vanlig svampsvartbagge förekommer i ungefär lika stor andel av lämpliga tickor oavsett mängd

och kontinuitet av död ved (Jonsell & Nordlander 2002, Jonsell m.fl. 2003). Rödhalsade svartbaggen var också rödlistad tidigare (Gårdenfors 2005). Det har tidigare föreslagits att rödhalsad svartbagge skulle vara beroende av solexponerade tickor (Antonsson & Wadstein 1991), men inventeringar av arten har visat att den kan utnyttja även måttligt beskuggade tickor (Jonsell m.fl. 2001, Jonsson m.fl. 2001). Rödhalsad svartbagge tycks alltså ha något snävare substratkrav än vanlig svampsvartbagge men i brukade bestånd finns ändå gott om till synes lämpliga tickor som förblir outnyttjade av denna art. Vår arbetshypotes var därför att det är dålig spridningsförmåga som gör att rödhalsad svartbagge inte lyckas kolonisera många av de mer utspridda förekommande tickorna i brukade bestånd. Vi jämförde därför spridnings- och koloniseringsförmågan hos rödhalsad svartbagge och vanlig svampsvartbagge på flera olika sätt.

Jämförelse av genetisk struktur

Den genetiska strukturen mellan olika populationer, det vill säga hur den genetiska variationen är fördelad inom och mellan populationer, påverkas ofta i hög grad av mängden av den spridning (genflöde) som skett mellan populationerna (Bohonak 1999). När bara ett fåtal individer förflyttar sig mellan populationerna blir de genetiska skillnaderna stora eftersom populationerna efter hand kommer att bli allt mer olika på grund av genetisk drift, medan de blir små när genflödet varit stort. Vi jämförde den genetiska variationen inom och mellan ett antal populationer av rödhalsad svartbagge och vanlig svampsvartbagge (Jonsson m.fl. 2003). Populationerna var belägna i Uppland, Östergötland (Bjärka-Säby området), Själland i Danmark och Hessen i Tyskland. Två typer av genetiska markörer, allozymer (enzymer) och RAPD (korta DNA-fragment) användes. För RAPD-markörerna visade det sig som väntat finnas större genetiska skillnader mellan populationer av rödhalsad svartbagge än av vanlig svampsvartbagge. Detta var fallet både i stor skala när alla populationer inkluderades i analysen och i mindre skala när bara populationerna inom Bjärka-Säby-området analyserades (Tabell 1). De genetiska skillnaderna mellan populationerna hos båda arterna ökade med ökande geografiska avstånd, vilket

Tabell 1. Graden av genetisk differentiering (F_{ST}) mellan populationer av rödhalsad svartbagge och vanlig svampsvarbagg i två olika skalor och med två olika genetiska markörer. Ju högre värdet på F_{ST} är desto större är den genetiska skillnaden mellan populationerna.

Level of genetic differentiation (F_{ST}) between populations of *Oplocephala haemorrhoidalis* (rödhalsad svartbagge) and *Bolitophagus reticulatus* (vanlig svampsvarbagg) at two different scales and with two different genetic markers. The larger the value of F_{ST} , the larger the genetic differentiation between the populations.

Art	Genetisk markör	Geografisk skala	F_{ST}
Rödhalsad svartbagge	RAPDs	Uppland – Hessen	0.265
		Bjärka-Säbyområdet	0.098
Vanlig svampsvarbagg	RAPDs	Uppland – Hessen	0.047
		Bjärka-Säbyområdet	-0.005
Rödhalsad svartbagge	Allozymer	Uppland – Hessen	0.116
		Bjärka-Säbyområdet	0.063
Vanlig svampsvarbagg	Allozymer	Uppland – Hessen	0.040
		Bjärka-Säbyområdet	-0.038

är vad man bör vänta sig om skillnader i genflöde orsakat differentieringsmönstren (Hutchison & Templeton 1999). För allozymerna var mönstren inte lika tydliga, men skillnaderna mellan populationerna var fortfarande större hos rödhalsad svartbagge än hos vanlig svampsvarbagg (Tabell 1). Sammanfattningsvis ger de genetiska resultaten ett visst stöd för hypotesen att rödhalsad svartbagge förflyttar sig mindre ofta mellan sina populationer än vanlig svampsvarbagg. De genetiska skillnader vi idag kan mäta mellan populationer kan dock även ha orsakats av andra faktorer än genflöde och genetisk drift, exempelvis populationshistoria och eventuella skillnader i selektionstryck mellan olika platser (Whitlock & McCauley 1999). Detta gör att man bör vara försiktig med att dra slutsatser om spridningsfrekvenser enbart baserat på denna typ av data.

Jämförelse av egenskaper viktiga för koloniseringsförmågan

Nästa steg i jämförelsen mellan rödhalsad svampsvarbagg och vanlig svampsvarbagg var att studera ett antal olika egenskaper som påverkar insekters spridnings- och koloniseringsförmåga. Jag jämförde flygförmåga, flygvilighet och förekomst av flygmuskler hos båda könen samt antal och storlek av mogna ägg hos honorna (Jonsson 2003). De sistnämnda egenskaperna studerades eftersom en förmåga att lägga många ägg bör vara till fördel hos en kolonisatör som snabbt behöver bygga upp en

ny population på en ny plats (Southwood 1977). Flygförmågan mättes i en flygmölla på lab (Fig. 3). Något förvånande visade det sig att båda arterna har förmågan att flyga mycket långa sträckor (Fig. 4). Totalt flög exempelvis ungefär 30% av alla testade individer av båda arterna i mer än 2 timmar i flygmöllorna, vilket omräknat till flygsträcka motsvarar mer än 7,5 km. Bland de individer som någon gång tog till vingarna under experimentet flög individer av rödhalsad svartbagge totalt sett längre tid och enskilda flygningar var mer långvariga än hos individer av vanlig svampsvarbagg. Å andra sidan flög en klart lägre andel av individerna av rödhalsad svampsvarbagg överhuvudtaget under både flygmölleexperimentet och i ett fältexperiment där flygvilligheten testades under mer naturliga förhållanden.

Skalbaggar samlades även in kontinuerligt under en hel säsong för att undersöka förekomst av utvecklade flygmuskler och storlek på och antal mogna ägg hos honorna. Det visade sig att en viss andel av de vuxna skalbaggar av båda arterna som vi påträffade i naturen saknade funktionsdugliga flygmuskler, men att denna andel var påtagligt större hos rödhalsad svartbagge än hos vanlig svampsvarbagg. Honornas ägg var dessutom påtagligt fler men mindre hos vanlig svampsvarbagg jämfört med dem hos rödhalsad svartbagge.

Resultaten tyder på att rödhalsad svartbagge är anpassad till ett liv i en stabil miljö där de sällan behöver flyga för att söka efter nytt substrat



Figur 1. Björkstubbe med fruktkroppar av fnöskticka, *Fomes fomentarius*.

Birch stump with fruiting bodies of *Fomes fomentarius*.

- de har funktionsdugliga flygmuskler under en kort period, de flyger sällan och de lägger få ägg åt gången. Dessa karaktärer passar också väl ihop med artens nuvarande förekomst, då den främst finns på platser med hög täthet av substrat som funnits kontinuerligt under en längre tid. Trots detta visade labstudierna att rödhalsad svartbagge faktiskt kan flyga långa sträckor. Det kan förklaras med att habitat som naturligt hyst stora mängder fnösktickor, som lövskogsfasen efter en skogsbrand och trädbevuxna ängs- och hagmarker, alltid varit utspritt förekommande i landskapet. För att kolonisera dem har säkert spridning över långa avstånd emellanåt varit nödvändigt. Vanlig svampsvartbagge verkar däremot bättre anpassad för att kolonisera även enstaka isolerade träd i brukad skog. De har



Figur 2. Två av de studerade arterna: a) vanlig svampsvartbagge *Bolitophagus reticulatus* som lever på fnöskticka b) trädsvampborraren *Cis glabratus* som lever på klibbticka.

Two of the studied species a) the tenebrionid *Bolitophagus reticulatus*, b) the ciid *Cis glabratus*.

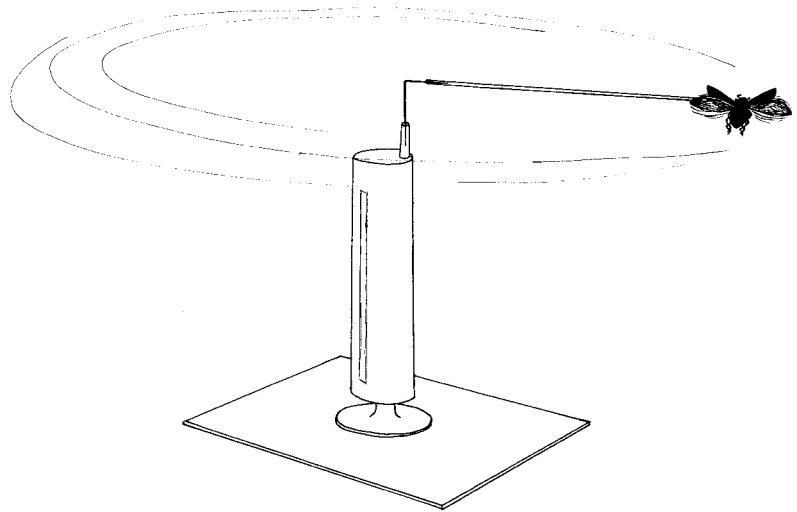
flygmuskler under längre tid, de flyger oftare och de kan lägga fler ägg åt gången än rödhalsad svartbagge. Att de ofta flyger upprepade korta flygningar tyder också på att de är väl anpassade för att flyga omkring i en brukad skog och leta efter enstaka träd med tickor. I figur 5 illustreras vilka habitattyper som vi tror att de två arterna är anpassade för.

Kolonisering av tickor på olika avstånd från ett källområde

Ett sätt att i fält studera koloniseringsförmågan hos ticklevande arter är att placera ut fruktkroppar fria från insekter på olika avstånd från ett känt källområde för insekterna och se vilka arter som koloniserar tickorna. Metoden användes för första gången av Jonsell m.fl. (1999) men jag

Figur 3. Skiss av en flygmölla som kan användas för att mäta insekters flygförmåga. Man fäster insekten i änden av en horisontell arm som med låg friktion kan snurra runt sin egen axel. När insekten börjar flyga rör den sig runt, runt i flygmöllan och flygtiden kan mätas.

Principal sketch of a flight mill that can be used to measure the flight ability of insects.



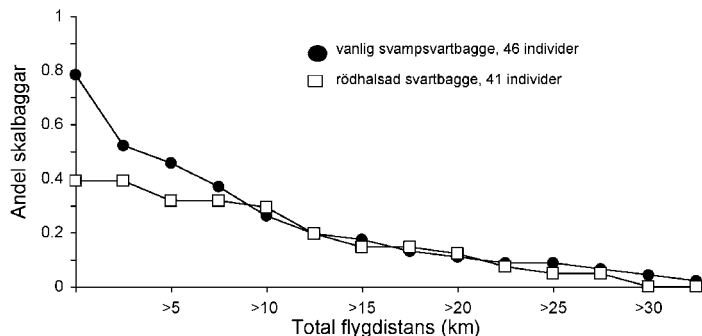
presenterar här ett experiment där vi studerade kolonisering på ett större antal avstånd från spridningskällan (Jonsson & Nordlander under tryckning). Undersökningen genomfördes vid Fiby urskog utanför Uppsala. Tätheten av naturligt förekommande tickor var ungefär 14 gånger så stor i reservatet som i den anslutande mogna brukade granskogen så reservatet utgjorde en tydlig spridningskälla. Nydöda frukt-kroppar som frysts till minst -60°C för att döda eventuella tidigare invånare spikades upp på plankor och placerades ut inne i reservatet och i granskogen på olika avstånd från reservatet (upp till drygt 1600 m). Tickorna togs efter en tid in på laboratorium och de insekter som koloniserat dem kläcktes fram. Andelen koloniserade tickor på olika avstånd från reservatet kunde sedan jämföras för olika arter.

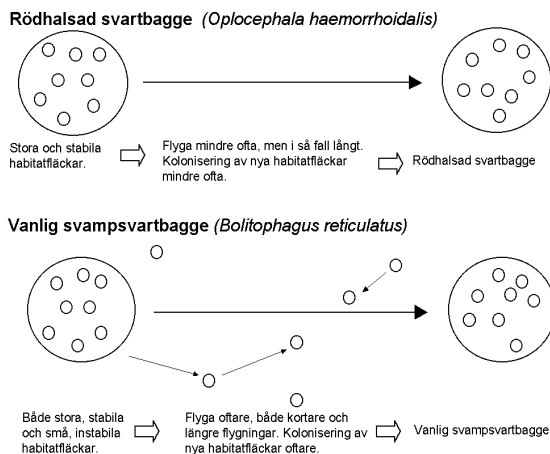
Cis quadridens är en art som i tidigare in-

venteringar visat sig förekomma i en lägre andel av tickor i brukade skogar än i naturskogar med större substratmängder. Arten uppvisade i vår studie en tydligt avtagande koloniseringsfrekvens med avstånd från naturskogen medan *Cis glabratus*, en släkting som anses klara sig bra även i brukade skogar, koloniserade ungefär samma andel av alla tickor oavsett avstånd från naturskogen (Fig. 6). En annan art som uppvisade ett liknande koloniseringsmönster som *Cis quadridens* var den rovlevande stultflugan *Medetera apicalis* (Zetterstedt). Även för denna art finns tidigare resultat som tyder på att den är negativt påverkad av skogsbruk och har en begränsad koloniseringsförmåga (Jonsell m.fl. 1999, Jonsell & Nordlander 2002). Sammantaget tyder dessa resultat på att en begränsad spridningsförmåga kan vara en förklaring till att både *Cis quadridens* och *Medetera apicalis* är

Figur 4. Andelen skalbaggar som flög en viss sträcka eller längre i flygmöllorna.

Proportion of beetles flying as far or further than a certain distance in the flight-mills.

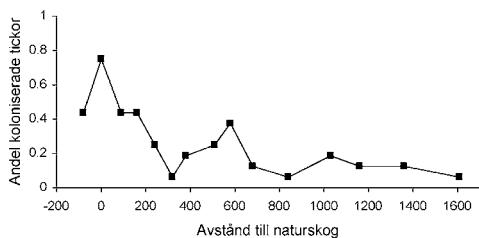




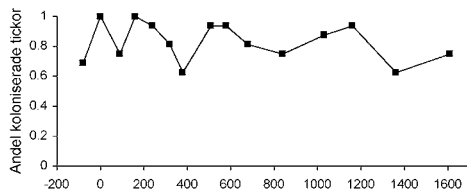
missgynnade av skogsbruk. Kunskapen om habitat- och födopreferenserna hos *Medetera apicalis* är dock bristfälliga så slutsatserna får ses som mycket preliminära för denna art.

Medetera apicalis var den vanligaste rovinsekten som kläcktes ur de fruktkroppar som stått placerade inne i reservatet. Att frekvensen av denna art minskade så kraftigt med avståndet

a) *Cis quadridens*



b) *Cis glabratus*



Figur 6. Proportionen av tickor som koloniserades av a) *Cis quadridens* och b) *Cis glabratus* inne i (-80 m) och på olika avstånd från gränsen till naturskogen.

The proportion of fruited bodies colonised by a) *Cis quadridens* and b) *Cis glabratus* inside (-80 m) and at different distances from the border of the old-growth forest.

Figur 5. Principskiss av livsmiljöer som rödhalsad svartbagge och vanlig svampsvartbagge kan vara anpassade för. Små cirklar är enskilda träd med tickor medan stora cirklar är områden där tätheten av tickträd är så hög att skalbaggen inte behöver flyga för att ta sig mellan träden. För rödhalsad svartbagge är bara platser med stor täthet av tickträd livsmiljö, medan både platser med hög täthet av tickträd och mer isolerade enskilda träd med tickor är livsmiljö för vanlig svampsvartbagge.

Principal sketch of habitat that *Oplocephala haemorrhoidalis* and *Bolitophagus reticulatus* might be adapted to. For *O. haemorrhoidalis* only patches with a high density of substrate is considered as habitats (large circles), whereas for *B. reticulatus* both high density patches and more isolated, single trees are considered as habitats (large and small circles).

därifrån borde därför ha betydelse för det totala rovdjurstrycket på svamplevande arter. Man kan därför tänka sig att flera svamplevande arter mer eller mindre befriats från rovdjurstryck längre ut i den brukade skogen. Detta kan vara en bidragande orsak till att många arter inte visade någon som helst tendens till avtagande koloniseringsfrekvens med avstånd från naturskogen.

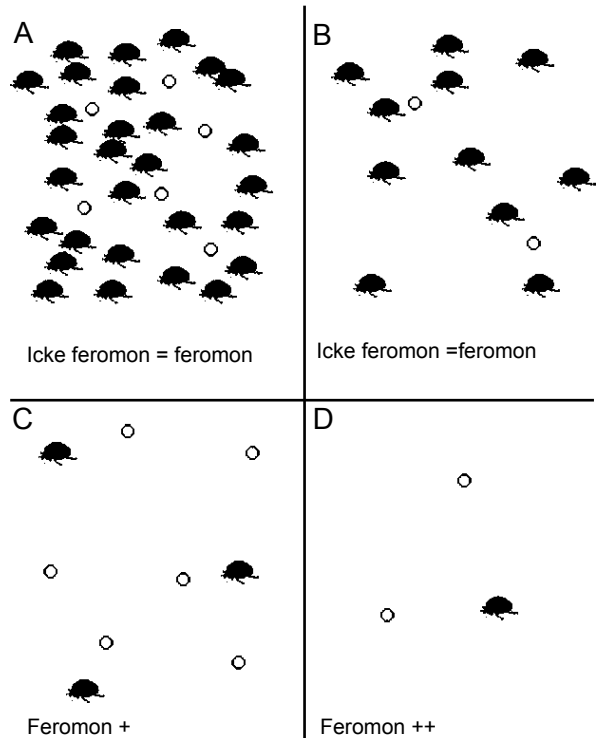
Sammanfattningsvis tyder denna studie, tillsammans med tidigare studier (Jonsell m.fl. 1999, Jonsell & Nordlander 2002) på att flera arter som lever av fruktkroppar av klubbicka klarar sig bra på de begränsade substratmängder som finns i dagens brukade skogar. Vissa arter som *Cis quadridens* och *Medetera apicalis* utgör dock undantag och en viktig orsak till deras känslighet för skogsbruk kan vara att de har begränsad spridningsförmåga.

Strategi att finna en partner

Det är många faktorer som samverkar för att skapa en effektiv spridnings- och koloniseringsförmåga hos en insekt. En sådan faktor är förmågan att effektivt kunna lokalisera lämpliga tickor när insekten flyger. Det har visat sig att tickornas doft attraherar många av de insektsarter som lever i dem (Jonsell & Nordlander 1995, Guevara m.fl. 2000 a, b). Men använder ticklevande insekter också feromoner, dvs kemiska ämnen som anlockar individer av den egna arten? För att studera detta genomförde vi ett fältexperiment där vi undersökte om en ticka tillsammans med hanar eller honor av den

Figur 7. Olika scenarier där vi jämförde två olika strategier att finna en partner med hjälp av en datormodell: feromonstrategin som används av *Dorcatoma* och icke-feromonstrategin som används av *Ciidae*. Den effektivaste strategin vid ett specifikt scenario är markerad med (+) om den är lite bättre än den andra och (++) om den är mycket bättre. De olika scenarierna är: (A) hög täthet av honor i relation till mängden tickträd och hög täthet av tickträd, (B) hög täthet av honor i relation till mängden tickträd och låg täthet av tickträd, (C) låg täthet av honor i relation till mängden tickträd och hög täthet av tickträd, samt (D) låg täthet av honor i relation till mängden tickträd och låg täthet av tickträd.

Different simulated scenarios where the pheromone strategy for mate-finding (used by *Dorcatoma*) and the non-pheromone strategy (used by *Ciidae*) were compared. The most effective strategy is marked with (+) if it is slightly more effective than the other and with (++) if it is much more effective than the other. The different scenarios are: (A) high relative density of females, high density of substrate, (B) high relative density of females, low density of substrate, (C) low relative density of females, high density of substrate, and (D) low relative density of females and low density of substrate.



egna arten utgör en starkare attraktionskälla för flygande insekter än enbart värdtickan (Jonsson m.fl. 1997). För arter ur trädsvampborrarsläktet *Cis* utgjorde värdtickans doft en stark attraktionskälla för både hanar och honor, men vi kunde inte hitta några tecken på att de även använde sig av feromoner. För arter ur tickgnagarsläktet *Dorcatoma* å andra sidan attraherades enbart honorna av värdtickans doft, medan hanarna attraherades bara när det satt honor på värdtickan. Vi drog därför slutsatsen att arterna har två olika strategier att finna en partner, en där båda könen attraheras av värdtickans doft och sedan träffas på tickan utan att behöva använda några feromoner och en annan där tickdoften bara attraherar honorna medan hanarna lockas av ett sexualferomon utsänt av honorna (Tabell 2).

Under vilka förhållanden är då respektive strategi mest effektiv? Är någon av strategierna till fördel om insekterna behöver kolonisera enstaka isolerade tickor i ett brukat landskap? För att analysera detta skapade vi en datormodell som analyserade den tid det tog för virtuella

insekter att hitta en partner vid olika tätheter av insekter och tickangripna träd (Jonsson m.fl. 2003). Det visade sig att strategierna var ungefär lika effektiva när tätheten av insekter var hög i förhållande till tätheten av tickträd men att feromonstrategin var överlägsen när tätheten av insekter var låg i förhållande till tätheten av tickträd (Fig. 7). Allra störst var skillnaden mellan strategierna när ticktätheten var så låg som i en brukad skog. En bidragande orsak till att *Cis quadridens* som ej tycks använda feromoner är ovanlig i brukad skog kan därför vara att dess

Tabell 2. Dofter som hanar och honor av *Ciidae* och *Dorcatoma* är attraherade av.

Odours that males and females of *Ciidae* and *Dorcatoma* are attracted to.

Kön	<i>Ciidae</i>	<i>Dorcatoma</i>
Hona	värdtickans doft	värdtickans doft
Hane	värdtickans doft	sexualferomon utsänt av honor

strategi för att finna en partner är ineffektiv vid de låga tätheter av tickor och insekter som råder där.

Diskussion

Sammantaget tyder våra studier på att olikheter i spridningsbiologi är en viktig förklaring till varför olika insektsarter som lever av fruktkroppar av tickor är olika känsliga för skogsbruk. Vissa arter, som vanlig svampsvartbagge och tickgnagare ur släktet *Dorcatoma* tycks ha spridningsstrategier som gör att de effektivt kan utnyttja även tickor i låg täthet i brukad skog, medan andra arter som rödhalsad svartbagge och *Cis quadridens* tycks ha spridningsstrategier som är mindre effektiva under sådana förhållanden. Skillnaderna i spridningsbiologi mellan arterna omfattar allt ifrån förekomst av utvecklade flygmuskler, flygvillighet, flygförmåga och strategi för att finna en partner, till äggläggningsförmågan hos honorna.

Våra resultat tyder på att rödhalsad svartbagge främst är anpassad för att leva på platser med stor täthet av död ved, i första hand i relativt solexponerade lägen. Dessa vedansamlingar bör förekomma under en längre tid för att möjliggöra kolonisering och populationsuppbyggnad. Eftersom arten emellanåt kan sprida sig över betydande avstånd behöver platserna dock inte vara belägna i direkt anslutning till andra vedansamlingar för att vara av potentiellt värde. Exakt hur långt rödhalsad svartbagge kan flyga är svårt att säga. I frånvaro av vind är säkerligen spridningsavstånd på 5-10 kilometer möjliga, och om arten kan flyga med vinden ovanför trädtopparna, vilket är vanligt hos migrerande insekter, så är säkert spridning över flera mil möjliga. Det är således viktigt att tillämpa en tillräckligt stor skala både när man lägger upp studier för att undersöka populationsdynamiken hos vedlevande insekter och när man planerar åtgärder för att bevara dem. För att bevara rödhalsad svartbagge behöver man ta hänsyn till såväl kvalitén på tickorna som deras lokala tätheter samt deras förekomst på landskapskala.

Studier av spridningsbiologin hos ovanliga vedlevande insektsarter är få. Läderbaggen, *Osmoderma eremita*, är den enda rödlistade vedlevande art vars spridning har studerats i fält genom märk-återfångstförsök och genom att

följa skalbaggar med radiosändare fästa på sig (Ranius & Hedin 2001, Hedin & Ranius 2002). Dessa studier visade att de flesta individer av denna art stannar kvar i födelseträdet under hela sina liv och att de som sprider sig främst flyger kortare sträckor på upp till ett par hundra meter till närstående träd. En begränsad spridningsförmåga är därför troligen en bidragande orsak till att läderbaggen är känslig för fragmentering av sin livsmiljö (Ranius 2000, Ranius & Hedin 2001). Flera andra undersökningar har visat på förekomstmönster hos ovanliga vedlevande arter som kan tyda på att de har en begränsad spridningsförmåga, men deras spridningsbiologi har inte studerats närmare (Økland 1994, Ranius & Wilander 2000, Siitonen & Saaristo 2000, Ranius 2002). För att bevara dessa och andra vedlevande arter räcker det därför inte att säkra förekomsten av tickor och död ved utan de måste finnas i tillräcklig mängd och rumsligt fördelade så att spridning kan ske mellan dem. Lite är dock känt om vilka kritiska nivåer av substrat som krävs för att bevara vedlevande insektsarter (men se Økland m.fl. (1996) och Ranius (2002) för studier som diskuterar tröskelnivåer för enskilda arter). För att få en bättre förståelse för detta behövs fler undersökningar av ovanliga vedlevande arters förekomstmönster och spridningsbiologi, gärna i kombination med datormodelleringar.

Tack

Främst vill jag tacka Göran Nordlander, Mats Jonnell och Oskar Kindvall som hjälpte mig på många olika sätt genom hela avhandlingsarbetet. Stort tack även till Jes Johannesen och Alfred Seitz för samarbete med det genetiska arbetet, samt till Frauke Jonsson, Beatrice Lindgren, Kajsa Lindström, Henrik Nordenhem, Åsa Nordlander, Fredrik Söderman och Olle Terenius för hjälp i fält och på lab. Forskningen har fått ekonomiskt stöd från Stiftelsen Oscar och Lili Lamms minne, Carl Tryggers Stiftelse för Vetenskaplig Forskning, Svenska Institutet, Skogsfakulteten vid SLU och Skogssällskapet.

Litteratur

- Antonsson, K. & Wadstein, M. 1991. Eklandskapet - en naturinventering av hagar och lövskogar i eklandskapet S. om Linköping. - Länsstyrelsen i Östergötlands län, Linköping.
- Bohonak, A.J. 1999. Dispersal, geneflow, and population structure. - Quarterly Review of Biology 74: 21-45.

- Guevara, R., Rayner, A.D.M. & Reynolds, S.E. 2000. Orientation of specialist and generalist fungivorous ciid beetles to host and non-host odours. – *Physiological Entomology* 25: 288-295.
- Guevara, R., Hutcheson, K.A., Mee, A.C., Rayner, A.D.M. & Reynolds, S.E. 2000. Resource partitioning of the host fungus *Corioliolus versicolor* by two ciid beetles: the role of odour compounds and host ageing. – *Oikos* 91: 184-194.
- Gärdenfors, U. 2005. Rödlistade arter i Sverige 2005. – ArtDatabanken, SLU, Uppsala.
- Hedin, J. & Ranius, T. 2002. Using radio telemetry to study dispersal of the beetle *Osmoderma eremita*, an inhabitant of tree hollows. – *Computers and Electronics in Agriculture* 35: 171-180.
- Hutchison, D.W. & Templeton, A.R. 1999. Correlation of pair wise genetic and geographic distance measures: inferring the relative influences of gene flow and drift on the distribution of genetic variability. – *Evolution* 53: 1898-1914.
- Jonsell, M. & Nordlander, G. 1995. Field attraction of Coleoptera to odours of the wood-decaying polypores *Fomitopsis pinicola* and *Fomes fomentarius*. – *Annales Zoologici Fennici* 32: 391-402.
- Jonsell, M. & Nordlander, G. 2002. Insects in polypore fungi as indicator species: a comparison between forest sites differing in amounts and continuity of dead wood. – *Forest Ecology and Management* 157: 101-118.
- Jonsell, M., Nordlander, G. & Jonsson, M. 1999. Colonization patterns of insects breeding in wood-decaying fungi. – *Journal of Insect Conservation* 3: 145-161.
- Jonsell, M., Nordlander, G. & Ehnström, B. 2001. Substrate associations of insects breeding in fruiting bodies of wood-decaying fungi. – *Ecological Bulletins* 49: 173-194.
- Jonsell, M., Schroeder, M. & Larsson, T. 2003. Dispersal in *Bolitophagus reticulatus*: flight period and attraction to volatiles. – *Ecography* 26: 421-428.
- Jonsson, M. 2003. Colonisation ability of the threatened tenebrionid beetle *Oplocephala haemorrhoidalis* and its common relative *Bolitophagus reticulatus*. – *Ecological Entomology* 28: 159-167.
- Jonsson, M. & Nordlander, G. Insect colonisation of fruiting bodies of the wood-decaying fungus *Fomitopsis pinicola* at different distances of an old-growth forest. – *Biodiversity and Conservation*, under tryckning.
- Jonsson, M., Nordlander, G. & Jonsell, M. 1997. Pheromones affecting flying beetles colonizing the polypores *Fomes fomentarius* and *Fomitopsis pinicola*. – *Entomologica Fennica* 8: 161-165.
- Jonsson, M., Jonsell, M. & Nordlander, G. 2001. Priorities in conservation biology: a comparison between two polypore-inhabiting beetles. – *Ecological Bulletins* 49: 195-204.
- Jonsson, M., Johannesen, J. & Seitz, A. 2003. Comparative genetic structure of the treated tenebrionid beetle *Oplocephala haemorrhoidalis* and its common relative *Bolitophagus reticulatus*. – *Journal of Insect Conservation* 7: 111-124.
- Jonsson, M., Kindvall, O., Jonsell, M. & Nordlander, G. 2003. Modelling mating success of saproxylic beetles in relation to search behaviour, population density and substrate abundance. – *Animal Behaviour* 65: 1069-1076.
- Komonen, A. 2003. Hotspots of insect diversity in boreal forests. – *Conservation Biology* 17: 976-981.
- Komonen, A., Penttilä, R., Lindgren, M. & Hanski, I. 2000. Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus. – *Oikos* 90: 119-126.
- Økland, B. 1994. Mycetophilidae (Diptera), an insect group vulnerable to forest practices? A comparison of clearcut, managed and semi-natural spruce forests in southern Norway. – *Biodiversity and Conservation* 3: 68-85.
- Økland, B. 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. – *Biodiversity and Conservation* 5: 75-100.
- Ranius, T. 2000. Minimum viable population size of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows. – *Animal Conservation* 3: 37-43.
- Ranius, T. 2002. Influence of stand size and quality of tree hollows on saproxylic beetles in Sweden. – *Biological Conservation* 103: 85-91.
- Ranius, T. & Wilander, P. 2000. Occurrence of *Larca lata* H.J. Hansen (Pseudoscorpionida: Garypidae) in tree hollows in relation to habitat quality and density. – *Journal of Insect Conservation* 4: 23-31.
- Ranius, T. & Hedin, J. 2001. The dispersal rate of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows. – *Oecologia* 126: 363-370.
- Siitonen, J. & Saaristo, L. 2000. Habitat requirements and conservation of *Pytho kolwensis*, a beetle species of old-growth boreal forest. – *Biological Conservation* 94: 211-220.
- Southwood, T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies. – *Journal of Animal Ecology* 46: 337-365.
- Whitlock, M.C. & McCauley, D.E. 1999. Indirect measures of gene flow and migration: $F_{st} \neq 1/(4Nm+1)$. – *Heredity* 82: 117-125.