UPPSALA
UNIVERSITET

Den historiska markanvändningens betydelse för ängs- och naturbetesmarkernas flora

Elisabeth Stenudd

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2016
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Sammandrag

Ängs- och naturbetesmarker utgör idag en mycket liten del av landskapet jämfört med för några hundra år sedan. Flera av de växter som finns i dessa marker är således hotade. Areaminskningen och fragmenteringen beror främst på den historiska utvecklingen mot ett alltmer effektiviserat jordbruk och dagens trender med övergivning, igenväxning och utarmning av artrikedom som följd. Markanvändningen har varierat över tid, där vissa av dagens ängs- och naturbetesmarker till exempel har ett förflutet som åker eller har gjorts om från slåtteräng till betesmark samt tvärtom. En variation har även funnits i skötsel av de hävdade gräsmarkerna, exempelvis med olika tidpunkt för slåtter, något som mer eller mindre har gått förlorat idag. Nödvändigt för artrikedomen i hävdade marker är en kontinuitet i hävden. Därutöver behövs en variation i skötsel på lokal nivå och landskapsnivå för att de hotade ängs- och betesmarksväxterna ska kunna bevaras, vilket inte uppnås idag.

Inledning

Ängs- och naturbetesmarker är bland de artrikaste markerna som finns, med artantal upp emot 60 kärlväxtarter per m^2 (Kull & Zobel 1991). De utgör livsmiljöer åt en mängd insekter, fåglar, lavar, mossor och en unik samling av kärlväxter. Dessvärre är ängs- och naturbetesmarkernas flora hotad. Nästan två tredjedelar av de rödlistade kärlväxterna utgörs av arter med odlingslandskapet som ett av sina eller sitt enda huvudsakliga habitat, såsom brunkulla (*Gymnadenia nigra*), fältgentiana (*Gentianella campestris* subsp. *campestris*), slåttergubbe (*Arnica montana*), åkerskallra (*Rhinanthus angustifolius* subsp. *apterus*) och olika ögontröstarter (*Euphrasia* spp.) En ännu större andel av dessa är hotade (ArtDatabanken 2015).

Att många av arterna är hotade beror sannolikt till stor del på den stora minskning av de öppna gräsmarkenas areal, och därmed dessa växters habitat, som har skett på senare tid. De dryga 2 miljoner hektar ängs- och naturbetesmark som fanns i Sverige för ungefär 200 år sedan har minskat till de några hundratusen hektar som uppskattas finnas idag (Persson 2005, Palmgren 2010, Bernes 2011). Problemet med arealminskning och fragmentering av ängs- och naturbetesmarker i Sverige är idag väl känt och åtgärder genomförs för att motverka detta. Bevarandeåtgärderna består till stor del av att efterlikna de metoder som ingick i det traditionella jordbruket från förr med slåtter och bete (Svensson & Moreau 2012). Trots bevarandearbetet befinner sig gräsmarkerna längst ned på den av ArtDatabanken framtagna barometern för bevarandestatusen hos samtliga naturtyper inom EU:s art- och habitatdirektiv. Denna dåliga bevarandestatus har tillskrivits gräsmarkerna på grund av minskande areal, fragmentering, felaktig eller upphörd skötsel samt att utvecklingen bedöms fortsätta på samma sätt i framtiden (Wenche 2014).

För att förstå varför situationen ser ut som den gör idag och hur den framöver ska kunna ändras, kan det vara till hjälp att se bakåt i tiden. Syftet med det här arbetet har varit att undersöka vilken betydelse den historiska markanvändingen har för ängs- och naturbetesmarker, med fokus på deras flora. Varför är dessa marker så artrika och vad karaktäriserar de växtarter som har specialiserat sig på de förhållanden som råder där? Vilka lärdomar kan vi dra av den historiska markanvändningen, med en gynnsam skötsel i bevarandesyfte som mål? För att hitta svaret på dessa frågor kommer ängs- och naturbetesmarkernas historia först att tas upp, följt av en beskrivning av markernas speciella egenskaper som biotoper och deras unika flora. Därefter ges en översikt över dagens hot mot ängs- och naturbetesmarkernas flora samt bevarandeåtgärder idag och i framtiden.

Definitionen av ängs- och naturbetesmarker kommer i detta arbete att vara slåtteräng respektive betesmark som inte har gödslats, plöjts eller såtts. Båda marktyperna ska vidare vara sådana som under lång tid, lämpligen 200 år (Dahlström *et al.* 2006), har utsatts för mer eller mindre kontinuerlig hävd i form av slåtter och bete. Om det i materialet som utgör grunden till detta arbete har använts andra benämningar för dessa marker, men med uttalat samma definition, används här benämningen ängs- och naturbetesmarker.

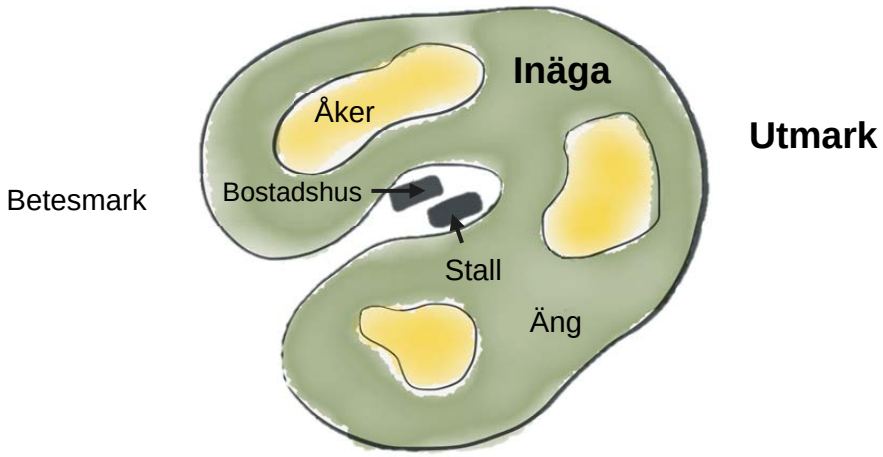
Historik

Att känna till ängs- och naturbetesmarkernas historia, med den tillhörande agrara utvecklingen, är nödvändigt för att förstå hur markerna fungerar och reagerar på dagens bevarandeåtgärder (Eriksson & Cousins 2014). Nedan följer en översiktlig beskrivning av jordbrukets utveckling med fokus på ängs- och naturbetesmarker.

Jordbrukets början

De ängs- och naturbetesmarker som finns i Sverige idag har sitt ursprung i det traditionella jordbruk som hade sin början i svensk förhistorisk tid. Bondestenåldern som inleddes kring 4000 f. Kr. markerar jordbrukets ungefärliga ankomst till Sverige och bönderna bedrev då ett röjnings- och svedjebruk där öppna åker- och betesmarker bildades genom röjning och bränning av skog (Ekstam *et al.* 1988, Welinder *et al.* 2004). Eftersom marken efterhand utarmades på näring behövde nya marker vartefter öppnas upp och odlingen eller betet flyttades dit. Under denna period gick boskapen på fritt bete under hela säsongen, inklusive vintermånaderna. När det fasta åkerbruket inleddes 3000-4000 år senare började djuren hållas inomhus under vintern, med ett kallare klimat som trolig bidragande orsak (Ekstam *et al.* 1988, Karlén 1988, Welinder *et al.* 2004). Detta innebar ett behov av vinterfoder åt djuren, vilket gav ängen en funktion i jordbruket. De fasta åkrarna var möjliga tack vare den gödsel man fick från djuren och djuren kunde hållas i stall under vintern genom hö från ängarna (Ekstam *et al.* 1988, Welinder *et al.* 2004). Insamling av kvistar och löv genom hamling, det vill säga beskärning av träd, lär också ha utgjort ett viktigt tillskott till vinterfodret. (Emanuelsson & Petersson 2009).

I det fasta åkerbrukets början användes marken ofta gemensamt av flera gårdar i närheten av varandra. Ängar och betesmark hölls åtskilda (figur 1), där den övervägande ängsmarken låg i anslutning till åkrarna på det som kallades inägan, och betesmarken låg utanför på utmarken (Widgren 1983). Även skogsbete förekom (Welinder *et al.* 2004). I en by där enskiftesbruk bedrevs var odlingen på åkrarna kontinuerlig från år till år, utan träda. Ängarna växte till på våren och slogs sedan på sommaren följt av bete (Ekstam *et al.* 1988, Myrdal & Gadd 2000).



Figur 1. Schematisk bild över ett enskiftesbruk som det kan ha sett ut i från det fasta jordbrukets början (1000-0 f. Kr) och in på 1800-talet då det fortfarande förekom i stor utsträckning. Åker och äng fanns i samma gärde och utgjorde inägan. Utmarken fanns utanför gärdet och användes främst som betesmark. Omritad efter Ekstam *et al.* (1988).

En annan skiftesform som anlände vid medeltiden var tvåsäde, där hälften av åkermarken låg i träda och den andra hälften brukades, med skifte varje år. Det åkergärde som var ett vid ensäde behövde vara två vid tvåsäde och användingen av ängsmarken berodde då på hur mycket tillgänglig betesmark som fanns för övrigt (Ekstam *et al.* 1988). Om det fanns tillräckligt med betesmark kunde hela det åkergärde som låg i träda, inklusive dess ängsmark, hållas fritt från bete och ängsmarken slogs då till vinterfoder. Om det däremot var brist på betesmark fick djuren gå på bete i det trädade åkergärdet under hela säsongen. För att tillgodose behovet av vinterfoder ordnades då ett speciellt ängsgärde. Ensädet och tvåsädet kompletterades på 1700-talet med tresädet som innebar att tre åkerarealer användes för höstsäd respektive vårsäd och en tredje som låg i träda. På samma sätt som i tvåsädet behövdes ofta en speciell ängsmark för vinterfoder eftersom marken i träda behövdes för bete (Ekstam *et al.* 1988, Ekstam & Forshed 1996, Myrdal & Gadd 2000).

Jordbruket reformeras

Under 1700- och 1800-talet genomfördes stora förändringar i jordbruket, gemensamt kallat för den agrara revolutionen. Den mark som tidigare hade brukats i tegskifte, där bönderna i en by brukade sina tegar (mindre jordlotter) inom samma åkergärde, skiftades så att åkern brukades i sin helhet av en bonde. Djuren som tidigare hade gått på bete på den allmänna utmarken betade nu alltmer ofta i bondens eget hägn, där naturbetesmarken gradvis ersattes av betesvallar med konstgödsling och insådda vallväxter (Ekstam & Forshed 2000, Myrdal & Gadd 2000, Bernes 2011). Även om utmarksbete förekom ända in på 1900-talet var det i mindre utsträckning och det försvann sedan genom pådrivning från statens sida under tidigt 1900-tal (Ekstam & Forshed 2000, Bernes 2011). Den agrara revolutionen innebar också att redskapen förnyades och förbättrades samtidigt som de gamla skiftesbruken började ersättas av växelbruket där olika grödor odlas olika år på samma åker. Exempelvis kunde spannmål odlas ett år och vallväxter ett annat, eller med andra årsintervall (Palm *et al.* 1998, Myrdal & Gadd 2000).

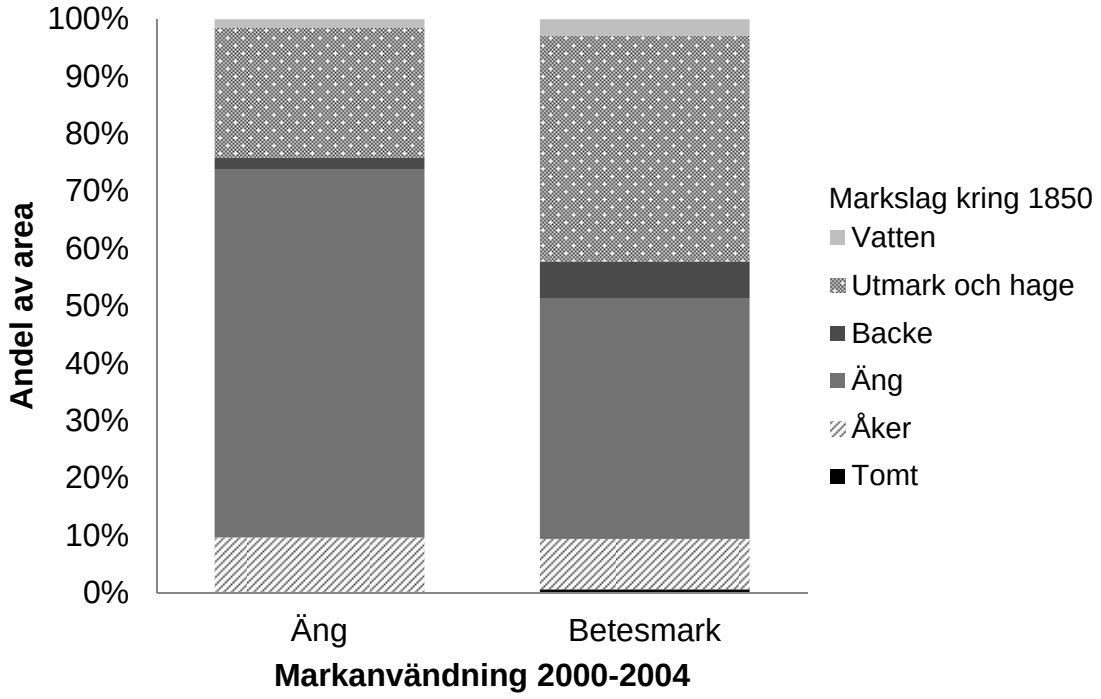
Variation i tid och rum

Utöver de översiktliga förändringar som skett inom jordbruket har det även under perioderna mellan de tekniska framstegen funnits en variation i brukande av mark. Med jordbrukets historia som bakgrund beskrivs nedan den variation som har förekommit i odlingslandskapet, både tidsmässigt och geografiskt, när ängs- och betesmarker brukades traditionellt. Variationen har tagit sin form dels i skiftande markanvänding och dels i omväxlande skötsel.

Markanvändning

Förändringarna i jordbruket och av samhällets behov i samband med den agrara revolutionen ledde till att åkerarealen ökade kraftigt, ofta på bekostnad av ängsmark (Ekstam *et al.* 1988, Myrdal & Gadd 2000). Ett exempel är Selaön i Mälaren, där det skedde en fördubbling av åkerarealen under 1800-talets andra hälft, samtidigt som ängsarealen minskade nästan lika mycket eftersom stora delar av den gjordes om till åker. Även naturbetesmarkerna yta minskade kraftigt (Dahlström *et al.* 2006).

Nationellt sett har sockenkartor från mitten av 1800-talet i jämförelse med 2000-talets ängs- och betesmarksinventering visat att endast 3% av landets dåvarande yta med naturbetesmark och mindre än 1% av slåtterängsarealen återstår idag (Blom 2009). Av dagens naturbetesmark utgör de ursprungliga betesmarkerna nästan hälften och resterande är huvudsakligen omvandlad slåtteräng eller åker. Slåtterängar har i större utsträckning en lång kontinuitet i markanvändningen, där drygt 60% av nuvarande slåtterängar brukades som slåtteräng även på 1800-talet (figur 2; Dahlström & Hallgren 2009).



Figur 2. Fördelning av historisk markanvändning kring mitten av 1800-talet inom dagens ängs- respektive naturbetesmarker, enligt sockenkartor samt ängs- och betesmarksinventeringen 2002-2004. Backe avser åkerdiken och dylikt som slagits för hö eller betats. Utmark avser områden utanför inägans åkrar och ängar, med varierande trädtäthet. Modifierad efter Dahlström och Hallgren (2009).

Skötsel
En av de viktigaste tidpunkterna på året för ängsmarker, den för slåtter, har historiskt sett varierat i Sverige. Tidpunkten för slåtter har varierat mellan år och ännu mer mellan olika platser i landet, där slåtter i södra Sverige förr skedde tidigare än i norra Sverige. Därtill utfördes slåtter under längre perioder, genomsnittligen omkring 18 dagar, vilket innebar att det fanns en variation i både start- och slutdatum för slåttern (baserat på underlag från 1873-1951; Eriksson *et al.* 2015). Detta kan jämföras med dagens slåtter som genomförs på cirka 2 dagar (Dahlström *et al.* 2013). Den längre perioden av slåtter skapade en variation på lokal nivå i form av de ängar som slogs i början av perioden (oftast de mest produktiva) och de som slogs i slutet, sannolikt till fördel för de olika ängsväxtarterna (Dahlström *et al.* 2008).

Variation fanns även i betesmarker, då främst på grund av de olika sätt som betesdjuren kunde hållas på (Blom 2009), men även vilken typ av djur som betade (Welinder *et al.* 2004). Vad gäller betessystem fanns i princip samma system som idag, vilka kan delas upp i fem olika typer: 1) Kontinuerligt bete där samma område betas av samma antal djur hela säsongen. 2) Rotationsbete, vilket innebär att betesdjuren i varierande antal flyttas runt på betesmarken där de låts beta en period för att sedan flyttas vidare. Denna betesform kan vara både extensiv och intensiv. 3) Stripbete där djuren mer precist begränsas till en viss yta med hjälp av stängsel. 4) Sambete, som innebär att flera djurslag betar samtidigt. 5) Växelbete där olika djurslag betar samma område under olika perioder av säsongen (Pehrson & Spörndly 2001). Tidsmässigt sträckte sig den normala betesperioden mellan juni och september (Flygare & Isacson 2003) och styrdes huvudsakligen av den enskilda gårdens förutsättningar (Dahlström 2006).

De djurslag som använts för bete har varierat ända sedan jordbrukets början. De betande tamdjur som enligt arkeologiska fynd funnits sedan yngre stenåldern, ca 3900 f.Kr., är nötkreatur, får och getter, medan tamhästar verkar ha introducerats några tusen år senare (Welinder *et al.* 2004). Dessa djur är även de som har dominerat inom jordbruket, med viss variation i olika delar av landet. Till exempel fanns, på 1800-talet, det största antalet hästar bland annat på Gotland och kor var vanligare i norra än södra Sverige (Myrdal & Gadd 2000). Boskapens sammansättning hänger ihop med den inriktning som fanns inom jordbruket i landets olika delar, där den större andelen kor i norra Sverige var knuten till den större inriktningen på mjölkproduktion (Dahlström 2006).

Ursprunget till de öppna gräsmarkernas växter
Ett flertal av de växter som förekommer i odlingslandskapet idag är knutna till just denna typ av mark (ArtDatabanken 2015). Var fanns dessa växter innan människan började öppna upp skogen och skapa större, öppna gräsmarker? Landskapet innan jordbrukets ankomst beskrivs oftast som övervägande sluten skog med gläntor och öppen mark kring sjöar, vattendrag och vid kusterna (Ekstam *et al.* 1988, Svenning 2002). Andra öppna marker lär också ha funnits, som fjällhedar, myrar och alvar. Vilda, stora herbivorer och även bäver (*Castor fiber*) verkar ha bidragit till att underhålla de mindre, öppna markerna (Wells *et al.* 2000, Svenning 2002, Emanuelsson & Petersson 2009) samtidigt som skogsbränder troligen bidrog starkt till att forma landskapet (Ekstam *et al.* 1988, Svenning 2002). De öppna marker som fanns i mindre utsträckning utgjorde sannolikt habitatet för de växter som sedan genom jordbruket fick möjlighet att breda ut sig och inta de nya ängs- och betesmarkerna (Ekstam *et al.* 1988). Denna spridning förstärktes troligen, i och med jordbruket, av mänsklig fröspridning (Eriksson 1998) såväl som av boskap (Bruun & Fritzbøger 2002).

Att landskapet huvudsakligen var beskogat och att gräsmarksfloran endast fanns i mindre och relativt få habitat har dock ifrågasatts av bland andra Andersson och Appelqvist (1990) samt Vera (2000), främst på grund av delade meningar kring hur pollenanalyser bör tolkas. Pollenanalyser, i detta sammanhang, går ut på att undersöka polleninnehållet i sediment och utifrån det dra slutsatser kring hur växtligheten kan ha sett ut under den aktuella tidsperioden. I den alternativa tolkningen beskrivs det preagrara landskapet som mosaikartat med öppna marker, skogsdungar och på sina håll sluten skog. Både Andersson och Appelqvist (1990) och Vera (2000) framhäver särskilt de stora herbivorernas förmåga att påverka vegetation och underhålla öppna gräsmarker i denna andra variant av landskapsbeskrivning.

Ängs- och naturbetesmarker som biotoper

Ängar och naturbetesmarker är speciella naturtyper i och med att de är beroende av människans aktiviteter för sin existens. Det finns faktorer som skiljer ängs- och naturbetesmarker åt, till exempel fuktighet, på så sätt att artsammansättningen ser helt olika ut i exempelvis en torr respektive fuktig äng (Linusson *et al.* 1998, Tzialla *et al.* 2006). Den faktor som dock gemensamt karaktäriserar ängs- och naturbetesmarker är hävden.

Hävd och artrikedom

Förutsättningen för existensen av ängs- och naturbetesmarker är att de hävdas, och artrikedomen i dessa marker kan delvis förklaras genom den störning som hävden utgör. En regelbunden hävd skapar inte bara ett högre artantal utan är helt nödvändig för en bibehållen artrikedom. På marker som hävdas kontinuerligt finns ett högre antal arter, både i jämförelse med mer sporadisk hävd och total övergivelse (Hansson & Fogelfors 2000, Dupré & Diekmann 2001, Wahlman & Milberg 2002). På liknande sätt leder ett avbrott i hävden till att diversiteten av växter minskar (Gustavsson *et al.* 2007). Förklaringen till varför hävden skapar artrikedom och diversitet är flerdelad. En avgörande faktor är den långvariga kontinuiteten av hävd som över tid kan bidra till en ackumulering av arter i ängs- och naturbetesmarkerna (Eriksson 2013), vilket kan tillstyrkas genom att högst artrikedom hittas i marker med historiskt långvarig och bibehållen hävd (Cousins & Eriksson 2002, Dahlström *et al.* 2006).

Hävdens effekter

Utöver en möjliggjord artrikedom påverkar hävden även vilka växtarter som finns i ängs- och betesmarkerna och hur de individer som lever där ser ut. En första effekt som hävden har är den rent fysiska. All biomassa ovanför en viss höjd, som är olika vid bete respektive slåtter, tas bort, med undantag för de växter som betesdjuren ratar. Beroende på växternas höjd, placering av huvudsaklig bladmassa och reproduktiva delar påverkas arterna olika. På en hävdad ängs- eller naturbetesmark är lågväxta arter dominerande, speciellt sådana med mer basalt placerade blad (Díaz *et al.* 1992, Dupré & Diekmann 2001) som till exempel gullviva (*Primula veris*) och slåttergubbe (*Arnica montana*). Även individer av en och samma art kan uppvisa förändrade morfologiska karaktärer som respons på hävd, vilket i vissa fall kan ge upphov till olika former av en och samma art, så kallade ekotyper. Förändringen utgörs oftast av att växten blir mindre till storleken (Warwick & Briggs 1979) och mindre upprätt (Painter *et al.* 1993) om den växer i hävdad mark. Reisch och Poschlod (2003) fann, i linje med detta, att populationer av gräset *Sesleria albicans*, en typ av älväxing, i hävdade respektive ohävdade habitat skiljde sig åt morfologiskt. I hävdade habitat var grästuvorna lägre och grässtrånas blad kortare än i ohävdade habitat.

I samma studie av Reisch och Poschlod (2003) påvisades även den andra effekt som hävden kan ha, nämligen ändrade fenologiska karaktärer. Populationer av *Sesleria albicans* i hävdade habitat gick i blom vid olika tidpunkter utifrån när på året hävden utfördes i respektive habitat. Sådana säsongsmässiga ekotyper, det vill säga olika former av samma art som skiljer sig åt vad gäller tidpunkt för blomning, har bland annat även påvisats för fältvädd (*Scabiosa columbaria*; Reisch & Poschlod 2009) och stor ögontröst (*Euphrasia rostkoviana*; Zopfi 1998). Hos underarterna fält- och ängsgentiana (*Gentianella campestris* subsp. *campestris* respektive *Gentianella amarella* subsp. *amarella*) förekommer tidigt och sent blommande varianter, vilket skulle kunna förklaras av det disruptiva selektionstryck som en regelbundet återkommande slåtter medför (Lennartsson 1997).

En tredje effekt som hävden har är den på ängs- och naturbetesmarkernas abiotiska förhållanden. Den främsta egenskapen hos ängar och naturbetesmarker är att de är näringsfattiga, vilket de blir genom den bortförsel av näring som sker vid slåtter och bete (Janssens *et al.* 1998, Venterink *et al.* 2002, McCrea *et al.* 2004). Näringsfattigdomen gynnar de växter som är habitatspecialister, vilka kan hushålla med de resurser som finns i jorden och därmed har en långsammare tillväxt. Den begränsade tillgången på näring gör, tillsammans med hävdens fysiska åverkan, samtidigt att de snabbväxande generalisterna hindras från att breda ut sig (Cousins & Eriksson 2001, Fajmonova *et al.* 2013). En andra abiotisk faktor är ljustillgången som på ängs- och naturbetesmarker är förhållandevis hög. Hävden skapar, genom att högväxta arter hindras från att bli dominerande (Klimeš & Klimešová 2001), utrymme för arter som är speciellt ljuskrävande men har låg ljuskonkurrensförmåga på grund av sin låga växtform (Díaz *et al.* 1992).

Närvaron av betesdjur på ängs- och naturbetesmarkerna ger upphov till en sista effekt som hävden indirekt har. Betesdjurens trampande skapar ytor med bar jord, så kallade markblottor. Dessa utgör viktiga rekryteringsplatser för vissa växter och hjälper dem därmed igenom den första kritiska tillväxtperioden (Kratochwil *et al.* 2002, Poschlod & Biewer 2005, Hellstrom *et al.* 2009).

Utebliven hävd

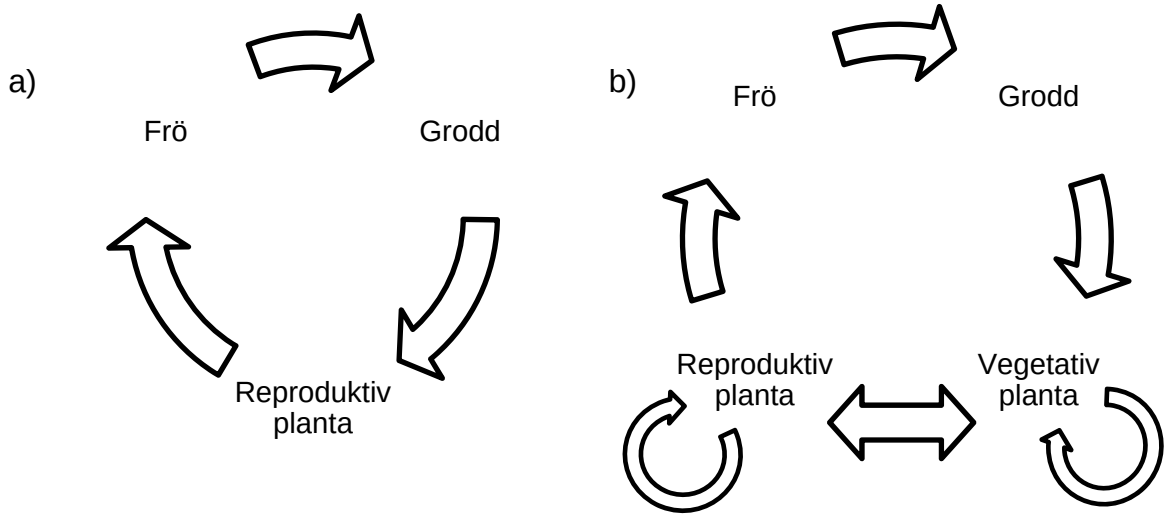
Ett tecken på hävdens betydelse är det som sker när hävden uteblir. När en ängs- eller naturbetesmark överges påbörjas en spontan succession eftersom marken inte längre hävdas, och utan åtgärder övergår den öppna marken till skog (Ekstam 1992, Hansson & Fogelfors 2000). I denna övergång sker en samtidig minskning av artantal som kan vara så stor som en halvering av artrikedomen (Persson 1984). I successionen i svenska ängs- och naturbetesmarker som växer igen finns en grupp av växter som gynnas av utebliven hävd och på så vis börjar ta över. Bland dessa generalister har Ekstam (1992) placerat bland annat en (*Juniperus communis*), kruståtel (*Deschampsia flexuosa*), älggräs (*Filipendula ulmaris*) och örnbräken (*Pteridium aquilinum*). I den grupp som förväntas minska kort efter upphörd hävd hittas specialisterna där Ekstam (1992) bland annat placerar fältgentiana (*Gentianella campestris* subsp. *campestris*), kattfot (*Antennaria dioica*), toppjungfrulin (*Polygala comosa*) och ängsskallra (*Rhinanthus minor*). Två av de senare är rödlistade (ArtDatabanken 2015).

En annan konsekvens av upphörd hävd är att marken blir mer näringsrik. Effekten av denna enskilda konsekvens kan illustreras av den påverkan som övergödning har på gräsmarker. Övergödningen kan vara i form av exempelvis läckage från omgivande åkermark eller kvävenedfall, även om svenska nivåer av kvävenedfall är betydligt lägre än de i till exempel Sydeuropa (Dirnböck *et al.* 2014). En ökad kvävehalt i marken minskar på sikt artrikedomen (Myklestad & Szetersdal 2003, Stevens *et al.* 2004, Maskell *et al.* 2010, Liira *et al.* 2012),

vilket orsakas av att konkurrensstarka, ofta snabbväxande, generalister börjar breda ut sig, vilket påverkar ljusförhållandena negativt. Typiska gräsmarksarter kräver ofta mycket ljus för att gro (Grime & Jeffrey 1965) och är känsliga för skugga (Urbas & Zobel 2000). Det är bristen på solljus som till slut verkar leda till att ängs- och naturbetesmarkernas specialiserade flora går förlorad vid övergödning (Hautier *et al.* 2009, Liira *et al.* 2012). Särskilt känsliga för övergödning är, något självförklarande, just de växter som är anpassade till näringsfattiga förhållanden, såsom ängs- och naturbetesmarker (Dise *et al.* 2011). Gräsmarker som har fått en tillförsel av kväve, exempelvis genom tidigare gödsling eller läckage från omgivande åkermark, verkar dock genom återupptagen skötsel kunna få tillbaka sin artrikedom med arter anpassade till näringsfattig miljö (Smits *et al.* 2008).

Ytterligare en följd av upphörd hävd är ansamling av förna, vilket påverkar gräsmarksväxterna negativt både i deras groendestadium och etablering (Overbeck *et al.* 2003, Galvanek & Leps 2012). Anledningen till att frögroningen påverkas negativt kan vara att förnan helt enkelt fångar upp frön så att de inte når jorden och därmed inte kan gro (Ruprecht & Szabo 2012). Att etableringen försvåras av ett tjockt förnalager kan förklaras av bristen på ljus under förnan samt att det är fysiskt svårt för groddplantan att ta sig igenom förnan (Hovstad & Ohlson 2008).

Slutligen utgör förökningssättet hos ängs- och naturbetesmarkernas växter en faktor för hur beroende växten är av hävd. En skillnad finns här mellan perenner samt annueller och bienner. Eftersom de senare förlitar sig på rekrytering via frö varje respektive vartannat år är de beroende av att förhållandena är gynnsamma kommande säsong för att de ska vara konkurrensstarka under etableringsfasen. Med anledning av detta är annueller mer känsliga för en ändrad markanvändning än vad perenner är (figur 3), eftersom de senare kan förlita sig på vegetativ förökning (Eriksson 2007).



Figur 3. Livscykler för annueller (a) och perenner (b). Omritad efter Eriksson (2007).

Hot

Orsakerna till att ängs- och naturbetesmarkerna idag hotas är till stor del den storskaliga omdaningen av jordbruket med en förändrad markanvändning och nedläggning av småskaliga jordbruk (SOU 2003:105), åldrande jordbrukare (Flygare & Isacson 2003) och plantering av skog i slåtterängar och naturbetesmarker (SOU 2003:105). De viktigaste orsakerna idag är därutöver en brist på betesdjur och att den brukade jorden i landet fortsätter att minska (Naturvårdsverket 2016). De problem som följer av den historiska och nutida utvecklingen kan sammanfattas som habitatfragmentering och försämring av habitatkvalitet. I samband med detta kan även en så kallad utdöendeskuld uppstå.

Habitatfragmentering

Den ändrade markanvändningen i samband med den agrara revolutionen, har för ängs- och naturbetesmarker inneburit ett avsteg från det traditionella jordbruket och ett slut på majoriteten av dessa markers existens. Som tidigare har beskrivits kan det, utöver den stora arealminskning som skedde kring slutet av 1800-talet, observeras en tydlig minskning under senare tid. Även om viss försiktighet är nödvändig vid tolkning av statistik på grund av ändrade marktypsdefinitioner över tid (Jordbruksverket 2015a), visar preliminär statistik för 2015 att det exempelvis enbart finns drygt 8000 hektar slåtteräng idag (Olsson 2015), jämfört med 1800-talets 1,5 miljoner hektar (Johansson 2005). Med minskningen av arealen har en åtföljande fragmentering skett (Eriksson *et al.* 2002, Blom 2009). Ett lokalt exempel är hävdade gräsmarker i Södermanland där konnektiviteten (en funktion av avstånd mellan fragment och deras storlek) har minskat med 90% de senaste 100 åren (Cousins *et al.* 2007).

Fragmenteringens effekter beskrivs här avseende ett antal responsvariabler. Gällande artrikedom verkar inga entydiga effekter finnas, då minskad konnektivitet i vissa fall har visats ge lägre artrikedom (Raatikainen *et al.* 2009) men i andra fall visats inte vara kopplat till artrikedom (Cousins *et al.* 2007, Oster *et al.* 2007). Därtill bör nämnas att olika typer av konnektivitet kan användas. Den tidigare beskrivna avser den strukturella konnektiviteten, beräknad utifrån area och avstånd, medan en så kallad funktionell konnektivitet även tar hänsyn till organismers förmåga att sprida sig (Tischendorf & Fahrig 2000). Att inkludera den funktionella konnektiviteten, samt jämföra den med den strukturella, kan ge en ännu större inblick i fragmenteringens effekter på enskilda växtarter eller grupper av sådana (Auffret *et al.* 2015). Därigenom kan till exempel visas att växter med olika spridningssätt använder nätverk av habitat i landskapet till olika grad (Penone *et al.* 2012) samt att strukturell konnektivitet inte alltid kan användas för att uppskatta funktionell konnektivitet (Aavik *et al.* 2014).

En andra effekt av fragmentering är den på växtpopulationernas överlevnad. Fragmentering innebär att växternas habitat bli mindre till storleken, vilket i sin tur gör att växtpopulationerna blir mindre. Detta ökar risken för lokala utdöenden (Fischer & Stöcklin 1997). Kopplat till detta är att små populationer är mer känsliga för processer som genetisk drift, demografisk stokasticitet och inavel (Shaffer 1987). Små växtpopulationer har dessutom lägre fröproduktion och frökvalitet än större populationer (Jennersten & Nilsson 1993, Oostermeijer *et al.* 1994). Ytterligare effekter är exempelvis att fragmenteringen minskar växternas förmåga att kolonisera nya habitat (Ozinga *et al.* 2009) och ökar risken för att de invaderas av andra arter (Fischer & Stöcklin 1997).

Försämring av habitatkvalitet
Utöver fragmentering, utgör den pågående försämringen av de kvarvarande habitaten det andra stora hotet för ängs- och naturbetesmarker. I ängs- och betesmarkinventeringen från åren 2002-2004 har drygt 12 000 hektar ängs- och naturbetesmark förlorat sina naturkvaliteter i jämförelse med ängs- och hagmarksinventeringen som genomfördes 1987-1992 (Persson 2005).

Anledningarna till försämringen av habitatkvalitet verkar främst vara en olämplig skötsel av ängs- och naturbetsmarker. Sverige har gjort många avsteg från den traditionella skötseln och är inte lika variabel som förr; exempelvis genomförs slåttern på kortare tid idag, det förekommer inte längre tillfällig uppodling av marken och rensing av buskar och träd sker inte i samma utsträckning (Dahlström *et al.* 2013). Detta resulterar i en försämrad förmåga att i Sverige bevara de hotade ängs- och betesmarksväxterna (Dahlström *et al.* 2013).

Ytterligare en bidragande orsak till habitatförsämringen är övergödning (Wenche 2014), både av fosfor och kväve (Ceulemans *et al.* 2011). Utöver läckage från åkermark och kvävenedfall, kan problem uppstå när djur betar i en hägnad som omfattar både gödslad gräsmark och ogödslad, äldre betesmark. Näringstillförsel kan då ske från den gödslade marken till den äldre betesmarken via djuren (Takala *et al.* 2015). Vidare är en negativ påverkan från omgivningen, exempelvis övergödning, störst på små fragment eftersom de har en relativt större omkrets än stora fragment (Kiviniemi & Eriksson 2002).

Utdöendeskuld
Hur en mark har brukats historiskt kan ses även idag, trots att marken har lämnats att växa igen. Detta kan visa sig i form av att ljuskrävande arter och indikatorarter som till exempel blåsuga (*Ajuga pyramidalis*), gullviva (*Primula veris*) och kattfot (*Antennaria dioica*) förekommer på gammal ängs- och hagmark som idag är skog (Dahlström *et al.* 1998, 2006, Palo *et al.* 2013). Det kan också påvisas genom att den historiska hävden bättre förklarar den artrikedom som finns idag än vad nuvarande markanvändning gör, något som har visats både i övriga Europa (Kull & Zobel 1991, Helm *et al.* 2006, Krauss *et al.* 2010) och i svenska ängs- och naturbetesmarker (Lindborg & Eriksson 2004, Gustavsson *et al.* 2007, Jonason *et al.* 2014). Företeelsen att hävdberoende arter finns kvar i fragmenterade habitat som sedan länge inte har hävdats, är sannolikt ett exempel på det som kallas för utdöendeskuld (Johansson *et al.* 2011).

Begreppet utdöendeskuld användes först av Tilman *et al.* (1994). Även om några grundläggande antaganden i modellen senare har ifrågasatts (McCarthy *et al.* 1997), är själva observationen användbar; effekten av habitatförlust och fragmentering i form av utdöende kan vara försenad och själva utdöendet kan då ske lång tid efter att habitatförändringen ägt rum (Tilman *et al.* 1994). Hanski och Ovaskainen (2002) menar att särskilt populationer som befinner sig strax under sin utdöendetröskel, det vill säga den minsta mängd lämpligt habitat som krävs för att en art eller population inte ska dö ut, tenderar att ha en stor utdöendeskuld med lång tidsmässig fördröjning i responsen på habitatförändringar. Vidare konstaterar de att landskapsstrukturen och omfattningen av den störning som förändrat habitatet påverkar hur utdöendeskulden ter sig tidsmässigt.

De populationer som finns kvar på grund av en utdöendeskuld är ofta sådana som benämns som restpopulationer (Eriksson 1996). De är minskande men kvarstående populationer av arter i habitat som de inte är anpassade till, exempelvis i form av förekommande ängs- eller naturbetesmarksflora i igenvuxen, förr hävdad mark, eller i habitat som egentligen är alltför

fragmenterade för populationernas fortlevnad. Johansson *et al.* (2011) undersökte egenskaper hos restpopulationsbildande växter, som kunde bidra till deras fortbestånd. Sådana egenskaper visade sig vara vegetativ förökning, lång livslängd och en långlivad knoppbank i jorden. En långlivad fröbank utgör ytterligare en sådan egenskap (Lindborg 2007). De restpopulationer som finns kan utgöra en möjlighet för bevarandet av arter eftersom deras eventuellt fördröjda utdöende skapar ett tidsmässigt fönster för att återuppta skötsel eller restaurera närliggande miljöer (Kuussaari *et al.* 2009). Det bör dock uppmärksammas att flera gräsmarksarter har ett överlapp i lämplig livsmiljö, som kan vara både gräsmark och skog, och därmed inte nödvändigtvis utgör restpopulationer om de förekommer i skog (Eriksson 2013).

Bevarandeåtgärder

Politiker, myndigheter och ideella organisationer verkar för att ängs- och naturbetesmarkerna ska bevaras. Även om mycket arbete återstår för att bromsa den negativa utvecklingen kan framsteg ses, till exempel i form av den ökande arealen slåtteräng med miljöersättning (Naturvårdsverket 2014a). Nedan presenteras kort det politiska arbetet och de praktiska åtgärderna. Några framtida, kompletterande bevarandemetoder tas också upp.

Politisk målstyrning

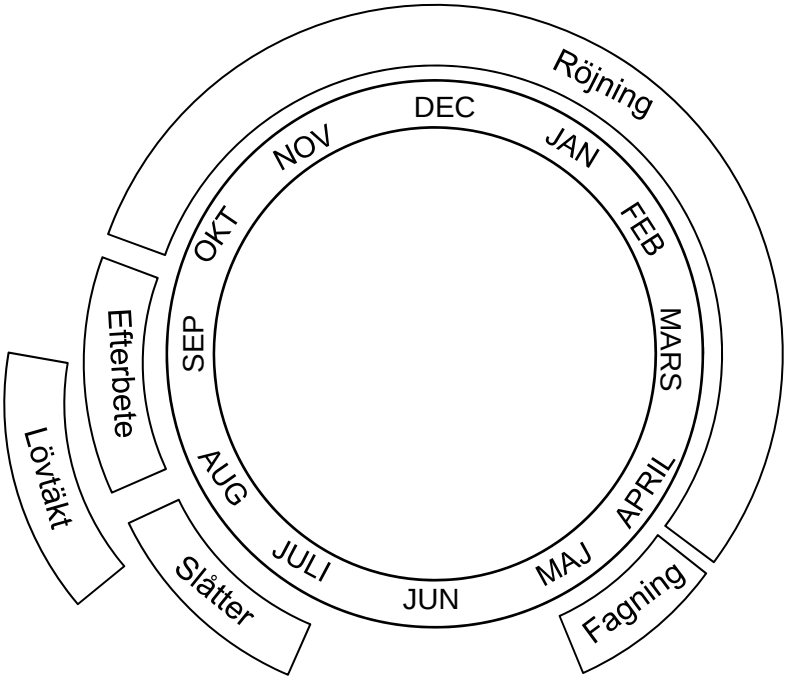
Den återkommande utgångspunkten för bevarandearbetet med ängs- och naturbetesmarker är det svenska miljökvalitetsmålet *Ett rikt odlingslandskap*. För detta mål är betesmarker och slåtterängar två av indikatorerna som kan visa hur väl målet är uppfyllt (Naturvårdsverket 2014b). För 2014 bedömdes målet inte vara uppfyllt, eftersom ängs- och betesmarkernas areal fortfarande var för liten (Naturvårdsverket 2014c).

Ett av miljömålets styrverktyg är landsbygdsprogrammet, som nyligen påbörjade en ny period för åren 2014-2020. Landsbygdsprogrammet finansieras av både Sverige och EU, och syftar till att utveckla landsbygden, bland annat vad gäller lönsamhet, konkurrenskraft, djurvälfärd och hållbarhet. Det är under hållbarhetsmålet som arbetet med att bevara ekosystem kopplade till jordbruket faller (Jordbruksverket 2015b). Inom landsbygdsprogrammet finns ett flertal olika ersättningar där främst miljöersättningen är den som är relevant för ängs- och naturbetesmarker. Dess syfte är att "bevara och förstärka betesmarkernas och slåtterängarnas natur- och kulturmiljövärden" (Jordbruksverket 2015c). Ersättningen består i det nya landsbygdsprogrammet av tre delar: en för betesmarker och slåtterängar, en för restaurering av betesmark och slåtteräng samt en för fäbodar (Jordbruksverket 2015d). Vid beslut om miljöersättning ingår jordbrukaren ett avtal om skötsel av markerna så att deras naturvärden ska bevaras (Jordbruksverket 2015c). Av de ängs- och betesmarker som registrerats i ängs- och betesmarksinventeringen 2002-2004 ingår 90% i landsbygdsprogrammets ersättningssystem (Persson 2005). Dock har den totala arealen ängs- och betesmark med miljöersättning minskat de senaste åren, speciellt de som ingår i Natura 2000-områden, något som troligen kan förklaras av en ändrad klassificering av betesmark men även av att skötseln har upphört (Karlsson *et al.* 2012).

Rekommenderade bevarandeåtgärder

Skötselråd från myndigheter gällande ängs- och naturbetesmarker består idag i stort sett av de metoder som användes i det traditionella jordbruket och det är den enskilda markens historik som avgör hur skötseln ska se ut (Ekstam *et al.* 1988, Naturvårdsverket 2011a, 2011b, Svensson & Moreau 2012). De rekommenderade skötselåtgärderna för ängar som presenteras nedan baseras på Jordbruksverkets broschyr om ängar (Svensson & Moreau 2012).

De årliga åtgärdena som rekommenderas för slåtterängar på fast mark, de så kallade hårdvallsängarna, omfattar fagning, slåtter, höbärgning, efterbete, lövtäkt och röjning (figur 4). Fagning innebär att löv och annat löst växtmaterial rensas bort. Fagningen följs sedan av slåtter, vanligtvis någon gång i mitten av sommaren. Tidpunkten bör dock anpassas efter geografiskt läge och väderlek. Olika delar av ängen kan även behöva slås tidigare eller senare beroende på växtlighet som man vill eller inte vill gynna. Efter slåttern torkas och bärgas höet varpå djur släpps på efterbete, tidigast ett par veckor efter slåttern. Mot slutet av sommaren sker lövtäkten som är en insamling av löv och ofta hamling av de träd som finns på ängen. Hamlingen innebär att grenar med blad sågas av med ett intervall på 3-8 år. Under perioden fram till nästa års fagning röjs ängen på träd och buskar.



Figur 4. Den årliga skötseln av en hårdvallsäng omfattandes fagning, slåtter, efterbete, lövtäkt och röjning. Omritad efter Ekstam *et al.* (1988).

En fuktig äng, så kallad sidvallsäng, bör också slås, höbärgas, efterbetas och röjas. Beroende på typen av sidvallsäng tillkommer eventuellt andra moment. En dammäng har till exempel en uppdämning av ett genomkorsande vattendrag som förr periodvis reglerats till översvämning, vilket är en process som fortfarande bör utföras som ett steg i skötseln.

Hur de rekommenderade skötselåtgärderna ser ut för naturbetesmarker kan representeras av de villkor som finns för miljöersättning till betesmark för året 2014 (Jordbruksverket 2015e). Villkoren säger bland annat att bete ska ske varje år men att marken enstaka år kan slås. Beroende på vilka naturvärden marken har, finns ibland villkor som att tillskottsutfodring inte får ske eller att betestrycket ska hålla en viss nivå.

Gynnsam och ogynnsam skötsel

Olika arter reagerar olika på skötselåtgärder. Att hitta en optimal skötsel för samtliga gräsmarksarter i behov av bevarandeåtgärder är därför svårt. Flertalet utredningar och studier har gjorts kring alternativa skötselmetoder, både i Sverige och Europa, där exempelvis bränning, olika tidpunkt för bete och slåtter, en kombination av olika betesdjur och maskinell slåtter har utvärderats (Hansson & Fogelfors 2000, Wahlman & Milberg 2002, Hejcman *et al.* 2005, van Teeffelen *et al.* 2008, Hall Diemer *et al.* 2013). Resultaten pekar dock i stora drag på att inga långvariga, lämpliga alternativ med säkerhet kan ersätta slåtter och bete och samtidigt bevara den hävdgynnade floran. Vidare kan exempelvis en betesmarks flora endast bevaras genom bete då floran förändras om betet ersätts med slåtter (Roemermann *et al.* 2009).

Trots arternas olika reaktioner på åtgärder finns det skötsel som generellt sett är ogynnsam för floran i stort. Den återkommande typen av sådan skötsel är ett för hårt betestryck, antingen på grund av för många betesdjur eller för lång betesperiod. Ett alltför hårt betestryck leder till en utarmning av floran (Dupré & Diekmann 2001, Dorrough *et al.* 2006) medan ett lätt till måttligt bete leder till en högre artrikedom (Klimek *et al.* 2008). Den vanligast rekommenderade skötseln i åtgärdsprogrammen för jordbrukslandskapets hotade växter är just svagt till måttligt bete (Lennartsson 2010).

En andra typ av ogynnsam skötsel som kan nämnas är för omfattande röjning av träd och buskar. Även om ljustillgången är viktig, gynnar inte en fullständig röjning av buskar och träd ängs- och betesmarksfloran (Hansson & Fogelfors 2000). Buskar utgör ett skydd mot betning där växter får möjlighet att reproducera sig i större utsträckning och producera mer biomassa än på den öppna marken (Bailey 1970). Därför kan mångfalden påverkas negativt ifall buskar i för stor utsträckning tas bort. Det bör dock påpekas att det bara är vissa typer av växter som gynnas av miljön direkt under buskarna. Eftersom förnan under buskar vanligen är djupare har till exempel arter med små frön svårt att gro där (Pihlgren & Lennartsson 2008).

Möjliga framtida metoder

De bevarandeåtgärder som utförs idag kan ses som nödvändiga för att bevara floran i de befintliga ängs- och naturbetesmarkerna. För att motverka den negativa utvecklingen med minskande areal och fragmentering kan kompletterande åtgärder dock vara viktiga.

Ett numera framträdande synsätt är det så kallade landskapsperspektivet (Lindborg *et al.* 2008). Bevarandearbetet har länge fokuserat på enskilda arter i ett visst område. Landskapsperspektivet innebär att hänsyn även tas till hur habitatsammansättningen i omgivningen ser ut, och ger ett mer storskaligt perspektiv än det som ofta förekommer i exempelvis åtgärdsprogrammen för hotade arter. I ett större perspektiv skulle linjära fragment som vägrenar kunna utgöra spridningskorridorer (Tikka *et al.* 2001) eller åtminstone tillflyktsorter (Huhta & Rautio 2007, Auestad *et al.* 2011) eftersom de har visats ha förmåga att hysa majoriteten av den flora som finns i hävdad gräsmark (Cousins & Eriksson 2001, 2002). En så kallad *spillover*-effekt har kunnat visas i amerikanska gräsmarker där habitat som var sammankopplade via korridorer i landskapet hade en större spridning av den artrika floran till omgivande mark än vad isolerade habitat hade (Brudvig *et al.* 2009). Vidare är avståndet mellan de hävdade gräsmarkerna och de linjära fragmenten en viktig faktor för hur väl spridningen kan ske (Jakobsson & Ågren 2014). För att vägrenarna ska kunna fylla en spridningsfunktion för ängs- och naturbetesmarkernas flora behöver de skötas på ett korrekt sätt, huvudsakligen genom att biomassa tas bort på samma sätt som slåtter och bete gör, så att vegetationen hålls låg (Auestad *et al.* 2011).

De problem som finns för gräsmarksfloran vad gäller vägrenar är påfrestningar i form av vägsalt (Tikka *et al.* 2000, Truscott *et al.* 2005) och kvävetillförsel från trafik (Truscott *et al.* 2005). Trafiken kan dock ge ytterligare intressanta möjligheter i ett landskapsperspektiv, där motorfordon kan fungera som fröspridare (Auffret & Cousins 2013). Utöver vägrenar skulle även andra marginella habitat, som åkerholmar, kunna fungera som språngbrädor (eng. *stepping stones*) i gräsmarksarternas spridning (Cousins & Eriksson 2001, Lindborg *et al.* 2014).

Ytterligare en åtgärd som skulle kunna bidra till bevarandet av ängs- och betesmarksfloran är införsel av stora, vilda herbivorer såsom vildhästar och visenter. Det finns ett pågående svenskt projekt där en eventuellt positiv effekt av betande gotlandsruss (*Equus ferus caballus*), en svensk hästras med äldre ursprung, på biologisk mångfald i naturbetesmarker undersöks (Sveriges lantbruksuniversitet 2013). Vidare har vildhästrasen Przewalski (*Equus ferus przewalskii*) återintroducerats i Mongoliet (Van Dierendonck & Wallis De Vries 1996), Uzbekistan (Bahloul *et al.* 2001) och Kina (Xia *et al.* 2014). I naturreservatet Monts d'Azur i Frankrike har både visent (*Bison bonasus*) och Przewalskihäst introducerats (Longour 2016). Återintroduktionerna i Mongoliet har delvis varit problematiska på grund av projektens utformning och organisation samt bristande kunskap om Przewalskihästens beteende och ekologi (Van Dierendonck & Wallis De Vries 1996). De kinesiska återintroduktionerna visar dock på framgång (Xia *et al.* 2014). Huruvida en återintroduktion av vilda herbivorer på längre sikt uppfyller sitt syfte och bidrar till bevarandet av de hävdade gräsmarkernas arter återstår dock att se.

Diskussion

Sammanfattningsvis kan ett tydligt mönster skönjas. Hävd, och en historisk kontinuitet av sådan, är avgörande för ängs- och naturbetesmarkernas artrikedom. De arter som kännetecknar ängar och naturbetesmarker är ofta sådana som har specialiserat sig på de förhållanden som råder där, förhållanden som i stor utsträckning är skapade av en återkommande hävd. Växternas tillvaro karaktäriseras starkt av hävden och om den upphör utarmas floran.

Vidare har den historiska markanvändningen i odlingslandskapet varierat över tid och ängs- och naturbetesmarker har på många håll endast gjort ett relativt kort avstamp i historien. De kan ha börjat som röjd skogsmark, betats eller slagits, för att en kortare eller längre tid senare brukas som åker, planteras med gran eller överges och återgå till skog. Denna typ av variation i markanvändning tillför kunskap för bevarandet av dagens ängs- och naturbetesmarker. En slåtteräng förblir inte en slåtteräng såvida den inte hävdas och en tidigare åker som gjorts om till betesmark kommer inte att hysa en lika stor artrikedom som en stadigvarande betesmark hade kunnat göra.

En annan sorts variation som visar sig är den i skötsel och brukande av ängs- och naturbetesmarker. Det har förr funnits en variation vad gäller tidpunkt för slåtter, betessläpp och betestryck, både geografiskt inom Sverige och mellan olika år. Det är främst denna variation som framstår som nödvändig att ta hänsyn till i dagens bevarandearbete. Två begrepp som återkommer i samband med diskussioner kring bevarandearbetet är just *variation* och *komplexitet* (Dahlström *et al.* 2013, Eriksson *et al.* 2015). I dagsläget verkar de allmänna skötselråden kunna orsaka en viss enformighet bland ängs- och betesmarker (Lennartsson & Overud 2004). Ett sätt att skapa variation kan vara att större utrymme ges till jordbrukare själva att anpassa skötseln av sina ängs- och betesmarker (Eriksson *et al.* 2015).

Dahlström och Hallgren (2009) beskriver ett dilemma gällande en *dynamisk* skötsel. Hur ska variation skapas i de små, fragmenterade ängs- och betesmarkerna samtidigt som tillräckligt många lämpliga habitat finns för de hotade växterna att etablera sig i? Frågan belyser två problem: fragmentering och brist på variation. För att motverka fragmentering och utdöenden av växtpopulationer behöver markerna i första hand öka i storlek. Detta framstår dock som ett komplext och svårlöst problem. Eventuella, men troligen otillräckliga och ibland svårgenomförbara, lösningar kan vara fortsatt restaureringsarbete, en utveckling av landsbygd och jordbruk som främjar småbruk samt utökade naturvårdsinsatser. En optimal lösning torde vara att hävdad gräsmark på ett eller annat sätt får en naturlig plats i dagens landskap så att ängs- och betesmarksväxterna inte längre var beroende av habitat som i så stor utsträckning upprätthålls av naturvårdsinsatser. Även om situationen inte ser ut så idag, finns delar av detta i form av vägrenar och banvallar. En lämplig skötsel av dessa linjära fragment skulle i sin tur kunna öka konnektiviteten i landskapet.

För att motverka fragmentering behöver, i andra hand, ängs- och betesmarker hävdas på ett gynnsamt sätt så att deras kvalitet som habitat upprätthålls. Vad innebär då ett gynnsamt sätt och på vilken nivå bör det ske? Svaret kan ligga i att anpassa skötseln på lokal nivå så att varje enskild ängs- och betesmark brukas på ett sätt som är gynnsamt för den platsen, med hänsyn till historisk skötsel och lokala förhållanden. Möjliggörs detta skulle den brist på variation som belyses i Dahlström och Hallgrens (2009) fråga, kunna åtgärdas. Eftersom variation har funnits historiskt sett i landskapet, borde en lokalt och historiskt anpassad skötsel idag kunna skapa en variation i landskapet.

Avslutningsvis erbjuder den historiska markanvändningen flera lärdomar för dagens bevarandearbete. En lång kontinuitet i markanvändning är nödvändig för ängs- och betesmarskfloran, en kontinuitet som måste upprätthållas i de befintliga ängs- och naturbetesmarkerna om deras arter ska bevaras. Den traditionella skötseln är också nödvändig, men av den nutida utvecklingen av ängs- och betesmarker att döma, behövs ytterligare åtgärder. De mest framträdande sådana är ett landskapsperspektiv och en större variation i skötsel. Inkluderas och möjliggörs dessa åtgärder i bevarandearbetet kommer situationen för ängs- och naturbetesmarkernas flora sannolikt att börja förbättras.

Tack

Jag vill tacka min handledare Katariina Kiviniemi Birgersson för värdefull hjälp och goda råd samt mina medstudenter Mikaela Puranen Vasilakis och Gunnar Wigge för deras givande återkoppling.

Referenser

Aavik T, Holderegger R, Bolliger J. 2014. The structural and functional connectivity of the grassland plant *Lychnis flos-cuculi*. Heredity **112**: 471–478.

Andersson L, Appelqvist T. 1990. Istidens stora växtätare utformade de nemorala och boreonemorala ekosystemen: En hypotes med konsekvenser för naturvården. Svensk Botanisk Tidskrift **84**: 355–368.

ArtDatabanken. 2015. Rödlistade arter i Sverige 2015. Artdatabanken SLU, Uppsala.

Auestad I, Rydgren K, Austad I. 2011. Road verges: potential refuges for declining grassland species despite remnant vegetation dynamics. Annales Botanici Fennici **48**: 289–303.

Auffret AG, Cousins SAO. 2013. Grassland connectivity by motor vehicles and grazing livestock. Ecography **36**: 1150–1157.

Auffret AG, Plue J, Cousins SAO. 2015. The spatial and temporal components of functional connectivity in fragmented landscapes. Ambio **44 Supplement 1**: 51–59.

Bahloul K, Pereladova OB, Soldatova N, Fisenko G, Sidorenko E, Sempere AJ. 2001. Social organization and dispersion of introduced kulans (*Equus hemionus kulan*) and Przewalski horses (*Equus przewalski*) in the Bukhara Reserve, Uzbekistan. Journal of Arid Environments **47**: 309–323.

Bailey AW. 1970. Barrier effect of the shrub *Elaeagnus commutata* on grazing cattle and forage production in central Alberta. Journal of Range Management 248–251.

Bernes C. 2011. Biologisk mångfald i Sverige. Naturvårdsverket, Stockholm.

Blom S. 2009. Utveckling av ängs- och betesmarker - igår, idag och imorgon. Rapport 2009:10. Jordbruksverket, Jönköping.

Brudvig LA, Damschen EI, Tewksbury JJ, Haddad NM, Levey DJ. 2009. Landscape connectivity promotes plant biodiversity spillover into non-target habitats. Proceedings of the National Academy of Sciences **106**: 9328–9332.

Bruun HH, Fritzbøger B. 2002. The past impact of livestock husbandry on dispersal of plant seeds in the landscape of Denmark. AMBIO: A Journal of the Human Environment **31**: 425–431.

Ceulemans T, Merckx R, Hens M, Honnay O. 2011. A trait-based analysis of the role of phosphorus vs. nitrogen enrichment in plant species loss across North-west European grasslands. Journal of Applied Ecology **48**: 1155–1163.

Cousins SAO, Eriksson O. 2001. Plant species occurrences in a rural hemiboreal landscape: effects of remnant habitats, site history, topography and soil. Ecography **24**: 461–469.

Cousins SAO, Eriksson O. 2002. The influence of management history and habitat on plant species richness in a rural hemiboreal landscape, Sweden. Landscape Ecology **17**: 517–529.

Cousins SAO, Ohlson H, Eriksson O. 2007. Effects of historical and present fragmentation on plant species diversity in semi-natural grasslands in Swedish rural landscapes. Landscape Ecology **22**: 723–730.

Dahlström A. 2006. Betesmarker, djurantal och betestryck 1620-1850: Naturvårdsaspekter på historisk beteshävd i Syd- och Mellansverige. Avhandling, Institutionen för ekonomi, Sveriges lantbruksuniversitet.

Dahlström A, Borgegard S-O, Rydin H. 1998. The vascular flora after 50 and 90 years of succession in abandoned infields in Kilsbergen, south-central Sweden. Svensk Botanisk Tidskrift **92**: 211–226.

Dahlström A, Cousins SAO, Eriksson O. 2006. The history (1620-2003) of land use, people and livestock, and the relationship to present plant species diversity in a rural landscape in Sweden. Environment and History **12**: 191–212.

Dahlström A, Hallgren K. 2009. Kap 5. Naturbetesmarkers och slåtterängars historiska markanvändning kring 1850. I: Blom. Utveckling av ängs- och betesmarker - igår, idag

och imorgon, ss. 29-64. Rapport 2009:10. Jordbruksverket, Jönköping.
Dahlström A, Iuga A-M, Lennartsson T. 2013. Managing biodiversity rich hay meadows in the EU: a comparison of Swedish and Romanian grasslands. Environmental Conservation **40**: 194–205.
Dahlström A, Lennartsson T, Wissman J, Frycklund I. 2008. Biodiversity and traditional land use in South-Central Sweden: The significance of management timing. Environment and History **14**: 385–403.
Díaz S, Acosta A, Cabido M. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. Journal of Vegetation Science **3**: 689–696.
Dirnböck T, Grandin U, Bernhardt-Römermann M, Beudert B, Canullo R, Forsius M, Grabner M-T, Holmberg M, Kleemola S, Lundin L. 2014. Forest floor vegetation response to nitrogen deposition in Europe. Global change biology **20**: 429–440.
Dise NB, Ashmore M, Belyazid S, Bleeker A, Bobbink R, Vries W de, Erisman JW, Spranger T, Stevens CJ, Berg L van den. 2011. Nitrogen as a threat to European terrestrial biodiversity. I: Sutton MA, Howard CM, Erisman JW, Billen G, Bleeker A, Grennfelt P, Grinsven H van, Grizzetti B (red.). The European Nitrogen Assessment. Sources, effects and policy perspectives, ss. 463-494. Cambridge University Press, Cambridge.
Dorrough J, Moxham C, Turner V, Sutter G. 2006. Soil phosphorus and tree cover modify the effects of livestock grazing on plant species richness in Australian grassy woodland. Biological Conservation **130**: 394–405.
Dupré C, Diekmann M. 2001. Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. Ecography **24**: 275–286.
Ekstam U. 1992. Om hävden upphör : kärlväxter som indikatorarter i ängs- och hagmarker. Statens naturvårdsverk, Solna.
Ekstam U, Aronsson M, Forshed N, Sjöbeck M. 1988. Ängar: om naturliga slåttermarker i odlingslandskapet. Lantbruksförbundets Tidsskriftsförlag, Stockholm.
Ekstam U, Forshed N. 1996. Äldre fodermarker: betydelsen av hävdregimen i det förgångna, målstyrning, mätning och uppföljning. Naturvårdsverket, Stockholm.
Ekstam U, Forshed N. 2000. Svenska naturbetesmarker: historia och ekologi. Naturvårdsverket, Stockholm.
Emanuelsson U, Petersson M. 2009. Europeiska kulturlandskap: hur människan format Europas natur. Formas, Stockholm.
Eriksson Å. 1998. Regional distribution of Thymus serpyllum: management history and dispersal limitation. Ecography **21**: 35–43.
Eriksson O. 1996. Regional dynamics of plants: A review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. Oikos **77**: 248–258.
Eriksson O. 2007. Naturbetesmarkernas växter: ekologi, artrikedom och bevarandebiologi. Växtekologiska avdelningen, Botaniska institutionen, Stockholms universitet.
Eriksson O. 2013. Species pools in cultural landscapes – niche construction, ecological opportunity and niche shifts. Ecography **36**: 403–413.
Eriksson O, Bolmgren K, Westin A, Lennartsson T. 2015. Historic hay cutting dates from Sweden 1873–1951 and their implications for conservation management of species-rich meadows. Biological Conservation **184**: 100–107.
Eriksson O, Cousins SAO. 2014. Historical landscape perspectives on grasslands in Sweden and the Baltic region. Land **3**: 300–321.
Eriksson O, Cousins SAO, Bruun HH, Díaz S. 2002. Land-use history and fragmentation of traditionally managed grasslands in Scandinavia. Journal of Vegetation Science **13**: 743–748.
Fajmonova Z, Zeleny D, Syrovatka V, Voncina G, Hajek M. 2013. Distribution of habitat specialists in semi-natural grasslands. Journal of Vegetation Science **24**: 616–627.

Fischer M, Stöcklin J. 1997. Local Extinctions of plants in remnants of extensively used calcareous grasslands 1950 –1985. Conservation Biology **11**: 727–737.
Flygare I, Isacson M. 2003. Det svenska jordbrukets historia. Band 5. Jordbruket i välfärdssamhället: 1945-2000. Natur och kultur/LTs förlag i samarbete med Nordiska museet och Stiftelsen Lagersberg, Stockholm.
Galvanek D, Leps J. 2012. The effect of management on productivity, litter accumulation and seedling recruitment in a Carpathian mountain grassland. Plant Ecology **213**: 523–533.
Grime JP, Jeffrey DW. 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. The Journal of Ecology **53**: 621–642.
Gustavsson E, Lennartsson T, Emanuelsson M. 2007. Land use more than 200 years ago explains current grassland plant diversity in a Swedish agricultural landscape. Biological Conservation **138**: 47–59.
Hall Diemer M, Niemi Hjulfors L, Lagerkvist Tolke C, Durling M. 2013. Kan nya metoder stärka skötseln av våra ängs- och betesmarker? Rapport 2013:22. Jordbruksverket, Jönköping.
Hanski I, Ovaskainen O. 2002. Extinction debt at extinction threshold. Conservation Biology **16**: 666–673.
Hansson M, Fogelfors H. 2000. Management of a semi-natural grassland: results from a 15-year-old experiment in southern Sweden. Journal of Vegetation Science **11**: 31–38.
Hautier Y, Niklaus PA, Hector A. 2009. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. Science **324**: 636–638.
Hejcman M, Auf D, Gaisler J. 2005. Year-round cattle grazing as an alternative management of hay meadows in the Giant Mts (Krkonose, Karkonosze), the Czech Republic. Ekologia-Bratislava **24**: 419–429.
Hellstrom K, Huhta A-P, Rautio P, Tuomi J. 2009. Seed introduction and gap creation facilitate restoration of meadow species richness. Journal for Nature Conservation **17**: 236–244.
Helm A, Hanski I, Pärtel M. 2006. Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. Ecology Letters **9**: 72–77.
Hovstad KA, Ohlson M. 2008. Physical and chemical effects of litter on plant establishment in semi-natural grasslands. Plant Ecology **196**: 251-260.
Huhta A-P, Rautio P. 2007. A case with blue gentian blues: roadside-cutters creating neo grasslands as refugia for endangered *Gentianella campestris*. Nordic Journal of Botany **25**: 372–379.
Jakobsson A, Ågren J. 2014. Distance to semi-natural grassland influences seed production of insect-pollinated herbs. Oecologia **175**: 199–208.
Janssens F, Peeters A, Tallowin JRB, Bakker JP, Bekker RM, Fillat F, Oomes MJM. 1998. Relationship between soil chemical factors and grassland diversity. Plant and soil **202**: 69–78.
Jennersten O, Nilsson SG. 1993. Insect flower visitation frequency and seed production in relation to patch size of *Viscaria vulgaris* (Caryophyllaceae). Oikos **68**: 283–292.
Johansson M. 2005. Svenskt jordbruk i siffror 1800-2004. Statistikrapport 2005:6. Jordbruksverket, Jönköping.
Johansson VA, Cousins SAO, Eriksson O. 2011. Remnant populations and plant functional traits in abandoned semi-natural grasslands. Folia Geobotanica **46**: 165–179.
Jonason D, Ibbe M, Milberg P, Tuner A, Westerberg L, Bergman K-O. 2014. Vegetation in clear-cuts depends on previous land use: a century-old grassland legacy. Ecology and Evolution **4**: 4287–4295.
Jordbruksverket 2015a. Ägoslagsareal i hektar efter län/riket 1866-2007. WWW-dokument 2015-12-29: http://statistik.sjv.se/PXWeb/pxweb/sv/Jordbruksverkets%20statistikdatabas

/Jordbruksverkets%20statistikdatabas__Historisk%20statistik__Historisk%20statistik.%20Kap.%201%20Foretag%20och%20agoslag/JISFTGAGL.px/table/tableViewLayout1/?rxid=5adf4929-f548-4f27-9bc9-78e127837625. Hämtad 2015-12-29.
Jordbruksverket 2015b. Ny struktur för landsbygdsprogrammet 2014-2020. WWW-dokument 2015-06-12: http://www.jordbruksverket.se/amnesomraden/landsbygdsutveckling/programochvisioner/landsbygdsprogrammet20142020/struktur.4.7c4ce2e813deda4d30780004705.html. Hämtad 2015-06-12.
Jordbruksverket 2015c. Miljöersättning för betesmarker och slåtterängar. WWW-dokument 2015-06-12: http://www.jordbruksverket.se/amnesomraden/stod/jordbrukarstod/miljoersattningar/nyaersattningar/betesmarkerochslatterangar.4.4c6781514b9df8f29e8eae2.html. Hämtad 2015-06-12.
Jordbruksverket 2015d. Miljöersättningar och ersättningar för ekologisk produktion. WWW-dokument 2015-06-12: http://www.jordbruksverket.se/amnesomraden/stod/jordbrukarstod/miljoersattningar.4.37e9ac46144f41921cd3373e.html. Hämtad 2015-06-12.
Jordbruksverket 2015e. Checklista för miljöersättning för betesmarker och slåtterängar programperiod 2007-2013. WWW-dokument 2015-08-27: http://webbutiken.jordbruksverket.se/sv/artiklar/js201.html. Hämtad 2015-09-03.
Karlén W. 1988. Scandinavian glacial and climatic fluctuations during the Holocene. Quaternary Science Reviews **7**: 199–209.
Karlsson L, Cristvall C, Edman T, Lindberg G. 2012. Betesmarker och slåtterängar med miljöersättning. Rapport 2012:41. Jordbruksverket, Jönköping.
Kiviniemi K, Eriksson O. 2002. Size-related deterioration of semi-natural grassland fragments in Sweden. Diversity and Distributions **8**: 21-29.
Klimek S, Marini L, Hofmann M, Isselstein J. 2008. Additive partitioning of plant diversity with respect to grassland management regime, fertilisation and abiotic factors. Basic and Applied Ecology **9**: 626–634.
Klimeš L, Klimešová J. 2001. The effects of mowing and fertilization on carbohydrate reserves and regrowth of grasses: do they promote plant coexistence in species-rich meadows? Evolutionary Ecology **15**: 363–382.
Kratochwil A, Fock S, Remy D, Schwabe A. 2002. Responses of flower phenology and seed production under cattle grazing impact in sandy grasslands. Phytocoenologia **32**: 531–552.
Krauss J, Bommarco R, Guardiola M, Heikkinen RK, Helm A, Kuussaari M, Lindborg R, Öckinger E, Pärtel M, Pino J, Pöyry J, Raatikainen KM, Sang A, Stefanescu C, Teder T, Zobel M, Steffan-Dewenter I. 2010. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. Ecology Letters **13**: 597–605.
Kull K, Zobel M. 1991. High species richness in an Estonian wooded meadow. Journal of Vegetation Science **2**: 715–718.
Kuussaari M, Bommarco R, Heikkinen RK, Helm A, Krauss J, Lindborg R, Öckinger E, Pärtel M, Pino J, Rodà F, Stefanescu C, Teder T, Zobel M, Steffan-Dewenter I. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. Trends in Ecology & Evolution **24**: 564–571.
Lennartsson T. 1997. Seasonal differentiation - a conservative reproductive barrier in two grassland *Gentianella* (Gentianaceae) species. Plant Systematics and Evolution **208**: 45–69.
Lennartsson T. 2010. En analys av åtgärdsprogram för hotade arter i jordbrukslandskapet - Arter som vägvisare till skötsel. Rapport 6356. Naturvårdsverket, Stockholm.
Lennartsson T, Overud S. 2004. Skötsel och restaurering av betesmarker och slåtterängar. En sammanställning av den regionala naturvårdens kunskaper och erfarenheter. Rapport 2004:11. Jordbruksverket, Naturvårdsverket, Riksantikvarieämbetet, Stockholm.
Liira J, Ingerpuu N, Kalamees R, Moora M, Paertel M, Puessa K, Roosaluste E, Saar L,

Tamme R, Zobel K, Zobel M. 2012. Grassland diversity under changing productivity and the underlying mechanisms - results of a 10-year experiment. Journal of Vegetation Science **23**: 919–930.
Lindborg R. 2007. Evaluating the distribution of plant life-history traits in relation to current and historical landscape configurations. Journal of Ecology **95**: 555-564.
Lindborg R, Bengtsson J, Berg A, Cousins SAO, Eriksson O, Gustafsson T, Hasund KP, Lenoir L, Pihlgren A, Sjödin E, Stenseke M. 2008. A landscape perspective on conservation of semi-natural grasslands. Agriculture, Ecosystems & Environment **125**: 213–222.
Lindborg R, Eriksson O. 2004. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. Ecology **85**: 1840-1845.
Lindborg R, Plue J, Andersson K, Cousins SAO. 2014. Function of small habitat elements for enhancing plant diversity in different agricultural landscapes. Biological Conservation **169**: 206–213.
Linusson AC, Berlin GAI, Olsson EGA. 1998. Reduced community diversity in semi-natural meadows in southern Sweden, 1965-1990. Plant Ecology **136**: 77–94.
Longour P. 2016. Monts d'Azur Biological Reserve. WWW-dokument 2016-05-12: https://www.haut-thorenc.com/en/notre_vocation.html. Hämtad 2016-05-12.
Maskell LC, Smart SM, Bullock JM, Thompson K, Stevens CJ. 2010. Nitrogen deposition causes widespread loss of species richness in British habitats. Global Change Biology **16**: 671–679.
McCarthy MA, Lindenmayer DB, Drechsler M. 1997. Extinction debts and risks faced by abundant species. Conservation Biology **11**: 221–226.
McCrea AR, Trueman IC, Fullen MA. 2004. Factors relating to soil fertility and species diversity in both semi-natural and created meadows in the West Midlands of England. European Journal of Soil Science **55**: 335–348.
Myklestad A, Szetersdal M. 2003. Effects of fertilization and afforestation on community structure of traditionally managed hay meadows in western Norway. Nordic Journal of Botany **23**: 593–606.
Myrdal J (red.), Gadd C-J. 2000. Det svenska jordbrukets historia. Band 3. Den agrara revolutionen: 1700-1870. Natur och kultur/LTs förlag i samarbete med Nordiska museet och Stiftelsen Lagersberg, Stockholm.
Naturvårdsverket. 2011a. Slåtterängar i låglandet. Vägledning för svenska naturtyper i habitatdirektivets bilaga 1. WWW-dokument 2011-11-dd: http://www.naturvardsverket .se/upload/stod-i-miljoarbetet/vagledning/natura2000/naturtyper/grasmarker/vl_6510_ laglandsslatterangar.pdf. Hämtad 2015-02-11.
Naturvårdsverket. 2011b. Silikatgräsmarker. Vägledning för svenska naturtyper i habitatdirektivets bilaga 1. WWW-dokument 2011-11-dd: http://www.naturvardsverket. se/upload/stod-i-miljoarbetet/vagledning/natura2000/naturtyper/grasmarker/vl_6270 _silikatgrasmarker.pdf. Hämtad 2015-02-11.
Naturvårdsverket. 2014a. Slåtterängar. WWW-dokument 2014-11-14: http://www.miljomal .se/Miljomalen/Alla-indikatorer/Indikatorsida/?iid=7&pl=1. Hämtad 2015-02-11.
Naturvårdsverket. 2014b. Ett rikt odlingslandskap. WWW-dokument 2014-03-28: http:// www.miljomal.se/sv/Miljomalen/13-Ett-rikt-odlingslandskap/. Hämtad 2015-02-11.
Naturvårdsverket. 2014c. Uppföljning 2014 - Når vi målen?. WWW-dokument 2014-03-28: http://www.miljomal.se/sv/Miljomalen/13-Ett-rikt-odlingslandskap/Nar-vi-miljo kvalitetsmalet/. Hämtad 2015-02-11.
Naturvårdsverket. 2016. Miljömålen. Årlig uppföljning av Sveriges miljökvalitetsmål och etappmål 2016. Rapport 6707. Naturvårdsverket, Stockholm.
Olsson Y. 2015. Jordbruksmarkens användning 2015. Preliminär statistik. JO 10 SM 1502.

WWW-dokument 2015-06-11: https://www.jordbruksverket.se/webdav/files/SJV/Amnesomraden/Statistik,%20fakta/Arealer/JO10/JO10SM1502/JO10SM1502.pdf. Hämtad 2015-12-29.
Oostermeijer JGB, Van Eijck MW, Den Nijs JCM. 1994. Offspring fitness in relation to population size and genetic variation in the rare perennial plant species *Gentiana pneumonanthe* (Gentianaceae). Oecologia **97**: 289–296.
Oster M, Cousins SAO, Eriksson O. 2007. Size and heterogeneity rather than landscape context determine plant species richness in semi-natural grasslands. Journal of Vegetation Science **18**: 859–868.
Overbeck G, Kiehl K, Abs C. 2003. Seedling recruitment of *Succisella inflexa* in fen meadows: Importance of seed and microsite availability. Applied Vegetation Science **6**: 97–104.
Ozinga WA, Römermann C, Bekker RM, Prinzing A, Tamis WLM, Schaminée JHJ, Hennekens SM, Thompson K, Poschlod P, Kleyer M, Bakker JP, Van Groenendael JM. 2009. Dispersal failure contributes to plant losses in NW Europe. Ecology Letters **12**: 66–74.
Painter EL, Detling JK, Steingraeber DA. 1993. Plant morphology and grazing history: relationships between native grasses and herbivores. Vegetatio **106**: 37–62.
Palmgren E. 2010. Hur mycket naturbetesmarker har vi idag? Skattning av areal via nationella, stickprovbaserade inventeringar samt jämförelse mot befintliga informationskällor. Examensarbete, Institutionen för skogens ekologi och skötsel, Sveriges lantbruksuniversitet.
Palm LA, Gadd C-J, Nyström L. 1998. Ett föränderligt agrarsamhälle: Västsverige i jämförande belysning. Humanistiska fakulteten, Göteborgs universitet.
Palo A, Ivask M, Liira J. 2013. Biodiversity composition reflects the history of ancient semi-natural woodland and forest habitats - Compilation of an indicator complex for restoration practice. Ecological Indicators **34**: 336–344.
Pehrson I, Spörndly E. 2001. Bete och betesdjur. Statens jordbruksverk, Jönköping.
Penone C, Machon N, Julliard R, Le Viol I. 2012. Do railway edges provide functional connectivity for plant communities in an urban context? Biological Conservation **148**: 126–133.
Persson K. 2005. Ängs- och betesmarksinventeringen 2002-2004. Rapport 2005:1. Jordbruksverket, Jönköping.
Persson S. 1984. Vegetation development after the exclusion of grazing cattle in a meadow area in the south of Sweden. Vegetatio **55**: 65–92.
Pihlgren A, Lennartsson T. 2008. Shrub effects on herbs and grasses in semi-natural grasslands: positive, negative or neutral relationships? Grass and Forage Science **63**: 9–21.
Poschlod P, Biewer H. 2005. Diaspore and gap availability are limiting species richness in wet meadows. Folia Geobotanica **40**: 13–34.
Raatikainen KM, Heikkinen RK, Luoto M. 2009. Relative importance of habitat area, connectivity, management and local factors for vascular plants: spring ephemerals in boreal semi-natural grasslands. Biodiversity and Conservation **18**: 1067–1085.
Reisch C, Poschlod P. 2003. Intraspecific variation, land use and habitat quality - a phenolologic and morphometric analysis of *Sesleria albicans* (Poaceae). Flora **4**: 321-328.
Reisch C, Poschlod P. 2009. Land use affects flowering time: seasonal and genetic differentiation in the grassland plant *Scabiosa columbaria*. Evolutionary Ecology **23**: 753–764.
Roemermann C, Bernhardt-Roemermann M, Kleyer M, Poschlod P. 2009. Substitutes for grazing in semi-natural grasslands - do mowing or mulching represent valuable alternatives to maintain vegetation structure? Journal of Vegetation Science **20**: 1086–

1098.
Ruprecht E, Szabo A. 2012. Grass litter is a natural seed trap in long-term undisturbed grassland. Journal of Vegetation Science **23**: 495–504.
Shaffer M. 1987. 5. Minimum viable populations: coping with uncertainty. I: Soulé M (Red.), Viable populations for conservation, s.86. Cambridge University Press, Cambridge.
Smits NAC, Willems JH, Bobbink R. 2008. Long-term after-effects of fertilisation on the restoration of calcareous grasslands. Applied Vegetation Science **11**: 279–286.
SOU 2003:105. Ett levande kulturlandskap - en halvtidsutvärdering av Miljö- och landsbygdsprogrammet.
Stevens CJ, Dise NB, Mountford JO, Gowing DJ. 2004. Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. Science **303**: 1876–1879.
Svenning JC. 2002. A review of natural vegetation openness in north-western Europe. Biological Conservation **104**: 133–148.
Svensson J, Moreau A. 2012. Ängar. Brochyr. Jordbruksverket, Jönköping.
Sveriges lantbruksuniversitet. 2013. Russet som naturvårdare - ett sätt att främja biologisk mångfald och bevara en hotad husdjursras. WWW-dokument 2013-12-16: https://www.slu.se/institutioner/anatomi-fysiologi-biokemi/forskning/forskning-anatomi-och-fysiologi/russet-som-naturvardare/. Hämtad 2015-12-29.
Takala T, Haverinen J, Kuusela E, Tahvanainen T, Kouki J. 2015. Does cattle movement between forest pastures and fertilized grasslands affect the bryophyte and vascular plant communities in vulnerable forest pasture biotopes? Agriculture Ecosystems & Environment **201**: 26–42.
Tikka PM, Hogmander H, Koski PS. 2001. Road and railway verges serve as dispersal corridors for grassland plants. Landscape Ecology **16**: 659–666.
Tikka PM, Koski PS, Kivela RA, Kuitunen MT. 2000. Can grassland plant communities be preserved on road and railway verges? Applied Vegetation Science **3**: 25–32.
Tilman D, May R, Lehman C, Nowak M. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. Nature **371**: 65–66.
Tischendorf L, Fahrig L. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. Oikos **90**: 7–19.
Truscott AM, Palmer SCF, McGowan GM, Cape JN, Smart S. 2005. Vegetation composition of roadside verges in Scotland: the effects of nitrogen deposition, disturbance and management. Environmental Pollution **136**: 109–118.
Tzialla CE, Veresoglou DS, Papakosta D, Mamolos AP. 2006. Changes in soil characteristics and plant species composition along a moisture gradient in a Mediterranean pasture. Journal of Environmental Management **80**: 90–98.
Urbas P, Zobel K. 2000. Adaptive and inevitable morphological plasticity of three herbaceous species in a multi-species community: field experiment with manipulated nutrients and light. Acta Oecologica **21**: 139–147.
Van Dierendonck MC, Wallis De Vries MF. 1996. Ungulate Reintroductions: Experiences with the Takhi or Przewalski Horse (*Equus ferus przewalskii*) in Mongolia. Conservation Biology **10**: 728–740.
van Teeffelen AJA, Cabeza M, Poyry J, Raatikainen K, Kuussaari M. 2008. Maximizing conservation benefit for grassland species with contrasting management requirements. Journal of Applied Ecology **45**: 1401–1409.
Venterink HO, Pieterse NM, Belgers JDM, Wassen MJ, De Ruiter PC. 2002. N, P, and K budgets along nutrient availability and productivity gradients in wetlands. Ecological Applications **12**: 1010–1026.
Vera FWM. 2000. Grazing Ecology and Forest History. CAB International, Wallingford.
Wahlman H, Milberg P. 2002. Management of semi-natural grassland vegetation: evaluation

of a long-term experiment in southern Sweden. Annales Botanici Fennici **39**: 159–166.
Warwick SI, Briggs D. 1979. The genecology of lawn weeds. 3. Cultivation experiments with *Achillea millefolium* L., *Bellis perennis* L., *Plantago lanceolata* L., *Plantago major* L. and *Prunella vulgaris* L. collected from lawns and contrasting grassland habitats. New Phytologist **83**: 509–536.
Welinder S, Pedersen EA, Widgren M, Myrdal J (red.). 2004. Det svenska jordbrukets historia. Band 1. Jordbrukets första femtusen år : 4000 f.Kr.-1000 e.Kr. Natur och kultur/LTs förlag i samarbete med Nordiska museet och Stiftelsen Lagersberg, Stockholm.
Wells CE, Hodgkinson D, Huckerby E. 2000. Evidence for the possible role of beaver (C*astor fiber*) in the prehistoric ontogenesis of a mire in northwest England, UK. The Holocene **10**: 503–508.
Wenche E (red.). 2014. Arter & naturtyper i habitatdirektivet - bevarandestatus i Sverige 2013. ArtDatabanken, Sveriges Lantbruksuniversitet, Uppsala.
Widgren M. 1983. Settlement and farming systems in the early Iron Age: a study of fossil agrarian landscapes in Östergötland, Sweden. Avhandling, Kulturgeografiska institutionen, Stockholms universitet.
Xia C, Cao J, Zhang H, Gao X, Yang W, Blank D. 2014. Reintroduction of Przewalski's horse (*Equus ferus przewalskii*) in Xinjiang, China: The status and experience. Biological Conservation **177**: 142–147.
Zopfi H-J. 1998. Life-history variation among populations of *Euphrasia rostkoviana* Hayne (Scrophulariaceae) in relation to grassland management. Biological Journal of the Linnean Society **64**: 179–205.

Den historiska markanvändningens betydelse för ängs- och naturbetesmarkeras flora: etisk bilaga

Elisabeth Stenudd
Självständigt arbete i biologi 2015

Bör människoskapade naturtyper bevaras?

I min uppsats om den historiska markanvändningens betydelse för ängs- och naturbetesmarkernas flora finns den underliggande utgångspunkten att dessa marker och deras flora är värda att bevara. Denna utgångspunkt behöver dock inte vara helt självklar. Ängs- och naturbetesmarker har länge varit en del av människans jordbruk och en vanlig beskrivning av ängs- och naturbetesmarker är att de är människoskapade i samband med jordbrukets introduktion. För att kunna analysera frågan om naturtyper, med deras flora och fauna, som skapats av människan bör bevaras, måste dock människans roll i skapandet av dessa marker ifrågasättas. I detta resonemang betraktas ängs- och naturbetesmarker inte specifikt som jordbruksmarker, utan mer generellt som öppna, hävdade gräsmarker.

Det har framhävts av flera (till exempel Vera 2000 och Appelqvist & Andersson 1990) att landskapet innan jordbrukets ankomst kan ha haft en stor del gräsmarker som hållits öppna av större herbivorer. De ifrågasätter därmed den vanligare tolkningen av pollenanalyser som pekar på att landskapet huvudsakligen utgjorts av sluten skog med en mindre andel öppnare marker. Den alternativa tolkningen som visar på ett mer mosaikartat landskap medför att människans roll i skapandet av öppna gräsmarker kanske är mindre än vad som framkommer av den vanligare beskrivningen. Om förfäder till den flora som idag finns på ängs- och naturbetesmarker har kunnat hysas i ej människoskapade öppna gräsmarker skulle det kunna argumenteras att dagens ängsflora har samma bevarandevärde som floran och faunan i andra naturtyper, av oss betraktade som "naturliga".

Uppdelningen i naturligt och antropogent är dock problematisk. Människans påverkan på naturen skulle kunna betraktas som naturlig eftersom människan i sig är en levande organism och därmed en biotisk faktor. Om vi dock står fast vid synen att mänsklig aktivitet inte är naturlig bör ängs- och naturbetesmarkerna betraktas som delvis antropogena. Detta kan illustreras av den engelska benämningen av denna typ av mark som *semi-natural*, det vill säga halvnaturlig, eftersom den trots allt brukas relativt extensivt i en årlig rytm.

Slutligen bör ytterligare ett perspektiv beaktas. Oberoende av ängs- och naturbetesmarkernas historia, ursprunget hos de organismer de hyser samt vad som är naturligt eller ej, skulle människans ansvar för dessa organismer kunna motiveras av människans dominans på jorden och därmed förmåga att bevara eller förstöra det som finns här, samt det inneboende värdet i samtliga organismer som finns.

Forskningsetik

I mitt urval av källor har jag utgått från granskade, vetenskapliga artiklar och aktivt sökt efter sådana studier vars resultat visar på olika sidor av samma fråga. På så sätt upplever jag att en så översiktlig och rättvisande bild som möjligt har skapats i min text. Jag har även strävat efter, och enligt min uppfattning lyckats med, att vara tydlig i markering av vad som är personliga reflektioner och slutsatser, och vad som är information baserad på andras arbeten. Samtliga av den senare typen har refereringar i texten.

Referenser

Andersson L, Appelqvist T. 1990. Istidens stora växtätare utformade de nemorala och boreonemorala ekosystemen. En hypotes med konsekvenser för naturvården. Svensk Botanisk Tidskrift 84: 355–368.

Vera FWM. 2000. Grazing Ecology and Forest History. CAB International, Wallingford.