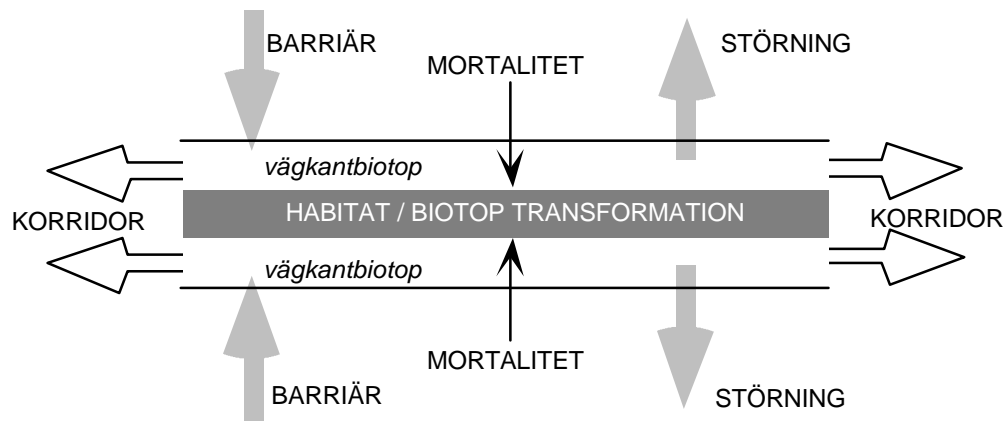




Ekologiska konsekvenser av väganläggningar

- Litteraturöversikt på uppdrag av Vägverket



av
Andreas Seiler

Augusti 1994

Ekologiska konsekvenser av väganläggningar

*Litteraturoversikt
på uppdrag av Vägverket*

av Andreas Seiler, Grimsö forskningsstation, SLU
© 1994

INNEHÅLL:

INLEDNING	3
I. DEFINITIONER OCH KONCEPT	4
1. EFFEKTER PÅ VEGETATIONEN	9
1.1. Vägkanter och diken som en egen biotop	9
1.2. Vägar som spridningskorridorer och barriärer	9
1.3. Kanteffekter på omgivande vegetation	9
2. EFFEKTER PÅ FAUNAN	10
2.1. Vägkanter som habitat och biotop för faunan	10
2.2. Vägkanter och vägar som korridorer	11
2.3. Vägar som en barriär	13
2.4. Vägtrafik som en dödsfalla	16
2.5. Övriga störningseffekter på djur	17
2.6. Sammanfattning	19
III. SEKUNDÄRA EFFEKTER:	20
1. Effekter på populationer (population - metapopulation)	20
2. Effekter på samhällen (arter - samhälle)	21
IV. ÅTGÄRDER	23
V. NÅGRA REKOMMENDATIONER	24
LITTERATUR	25

Inledning

Anläggning av motor- och järnvägar medför olika kategorier av effekter på omgivande natur. Omedelbara och direkta effekter är t ex förändringar i topografi, grundvattennivå, temperatur och humiditet i luften, vilket modifieras av väggkantens vegetation och dess skötsel. Därutöver spelar vägens bredd, trafikvolymen, den omgivande vegetationen och faunan en viktig funktion för djurens och växternas respons på väganläggningar. *Primära effekter* är begränsade till den nära omgivningen av vägar och berör kortare tidsperioder. *Sekundära effekter* är orsakade av ett samspel av flera primära faktorer och involverar därmed större områden och längre tidsintervall. Primära faktorer påverkar i första hand individernas livsförutsättningar genom förändringar i deras närmaste omgivning. Individernas situation utgör en sekundär faktor som bestämmer dynamiken i populationer. Detta bildar tillsammans med biotopstrukturen och -fördelningen ett regelverk för arternas samexistens och överlevnad i landskapet.

En viktig aspekt i bedömningen av dessa effekter är skillnaden mellan olika arters perspektiv, dvs deras ekologiska skaleringar och mått med vilka de upplever omgivningen. När vi definerar ett landskap utifrån våra ögon sett, inkluderar vi automatiskt flera olika ekologiska nivåer som individer, populationer, metapopulationer, och samhällen. Till exempel, kan byggandet av en ny väg orsaka bara smärre förändringar i revirfördelningen och födosöksbeteendet hos större däggdjur och fåglar, medan samma väg separerar en smågnagarstam i två demografiskt skilda delpopulationer och skapar helt isolerade stammar av marklevande insekter.

I överensstämmelse med Van der Zande m fl (1980), Forman och Godron (1986) och den översikt skriven av Bennett (1991) kommer jag att skilja mellan minst fem primära effekter av väganläggningar (se fig. 1):

- (1) Anläggning av vägar och vägkanter modifierar de ursprungliga biotoperna, men kan samtidigt skapa nya biotop/habitat för vissa djur och växter. Värdet av kantbiotoperna beror mycket på deras interna strukturdiversitet och kontrast till omgivande biotoper.
- (2) Vägar och väggkantbiotoper kan fungera som korridorer som underlättar förflyttningen av individer längs med väganläggningen och därmed spridningen av arter inom och mellan regioner och landskap.
- (3) Vägar och väggkantbiotoper kan å andra sidan hindra spridning och rörelser av djur och växter tvärs över vägen. Vägar utgör ofta en barriär i landskapet som separerar och isolerar populationer och bidrar till den allmänna biotopfragmenteringen.
- (4) Väganläggningar utövar kanteffekter på de angränsande biotoperna på grund av förändringar av abiotiska och biotiska förhållanden. Därmed ändras levnadsförutsättningarna för många djur och växter i närheten av vägar.
- (5) Vägar är slutligen en mortalitetsfaktor för många djur. Vissa arter, i synnerhet de som lever i och utnyttjar väggkanterna, faller regelbundet offer för trafiken. För arter med stora arealkrav och/eller sällsynta arter kan vägtrafiken orsaka en hotande reduktion i förekomsten.

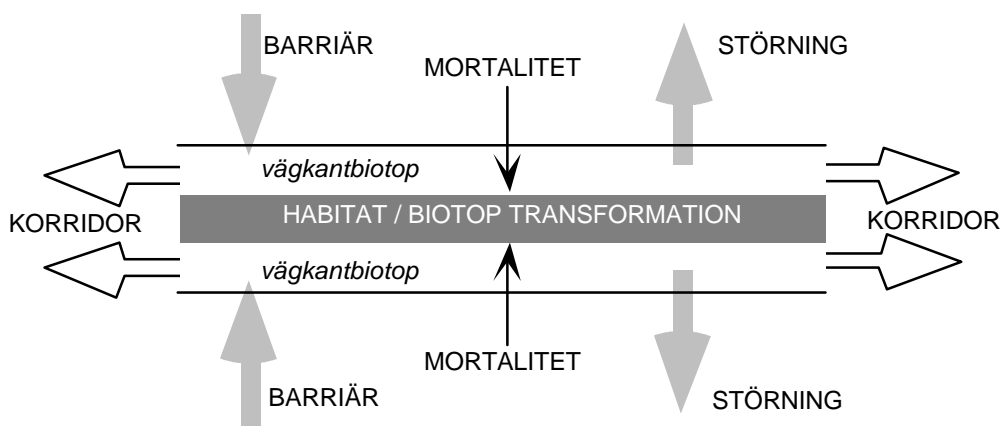


Fig. 1. Schematisk presentation av de primäreffekter av väganläggningar och trafiken på omgivande natur: transformation (förlust och nybildning), konnektion (korridoreffekt) och isolation (barriäreffekt) av biotoper, mortalitet och störningar (kanteffekter) på djuren (efter van der Zande m fl 1980).

De flesta äldre studier av vägarnas betydelse för omgivande natur, som jag funnit, beskriver de primära, omedelbara effekterna på djur och växter. På senare tid har även långsiktiga och storskaliga effekter på framför allt djurpopulationer uppmärksamats, dock är det än ytterst få artiklar som betraktar väganläggningar utifrån ett landskapsekologiskt eller samhällsekologiskt perspektiv. I första kapitlet försöker jag beskriva ett antal landskapsekologiska begrepp och koncept som är betydelsefulla i detta sammanhang. I nästa kapitel sammanfattar jag några av de viktigaste primära effekterna på växter och framför allt djur. Följande kapitel uppvisar sedan de möjliga sekundära effekterna. Slutligen diskuterar jag åtgärder som skall reducera de primära effekterna.

I. Definitioner och koncept

En arts *miljö* omfattar alla *biotiska* och *abiotiska* faktorer som direkt eller indirekt påverkar arten. Ofta spelar de abiotiska faktorerna, som t ex vind, vatten, ljus och mark, större roll för växter, medan djur är mera beroende av biotiska faktorer, som t ex från- och närvaron av konkurrenter, predatorer eller föda.

Växter och djur är indelade i *arter*. Organismer tillhör till samma art om de teoretiskt sett kan fortplanta sig och producera fertila avkomma. *Individer* som i praktiken parar och fortplantar sig bildar en *population*. Vissa arter förekommer relativt jämnt fördelade över landskapet, medan andra har en mycket fläckvis förekomst. Dessa arter kan existera i en *metapopulation*, d v s som en mosaik av lokala populationer som endast har liten kontakt med varandra genom ut- och invandring och migration (se Hanski och Gilpin 1991).

Är utbytet av individer mellan dessa lokala populationer mycket lågt, kan *genetisk drift* och *inavel* leda till en reduktion i viabiliteten av de isolerade lokala populationerna. Dessutom separeras *demografiska processer* (ut- och invandring, fekunditet och mortalitet) mellan de lokala populationerna, vilket innebär att de löper högre risk att bli utslagna av stokastiska fluktuationer i miljön (Lande och Barrowclough 1987, Schaffer 1987).

Är de överlevande populationerna isolerade över en mycket lång tid i förhållande till generationsperioder och mutationsfrekvenser, kan arten splittras i *evolutionära demer* eller raser, vilka i sin tur slutligen kan divergera till nya arter.

En art består därmed av olika hierarkiskt ordnade funktionella enheter (se fig. 2): Medan individerna utgör de evolutionära byggstenar som modelleras av selektion och mutation, bildar de en större enhet i en population som i sin dynamik och stabilitet är avhängig av tillkomst (födelse och invandring) och bortfall (utvandring och död) av individer. På ett liknande sätt bildar flera populationer tillsammans en metapopulation, som för sin existens är beroende av de lokala populationernas stabilitet (Wiens 1976, 1989, Merriam 1988, May 1989, Haila 1990, Angelstam 1992). På liknande sätt kan man identifiera olika funktionella enheter i ett landskap. Varje funktionell nivå i en arts hierarki refererar till en specifik spatiell och temporal skala i det som vi upplever och definierar som ett landskap. Det är dock viktigt att beakta skillnaderna mellan olika djurs perspektiv och det mänskliga synsättet i landskapsekologiska studier (se nedan).

Hierarkiska modeller har under senare tid fått mycket uppmärksamhet, eftersom de uppvisar hur störningar och förändringar på en ekologisk nivå kan påverka den näst högre nivån (se Allen och Starr 1982, O'Neill m fl 1986, Pickett m fl 1989, Wiens m fl 1990). Betydelsen av de nedre nivåerna (individerna) för stabiliteten av de högre nivåerna (populationer, metapopulationer) har diskuterats och studerats i ett antal arbeten och nyligen funnit uttryck i den moderna **individbaserade populationsekologin** (Lomnicki 1988, 1992, Pulliam 1989, Caswell och John 1992, Palmer 1992, Judson 1994). Skillnader mellan individer i t ex storlek, kondition, social status, revirstorlek, kön, ålder, m m kan bestämma tillgången av födoresurser eller parningspartner och därmed påverka antalet reproduktiva individer i populationen. Beroende på landskapsstrukturen, biotopfördelningen (d v s resursfördelningen i tid och rum) och resursuppdelning mellan individer, kommer lokala populationer att variera i reproduktivitet, ut- och invandringskvot.

Om reproduktiviteten i en population är lägre än mortaliteten, kommer populationens överlevnad att vara beroende av invandring från produktivare källpopulationer. Pulliam (1988) skiljer mellan s k **'sink'** och **'source'** habitat, dvs. mellan marginala respektive källområden. (Meta-)populationer kan alltså bestå av en dynamisk mosaik av lokal- eller delpopulationer, där flödet av individer följer fördelningen av 'sinks' och 'sources' (Pulliam 1988, Harrison 1991, Burgman m fl 1993). Beroende på proportionen sink/source populationer i landskapet kan detta flöde verka stabiliserande (flest source populationer) eller destabiliserande (för många sink populationer) på arternas överlevnad och samexistens (Pulliam och Danielsson 1991, Dunning 1992).

Ett djurs **habitat** är en abstraktion av de faktorer i landskapet som tillsammans möjliggör att individerna kan överleva och reproducera sig (se Udvardy 1959, Schaefer och Tischler 1983). Ett habitat är därmed i högsta grad artspecifikt och ofta svårt att avgränsa mot omgivningen, eftersom det innehåller en viss funktionell heterogenitet och varierar mycket i storlek och kontinuitet. För rödräven utgör till exempel i stort sätt hela Skandinavien (förutom fjällen och de nordligaste områdena) ett habitat där arten kan existera (se Lindström 1987). Järpen, däremot, överlever inte i rena kulturmarker och inte heller i industriskogar. Den har sitt habitat i en blandskog där den finner både skydd och föda (se Svensson 1993).

I ett landskap interagerar olika arter i form av näringsvävar, konkurrensförhållanden, och profiterar eller är beroende av andra arter med vilka de bildar ett **samhälle**. Ett djursamhälle kan t ex omfattar en toppredator, några medelstora rovdjur och flera bytesdjur för samtliga rovdjur. Strukturen i ett samhälle förändras med miljöfaktorerna (vegetation, mark, m m), d v s under liknande förutsättningar kan liknande samhällen uppstå. Ett samhälle existerar därmed på en viss plats, en s k **biotop**, vilket definieras efter överenskommelse eller utifrån vissa samhällsparametrar. Till exempel uppfattar vi ett skogsområde eller en slätteräng som en biotop och orienterar oss därmed efter för oss tydliga karaktärer i växtsamhället. Från en insekts synvinkel kan denna biotop däremot utgöra ett helt landskap (se fig. 2).

I vissa publikationer används ordet 'ekotop' som ett synonym till biotop (se Troll 1971, McCollin 1988). **Ekotop** syftar dock mer på geografiska förhållanden, medan **biotop** lägger större vikt på den biologiska samhällsstrukturen. I det anglo-amerikanska språket används i regel ordet 'habitat' i stället för biotop, vilket dock medför en avsevärd förvirring av termer och koncept (se Udvardy 1959, Whittaker m fl 1973, 1975, Nilsson 1993). Under de senaste åren har därför ett flertal olika termer införts för att på nytt benämna biotop-konceptet och reservera **habitat** till dess ursprungliga mening (se

ovan). I överensstämmelse med den europeiska och skandinaviska traditionen (se t ex SVS, 1990) skiljer jag mellan biotop och habitat så som ovan angivits.

Skillnaden mellan *biotop* och *habitat* är mycket betydelsefullt i landskapsekologiska sammanhang, eftersom den innebär en skillnad i *perspektiven*: Medan en biotop är definierad enligt de mönster i fördelningen av arter som är synliga utifrån betraktarens ståndpunkt (det är i regel människan, men kan också vara ett djur), beskriver ett habitat omgivningen med artspezifika mått. Wiens (1989) och Kolasa och Rollo (1991) framhäver skillnaderna mellan dessa båda synsätt och fordrar en bättre anpassning av ekologiska studier till den artspezifika perspektiven.



Fig 2. Hierarkisk organisation av naturen: Strukturer och biotoper i ett landskap, liksom funktionella enheter av arter, är hierarkiskt ordnade. Ur vårt mänskliga perspektiv skiljer vi mellan regioner som innehåller olika landskap som består av en mosaik av biotoper vilka kan vara i sig heterogena och innehålla ännu mindre strukturelement. I den funktionella hierarkin bildar flera födoställen en födobiotop vilken är en del av en individs hemområde. Flera individer bildar en lokal population vilken tillsammans med andra lokala populationer kan utgöra en metapopulation vilken är en del av artens utbredningsområde. Varje funktionell nivå refererar till en specifik spatiell och temporal skala i det som vi definierar som ett landskap. Skillnaderna mellan olika djurs perspektiv och det mänskliga synsättet måste beaktas i landskapsekologiska studier, eftersom storskaliga och översiktliga frågeställningar involverar ett flertal olika hierarkiska nivåer och perspektiv. (Efter Merriam 1988 och Angelstam 1992).

Ett landskap är definierat som en hierarkiskt strukturerad mosaik av biotoper (Forman och Godron 1986). Ett landskap är därmed heterogent enligt definitionen, medan biotoper uppfattas som homogena byggstenar utifrån landskapsnivån. Med en högre 'upplösning' blir dock även biotoper heterogena mosaiker av mindre enheter och strukturelement (Tischler 1949). Både biotop och landskap är definierade efter mänskliga behov och med mänskliga mått. Utifrån ett djurs perspektiv omfattar ett landskap därmed likaväl de områden där individer interagerar och populationsprocesser äger rum.

Som redan nämnts är ett djurs habitat heterogent med hänsyn till de faktorer som krävs för att arten skall existera. Denna *funktionella heterogeniteten* i habitatet består av t ex boplatser, födoområden, vattentillgång, skydd för predatorer, m m (Dunning m fl 1992). I de fall där ett djurs habitat överensstämmer med det som vi har definierat som en biotop, uppfattar vi dessa arter som '*biotop-specialister*'. Innehåller djurets habitat däremot flera olika mänskliga biotoper, är överlappningen mellan vårt och djurets perspektiv större och vi uppfattar djuret som en '*biotop-generalist*'.

Relaterad till denna indelning är skillnaden mellan *finkornig* och *grovkornig fragmentering* av biotoper (Levin 1968, Rolstad 1991). En finkorning fragmentering av biotoper skapar områden som är mindre än eller lika stora som individernas hemområden, medan en grovkorning uppsplittring leder till områden som kan hysa en lokal population. Effekten av en finkorning fragmentering kan vara positiv för de djur som kan utnyttja även de nya introducerade matrix-biotoperna, eftersom heterogeniteten i deras habitat ökar, men för de s k 'biotop-specialisterna' kan det betyda att individernas hemområden blir för små för att säkerställa överlevnaden.

Biotopfragmentering (i det engelska språket i regel *habitat fragmentation*) anses i dag som ett av de allvarligaste hoten för djur och växter (Harris 1984, Wilcox och Murphy 1985, Wilcove m fl 1986, Hansson och Angelstam 1991). Fragmentering medför att de ursprungliga biotoperna splittras upp i allt mindre och mer isolerade fragment. En minskning i fragmentstorlek av en biotop ökar betydelsen av *kanteffekter*, dvs inflytandet av omgivande miljö, och reducerar biotopens kärnområden (Gates och Gysel 1978, Janzen 1983, Franklin och Forman 1987, Angelstam 1992). En ökning i avståndet mellan de resterande fragment medför att de djur som utnyttjar eller är beroende av biotopen måste offra mer energi och tid för att kunna uppsöka flera fläckar och utsätter sig därmed för en större risk att dö på vägen. Detta drabbar individerna, dels inom deras hemområden, men likaväl när de förflyttar sig inom och mellan populationer (Fahrig och Merriam 1985, Bernstein m fl 1988, Harrison 1991, Hanski och Gilpin 1991).

Biotopfragmenten kan ligga helt isolerade i en annorlunda matrix, eller de kan stå i kontakt med varandra över långsmala remsor av biotoprester, eller liknande strukturer. Dessa strukturer fungerar som *korridorer*, där djur och växter kan sprida sig eller överleva, och sammanlänka isolerade populationer. Man kan skilja mellan korridorer som fungerar som ett *linjärt habitat* för vissa arter som har överlevt fragmenteringsprocessen, och sk *transitionskorridorer* som endast underlättar rörelser av individer längs med korridoren mellan populationer (Baudry och Merriam 1988, Harris och Scheck 1991, Nicholls och Margules 1991, Soulé och Gilpin 1991). Till exempel kan gårdsgårdar, häckar, vattendrag och även vägar bilda korridorer i landskapet. Se också Saunders och Hobbs (1991).

Dessa linjära strukturer kan å andra sidan också utgöra *barriärer* för vandrings- och migrationsrörelser hos andra arter. Barriärer ökar isoleringen och bidrar till att genetiska och demografiska parametrar separeras mellan populationer. En barriär kan vara total, dvs hindra allt utbyte av individer mellan två områden, eller funktionell genom att reducera utbytet kvalitativt eller kvantitativt. En barriär är effektiv, när den begränsar rörelserna av individer så mycket att genetisk och/eller demografisk isolering uppstår (Forman och Godron 1986, Merriam m fl 1989). Hur en barriär uppfattas och hur den påverkar olika djur och växter varierar mycket mellan arterna. Kantbiotoper (ekotoner) mellan skog och hygge kan vara barriärer för vissa skogslevande fåglar och däggdjur, det kan utgöra ett habitat för sk 'kant-arter', eller upplevas bara som en gradient i humiditet och ljus av vissa marklevande djur. En asfalterad landsväg kan utgöra ett absolut hinder för sniglar och skalbaggar, reducerar rörelser av smågnagare bara funktionellt, och ha endast lite effekt som barriär på råvar och rådjur (se nedan). Skillnaden mellan djuren beror återigen på deras perspektiv: För en skalbagge kan en väg utgöra en 'kilometerbred' öken, medan en älg kanske bara uppfattar den som ett 10 m brett stenband med riklig föda vid sidan om.

En viktig parameter i dessa sammanhang är *kontrasten* i miljöfaktorer som finns mellan det linjära landskapselementet och omgivningen (Kotliar och Wiens 1990, Angelstam 1992). En motorväg med gräsbevuxna vägkanter som går genom ett skogsområde utgör, till exempel, en stor kontrast till omgivande biotop, medan den skiljer sig mindre från fält och ängar i ett öppet kulturlandskap. En stor kontrast mellan biotoper kan förstärka fragmenteringseffekter (kanteffekter, isolering) och reducerar

förekomsten av djur och växter i landskapet. En moderat kontrast med 'mjukare' övergångar mellan biotoper kan däremot öka förutsättningar för djur- och växtlivet genom att skapa ett mångfaldigt landskap (MacArthur 1965, Lack 1969, Connor och McCoy 1979, Freemark och Merriam 1986, Hansson och Angelstam 1991, Angelstam 1992).

De ovan nämnda parametrarna (korridorer, barriärer, habitat och biotoper, landskapsmosaik och kontrast m m) kan sammanfattas under begreppet '*ekologisk infrastruktur*' (Harms och Knaapen 1988). En utvärdering och bedömning av förändringar i den ekologiska infrastrukturen av ett landskap kräver hänsynstagande till olika djurs och växters perspektiv. De olika artspecifika skaleringarna och måtten på ett landskap (*sensu strictu*) måste sammanföras med de mänskliga, och integreras i en gemensam ekologisk infrastruktur-design (*sensu latu*) (van Selm 1988).

II. Primära effekter

1. Effekter på vegetationen

1.1. Vägkanter och diken som en egen biotop

Det finns många undersökningar och inventeringar av växtligheten längs vägar och diken. Till exempel, för närvarande (sommaren 1994) genomförs flera karteringsprojekt av vegetation, artropod- och smådjursfauna längs motorvägar i Tyskland (S. Nolte, Hessisches Strassenverkehrsamt, muntligen). I Danmark har Gjelstrup (1992) publicerat en populärvetenskaplig sammanställning av vegetation och djur i diken. Bäckman m fl (1979) har beskrivit vägarnas inverkan på omgivande växtlighet i Sverige.

Vegetationen i vägkanter och diken varierar mycket från t ex breda öppna gräsmarker som slås regelbundet, via successionsytor med buskar och unga träd, till smala, mer eller mindre direkta övergångar till skogsvegetationen. Sammansättningen av vegetationen beror givetvis mycket på skötseln och markförhållandena. I det australiensiska jordbrukslandskapet, t ex, innehåller vägkanter ofta rester av den ursprungliga skogsvegetationen och bildar därmed ett nätverk av busk- och skogsbiotoper (se Arnold m fl 1987). I Europa och Nordamerika består vägkanter ofta av gräs- och buskvegetation som röjs för att behålla fri sikt längs vägen. Många gräsarter och blommor som inte tål gödsling och som blir allt mer sällsynta i det moderna industrilandskapet, kan finna ett refugium i vägarnas kantbiotoper (se Verkaar 1988, Melman m fl 1988, Gjelstrup 1992). Detaljerad information om vegetationens sammansättning i vägdiken och -kanter finns bl a i Way (1970, 1977), Hansen och Jensen (1972, 1974), Niering och Goodwin (1974), Voorhes och Cassel (1980).

1.2. Vägar som spridningskorridorer och barriärer

Vägarnas betydelse som korridorer eller barriärer för spridningen av växter har endast fått liten uppmärksamhet hittills (se Melman m fl 1988). Spridningen av växter sker i stort sätt genom antingen vegetativ förökning (skottbildning) eller sexuell fortplantning (fröbildning). Frön och pollen transporteras med hjälp av vektorer som vind, djur, människan, eller andra rörliga föremål, t ex bilar (se Nip van der Voort m fl 1979 och Dowdeswell 1977). Wace (1977) groddade frö som hade samlats i sköljvattnet hos offentliga biltvättar. Han identifierade 259 olika växtarter för vilka bilarna uppenbarligen fungerade som spridningsvektorer.

I samband med nybyggandet av vägar kan man skilja mellan två mekanismer för återkolonisering av de störda markerna: (1) frönas förmåga till spridning ('resilience by migration') och (2) frönas förmågan att överleva länge i fröbanken ('resilience in situ', Grubb och Hopkins 1986). Troligen utesluter båda mekanismerna varandra, dvs. växter som har bra spridningsförmåga överlever bara en kort tid i marken. Verkaar (1988) presenterade en preliminär lista över olika växters förmåga till spridning och överlevnad. Han nämnde ett antal arter som varken visar god spridningskapacitet eller har en lång överlevnad och som därmed är särskilt hotade av biotopfragmenteringen, eftersom deras populationer lätt kan splittras och isoleras. Till denna kategori av växter hör t ex vissa Gramineae, många gräsmarksarter, Fagaceae och vissa växter som bildar fältskiktet i skogar. I vilken utsträckning dessa arter kan gynnas eller hotas av vägar är dock fortfarande oklart. Verkaar (1988) påpekade att det finns ett stort behov av undersökningar om vägarnas betydelse som korridorer och barriärer för växter i allmänhet.

1.3. Kanteffekter på omgivande vegetation

Väganläggningar har visats påverka den närliggande vegetationen genom förändringar i grundvattennivån, ljus- och temperaturförhållanden och invandring av nya växter som kanske är bättre anpassade till de nya rådande miljöförhållandena än den ursprungliga vegetationen. I skogslandskapet kan dessa effekter jämföras med förändringar som induceras av t ex skogsavverkning, brand eller

översvämning. Dessa faktorer kan försämra kvalitén på närliggande biotoper för vissa lavar och mossor (Essén, muntligen, se också Essén m fl 1992). Skogsdungar, buskbevuxna diken och vägkanter kan den omgivande vegetationen skydda mot vinderosion och frost. Till exempel visade Forman och Baudry (1984) att häckar minskade uttorkningen av åker och gräsmark i ett avstånd motsvarande 16 ggr häckhöjden och vindhastigheten motsvarande 28 ggr höjden. Söderström (1978) angav att skogar reducerar vindhastigheten med 50% i ett avstånd tre gånger trädhöjden. För mer detaljerad information om vägarnas effekter på omgivande vegetation se Bäckman m fl (1979).

2. Effekter på faunan

Det har skrivits mycket om motor- och järnvägarnas primära effekter på djur. De flesta, framförallt äldre, arbetena berör trafikdödade djur, eller förekomst av djur i kantzoner och diken. Många artiklar har också skrivits om isolerings- och barriäreffekter på framför allt viltet, och det finns ett antal experimentella studier med smågnagare och artropoder. På senare tid har dessutom intresset ökat för mera storskaliga, sekundära (d v s landskapsekologiska och bevarandekologiska) effekter av vägar på djurpopulationer och djursamhällen. En fullständigare integration av moderna, landskapsekologiska teorier och koncept i infrastrukturell planering och kontroll av projekt är dock efterlängtat av många författare.

Bennet (1991) publicerade en översikt över de primära effekterna på vilda djur, nämligen habitat, korridor, barriärer, mortalitet och störningar (se ovan). Jag skall följa hans exempel och komplettera med ytterligare aspekter och referenser.

2.1. Vägkanter som habitat och biotop för faunan

De mest påtagliga effekterna av väganläggningar på den omgivande naturen är förändringen från de befintliga (naturliga) biotoperna till områden med annan (antropogen) vegetation, hög mänsklig aktivitet, ljud och rörelse. För många vildlevande arter innebär detta en förlust och försämring av deras habitat. I Storbritannien, till exempel, utgjorde den totala vägarealen i mitten av 70-talet ca 212.000 ha (Way 1977). I USA har mer än 8.1 miljoner ha land förvandlats till vägkanter och körbanor (Adams och Geis 1983). Ferris (1979) beräknade att varje kilometer av den 4-filiga Interstate Highway 95 i Maine upptog ett område som hade kunnat bilda ett habitat för ca 130 par skogsfåglar. Därutöver fann han att de gräsbevuxna vägkanterna försörjde mycket färre arter än de omgivande skogarna.

Vägkanternas vegetation kan aldrig ersätta den naturliga, ursprungliga vegetationen som gick förlorad genom vägbygget, men den kan ändå ha viss betydelse för djurlivet. Way (1977), t ex, observerade 20 av 50 däggdjursarter, 40 av 200 fågelarter, samtliga 6 reptilarter, 5 av 6 amfibier och 25 av 60 fjärilar längs Storbritanniens vägar. Eftersom fåglar är generellt de mer iögonfallande viltarterna, har det publicerats många arbeten om fåglarnas förekomst längs med vägkanter (se t ex Oetting och Cassel 1971, Ferris 1979, Voorhees och Cassel 1980, Laursen 1981, Kitchener m fl 1982, Arnold m fl 1987). Små däggdjur, i synnerhet smågnagare, har också studerats i många fall. Adams och Geis (1983) och Adams (1984) räknade 40 smådäggdjursarter i vägkanter i USA. Vägkantens gräsvegetation verkar attrahera framför allt arter som lever i öppna gräsbiotoper, som t ex många *Microtinae* (Sorkar). Dessa djur kan till och med förekomma i tätare populationer än i de omkringliggande biotoperna (Adams 1984). Detta kan dock bero på vanliga kanteffekter (djur koncentreras längs barriärer), eller en så kallad ö-effekt som har beskrivits av bl a Loman och Schantz (1991). Fler arbeten om smågnagare längs vägkanter finns publicerade i Schmidly och Wilkins (1977), Getz m fl (1978, Burke och Sherburne (1982) (för USA); Arnold m fl (1987), Bennett (1988, 1990) (Australien); Way (1970, 1977) (Europa). Jag fann mycket mindre litteratur om kräldjur och amfibier vid vägkanter (se Way 1977, Arnold m fl 1987). Insekter (*Carabidae*) och daggmaskar (*Lumbricidae*) längs vägkanter har studerats något oftare (Free m fl 1975, Kelcey 1975, Reeve 1977, Mader 1984,

1988, se också Maelfait m fl 1988), och jag känner till pågående arbeten i Tyskland som inte har rapporterats än (Hessisches Strassenbauamt, muntligen).

Jag vill dock påpeka att bara förekomsten av vilda djur längs vägkanter är ett dåligt mått på vilket värde dessa linjära biotoper har för djurlivet. Denna betydelse är i hög grad beroende av hur vegetationen är strukturerad, hur bred biotopen är och i vilken kontrast den står till omgivande vegetation (se nedan). I många fall, åtminstone längs små och mellanstora vägar i det svenska skogslandskapet, liknar vägkantens vegetation den som finns även på andra öppna störda successionsytor (som t ex brandytor, översvämningssytor). Mindre marklevande djur som sorkar eller kräldjur borde således inte märka någon större skillnad mellan vägkanten/diket och naturliga gläntor i skogen (*liten kontrast*). Dessutom är vägkanterna i Sverige oftast relativt smala, sällan bredare än 5-10 m, i synnerhet längs mindre vägar, och det är osannolikt att vägkanter därmed kan fungera som ett *habitat* för större djur. De flesta däggdjur och fågelarter uppfattar troligen bara vägkanter som en del av deras habitat (se också figur 2.).

Vägkanternas fauna kan således inte betraktas som isolerad från omgivningen. Många av de djur som observerats eller fångats längs vägkanterna tillhör arter som är allmänt vanliga och som ofta förekommer olika i antropogena miljöer så som förorter och jordbruksbiotoper och kan t o m uppträda som skadedjur. Dessa djur uppfattas i regel som "biotop-generalister" som inte uppvisar någon särskild preferens för en speciell biotop (se Jonkers och van Wijngaarden 1975, Göransson m fl 1978, Adams och Geis 1983, Mader 1984, Bennet 1991). Ferris (1979) observerade, att sammansättningen av skogsfågel samhället nära motorvägar innehöll upp till 16% s k 'kant-arter' (edge species) som dominerade faunan längs vägkanterna. Djupare (100 - 400 m) in i de angränsande skogarna utgjorde dessa arter endast 2 - 3%. Kant-arter kan vara predatorer, konkurrenter eller parasiter och kan således ha betydande påverkan på den ursprungliga faunan (Bennett 1990, Angelstam 1992).

Douglass (1977) beskriver hur det lokala smågnagarsamhället förändrades pga byggandet av en vinterväg in Nordkanada. Biotopförändringen i samband med vägbygget (röjning av träd-buskvegetationen) ledde till en minskning av Rödsorken (*Clethrionomys rutilus*) och gynnade de mera generalistiska åkersorkarna (*Microtus* spp.). Liknande relationer mellan röd-, skogs- och åkersork förväntas även i Sverige (L. Hansson, muntl.).

I intensivt odlade jordbruksområden kan vägkanter med tät busk- och lövvegetation däremot bilda en refug för djur som inte finner skydd i de öppna fälten (se t ex Australien: Arnold m fl 1987, Bennett 1990; Storbritannien: Way 1977; Nordamerika: Merriam m fl 1989). I dessa fall kan vägkanter jämföras med de nätverk av häckar och buskar som förr fanns i Centraleuropa och England. Där vägkanter utgör en betydande biotop eller habitat för faunan, kan allmänna teorier och koncept inom landskapsekologin tillämpas för att förutsäga möjliga relationer mellan artrikedomen och biotopens storlek, struktur, kontrast m m (se MacArthur och Wilson 1967, Lack 1969, Levins 1970, Diamond 1975, Connor och McCoy 1979, Higgs och Usher 1980, Freemark och Merriam 1986, van Dorp och Opdam 1987, Mader 1988, Angelstam 1992). Helt kort: storleken av habitatfragment och avståndet till närmaste fragment har visats spela den avgörande rollen för en arts förekomst och fördelning i ett fläckigt landskap. På samhällsnivå verkar heterogeniteten hos biotoper vara den viktigaste faktorn för artrikedomen (se "definitioner"). Det är således fördelaktigt för bevarandet av den biologiska mångfalden om viktiga biotoper kan återförenas och bilda ett nätverk ('biotopförbundssystem', Bruns 1988).

2.2. Vägkanter och vägar som korridorer

Vägar och vägkanter kan också fungera som korridorer för förflyttning, utvandring (dispersal) eller migration. Både vägkanter, själva körbanan och luftrummet över den kan fungera som korridor. Därutöver kan fordonen vara vektorer för frö (se ovan) eller smådjur och larver. Bennett (1991) beskriver exempel på grodor, ormar och småpungdjur som transporterats med bilar.

Man kan skilja mellan fyra typer av rörelser längs korridorer: (1) lokal furagering inom ett hemområde, (2) dispersal och utvandring mellan grannpopulationer, (3) migration mellan säsongshabitat eller avlägsna populationer, och (4) expansion av det geografiska utbredningsområdet.

Detaljerade diskussioner kring korridorernas betydelse för bevarandet av den biologisk mångfald och hotade populationer finns i boken *'The role of corridors'* utgiven av Saunders och Hobbs (1991). Se också Bennett (1991), Harris och Scheck (1991) och Spellerberg och Gaywood (1993) för ytterligare exempel.

Korridorer kan fungera (i) som långsmala habitat (för en art) eller biotop (för ett samhälle) och hyser således ett avgränsat djur- och växtsamhälle (*habitat corridor*, se Nicholls och Margules 1991); och (ii) som en tillfällig förflyttningskorridor som dirigerar rörelserna (*transition corridor*, se Soulé och Gilpin 1991). Skillnaden mellan dessa funktioner grundar sig dels på korridorens storlek, dels på vilket perspektiv och skalering man använder (se även introduktion): De gårdsgårdar och häckar som grävlingar ofta använder som 'transitions korridorer' inom sina hemområden för att skyddade förflytta sig mellan födosöksområden (Broekhuizen m fl 1986, G. Göransson, muntl.), kan samtidigt utgöra en biotop för ett samhälle av insekter och evertebrater.

Skogsfåglar och fladdermöss, t ex, kan gynnas av att flyga längs vägar för orientation eller transport (se Middleton 1980, Newby och Newby 1987). Crome och Richards (1988) ansåg att australienska fladdermöss använde skogsvägar för att upptäcka nya gläntor i skogen där de kunde jaga insekter. Saunders (1980, 1990) beskrev hur den australienska papegoj-liknande fågeln *Claphorhynchus funerus* flyger längs vägkanter (bevuxna med träd och buskar) för att förflytta sig mellan skogsområden som annars ligger isolerade i jordbrukslandskapet. Det är också välkänt från observationer, spår och spillningsfynd att större djur utnyttjar den öppna vägkanten och körbanan för att obehindrat röra sig genom och mellan hemområden (e.g. Pienaar 1968, Mech m fl 1988 Page 1981, Corbett 1989). Trehwella och Harris (1990) konstaterade t ex att järnvägsspår påverkade de nattliga rörelserna hos rävar inom deras hemområden. Kolb (1984) fann att järnvägar bestämde riktning och längd på dessa rörelser hos rävar.

Hansson (1987) fann att långsmala remsor av gräsmark utgjorde spridningskorridorer för åkersorkar, medan de hindrade skogssorkar i sina migrationsrörelser. Wegner och Merriam (1979) beskrev hur smågnagare och vissa tättingar utnyttjade gårdsgårdar i den öppna kanadensiska kulturmarken för att i skydd röra sig från furageringsområden till boplatser. Mader m fl (1990) uppmärksammade däremot att djur som följer ett nätverk av korridorer och barriärer för att nå till isolerade biotopfragment kan vara tvungna att röra sig över en absolut längre sträcka än om de hade kunnat ta en direktare väg. Detta kan orsaka en för tidig förbrukning av energireserver och ökar kostnaderna för förflyttning och spridning, vilket är likvärdig med en ökad fragmentering av landskapet (se fig. 3).

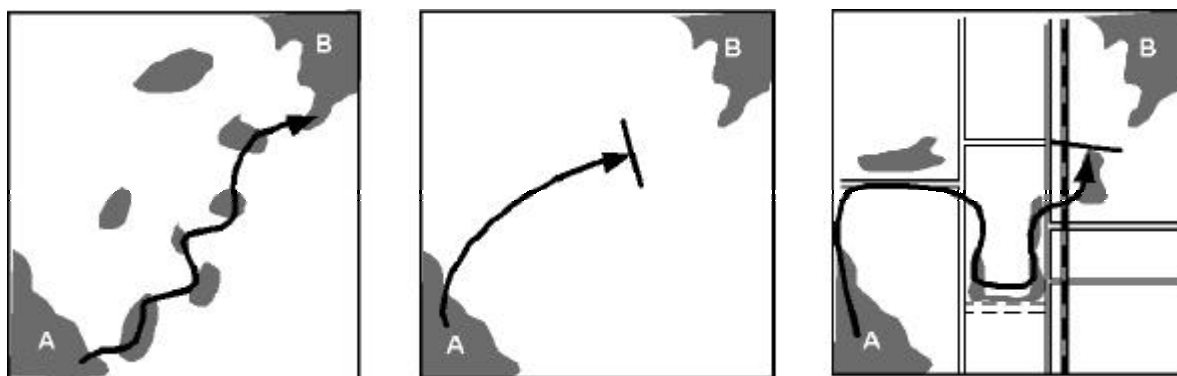


Fig. 3. Potentiella effekter av häckar, gårdsgårdar, vägar och diken i ett öppet landskap som domineras av för djuren fiendliga biotoper. Regelbundna rörelser mellan isolerade habitatöar längs med ett nätverk av korridorer och barriärer kan minska djurens spridningsdistans, eftersom energiresurserna kan vara förbrukade innan nästa habitat fläck är nådd. (Efter Mader m fl 1990).

Korridorer kan slutligen också bidra till en utvidgning av geografiska utbredningsområden, antingen successivt (hemområde efter hemområde längs habitatkorridorer) eller abrupt (kolonisering av dittills

isolerade områden via transitionskorridorer). Det troligen mest kända exemplet för detta är publicerat av Getz m fl (1978): Den nordamerikanska sorken *Microtus pennsylvanicus* utökade sitt utbredningsområde åt söder in i det intensivt kultiverade och öppna landskapet i Illinois, USA, efter det att vägkanterna hade planterats med buskar och träd som gav skydd. Chapman (1977) förmodar att de muntjaks som plötsligt 'invaderade' städerna i Storbritannien hade följt vegetationszonerna längs med motor- och järnvägar. Harris (1984) beskriver något liknande hos rådjur i staden Bristol, se även rävar och grävlingar i Bristol (S. Harris, muntl.) och i Trondheim (K. Bevanger, muntl.). Det är således återigen i regel de vanliga, 'triviala' djuren som använder och gynnas av vägar som korridorer.

2.3. Vägar som en barriär

Det finns ett antal arbeten som visar att vägar reducerar och begränsar individernas rörelsefrihet i landskapet på olika sätt. Man kan urskilja tre komponenter i barriär-effekten: (1) de särskilda temperatur-, mark- och skyddsförhållandena som råder på själva körbanan, (2) skillnaden mellan vägkantens vegetation och de kringliggande biotoperna, och (3) den mänskliga aktiviteten, lukt, ljus och ljud. Barriäreffekten av vägar är därmed en funktion av trafikvolymen, körbanans och vägkantens bredd, vägkantens vegetation i relation till omgivningen, och slutligen också djurens beteende, mobilitet, storlek m m. (Vad vi människor uppfattar som en 5 m bred landsväg, är möjligen ett flera hundra meter brett stenfält för en sork och en kilometerstor öken för en skalbagge.) Betydelsen av komponenterna varierar givetvis mellan olika arter.

För mindre, marklevande djur, som skalbaggar, kräldjur och smågnagare, utgör ofta själva körbanan ett öppet, fientligt område som tydligt undviks, medan trafikvolymen verkar ha mindre effekt på beteendet hos dessa djur. Däremot har trafiken en tydligt störande påverkan på större djur, för vilka körbanans utseende och bredd ha mindre betydelse (eftersom de kan korsa vägen på bara några få sekunder). Om vägkantens vegetation står i stark kontrast till omgivningen kan skillnaden utgöra en barriär för många stenotypa djur som enbart lever i de kringliggande biotoperna. Vägar utövar dessutom så kallade "kant-effekter" som påverkar artsammansättningen och strukturen i de omgivande biotoperna (se 2.5.), vilket kan medföra att vissa djur undviker områden nära vägar och därmed upplever en sekundär barriär (se Merriam 1990, Kozakiewicz 1993).

Vidare bör man skilja mellan *effektiva barriärer*, som hindrar utbytet av individer i så pass hög grad att populationerna separeras i sina genetiska och / eller demografiska processer; och *funktionella barriärer* som utgör ett kvalitativt eller kvantitativt filter för rörelserna vilket kan leda till förändringar i köns-, ålders- och viktfordelningar i de lokala populationerna, men inte medföra genetisk separation. Det finns dock ingen tydlig gräns för när en funktionell barriär blir så effektiv att den orsakar genetisk divergens av populationer. Merriam m fl (1989) poängterade svårigheten i att bedöma betydelsen av vägar som barriärer utifrån enkla uppräknings av antalet korsningar över vägen. Frekvensen av dessa rörelser måste ses i relation till omgivande populationsstorlek, generationstid och populationens omsättningstid. Analys av genetiska och epigenetiska frekvenser i de skilda populationerna kan upplysa om hur långt isoleringen har framskridit. Konsekvenser av isolering för existens och stabilitet av populationer och samhällen diskuteras senare (sekundära effekter).

För smådäggdjur, kräldjur, amfibier och evertebrater har vägarnas isolerande effekt kunnat visas med tydlighet. Grundläggande rapporter och experiment finns bl a av Oxley m fl (1974), Kozel och Fleharty (1979), Adams och Geis (1983), Swihart och Slade (1984), Mader (1984, 1988), Bakowski och Kozakiewicz (1988), Merriam m fl (1989), Mader m fl (1990), Bennett (1991). Alla vägar smalare än 20 m (inkl. vägkanterna) som studerats av Oxley m fl (1974), Bakowski och Kozakiewicz (1988), och Merriam m fl (1989) reducerade till exempel rörelserna av smågnagare kvantitativt, dvs korsningar förekom, men dock i mindre omfattning än förväntat från kringliggande biotoper (se fig. 4).

Swiharty och Slade (1984) fann att endast 8% av de sorkar och 19% av de marklevande ekorrar, som de studerade i Kansas, korsade en 3 m bred grusväg. Joule och Cameron (1974) och även Wilkins (1982) observerade att mindre än 6% av 1000 märkta *Sigmodon spp.* (en stor sork) passerade över

vägar som var bredare än 10 m. Utsättningsexperiment med smågnagare visade på ett starkt undvikande av vägbanor (Mader och Paurtisch 1981, Bakowski och Kozakiewicz 1988). Mader m fl (1990) observerade att frekvensen av vägöverkorsningar hos marklevande karabider minskade från "gröna" fältvägar via grus- till asfalterade fältvägar (se fig. 4).

Kozel och Fleharty (1979) observerade att asfalterade vägar bredare än ca 8 m separerade de angränsande smågnagarpopulationerna effektivt med hänsyn till individernas triviala rörelser inom och mellan hemområdena. Smågnagarna korsade ytterst sällan frivilligt vägen, men när de hade deplacerats in i grannpopulationen vände alla tillbaka till ursprungspopulationen. Liksom Merriam m fl (1989) visade Kozel och Fleharty att vägen utgjorde en barriär för demografiska processer men inte för det genetiska utbytet. Frågan är hur mycket utbyte som är nödvändigt för att förhindra inavelsdepressioner och genetisk drift. Samma fråga är i hög grad aktuell för bevarandet av många hotade arter och populationer och diskuteras utförligt i t ex Soulé's (1987) bok '*Viable populations for conservation*'.

De två stora motorvägarna (mer än 110 m breda) i Oxley's m fl (1974) studie utgjorde slutligen en total barriär för smågnagare. Mader (1984) observerade inte heller några vägöverkorsningar av större skogsmus (*Apodemus flavicollis*) och skogssork (*Clethrionomys glareolus*) över en hårt trafikerad landsväg (250 bilar/h, se fig. 4). Detta betyder troligen en genetisk och demografisk isolering av populationerna. Sikorski och Bernshtein (1984) beskriver skillnader i förekomsten av kvantitativa genetiska kännetecken (icke-metriska kraniala karaktärer) mellan de sorkpopulationerna som senare studerats av Bakowski och Kozakiewicz (1988). De kunde därmed visa att vägarna reducerade utbytet av individer mellan populationerna så pass mycket att förekomsten och fördelningen av epi-genetiska karaktärer divergerade. Sikorski (1982) beskriver också divergenser av icke-metriska karaktärer hos smågnagare som lever i (relativt) isolerade grönområden och parker i centrala Warszawa.

De flesta fåglar, fladdermöss, och flygande insekter påverkas troligen endast lite av vägar som barriärer. För vissa skogsfåglar och andra skogslevande djur medför kanteffekterna (ljus, skydd, ljud m m) dock en försämring av levnadsbetingelserna i vägnära biotoper (van der Zande m fl 1980, Bennett 1991). Reijnen och Foppen (1994) och Foppen och Reijnen (1994) observerade till exempel att lövsångare (*Phylloscopus trochilus*) aktivt sökte sig från vägnära till avlägsna områden när de lämnade sina föräldrars revir. Detta tyder möjligtvis på att fåglarna uppfattade en gradient i revirkvaliteten från vägnära till lugnare revir och försökte därför att förbättra sin position genom att flytta till de mera avlägsna reviren. Rost och Bailey (1979) rapporterade att wapiti (*Cervus canadensis*) och vitsvanshjort (*Odocoileus hemionus*) undvek områden några hundra meter närliggande trafikerade vägar. Klein (1971) och Curatolo och Murphy (1986) observerade liknande effekter hos vildren. I Klippiga bergen fann McLellan och Shackleton (1988) att brunbjörnar tydligt undvek biotoper som låg nära motorvägar.

En annan form av barriär utgör själva trafikmortaliteten (se nedan). Dödligheten bland ut- och invandrande djur längs med barriären kan reducera utbytet av individer mellan populationer. För att förebygga viltolyckor har många motorvägar i Sverige försetts med viltstängsel, vilket dock ökar vägarnas isoleringseffekt på de större djuren. Jag känner inte till några studier där man undersökt betydelsen av dessa barriärer för den genetiska sammansättningen och variabiliteten av de isolerade viltstammarna.

Ett exempel på vägarnas isolerande effekt: vid Frankfurt am Main, i Tyskland, utgör de täta näten av motorvägar numera en total barriär för de flesta större däggdjuren, t ex grävlingen, och har skapat en mosaik av mer eller mindre små isolerade biotopöar. Så har de isolerade områdena där grävlingpopulationer hade utrotats för mer än tjugo år sedan i samband med rabiesbekämpningen inte kunnat återkoloniserats, trots att grävlingarna blev fridlysta strax efter gasningen och stammen på andra håll numera har nått sina gamla tätheter (Herrmann 1991).

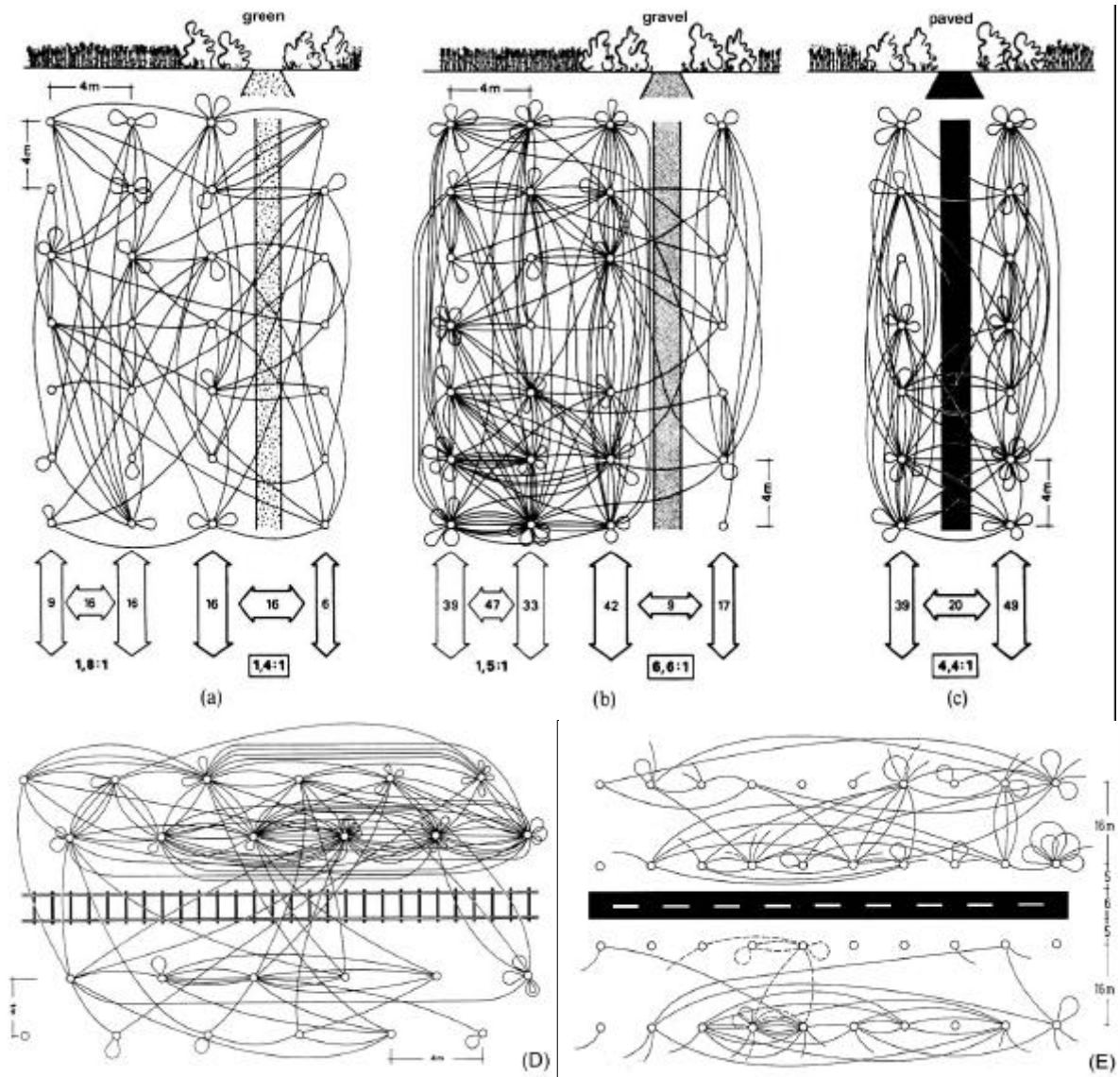


Fig. 4. Rörelsemönster av marklevande skalbaggar (*Carabidae*) över (A) en gräsbevuxen fältväg, (B) en grusväg, (C) en asfalterad fältväg i agralområden i Tyskland. (D) visar liknande rörelser hos skalbaggar över ett järnvägsspår i Tyskland. Exempelen (A) - (D) är publicerade i Mader m fl (1990).

(E) visar att en asfalterad motorväg separerar populationer av skogsmus (*Apodemus flavicollis*) och skogssork (*Clethrionomys glareolus*) i Tyskland (efter Mader 1984).

För alla figurer: De öppna cirkelarna symboliserar fällor, kurvorna representerar rörelser mellan fällorna.

Ett område med ett tätt nätverk av motor- och järnvägar kan därmed vara helt obeboelig för vissa arter. Så visar även historiskt material i Wisconsin, USA, att vargar (*Canis lupus*) kunde hålla en livskraftig stam endast i de områden där vägnätet var glesare än 0.93 km väg per kvadratkilometer land (Thiel 1985). I Minnesota ligger värdet med 0.73 km/km² även lägre (Mech m fl 1988). Björvall (1988) nämner uppgifter som tyder på att vargens tillbakagång under 1800-talet kan ha varit delvis orsakade av utbyggnaden av järnvägsnätet. Det hade observerats att vargar under många år inte vågade att korsa ett enkelt järnvägsspår. I kontrast till detta konstaterade Camby och Maizeret (1987) att den stark trafikerade motorvägen A 63 i Frankrike inte utgjorde något större hinder för de korsande små och mellanstore rovdjuren. Troligen spelar vänjning och tradition viktiga roller i hur djur reagera på förändringar i deras hemmiljö.

2.4. Vägtrafik som en dödsälla

Trafikdödligheten hos djur har uppmärksamats i många länder och många år (se Bennett 1991). Ofantliga mängder av djur dör årligen på motor- och järnvägar. Göransson m fl (1978) uppskattade att mer än 1 miljon fåglar och 0.5 miljon däggdjur dog årligen på svenska vägar vid slutet av 70-talet, vilket betyder minst 44 vilda däggdjur och fåglar (exklusive alla smågnagare och hjortdjur) per år och km. I Nederländerna uppskattade Jonkers och de Vries (1977) att ca 653.000 fåglar och 159.000 däggdjur fallit offer för trafiken varje år. Lalo (1987) förmodar att minst en miljon djur dödas *dagligen* på nordamerikanska vägar. I Danmark, ökade trafikdödligheten från minst 7.5 till 10.5 miljoner djur per år mellan 1959 och 1964 (Hansen 1969). Samtidigt ökade trafikvolymen med 150%, vilket dock innebär att den relativa dödligheten har minskat. I Tyskland räknade Fehlberg (1994) med en årlig förlust på minst 1566 vilda djur längs en 83 km lång sträcka av motorvägen BAB 2 mellan Hannover och Berlin (19 djur per år och km). Under observationstiden mellan 1989 och 1992 har trafiken på denna motorväg ökad med 600% och resulterar nu i en trafik av 90.000 bilar per dag. Fehlberg uppskattar vidare, att fler än 200.000 djur av alla jaktbara viltarter dödas årligen på tyska vägar.

Trots dessa höga siffror konstaterade Göransson m fl (1978) och flera andra undersökningar att trafikens uttag ur djurpopulationer i regel är försumbar. Författarna uppskattade utifrån sina beräkningar att mellan 5% och 10% av alla mellanstora däggdjur och 1-4% av alla fåglar faller årligen offer för trafiken i Sverige. Schmidly och Wilkins (1977) anger en siffra på mindre än 1% för smågnagare i Texas. Mindre än 4% av alla paddor som vandrade mellan två sjöar i Wales, UK, dog på motorvägen (Gittins 1983). Dessa procentvärden måste dock tas som absoluta minimivärden, eftersom många djur inte dör ögonblickligen och kan fly in i kantvegetationen, många kroppar blir aldrig upptäckta och förruttelseprocessen är snabb, i synnerhet hos mindre fåglar och smågnagare (se Vestjens 1973).

Det är återigen i regel de vanligaste arterna och de som lever nära vägarna (som tättingar, kaniner och harar) eller de som utnyttjar vägarna på ett eller annat sätt som dominerar dödsstatistiken (McClure 1951, Göransson m fl 1978). Rovdjur och rovfåglar som uppsöker vägkanterna för att utnyttja de överkörda djuren blir själva lätt offer för bilarna (Davies m fl 1987, Thomas 1988), renar och andra hjortdjur som dras till väkantens gräsvegetation likaså (Klein 1971). Dessutom är det ofta ungdjur som förflyttar sig från födelseplatsen och handjur under parningstiden som toppar statistiken eftersom båda grupperna visar en särskilt hög mobilitet. En noggrann utvärdering av vem, var, när och varför som blir offer i trafiken finns återgiven i Göransson m fl (1978). Trafikdödligheten verkar återspegla en arts förekomst (abundans) och individernas aktivitet, vilket ofta används som ett instrument för att följa populationsutvecklingar hos många av de vanligare arterna (se Göransson m fl 1978, och Bennet 1991 för mer information).

För djur med stora hemområden och låga populationstätheter och för allmänt sällsynta djur kan trafikdödligheten emellertid innebära ett hotande uttag ur populationen. Under 1978 utgjorde trafikdödade grävlingar minst 6% av den uppskattade totala populationen. Sedan dess har förekomsten av grävlingar ökat avsevärt (se Jägarförbundets jaktstatistik) och de senaste åren (1990-93) är överkörda grävlingar en alltför vanlig bild längs vägarna. I Sverige, Danmark och England anses trafiken numera vara den huvudsakliga dödsorsaken för grävlingar (E. Lindström, J. Aaris-Sørensen, och S. Harris, muntligen; Davies m fl 1987). Harris och Callagher (1989) påpekade att trafiken utgör den största enskilda dödsorsaken hos de flesta större rovdjuren i Florida, USA.

Ett annat känt exempel är igelkotten (*Erinaceus europaeus*) vars hela utbredning i Europa troligen är hotad av biltrafiken (Reicholf och Esser (1981). För Sverige anges en förlust av minst 20% av den totala populationen av igelkottar och en liknande reduktion av fasanstammen (*Phasianus colchicus*; Göransson m fl (1978). Van Gelder (1973) konstaterade att upp till 30% av alla dräktiga paddor (*Bufoidae*) blir överkörda på väg till lekplatserna i Nederländerna, vilket antogs vara betydande för stammens reproduktivitet.

För de flesta djuren har trafikdödligheten hittills sällan ansetts vara en betydande mortalitetsfaktor, dock varierar dödligheten avsevärt mellan arterna och regionerna. Med hänsyn till den ständigt ökande

trafikvolymen, utbyggandet av mindre vägar och konstruktionen av täta motorvägsnätverk som t ex i Centraleuropa, måste man dock troligen revidera denna uppfattning. 1985 sammankallade Europarådet i Strasbourg en konferens om vilt och motorvägar. I symposiebandet "Highway and wildlife relationships" (*Conseil de l'Europe*, Anonymus 1987) finns ett mångtal artiklar om vägnas isolerande effekt, trafikmortalitet och uttag ur viltpopulationer, samt rapporter om projekt som t ex "gröna" tunnlar och broar som skall återförenera isolerade populationer och återskapa ett fungerande nätverk av biotoper där djuren kan sprida sig (se också Anonymus 1978, Camby och Maizeret 1987, Cailmail 1987, Bruns 1988, Conrady m fl 1993).

2.5. Övriga störningseffekter på djur

Konstruktion av motor- och järnvägar påverkar den angränsande vegetationen genom t ex förändrad grundvattennivå, ökad ljusintensitet, större temperaturväxlingar, avgaser, saltning m m. Dessa lokala aspekter är i detalj beskrivna i bl a Bäckman m fl (1988, 1979). Lokala förändringar i vegetationsstrukturen tillsammans med ökad mänsklig aktivitet och trafikmortalitet minskar dock de närliggande biotopernas 'kvalitet' för djuren och påverkar därmed djurpopulationer över ett mycket större område. En annan form av störningar som orsakas av vägar är biotiska 'kanteffekter' (edge effects). Som ovan nämnd, kan vägkanter utgöra ett biotop för många opportunistiska djur, s k 'kantarter', vilka kan ha betydande effekt på det ursprungliga djursamhället i biotopfragmenten (se ovan, Ferris 1979, Wilcove 1985, Angelstam 1992). Hur långt från vägen störningseffekterna är påtagliga skiljer sig mellan arter och biotoper (se fig. 5).

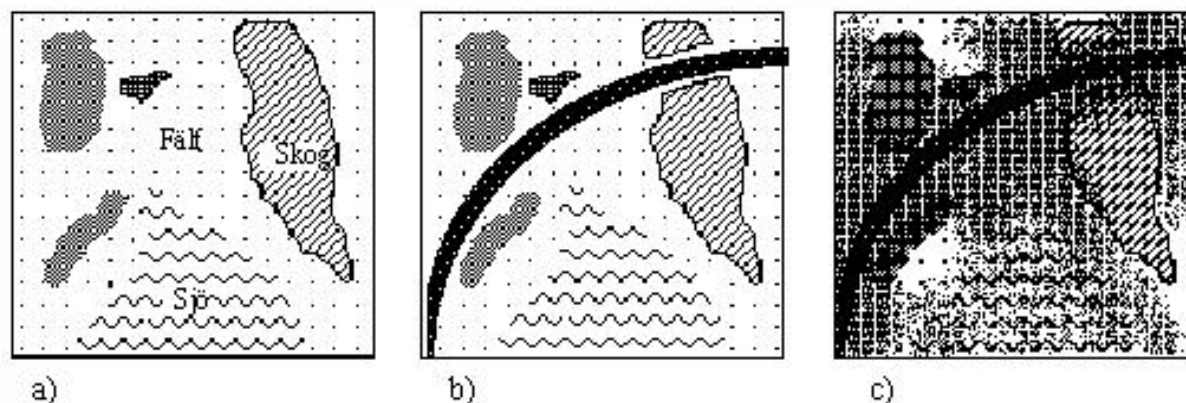


Fig. 5. Ett landskap före a) och efter b), c) vägbygge. Vägen och trafiken påverkar de angränsande biotoper i olika grad. och på olika avstånd. (skuggad zon). Medan t ex ett skogsområde dämpar effekter av ljud och aktivitet på vägen, vidareförs dessa störningar långt över öppen mark eller vattenytor.

Som redan nämnts i kapitel 2.3., kan biltrafiken ha störande effekt på beteendet hos vissa hjortdjur (Klein 1971, Rost och Bailey 1979, Curatolo och Murphy 1986). Brunbjörnar i Nord Amerika utnyttjade vägnära biotoper signifikant mindre än förväntat med tanke på deras förekomst (McLellan och Shackleton 1988). Rätty (1979) fann att förekomsten av *Tetraonidae* (skogshöns) var ca 66% lägre i vägnära biotoper (<250 m) och även upp till 500 m bort från vägen var tätheten reducerad. Orsaken till detta undvikande är okänd, men troligen verkar trafikbruset störande vid lekaktiviteter hos skogshöns (se Hjorth 1977).

Veen (1973) och Van der Zande m fl (1980) observerade att vissa fåglar som lever i öppna gräsmarker (tofsvipan *Vanellus vanellus*, myrspöven *Limosa limosa*, rödbenan *Tringa totanus*, och brushanen *Philomachus pugnax*) blev störda i sina häckningsbeteenden och reproduktionsframgångar genom biltrafiken på vägar som låg upp till 500 m (för mindre fältvägar) och 1800 m (för motorvägar) bort från själva häckningsområdena. Populationstätheten i dessa kantzoner var ca 60% lägre än i

lugnare områden. Relationen mellan täthet och avstånd till vägen verkar följa en logistisk funktion, medan trafikvolymen reducerar populationstätheten logaritmiskt (Van der Zande m fl 1980). Med andra ord, det borde finnas ett tröskelvärde på avståndet till vägen, där trafiken inte längre har en störande effekt på populationstätheten.

Reijnen och Foppen (1994) beskriver hur vägar och trafik reducerade tätheten av häckande lövsångare (*Phylloscopus trochilus*) på mer än 200m avstånd. Kvaliteten av vägnära häckningsrevir var uppenbarligen lägre än längre bort, eftersom det fanns fler unga hannar bland de territoriella djuren, en sämre reproduktion, en högre omsättning av djur, och en allmänt högre mortalitet. Dessutom är det troligt att trafikbruset störde hannarna i deras parningssång. Foppen och Reijnen (1994) fann därutöver att de unga djuren aktivt sökte sig bort från vägarna till avlägsna revir med bättre kvalitet (dvs. lägre ljudnivå).

En liknande undersökning har gjorts av Göransson m fl (1978). De observerade att dödligheten hos territoriella koltrasthannar (*Turdus merula*) som hade sina revir nära vägen, var högre än genomsnittet. Detta kan teoretiskt medföra en högre turbulens i populationen på grund av en högre invandring av subdominanta djur och en relativt lägre medelålder bland hannarna i vägnära revir. Om reproduktionen i dessa störda habitat är lägre än förlusten genom dödlighet och utvandring, så utgör populationen en så kallad 'sink', d v s den är avhängig av immigration från produktivare områden, s k 'sources' (se Hansson 1977, Pulliam 1988). En sink-population är därmed ingen självständig population, men den kan ha stabiliserande inverkan på hela stammen när den fungerar som ett buffert dit 'överskottet' från källpopulationerna kan emigrera och, till en viss grad, även reproducera. Denna stabiliserande effekt är dock beroende av proportionerna sink- och source-habitat i landskapet. Pulliam (1988), och Pulliam och Danielson (1991) visade att djur som lever i ett landskap med en hög andel sink-habitat kan ha svårare att hitta och emigrera till avskilda source habitat och därmed utövar en isolerande effekt som bidrar till uppsplittringen och fragmenteringen av stammen.

2.6. Sammanfattning

- Vägkanter kan vara biotop/ habitat för djur, dessa områden är dock ofta av sämre kvalitet.
- De djur som förkommer i vägkanterna är ofta s k 'biotop-generalister' som är vanliga även i andra antropogener miljöer och som ofta förekommer även i de angränsande biotoperna.
- Det är också ofta de 'vanliga' djuren som använder sig av vägarna och vägkanterna som korridorer för spridning och förflyttning.
- Betydelsen av väggkantsbiotoper för djurlivet bestäms av kontrasten mellan vegetationen i väggkanten och de omgivande biotoper, och den interna strukturen och diversiteten i väggkanternas vegetationstäcke.
- För många arter utgör däremot vägar och kantbiotoper ett spridningshinder. Problemet är dock att kunna bedöma vad isoleringseffekten i realiteten innebär för den genetiska och demografiska kontinuiteten av de beträffande populationerna. Mekanismen av barriäreffekten är artspecifik och varierar mellan djurarterna.
- Medan körbanan utgör en barriär för många marklevande smådjur, är det snarare trafiken och den mänskliga aktiviteten som hindrar större djur från att korsa vägen.
- Trafikmortaliteten kan utgöra ytterligare en barriär som reducerar utbytet av individer mellan populationer.
- Trafikmortaliteten anses vara mindre betydelsefull för små, abundanta djur, men kan signifikant minska förekomsten av sällsynta och/eller större djur.
- Vägarnas inflytande på omgivande natur är inte begränsad till de närmaste biotoperna, trafikinducerade störningar och biotopförändringar kan påverka djurstammar även på längre avstånd.

III. Sekundära effekter:

De flesta publikationer om vägarnas inverkan på djur och växter beskriver de primära effekterna på individer, som trafikdödlighet och isolering. Däremot finns det endast ett fåtal arbeten som visar eller diskuterar de sekundära följd effekterna på populationer och samhällen (se t ex Mader 1988, Merriam m fl 1989, Bennett 1991, Kozakiewicz 1993, Reijnen och Foppen 1994). Sekundära effekter berör en större spatiell och tidsmässig skala och kräver därför långtidsövervakningar och översiktliga inventeringar, vilket i regel är svårt att få finansierat. Några av de tänkbara följderna kan dock uppskattas med hjälp av allmän landskaps- och populationsekologisk kunskap. Jag skall inte redovisa detaljerna i landskapsekologiska teorier och koncept, lite har jag redan nämnt i kapitel I. och II., utan jag skall sammanfatta några grundläggande aspekter som kan härledas från de primära effekterna på individer.

1. Effekter på populationer (population - metapopulation)

Generellt betyder byggandet av vägar för individer (framför allt djur) i första hand en strukturförändring av deras habitat / landskap. Vissa individer (de som lever intill väganläggningen) kommer att gå miste om sina revir eller få sina hemområden uppsplittrade genom en funktionell barriär, andra individer upplever kanske en förändring (i regel en försämring) av revirkvaliteten p g a störning eller barriär- och korridoreffekten. Därmed påverkas det spatio-sociala systemet i populationen, d v s revirsystemet och resursfördelningen, vilket kan leda till en förändring av de demografiska parametrarna (reproduktivitet, dödlighet, se Reijnen och Foppen 1994). Effekterna på populationsnivå involvera dock ytterligare moment som t ex storleken av populationen och kontinuiteten i fördelningen av individer, emigrations- och immigrationsbeteenden, genetisk variabilitet och varians i reproduktivitet. Dessa faktorer som en följd av effekter på individnivån kommer att avgöra artens lokala existens eller utrotning (Lande 1987, Hanski och Gilpin 1991). Givetvis varierar detta faktor-komplex mellan olika arter beroende på deras skalering, kroppsstorlek, förekomst, beteende, m m.

En hög trafikdödlighet, t ex, kan hos vissa vanligt förekommande djur som älgar, rådjur eller grävlingar, vara uppseendeväckande, men den måste inte betyda att djurstammen i sig hotas. Det kan tvärtom vara ett tecken på att stammen är tät och livskraftig och djuren har lätt att röra sig över vägen. Viltstängsel längs vägen reducerar givetvis antalet dödade djur hos de större arterna, men reducerar samtidigt det nödvändiga flödet av individer genom landskapet. Å andra sidan kan populationer av djur som sällan observeras bland trafikoffren men som i allmänhet är sällsynta och fragmenterad fördelade, som t ex skogslämmel (*Myopus shisticolor*), ändå uppleva en effektiv förlust av de vandrande individerna (som är viktiga för att upprätthålla kontakten mellan de lokala småpopulationerna). I ett tätt nätverk av viltstängsel och motorvägar kan både minskning och fragmentering av de resterande populationerna äventyra en fortsatt överlevnad av stammen (se exemplen om grävlingar och vargar i avsnitt 2.3.). Problemet i konsekvensbedömningen är i regel att man helt enkelt inte känner till den verkliga populationsstorleken och omfattningen av trafikdödligheten och barriäreffekten.

En hög trafikmortalitet kan också vara orsakad av att djuren attraheras till vägen eller väggkanten för att söka föda, skydd eller boplatser (i buskskiktet), och därmed exponeras mera för trafiken. På så sätt kan vägnära biotoper utgöra en 'ekologisk fälla', som är attraktiv, men orsakar en högre mortalitet, sämre reproduktion och snabbare omsättning i populationen än i omgivningen (se Reijnen och Foppen 1994). Liknande effekter har kunnat visas i samband med predation på häckande fåglar i ekotoner (biotopkanter) (Gates och Gysel 1978, Ambuel och Temple 1983, Wilcove 1985, Yahner 1988, Angelstam 1992). Vägnära habitat är därmed mindre produktiva än avlägsna källområden och vägnära populationer kan bli beroende av immigration från produktivare områden (se 'sinks' och 'sources' som diskuterats ovan). Pulliam och Danielson (1991) och Dunning m fl (1992), bland andra, visade att en hög andel sink-habitat i ett landskap kan vara destabiliserande för hela djurstammen (metapopulationen). De ifrågavarande arterna utsätts således för en större risk att dö ut lokalt på grund

av naturlig stokasticitet i t ex väderlek, födotillgång, sjukdom m m (se Hanski och Gilpin 1991, Schaffer 1987, Lande och Barrowclough 1987).

De ovan nämnda barriär- och störningseffekterna leder till en allmän förlust och fragmentering av beboeliga biotoper. Vissa djurarter, som t ex mårddjur och grävlingar, reptiler, amfibier, visade sig vara mest känsliga för fragmentering av biotoper genom väganläggningar (se Verkaar och Bekker 1991, Harris och Scheck 1991), eftersom de har en eller flera av följande karaktärsdrag gemensamma:

- individerna har stora hemområden (låg populationstäthet),
- korta vandringsavstånd (dispersal);
- låg reproduktivitet och endast några reproduktiva individer i en population
- kort livslängd eller låg acceptans för en försämring av levnadsvillkoren
- arten förekommer i små populationer.

2. Effekter på samhällen (arter - samhälle)

Väganläggningar, liksom övriga linjära strukturer i landskapet kan ha påverkan på sammansättningen av djur- och växtsamhällen, genom att förändra förutsättningarna för de enskilda arterna och därmed modifiera relationerna arterna emellan. Dessa relationer omfattar t ex konkurrens, predation, kommensalism, och parasitism, och inkluderar även succession av växter och fluktuationer av djurpopulationer. Som redan nämnts, gynnas ofta framför allt s k "kantarter" (edge-species) när en biotop fragmenteras på grund av t ex kalhuggning, kultivering vilket även liknar en nydragning av en motor- eller järnväg (Janzen 1983, Harris 1984, Yahner 1988, Angelstam 1992). Till dessa kant-arter hör bl a vissa "generalistiska" djur som många kråkfåglar, grävlingar, rävar och rådjur, men även "vanliga" arter som många tättingar. Observera dock att de flesta sk kantarter och generalister som uppmärksammats i litteraturen inte utnyttjar själva biotopkanten (ekotonen) som sitt habitat, utan snarare som en del av sina hemområden. Dessa djur förekommer ofta utbredda över hela landskapet och har sällan höga biotopkrav ("biotop-generalister", se avsnitt II. 2.1). Figur 6. skisserar förändringen i förekomsten av biotop specialister och generalister i samband med ett vägbygge genom en skog.

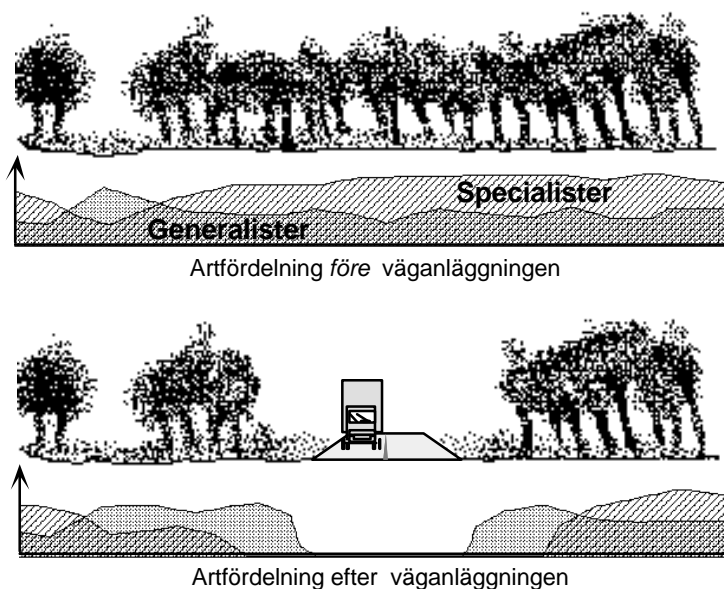


Fig. 6. Förändring i artfördelningen i ett skogsbiotop på grund av väganläggning. Det är framförallt generalistiska djur och sådana som är anpassade till öppna marker som kan gynnas och öka i antalet, medan biotopspecialisterna trängs undan.

Beroende på ekotonens bredd och kontrasten mellan biotoperna (vägkant-biotoper och omkringliggande biotoper) varierar inflytandet av dessa arter på artsamhällen i omgivningen. Störningseffekterna ökar i regel med starkare kontrast och smalare ekoton: Ett rikt skogsbryn med lövträd och buskar, t ex, kan dämpa effekterna av vind och frost in i skogen, medan kalhuggning eller röjning öppnar skogen och låter effekterna tränga längre in, vilket kan ha stor betydelse för små skogsfragment (Franklin och Forman 1987). Predationstrycket på bl a markhäckande fåglar (t ex skogshöns) är ofta högre i små fragment än i stora, eftersom kant-effekterna har en relativt större betydelse i mindre fragment (Wilcove 1985, Andrén m fl 1985, Andrén och Angelstam 1988). Angelstam (1986) förmodar dessutom att predationstrycket ökar med kontrasten mellan biotop och omgivning. Breda och "mjuka" ekotoner kan själva utgöra biotoper som innehåller artsamhällen och därmed öka artdiversiteten (framförallt de "generalistiska" arterna) i landskapet. Effekten kan dock vara negativ för de arter som är mera krävande och som endast kan leva i de ostörda biotoperna (Noss 1983, Janzen 1983, Angelstam 1992).

Sammanfattningsvis kan man konstatera att små biotoper som står i stark kontrast till omgivningen är mindre stabila, har färre biotop-specifika arter och är mindre "karakteristiska" än större biotoper i mindre kontrastrika landskap. För att bevara eller till och med förbättra den biologiska mångfalden i ett landskap är vägkantbiotoper med en naturlig, strukturrik och divers vegetation (successionsbiotoper som skapar en mjuk övergång till den omgivande skogen, eller häckar av buskar och träd som bildar refugier i det öppna jordbrukslandskapet) troligen att föredra framför öppna, röjda vägkanter, även om det betyder att mortaliteten hos de vägnära populationerna ökar (se ovan). Att uppskatta den absoluta betydelsen av en väganläggning för de befintliga artsamhällen är mycket svårt, kanske t o m omöjligt, eftersom kunskapen om de enskilda arter och deras interaktioner fortfarande är alltför lite känd. Det för närvarande effektivaste alternativet är troligen att koncentrera uppmärksamheten och undersökningarna kring några arter som anses viktiga eller på något sätt representativa (se nedan).

IV. Åtgärder

De två viktigaste effekterna av väganläggningar på omgivande djur och växter är troligen a) barriäreffekten inklusive trafikmortalitet och b) kanteffekten inklusive störningar. Båda effekterna bidrar till den allmänna uppsplittringen och reduceringen av de resterande "naturliga" biotoperna. Biotopfragmentering anses globalt som ett av de allvarligaste hoten för den biologiska mångfalden (se bl a Burgess och Sharpe 1981, Harris 1984, Wilcox och Murphy 1985, Soulé 1987, Saunders och Ingram 1987, Yahner 1988, Saunders och Hobbs 1991, Hanski och Gilpin 1991, Burgman m fl 1993).

Vägarnas fragmenteringseffekter kan reduceras t ex genom att bygga 'gröna' övergångar eller tunnlar för viltet, genom att dra stängsel och skyddsväggar mot trafikljudet och ljuset längs vägkanterna, eller genom att förlägga vägarna i tunnlar under de känsliga områdena. Dessa åtgärder är dock sällan publicerade i vetenskapliga tidskrifter utan föreligger mest som arbetsrapporter till uppdragsgivarna. Jag kommer inte att redovisa detaljerna i konstruktion och utvärdering av åtgärderna, det finns sammanställt av bl a Ueckerman och Olbrich (1984), Anonymus (1987, 1988, 1989), Harris och Scheck (1991), Wölfel och Krüger (1991), Conrady m fl (1993), utan jag skall kort diskutera de viktigaste aspekterna i samband med utförandet av dessa åtgärder.

I regel är "gröna" bro- eller tunnelkonstruktioner avsedda för att minska trafikdödlighet och barriäreffekten hos de större djuren, framför allt klövviltet (Anonymus 1987), men även hos mindre djur som t ex grodor (se Krikowski 1989). Det är ofta några speciella arter som skall gynnas av konstruktionen (t ex grävlingar i Holland, eller kronvilt i Frankrike). För grävlingar har vanliga cementerade vattenrör visat sig vara lämpliga tunnlar under landsvägar, som även används av andra grytlelevande djur som räv, kanin och skalbaggar (Dirkmaat 1988). Dock måste djuren ledas till tunnelöppningen med hjälp av speciella småmaskiga viltstängsel. Kombinationen av viltstängsel och gröna broar är också effektivast för hjortdjur (Ward 1982). Lämpligen läggs viltviadukterna vid redan befintliga traditionella övergångsställen, vilka kan identifieras med hjälp av lokala fältbiologer och jägare, eller t o m under byggnadsprocessen: I sand/lerskiktet på den blivande vägbanan lämnar de korsande djuren spårstämplar (A. B. Madsen, Kalø, muntl.).

Viaduktens dimensioner måste givetvis vara anpassade till de arterna man vill skydda. Hjortdjur och älgar accepterar lättare en bred bevuxen övergång, där de kan ha både sikt och skydd, medan mindre och i gryt levande djur också använder tunnelkonstruktioner. Viadukterna måste kunna garantera en regelbunden och fri passage över (under) väganläggningen för att kunna fungera som spridningskorridorer. Harris och Scheck (1991) rekommenderar att anpassa korridorstorleken till målet man har satt sig: Om individernas (artens) beteende och vandringsrörelser är välkända kan en kortfristig effekt för enskilda individer nås med några meter breda korridorer. Vill man säkerställa ut- och invandring mellan två populationer över flera år så måste korridorerna vara minst några hundra meter breda. För att garantera ett sammanhängande biotop-korridorkomplex där hela djursamhällen kan existera över längre tidsperioder, måste man däremot räkna med kilometerbredda korridorer.

En relativ enkel men effektiv korridor är beskriven i Mansergh och Scotts (1989): Författarna studerade en hotad population av dvärg-opossums (*Burramys parvus*) i sydöstra Australien. Vägar och mänskliga bosättningar har splittrat populationen i flera mindre flockar som endast har lite kontakt med varandra. Han- och hondjuren lever mestadels i separata flockar, men träffas under parningstiden. Mansergh och Scotts visade att honorna i de isolerade områdena hade sämre vinteröverlevnad än honor i habitat dit hannarna kunde vandra obehindrat. Genom en vägtunnel som skapade en kontinuitet av habitatet (blockig terräng) kunde hannarnas årliga vandringar återställas och överlevnaden hos honorna ökas. Flera positiva exempel är beskrivna av t ex Ratcliffe (1974), Maaskamp (1983) och Dirkmaat (1988) om tunnlar för grävlingar, Karthaus (1985) och Krikowski (1989) om grodor, Reed (1981), Anonymus (1984), Goichaud (1985), Cailmail (1987) om hjortdjur.

V. Några rekommendationer

Sammanfattningsvis vill jag påpeka att det finns ett stort behov av experimentella och jämförande undersökningar som kan ge en bakgrund om vilka konsekvenser väganläggningar kan medföra för de enskilda arterna. Betydelsen av barriäreffekter, trafikdödlighet, kanteffekter och störningar varierar mycket mellan arterna och är svårt att överföra från individnivå till populationer och samhällen. Radiotelemetri, inventeringar och levandefångst kan ge upplysningar om hur individerna reagerar på öppna ytor, linjära landskapselement och planerade eller befintliga vägar. Analys av gen-, köns- och ålderssammansättningen av populationen kan avslöja betydelsen av effekterna på individnivån. Översiktliga långtidsinventeringar av olika djurarters förekomst kan hjälpa till att identifiera förändringar i samhällsekologiska interaktioner och mekanismer.

I en ekologisk konsekvensbedömning vid planering av vägprojekt är det således viktigt att identifiera de viktigaste faktorerna på individnivån och uppskatta deras samspel och effekt på populations- och samhällsparametrar. Nedan ger jag ett exempel på hur en sådan bedömning kan struktureras. Ytterligare diskussioner om möjliga ekologiska konsekvenser av infrastruktur-projekt finns bl a i Laurance (1991), Harris och Scheck (1991), Bennett (1991), Anonymus (1993), Spellerberg och Gaywood (1993), Behroozfar m fl (1993).

Följande steg kan tas:

- A) Identifiera biotoper, arter och samhällen i området
- B) Identifiera strukturer och mekanismer som är viktiga för arterna och samhället
- C) Rangordna arter, mekanismer och strukturer enligt betydelsen för samhället
- C) Analysera potentiella effekter på de viktigaste arterna
- E) Modellera de effektivaste åtgärderna för de arterna berörda
- F) Kombinera de olika arts specifika behoven och de möjliga åtgärderna till ett koncept på samhälls nivå
- G) Välja den syntesen av problem och åtgärder som skyddar flest arter.

Relevanta frågor:

- vilka arter, samhällen och biotoper förekommer i det berörda landskapet (översiktlig *biotopkartering*)?
- vilka arter är skyddsvärda p g a diverse intressen (allmänt hotade arter, nyckelarter, endemiska arter, arter av ekonomiskt eller annan betydelse, m m)?
- vilka arter kan förväntas påverkas mest av väganläggningen?
- finns det alternativa lösningar till vägen eller vägsträcken som skulle beröra färre biotoper och arter?
- hur stor är populationen av de utvalda arterna som man vill / kan / måste skydda?
- hur hänger den berörda populationen ihop med övriga populationer av samma art (vilka befintliga spridningshinder finns i effektiv närhet till planområdet; rita en *habitat*karta över det berörda landskapet)?
- vilka biotoper och områden är prefererade eller regelbundet användana av individerna (rita en *biotopkarta från djurets perspektiv*)?
- vilken risk löper djuren att dö i trafiken och kan förlusten äventyra populationen,
- eller är det snarare störnings- och kanteffekter som kommer att påverka stammen (analysera biotoppreferenser, habitatutnyttjande, spatio-sociala förhållanden, reproduktivitet)?
- finns det speciella platser där individerna brukar korsar vägen och där man kan åtgärda både dödlighet och barriäreffekt med att bygga tunnlar eller övergångar?
- kan en speciell utformning, plantering och skötsel av vägkanterna eller andra åtgärder (som ljud-, ljus- eller siktskydd) minska störningseffekter på individerna ?
- vilken kombination av åtgärder kan göras för att minimera effekterna på de utvalda arterna?

Litteratur

- Aaris-Sørensen J. 1994. Human impact on badgers in Denmark. (Abstract). - II. North European Symposium on the ecology of small and medium-sized carnivores, Lammi, Finland.
- Adams L. W. 1984. Small mammal use of an Interstate highway median strip. - *J. Appl. Ecol.* 21: 175-178.
- Adams L. W. och Geis A. D. 1973. Effect of roads on small mammals. - *J. Appl. Ecol.* 20: 403-415.
- Allen T. F. H. och Starr T. B. 1982. *Hierarchy: Perspectives for ecological complexity.* - University of Chicago Press, Chicago.
- Ambuel B. och Temple S. A. 1983. Area-dependent changes in the bird communities and vegetation of southern Wisconsin forests. - *Ecology* 64: 178-186.
- Andrén H. och Angelstam P. 1988. Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: experimental evidence. - *Ecology* 69: 544-547.
- Andrén H., Angelsatm P., Lindström E. och Widen P. 1985. Differences in predation pressure in relation to habitat fragmentation: an experiment. - *Oikos* 45: 273-277.
- Angelstam P. 1992. Conservation of communities - The importance of edges, surroundings and landscape mosaic structure. - I: Hansson L. (ed.), *Ecological principles of nature conservation.* Elsevier Appl. Science, London. p. 9-70.
- Anonymus 1978. *Autoroute et grand gibier.* - CTGREF, Groupement Technique Forestier, Note technique. 42: 41 pp.
- Anonymus 1987. *Highway and Wildlife Relationships (Routes et Faune Sauvage).* Proceedings (Actes du colloque), Conseil de l'Europe, 5 - 7 Juin 1985, Ministère délégué chargé de l'environnement, Strasbourg.
- Anonymus 1988. *Wilddurchlässe bei Strassen: Literaturdokumentation.* - Dokumentationsstelle für Wildforschung, Bundesamt für Forstwesen, Zürich.
- Anonymus 1989. *Premières observations sur l'efficacité des passages à gibier sur l'autoroute A 36.* - CEMAGREF, Informations techniques, 53: 6 pp.
- Anonymus 1993. *Prediction methods, environmental impacts, infrastructural projects.* - Ministerie van Verkeer en Waterstaat, Directoraat-General Rijkswaterstaat, Dienst Weg- en Waterbouwkunde. 165 pp.
- Arnold G. W., ALgar D., Hobbs R. J. och Atkins L. 1987. A survey of vegetation and its relationship to vertebrate fauna present in winter on road verges in the Kellerberrin District, WA. - I: *Western Australia, Technical Report 18.* Department of Conservation and Land Management.
- Bäckman L., Göransson G., Knutsson G. och Rühling Å. 1978. *Vägars inverkan på omgivande natur.* Sammanfattning. - SNV PM 1178, Statens naturvårdsverk, Stockholm. 29 pp.
- Bäckman L., Knutsson G. och Rühling Å. 1979. *Vägars inverkan på omgivande natur. I. Vegetation.* - SNV PM 1068, Statens naturvårdsverk, Stockholm.
- Bakowski C. och Kozakiewicz M. 1988. Effect of forest road on bank vole and yellow-necked mouse populations. - *Acta Theriol.* 33: 345-353.
- Baudry J. och Merriam G. 1988. Connectivity and connectedness: functional versus structural patterns in landscapes. - I: Schreiber K. F. (ed.), *Connectivity in landscape ecology.* Proceedings of the 2nd international seminar of the "International Association for Landscape Ecology". Münstersche Geographische Arbeiten, Münster. 29: 23-28.
- Behroozfar F., Huisman M., Lundholm M. och Nilsson S. P. J. 1993. *Landskapsekologiska hänsyn vid vägplanering.* - Inst. för landskapsplanering, University of agricultural sciences, Alnarp, Stencil 93:8.
- Bekker H. 1991. *Ecodukten worden gebruikt.* - *Zoogedier* 2: 20-33.
- Bennett A. F. 1988. *Roadside vegetation: a habitat for mammals at Naringal, southwestern Victoria.* - *Victoria Nat.* 105: 106-113.
- Bennett A. F. 1990. *Habitat corridors and the conservation of small mammals in a fragmented forest environment.* - *Landscape Ecol.* 4: 109-122.
- Bennett A. F. 1991. *Roads, roadsides and wildlife conservation: a review.* - I: Saunders D. A. och Hobbs R. J. (eds.), *Nature conservation 2: The role of corridors.* Surrey Beatty & Sons. p. 99-118.
- Bernstein C., Kacelnik A. och Krebs J. R. 1988. Individual decisions and the distribution of predators in a patchy environment. - *J. Anim. Ecol.* 57: 1007-1026.
- Björvall A. 1988. *Vargen.* - Lär känna, Jägareförbundet, Stockholm. 10-48.
- Broekhuizen S., Hoff C. A., Maaskamp van T F. och Pauswels T. 1986. *Het belang van heggen als gelding voor migrerende dassen (Meles meles).* - *Lutra* 29: 54-55.
- Bruns D. 1988. *Planning concepts and management strategies for nature conservation in agricultural regions of south-west Germany.* - I: Schreiber K. F. (ed.), *Connectivity in landscape ecology.* Proceedings of the

-
- 2nd international seminar of the "International Association for Landscape Ecology". Münstersche Geographische Arbeiten, Münster. 29: 191-195.
- Burgess R. L. och Sharpe D. M. 1981. Forest island dynamics in man-dominated landscapes. - Springer Verlag, New York.
- Burgman M. A., Ferson S. och Akçakaya H. R. 1993. Spatial structure and metapopulation dynamics. - I: Risk assessment in conservation biology. Chapman & Hall, London. p. 170-216.
- Burke R. C. och Sherburne J. A. 1982. Monitoring wildlife populations and activity along I-95 in northern Maine before, during and after construction. - Transp. Res. Rec. 859: 1-7.
- Cailmail F. 1987. Les passages à gibier: cas de l'autoroute A 36 dans la transversée de la forêt domaniale de la Hardt (Haut-Rhin). - I: Routes et Faune Sauvage. Actes du colloque, Conseil de l'Europe, Strasbourg. p. 327-331.
- Camby A. och Maizeret C. 1987. Permeabilité des routes et autoroutes vis-a-vis des mammifères carnivores: Exemple des études menées dans les Landes de Gascogne par radio poursuite. - I: Routes et Faune Sauvage. Actes du colloque, Conseil de l'Europe, Strasbourg. p. 183-196.
- Caswell H. och John A. M. 1992. From the individual to the population in demographic models. - I: DeAngelis D. L. och Gross L. J. (eds.), Individual-based models and approaches in ecology. Chapman and Hall, London. p. 36-66.
- Chapman D. I. 1977. Deer of Essex. - Essex Naturalist 1.
- Connor E. F. och McCoy E. D. 1979. The statistics and biology of the species—area relationship. - Am. Nat. 113: 791-833.
- Conrady D., Herrman J. och Wellner G. 1993. Landschaftsbrücken und Wilddurchlässe. - Arbeitsbericht des Daber-Landschaftsplanungsbüros, Göttingen.
- Corbett L. C. 1989. Assessing the diet of dingoes from faeces: a comparison of three methods. - J. Wildl. Manage. 53: 343-46.
- Crome F. H. J. och Richards G. C. 1988. Bats and gaps: microchiropteran community structure in a Queensland rainforest. - Ecology 69: 1960-1969.
- Curatolo J. A. och Murphy S. M. 1986. The effects of pipelines, roads, and traffic on the movements of Caribou (*Rangifer tarandus*). - Can. Field Nat. 100: 218-224.
- Danielson B. J. 1991. Communities in a landscape: the influence of habitat heterogeneity on the interactions between species. - Am. Nat. 138: 1105-1120.
- Davies J. M., Roper T. J. och Shepherdson D. J. 1987. Seasonal distribution of road kills in the European Badger (*Meles meles* L.). - J. Zool. Lond. 211: 525-529.
- Diamond J. M. 1975. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. - Biol. Conserv. 7: 129-146.
- Dirkmaat J. J. 1988. De das in Nederland. - Vereniging Das & Boom. Stubege bv, Hoogezand, Holland. 125 pp.
- Dowdeswell W. H. 1987. Hedgerows and Verges. - Allen and Unwin, London.
- Dunning J. B., Danielson B. J. och Pulliam H. R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. - Oikos 65: 169-175.
- Esseen P. A., Ehnström B., Ericsson L. och Sjöberg K. 1992. Boreal forests - the focal habitats of Fennoscandia. - I: Hansson L. (ed.), Ecological principles of nature conservation. Elsevier Appl. Science, London. p. 252-325.
- Fahrig L. och Merriam G. 1985. Habitat patch connectivity and population survival. - Ecology 66: 1762-1768.
- Fehlberg von U. 1994. Ökologische Barrierewirkung von Strassen auf wildlebende Säugetiere - ein Tierschutzproblem. - Dtsch. tierärztl. Wschr. 101: 81-132.
- Ferris C. R. 1979. Effects of Interstate 95 on breeding birds in northern Maine. - J. Wildl. Manage. 43: 421-427.
- Foppen R. och Reijnen R. 1994. The effect of car traffic on breeding bird populations in woodland. II. Breeding dispersal of male willow warblers in relation to the proximity of a highway. - J. Appl. Ecol. 31: 95-101.
- Forman R. T. T. och Baudry J. 1984. Hedgerows and hedgerow networks in landscape ecology. - Environ. Manage. 8: 495-510.
- Forman R. T. T. och Godron M. 1986. Landscape and principles. - I: Landscape ecology John Wiley and Sons, New York p. 3-32.
- Freemark K. E. och Merriam H. G. 1986. Importance of area and habitat heterogeneity to bird assemblages in temperate forest fragments. - Biol. Conserv. 36: 115-141.
- Gates J. E. och Gysel L. W. 1978. Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. - Ecology 59: 871-883.
- Getz L. L., Cole F. R. och Gates D. L. 1978. Interstate roadsides as dispersal routes for *Microtus pennsylvanicus*. - J. Mammal. 59: 208-212.
- Gittins P. 1983. Road casualties solve toad mysteries. - New Scientist 97: 530-531.

- Gjelstrup P. 1992. Grøftekanten. - *Natur og Museum* 31 (2): 1-31.
- Goichaud N. 1985. Suivi du fonctionnement des passages prévus pour la grande faune sur l'autoroute A 10 en Gironde et Charente-Maritime. - *Bullrtin O. N. C.* 88 pp.
- Golley F. B. 1989. Landscape ecology and biological conservation. - *Landscape ecol.* 2: 201-202.
- Göransson G., Karlsson J. och Lindgren A. 1979. Vägars inverkan på omgivande natur. II. Fauna. - SNV PM 1069, Statens naturvårdsverk, Stockholm. 124 pp.
- Grubb P. J. och Hopkins A. J. M. 1986. Resilience at the level of the plant community. - I: Dell B., Hopkins A. J. M. och Lamont B. B. (eds.), *Resilience in Mediterranean type ecosystems*. Junk, Dordrecht. p. 21-38.
- Haila Y. 1990. Towards an ecological definition of an island: a northwest European perspective. - *J. Biogeography* 17: 561-568.
- Hansen K. och Jensen J. 1972. The vegetation on roadsides in Denmark. - *Dansk Bot. Ark.* 28: 1-61.
- Hansen K. och Jensen J. 1974. Edaphic conditions and plant-soil relationships on roadsides in Denmark. - *Dansk Bot. Ark.* 28: 1-143.
- Hanski I. och Gilpin M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. - *Biol. J. Linnean Soc.* 42: 3-16.
- Hansson L. 1987. Dispersal routes of small mammals at an abandoned field in central Sweden. - *Holarctic Ecol.* 10: 154-159.
- Hansson L. och Angelstam P. 1991. Landscape ecology as a theoretical basis for nature conservation. - *Landscape Ecol.* 5 (4): 191-201.
- Harms W. B. och Knaapen J. P. 1988. Landscape planning and ecological infrastructure: the Randstad study. - I: Schreiber K. F. (ed.), *Connectivity in landscape ecology. Proceedings of the 2nd international seminar of the "International Association for Landscape Ecology"*. Münstersche Geographische Arbeiten, Münster. 29: 163-167.
- Harris L. D. 1984. The applicability of insular biogeography. - I: *The fragmented forest. Island biogeography theory and the preservation of biotic diversity*. Univ. of Chicago Press, Chicago and London. p. 71-92.
- Harris L. D. och Gallagher P. B. 1989. New initiatives for wildlife conservation. The need for movement corridors. - I: Mackintosh G. (ed.), *In defense of wildlife: Preserving communities and corridors*. Defenders of Wildlife, Washington. p. 11-34.
- Harris L. D. och Scheck J. 1991. From implications to applications: the dispersal corridor principle applied to the conservation of biological diversity. - I: Saunders D. A. och Hobbs R. J. (eds.), *Nature conservation 2: The role of corridors*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton. p. 189-220.
- Harrison S. 1991. Local extinctions in a metapopulation context: an empirical evaluation. - *Biol. J. Linnean Soc. Lond.* 42: 73-88.
- Herrmann M. 1991. Säugetier im Saarland: Verbreitung, Gefährdung und Schutz. - I: *Schriftenreihe des DBV*. Michel Verlag, Ottweiler -166.
- Higgs A. J. och Usher M. B. 1980. Should nature reserves be large or small? - *Nature* 285: 568-569.
- Hjorth I. 1977. The territorial system of the Capercaillie (*Tetrao urogallus*) and the influence on the leks of environmental disturbances, especial with regards to forestry and highway traffic. - *Viltrapport* 5: 73-77.
- Janzen D. H. 1983. No park is an island: increase in interference from outside as park size decreases. - *Oikos* 41: 402-410.
- Jonkers D. A. och de Vries G. W. 1977. Verkeersslachtoffers onder der fauna. - *Zeist, Nederlandsa Vereniging tot bescherming van vogels*.
- Joule J. och Cameron G. N. 1974. Field estimation of demographic parameters: influence of *Sigmodon hispidus* population structure. - *J. Mamm.* 55: 309-318.
- Judson O. P. 1994. The rise of the individual-based model in ecology. - *TREE* 9: 9-14.
- Karthaus G. 1985. Schutzmassnahmen für wandernde Amphibien vor einer Gefährdung durch den Strassenverkehr. - *Beobachtungen und Erfahrungen*. - *Natur Landschaft* 60: 242-247.
- Kelcey J. G. 1975. Opportunities for wildlife habitats on road verges in a new city. - *Urban Ecol.* 1: 271-284.
- Kitchener D. J., Dell J., Muir B. G. och Palmer M. 1982. Birds in Western Australian wheatbelt reserves — implications for conservation. - *Biol. Conserv.* 22: 127-163.
- Klein D. R. 1971. Reaction of reindeer to obstructions and disturbances. - *Science* 173: 393-398.
- Kolasa J. och Rollo C. D. 1991. The heterogeneity of heterogeneity: A glossary. - I: Kolasa J. och Pickett S. T. A. (eds.), *Ecological heterogeneity* Springer Verlag, New York. p. 1-23.
- Kolb H. H. 1984. Factors affecting the movement of dog foxes in Edinburgh. - *J. Appl. Ecol.* 21: 161-173.
- Kotliar N. B. och Wiens J. A. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. - *Oikos* 59: 253-260.
- Kozakiewicz M. 1993. Habitat isolation and ecological barriers - the effect on small mammal populations and communities. - *Acta Theriol.* 38: 1-30.

- Kozel R. M. och Fleharty E. D. 1979. Movements of rodents across roads. - *Southwestern Nat.* 24: 239-248.
- Krikowski L. 1989. "The light and the dark zones": Two examples of tunnels and fence systems. - I: Amphibians and roads. Langton T. E. S. (ed.), ACO Polymer Products Ltd, Bedfordshire, England.
- Lack D. 1969. The number of birds on islands. - *Bird Study* 16: 193-209.
- Lalo J. 1987. The problem of road kill. - *Amer. Forests* 72: 50-52.
- Lande R. 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. - *Am. Nat.* 130: 624-635.
- Lande R. och Barrowclough G. F. 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. - I: Soulé M. E. (ed.), *Viable populations for conservation* University Press, Cambridge. p. 87-123.
- Laurance W. F. 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. - *Biol. Conserv.* 55: 77-92.
- Laursen K. 1981. Birds on roadside verges and the effect of mowing on frequency and distribution. - *Biol. Conserv.* 20: 59-68.
- Levin S. A. och Paine R. T. 1974. Disturbance, patch formation and community structure. - *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 71: 2744-2747.
- Levins R. 1970. Extinctions. - I: Some mathematical questions in biology. *Lectures on mathematics in the life sciences.* American Mathematical Society, Providence. R.I. 2: 75-108.
- Lindström E. 1987. Rödräven. - *Lär känna, Svenska Jägareförbundet, Stockholm.*: 1-62.
- Loman J. och von Schantz T. 1991. Birds in a Farmland — More species in small than in large habitat island. - *Conserv. Biol.* 5: 176-188.
- Lomnicki A. 1992. Population ecology from the individual perspective. - I: DeAngelis D. L. och Gross L. J. (eds.), *Individual-based models and approaches in ecology.* Chapman and Hall, London. p. 3-17.
- MacArthur R. H. och Wilson E. O. 1967. *The theory of island biogeography.* - Princeton Univ. Press, Princeton, N.J. 1-203.
- Mader H. J. 1984. Animal habitat isolation by roads and agricultural fields. - *Biol. Conserv.* 29: 81-96.
- Mader H. J. 1988. The significance of paved agricultural roads as barriers to ground dwelling arthropods. - I: Schreiber K. F. (ed.), *Connectivity in landscape ecology. Proceedings of the 2nd international seminar of the "International Association for Landscape Ecology".* Münstersche Geographische Arbeiten, Münster. 29: 97-100.
- Mader H. J. och Pauritsch G. 1981. Nachweis des Barriere-Effektes von verkehrsarmen Strassen und Feldwegen auf die Kleinsäuger der Waldbiozönose durch Markierungs- und Umsetzversuche. - *Natur Landschaft* 56: 451-454.
- Mader H. J., Schell C. och Kornacker P. 1990. Linear barriers to arthropod movements in the landscape. - *Biol. Conserv.* 54: 209-222.
- Maelfait J. P., Desender K. och De Keer R. 1988. The arthropod community of the edge of an intensively grazed pasture. - I: Schreiber K. F. (ed.), *Connectivity in landscape ecology. Proceedings of the 2nd international seminar of the "International Association for Landscape Ecology".* Münstersche Geographische Arbeiten, Münster. 29: 115-117.
- Mansergh I. M. and Scotts D. J. 1989. Habitat continuity and social organization of the mountain pygmy-possum restored by tunnel. - *J. Wildl. Manage.* 53: 701-707.
- May R. M. 1989. Levels of organisation in ecology. - I: Cherret J. M. (ed.), *Ecological concepts.* Blackwell Scientific Publications, Oxford. p. 339-364.
- McClure H. E. 1951. An Analysis of animal victims on Nebraska's highways. - *J. Wildl. Manage.* 15: 410-420.
- McCollin D., Tinklin R. och Storey R. A. S. 1988. The status of island biogeographic theory and the habitat diversity hypothesis in ecotone fragmentation. - I: Schreiber K. F. (ed.), *Connectivity in landscape ecology. Proceedings of the 2nd international seminar of the "International Association for Landscape Ecology".* Münstersche Geographische Arbeiten, Münster. 29: 29-34.
- McLellan B. N. och Schackleton D. M. 1988. Grizzly bears and resource extraction industries: effects of roads on behaviour, habitat use and demography. - *J. Appl. Ecol.* 25: 451-460.
- Mech L. D., Fritts S. H., Radde G. L. och Paul W. J. 1988. Wolf distribution and road density in Minnesota. - *Wildl. Soc. Bull.* 16: 85-87.
- Melman P. J. M., Verkaar H. J. och Heemsbergen H. 1988. The maintenance of road verges as possible 'ecological corridors' of grassland plants. - I: Schreiber K. F. (ed.), *Connectivity in landscape ecology. Proceedings of the 2nd international seminar of the "International Association for Landscape Ecology".* Münstersche Geographische Arbeiten, Münster. 29: 131-133.
- Merriam G. 1988. Landscape dynamics in farmland. - *TREE* 3: 16-20.
- Merriam G. 1990. Ecological processes in the time and space of farmland mosaics. - I: Zonneveld I. S. och Forman R. T. T. (eds.), *Changing landscape: an ecological perspective.* Springer Verlag, Heidelberg. p. 121-133.

- Merriam G., Kozakiewicz M., Tsuchiya E. och Hawley K. 1989. Barriers as boundaries for metapopulations and demes of *Peromyscus leucopus* in farm landscapes. - *Landscape Ecol.* 2: 227-235.
- Middleton J. och Merriam G. 1981. Woodland mice in a farmland mosaic. - *J. Appl. Ecol.* 18: 703-710.
- Middleton W. G. D. 1980. Roadside vegetation, a habitat for wildlife. - I: *Roadsides of Today and Tomorrow*. Roadside Conservation Committee, Victoria.
- Newbey B. J. och Newbey K. R. 1987. Bird dynamics of Foster Road reserve, near Onerup, Western Australia. - I: Saunders D. A., Arnold G. W., Burbridge A. A. och Hopkins A. J. M. (eds.), *Nature Conservation: The role of Remnants of native vegetation*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton. p. 341-343.
- Nicholls A. O. och Margules C. R. 1991. The design of studies to demonstrate the biological importance of corridors. - I: Saunders D. A. och Hobbs R. J. (eds.), *Nature conservation 2: The role of corridors*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton. p. 49-61.
- Niering W. A. och Goodwin R. H. 1974. Creation of relatively stable shrublands with herbicides: arresting 'succession' on right-of-way and pasture land. - *Ecology* 55: 784-795.
- Nip van der Voort J., Hengeveld R. och Haeck J. 1979. Immigration rates of plant species in three Dutch polders. - *J. Biogeog.* 6: 301-308.
- O'Neill R. V., DeAngelis D. L., Waide J. B. och Allen T. F. 1986. A hierarchical concept of ecosystems. - Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.: 253 p.
- Oetting R. B. och Cassel J. F. 1971. Waterfowl nesting on interstate highway right-of-way in North Dakota. - *J. Wildl. Manage.* 35: 774-781.
- Oxley D. J., Fenton M. B. och Carmody G. R. 1974. The effects of roads on populations of small mammals. - *J. Appl. Ecol.* 11: 51-59.
- Page R. J. C. 1981. Dispersal and population density of the fox (*Vulpes vulpes*) in an area of London. - *J. Zool. Lond.* 194: 485-491.
- Palmer J. B. 1992. Hierarchical and concurrent individual-based modelling. - I: DeAngelis D. L. och Gross L. J. (eds.), *Individual-based models and approaches in ecology*. Chapman and Hall, London. p. 188-212.
- Persson J. (editor) 1990. A richer forest. - The national board of forestry in Sweden, Jönköping. 1-127.
- Pickett S. T. A., Kolasa J., Armesto J. J. och Collins S. L. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. - *Oikos* 54: 129-136.
- Pienaar U de V. 1968. The ecological significance of roads in a nature park. - *Koedoe* 11: 169-174.
- Ratcliffe E. J. 1974. *Through the badger gate*. - Bell Publ. Co., London. 118 pp.
- Räty M. 1979. Effect of highway traffic on tetraonid densities. - *Ornis Fennica* 56: 169-170.
- Reed D. F. 1981. Mule deer at a highway underpass exit. - *J. Wildl. Manage.* 45: 542-543.
- Reeve H. A. 1977. Evaluation of roadside verges. - *Watsonia* 11: 148-149.
- Reicholf von J. och Esser J. 1981. Daten zur Mortalität des Igels (*Ericeus europaeus*) verursacht durch den Strassenverkehr. - *Z. Säugetierkd.* 46: 216-222.
- Reijnen R. och Foppen R. 1994. The effect of car traffic on breeding bird populations in woodland. I. Evidence or reduced habitat quality for willow warblers breeding close to a highway. - *J. Appl. Ecol.* 31: 85-94.
- Reijnen R., Thissen J. B. M. och Bekker G. J. 1987. Effects of road traffic on woodland breeding birds. - I: *Routes et Faune Sauvage. Actes du colloque, Conseil de l'Europe, Strasbourg*. p. 261-264.
- Rost G. R. och Bailey J. A. 1979. Distribution of mule deer and elk in relation to roads. - *J. Wildl. Manage.* 43: 634-641.
- Saunders D. A. 1980. Food and movements of the short-billed form of the white-tailed black cockatoo. - *Aust. Wildl. Res.* 7: 257-269.
- Saunders D. A. 1990. Problems of survival in an extensively cultivated landscape: the case of the carnaby's cockatoo (*Calyptorhynchus funereus*). - *Biol. Conserv.* 54: 277-290.
- Saunders D. A. och Hobbs R. J. 1991. The role of corridors in conservation: what do we know and where do we go? - I: Saunders D. A. och Hobbs R. J. (eds.), *Nature conservation 2: The role of corridors*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton. p. 421-427.
- Saunders D. A. och Ingram J. A. 1987. Factors effecting survival of breeding populations of Carnaby's Cockatoo (*Calyptorhynchus funereus latirostris*) in remnants of native vegetation. - I: Saunders D. A., Arnold G. W., Burbridge A. A. och Hopkins A. J. M. (eds.), *Nature Conservation: The role of Remnants of native vegetation*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton. p. 249-258.
- Schaefer M. och Tischler W. 1983. *Wörterbuch der Ökologie. 2.A.* - UTB, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart: 354 pp.
- Schaffer M. 1987. Minimum viable populations: coping with uncertainty. - I: Soulé M. E. (ed.), *Viable populations for conservation* Cambridge University Press, Cambridge. p. 69-86.
- Schmidly D. J. och Wilkins K. T. 1977. Composition of small mammal populations on highway rights-of-way in east Texas. - Texas State Department of Highways and Public Transportation, Research Report 197-1F

- Sikorski M. D. 1982. Non-metrical Divergence of isolated populations of *Apodemus agrarius* in urban areas. - *Acta Theriol.* 27 (13): 169-180.
- Sikorski M. D. och Bernshtein A. D. 1984. Geographical and intrapopulation divergence in *Clethrionomys glareolus*. - *Acta Theriol.* 29: 219-230.
- Soulé M. E. (editor) 1987. *Viable populations for conservation*. - Cambridge University Press, Cambridge. 189 pp.
- Soulé M. E. och Gilpin M. E. 1991. The theory of wildlife corridor capability. - I: Saunders D. A. och Hobbs R. J. (eds.), *Nature conservation 2: THE role of corridors*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton. p. 3-8.
- Spellerberg I. A. och Gaywood M. J. 1993. *Linear features: linear habitat & wildlife corridors*. - I: English Nature Research Reports. University of Southampton, UK. 60
- Swenson J. E. 1993. The importance of alder to hazel grouse in Fennoscandian boreal forest: evidence from four levels of scale. - *Ecography* 16: 37-46.
- Swihart R. K. och Slade N. A. 1984. Road crossing in *Sigmodon hispidus* and *Microtus ochrogaster*. - *J. Mammal.* 65: 357-360.
- Thiel R. T. 1985. Relationship between road densities and wolf habitat suitability in Wisconsin. - *Am. Midl. Nat.* 113: 404-407.
- Thomas E. 1988. Road deaths. - *Bird Observ.* 678: 94.
- Tischler W. 1949. *Grundzüge der terrestrischen Ökologie*. - Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig.
- Trewhella W. J. och Harris S. 1990. The effect of railway lines on urban foxes (*Vulpes vulpes*) numbers and dispersal movements. - *J. Zool. Lond.* 221: 321-326.
- Troll C. 1971. Landscape ecology (geo-ecology) and bioecology - a terminology study. - *Geoforum* 8: 43-46.
- Udvardy M. F. D. 1959. Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche. - *Ecology* 40: 725-728.
- Ueckermann E. and Olbrich P. 1984. Untersuchung der Eignung von Wilddurchlässen und der Wirksamkeit von Wildwarnreflektoren. - Forschungsbericht aus dem Forschungs-programm des Bundesministers für Verkehr und der Forschungsgesellschaft für Strassenbau und Verkehrswesen e.V., H. 426, Bonn.
- Van der Zande A. N., ter Keurs W. J. och van der Weijden W. J. 1980. The impact of roads on the densities of four bird species in an open field habitat - Evidence of a long-distance effect. - *Biol. Conserv.* 18: 299-321.
- Van Dorp D. och Opdam P. F. M. 1987. Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. - *Landscape Ecol.* 1: 59-73.
- Van Gelder J. J. 1973. A quantitative approach to the mortality resulting from traffic in a population of *Bufo bufo*. - *Oecologia* 13: 93-95.
- Van Selm A. J. 1988. Ecological infrastructure: a conceptual framework for designing habitat networks. - I: Schreiber K. F. (ed.), *Connectivity in landscape ecology*. Proceedings of the 2nd international seminar of the "International Association for Landscape Ecology". Münstersche Geographische Arbeiten, Münster. 29: 63-66.
- Veen J. 1973. De verstoring van weidevogelpopulaties. - *Stedeb. en Volkshuisv.* 53: 16-26.
- Verkaar H. J. 1988. The possible role of road verges and river dikes as corridors for the exchange of plant species between natural habitats. - I: Schreiber K. F. (ed.), *Connectivity in landscape ecology*. Proceedings of the 2nd international seminar of the "International Association for Landscape Ecology". Münstersche Geographische Arbeiten, Münster. 29: 79-84.
- Verkaar H. J. and Bekker G. J. 1991. The significance of migration to the ecological quality of civil engineering works and their surroundings. - I: Aanen P. (ed.), *Nature engineering and civil engineering works*. Pudoc, Wageningen, The Netherlands.
- Vestjens W. J. M. 1973. Wildlife mortality on a road in New South Wales. - *Emu* 73: 107-112.
- Voorhees L. D. och Cassell J. F. 1980. Highway right-of-way mowing versus succession as related to duck nesting. - *J. Wildl. Manage.* 44: 155-163.
- Wace N. M. 1977. Assessment of dispersal of plants species - the car-borne flora in Canberra. - *Proc. Ecol. Soc. Aust.* 10: 167-186.
- Ward A. L. 1982. Mule deer behaviour in relation to fencing and underpasses on Interstate 80 in Wyoming. - *Transportation Res. Rec.* 859: 8-13.
- Way J. M. 1970. Wildlife on the motorway. - *New Scientist* 47: 536-537.
- Way J. M. 1977. Roadside verges and conservation in Britain: a review. - *Biol. Conserv.* 12: 65-74.
- Wegener J. F. och Merriam G. 1979. Movements by birds and small mammals between a wood and adjoining farmland habitats. - *J. Appl. Ecol.* 16: 349-357.
- Whittaker R. H., Levin S. A. och Root R. B. 1973. Niche, habitat and ecotope. - *Am. Nat.* 107: 321-338.
- Wiens A. J. 1990. Habitat fragmentation and wildlife populations: the importance of autecology, time, and landscape structure. - *Trans. 19th IUGB Congress, Trondheim*, 381-391.
- Wiens J. A. 1976. Population response to patchy environments. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 81-120.

-
- Wiens J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. - *Functional Ecol.* 3: 385-397.
- Wilcove D. S., McLellan C. H. och Dobson A. P. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. - I: Soule M. E. (ed.), *Conservation biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. p. 233-256.
- Wilcox B. A. och Murphy D. D. 1985. Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. - *Am. Nat.* 125: 879-887.
- Wilkins K. 1982. Highways as barriers to rodent dispersal. - *Southwest. Nat.* 37: 459-460.
- Wölfel H. and Krüger H. H. 1991. Gestaltungsmöglichkeiten von Wilddurchlässen an Autobahnen. - Gutachten des Inst. Wildbiol. Jagdkd., Universität Göttingen.
- Yahner R. H. 1988. Changes in wildlife communities near edges. - *Conserv. Biol.* 2: 333-339.
- Yalden D. W. 1980. Urban small mammals. - *J. Zool. Lond.* 191: 403-433.