



Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

SLU Artdatabanken

Granbarkborre och dess effekter på biologisk mångfald

Sammanställning av aktuell kunskap om granbarkborrens kända påverkan på biologisk mångfald och strukturer NV-00099-20.

Elisabet Ottosson

1. Granbarkborre som naturlig störningsfaktor

Naturliga störningar, så som kraftiga stormar, skogsbränder och stora utbrott av granbarkborre förekommer i skogliga ekosystem världen över (Franklin m.fl. 2000). Dessa kan vara förödande och stora delar av trädskiktet kan försvinna. Effekterna av störningar, så som insektsutbrott är särskilt stora i planterade monokulturer av barrträd i den boreala zonen (Thomson m.fl. 2009). Naturliga störningar beräknas öka i både frekvens och effekt under kommande decennier. En anledning till detta är ovan nämnda likformiga skogsstruktur av likåldriga barrträdsbestånd som är extra känsliga för störningar (Spiecker 2000), en annan är klimatförändringar (Seidl m.fl. 2014). Efter en störning finns särskilda strukturer kvar, såsom brandpåverkad död ved, högstubbar, vindfällan och träd som överlevt störningen. Skogsbeståndet får också en annan karaktär med en ökad mängd död ved, ökad solinstrålning, starkare vindar och mer fluktuerande temperaturer. De särskilda strukturerna tillsammans med det ändrade lokala klimatet gör att komplexiteten ökar i störningsdrabbade bestånd vilket bidrar till ett mer varierat habitat för många arter (Seidl m.fl. 2017).

Granen, *Picea abies* är tillsammans med tallen det dominerande och ekonomiskt viktiga barrträdet i Sverige (Nilsson m.fl. 2020). Den är känslig för naturliga störningar såsom utbrott av granbarkborre och stormar men missgynnas också av skogsbrand (Ohlson m.fl. 2011). Beräkningar visar på att 7,9 miljoner m³sk gran har dödats av granbarkborre under säsongen 2020 (Wulff & Roberge 2020). Stora ekonomiska värden har därmed gått om intet. Med tanke på de stora skador som granbarkborren orsakat i det kommersiella skogsbruket är det inte överraskande att majoriteten av den publicerade forskningen fokuserar på skador och hur utbrott kan förhindras (se t.ex. Klapwijk m.fl. 2016).

Det finns dock flera biologiska värden som kan stärkas i och med den störning som ett granbarkborreangrepp kan orsaka. Detta gäller särskilt i områden med olikåldrig, äldre skog. Ett antal studier har istället för att studera granbarkborren som en skadegörare fokuserat mer på granbarkborrens ekologiska roll i opåverkade ekosystem. Det gäller till exempel granbarkborrens roll i skogsforyngring, skapande av högstubbar och hur angreppen kan öka komplexiteten i fördelningen av trädålder och trädslagsfördelning i skogliga bestånd genom de luckor i trädskiktet som ett granbarkborreangrepp skapar.

Den här sammanställningen belyser sådana strukturer och tar även upp exempel på arter som potentiellt påverkas av granbarkborrens verkningar. I

sammanställningen är de flesta studier som specifikt redovisar effekter av granbarkborre utförda i områden med utbrott på flera hektar skog där hundratals träd fallit per hektar. Det är värt att poängtera att utbrott av granbarkborre sker i olika skalor och intensitet, men att de studier som gjorts hittills ofta är utförda i områden med i princip hundra procentig trädmortalitet. Dessutom har ett antal studier gått igenom där effekten av granbarkborre inte undersökts i sig, men där studieupplägget och förutsättningarna efterliknat förhållanden vid granbarkborreangrepp och därför ansetts vara relevanta för sammanställningen.

Sammanställningen har kommit till på uppdrag av Naturvårdsverket.

2. Effekter av granbarkborre på strukturer och biologisk mångfald

Det kan vara svårt att studera effekterna av en naturlig störning på biologisk mångfald i dagens modernt brukade skogslandskap. Samtidigt är en ökad förståelse av naturlig dynamik en förutsättning för att kunna ta fram relevanta naturvårdsverktyg, även i ett landskap som i högsta grad påverkas av mänsklig aktivitet (Müller m.fl. 2008). Många studier som specifikt studerat effekter av granbarkborre har utförts i skyddade områden där mycket stora områden har angripits under flera säsongers tid. I brukade skogar tar man ofta ut angripet virke, vilket gör det svårare att studera effekterna på biologisk mångfald.

Att större delen av trädsiktet dör efter ett granbarkborre angrepp har efterkommande positiva och negativa kaskadeffekter på biologisk mångfald. Under följande paragraf redogörs framförallt för effekter av ökad ljusinstrålning i och med ett öppnare trädsiktet och en ökad mängd död ved, men andra faktorer såsom ändrad hydrologi och vindhastighet kan så klart också påverka biologisk mångfald men tas inte upp specifikt i den här sammanställningen.

2.1 Luckor i trädsiktet och betydelsen av tidiga successionsstadier efter angrepp av granbarkborre

När granar dör efter ett angrepp av granbarkborre skapas luckor i trädsiktet. I dessa luckor där större delen av trädsiktet dött går beståndet in i en tidig successionsfas. Det granbarkborreangripna beståndet präglas av ett ökat ljusinsläpp, ökad näringstillgång, överlevande träd, samtida ökning av död ved och en undervegetation som är relativt ostörd (Lehnert m.fl. 2013). Så länge viltbetet kan begränsas, exempelvis av att den döda veden hindrar älg

att komma åt plantorna kan utglesningen av gran på sikt leda till att lövföryngring främjas och ge beståndet en helt annan karaktär än den tidigare granskogen, (Hedgren 2016).

Efter en störning kan ett skogsbestånd få in en puls av arter. Kombinationen av generalister och pionjärarter, habitatspecialister och arter som överlevt i beståndet alternativt koloniserar från omgivande skog resulterar i en stor potentiell art-pool. Flera studier har just observerat en ökad artmångfald i tidiga successionsstadier (t.ex. Swanson m.fl. 2014).

2.1.1. Efter en naturlig störning kan variationen av strukturer i ett bestånd öka

Variationen av olika strukturer, såsom död ved, sammansättning av överlevande växter, buskar och träd beror på förhållandena i beståndet före störningen och vilka strukturer som blir kvar som ett arv till den nya successionsfasen. Detta påverkar i sin tur den framtida utvecklingen i beståndet (Lehnert m.fl. 2013, Swanson m.fl. 2011).

I en tysk studie som jämfört variationen av strukturer i bestånd i mycket tidiga successionsstadier (tre år efter angrepp av granbarkborre), bestånd tjugo år efter angrepp samt opåverkade, mogna bestånd som kontroll konstaterades att de tre år gamla bestånden var mycket heterogena i exempelvis trädskiktets täthet, trädföryngring och trädens rumsliga fördelning (Winter m.fl. 2017). Denna variation återfanns i de tjugo år gamla bestånden. Författarna drog därför slutsatsen att variationen av de strukturer som uppkommit i granbarkborreangreppen består under de första två decennierna (Winter m.fl. 2017). Troligen kan effekterna från granbarkborreangrepp och andra störningar påverka skogsbestånd långt längre än så. Till exempel så nyttjar fortfarande raggbock *Tragosoma depsarium* (VU) lågor som skapades i stormarna 1969, och fortfarande finns skogar som har sin struktur påverkad från den tiden, med bl.a. en större gleshet i trädskiktet (Lars-Ove Wikars, mail 2020.09.30). På landskapsnivå bidrar de naturliga störningarna till ett mer varierat skogslandskap med bestånd i olika successionsstadier vilket också ger förutsättningar för en ökad mångfald av strukturer och arter.

Det är dock viktigt att poängtera att bestånd som uppkommit efter en naturlig störning skiljer sig från avverkade bestånd även om båda kan sägas befinna sig i tidiga successionsstadier. De avverkade bestånden saknar till största del det strukturella arvet, exempelvis överlevande träd som lever kvar från beståndet före störning. De avverkade bestånden har ofta körskador och den efterföljande markberedningen har negativ påverkan på bl.a. undervegetation och liggande död ved. Sammanfattningsvis är de avverkade bestånden mer homogena i den rumsliga fördelningen av strukturer och arter jämfört med naturligt störda bestånd (Thorn m.fl. 2017).

2.1.2. Betydelsen av ett mera öppet trädskikt

För en del artgrupper är den ökande solinstrålningen som luckorna i trädskiktet resulterar i viktig och kan ha större effekt än den ökade mängden död ved som bildas. Exempel på detta kan vara hur aktiviteten hos födosökande fladdermöss visat sig vara högre i granbarkborredödade bestånd jämfört med opåverkade bestånd (Mehr m.fl. 2012). Förändringar i artsammansättningen, men inte några större förändringar i antalet arter har också observerats i stormfällda bestånd där antalet fågelarter knutna till öppnare landskap ökade (Thorn m.fl. 2016a).

Täckningen av mossor och kärlväxter i undervegetationen svarar dock inte så starkt på störning av granbarkborre, så länge inte omfattande markstörning som underlättar etablering av störningsgynnad vegetation sker (Jonasova & Prach 2008). Men allteftersom fler träd faller kan dock det ökande ljusinsläppet tillsammans med förändrad hydrologi bidra till att undervegetationen ökar i produktivitet och artrikedom. Hur mycket undervegetationen förändras är beror på hur många träd som överlevt och därför hur stora luckor som skapats i trädskiktet (Pec m.fl. 2015).

2.1.3. Effekter på marksvampar

Marklevande svampar, dvs. mykorrhizasvampar och nedbrytarsvampar påverkas av de förändrade förhållanden som ett granbarkborreutbrott medför. Ett angrepp av granbarkborre har stora likheter med ringbarkning då flödet av fotosyntesprodukter till trädets rötter abrupt avtar inom en växtsäsong. Detta har i sin tur stor påverkan på markens kolomsättning eftersom denna process i barrskogar i hög grad drivs av ektomykorrhizasvampar (Clemmensen m.fl. 2013). I samband med att träden dör sker ökad tillförsel av organiskt material i form av nedfallna döda barr och döda finrötter vilket tillsammans med den upphörda fotosyntesen resulterar i tydliga förändringar av den kemiska sammansättningen i förna och mark. Processen har studerats i ett område med ett storskaligt granbarkborreutbrott i tjeckiska Böhmen där i princip alla träd dog (Štursová m.fl. 2014). Exempelvis så observerades en topp i värdet av löst organiskt kol (DOC) under första året då döda barr faller, men redan nästa säsong hade värdet halverats (Štursová m.fl. 2014).

I ovan nämnda studie undersöktes även hur artsammansättningen och biomassan av svamp i förna och i mark förändrades under de första fyra säsongerna efter utbrottet. I marken dominerade ektomykorrhizasvamparna före utbrottet, men ersattes av nedbrytarsvampar, även om den här förändringen inte var lika snabb som i förnan då några grupper av mykorrhizasvampar överlevde de första säsongerna (Štursová m.fl. 2014). I förnalagret förändrades artsammansättningen dramatiskt då mykorrhizasvamparna i princip försvann redan efter första året. Istället ökade

andelen nedbrytarsvampar. Förändringen hos mykorrhizasamhällena var mer drastisk i marken då dessa svampar minskade med en faktor tolv i biomassa jämfört med en drygt tvåfaldig minskning i förnan under de undersökta åren (Štursová m.fl. 2014).

Särskilt i tidigare betespräglade barrskogar som hyser många ovanliga och hotade ektomykorrhizasvampar finns en oro att de mattor av barrförna som bildas när en stor del av granbeståndet dör missgynnar mykorrhizasvampar. Utifrån den tjeckiska studien kan man inte dra några sådana slutsatser. Även om mykorrhizasvamparna snabbt försvann i förnalagret så skedde den stora minskningen i både artsammansättning och biomassa framförallt hos mykorrhizasvampar i marken som ett direkt resultat av att värdräden dött, vilket även observerats i ringbarkningsstudier (Högberg & Högberg 2002).

I mindre utbrott än de som studerats i Tjeckien kan det vara så att även om majoriteten av äldre träd i ett bestånd dör så angrips inte yngre träd i samma utsträckning. Eftersom en svampindivid kan bilda mykorrhizanätverk med flera trädindivider (Selosse m.fl. 2006) kan det finnas en förhoppning att även om ett värdräd dör så kan svampindividen överleva på rötterna av ett eller flera yngre träd, men detta har inte studerats närmre.

En annan fråga som ofta kommit upp i samband med diskussioner om skötsel i betespräglade barrskogar att mykorrhizasvampar minskar eller försvinner på grund av igenväxning (Nitare 2019). Igenväxningen kan ta fart dels på grund av uteblivet bete men kan även ske efter ett angrepp av granbarkborre. Det beror framförallt på ökad solinstrålning som tillsammans med en ökad näringstillgång kan gynna konkurrenskraftiga gräs som kruståtel och *Calamagrostis spp.*, ris och ormbunkar. En liknande diskussion har förts angående anrikning av död ved i samma skogstyp (Nitare 2019). Hur mykorrhizasvampar påverkas av igenväxning i dessa miljöer har inte följts upp systematiskt. Dock är en ofta förekommande observation att mykorrhizasvampar fruktifierar på platser med måttlig störning, såsom långsmed stigar, eller i brynmiljöer, men däremot inte på platser med tjockt förnatäcke. Frågan är om mycelet finns kvar i marken men fruktkroppsbildningen uteblir då förnatäcket blir för tjockt. Det finns en del som tyder på det, t.ex. när bete återinförts i kalkbarrskogar som tidigare betats och haft ett kontinuerligt trädskick så verkar fruktkroppsbildningen för vissa arter av mykorrhizasvampar gynnas. Men troligen varierar olika svampars förmåga att leva kvar i ett bestånd under ogynnsamma förhållanden stort och fler uppföljningar av effekter på igenväxning och restaurering bör kunna ge bättre svar.

2.2. Betydelsen av död ved skapad av granbarkborre för biologisk mångfald

Tillförseln av död ved som sker då angripna granar dör beräknas särskilt gynna vedlevande organismer, framförallt insekter och svampar, så länge veden lämnas kvar. Nedan diskuteras hur sättet hur den döda veden bildas, hur vedens kvalitet kan inverka på biologisk mångfald, samt betydelsen av den döda veden för olika vedlevande insekter och svampar samt andra organismer.

Ett utbrott av granbarkborre resulterar ofta i en stor mängd död ved i form av högstubbar, torrakor och lågor (Lehnert m.fl. 2013). Lågorna som skapats av de granbarkborredödade träden bildas på ett likartat sätt vilket kan resultera i en likformig kohort av död ved. Hedgren (2014) studerade vilka typer av granar som attackerades av granbarkborre i naturskogsmiljöer och konstaterade att granbarkborren oftast angriper de mest grovstammiga granarna i en grupp, med en diameter på 30-40 cm vilka också ofta är de dominanta i ett bestånd. När granarna koloniserats av granbarkborren faller barken så småningom av och trädet rötas ofta av klibbticka *Fomitopsis pinicola* (Hedgren 2014). Det är också känt att granbarkborrens gnag underlättar för klibbtickan att etablera sig i stående gran (Persson m.fl. 2011). Klibbtickan är en brunrötare och rötan resulterar ofta i ett tvärt brott högt upp på stammen så karaktäristiska högstubbar skapas, men också en särskild typ av låga med ett tvärt brott. På så sätt skapas en stor mängd lågor och högstubbar av likartad kvalitet (Schroeder 2007).

I studier av succession av vedlevande organismer har man tidigare konstaterat att sättet ett träd har dött och hur en låga bildats påverkar vedens kemiska och fysiska egenskaper vilket i sin tur kan ha konsekvenser för efterföljande nedbrytningsprocess och kolonisation av arter (Stokland m.fl. 2012, Pouska m.fl. 2013, Ottosson m.fl. 2014). Även sättet som en dominant art, såsom klibbtickan, rötat och spridit ut sig i veden, kan påverka hur successionen av arter utvecklas med tiden (Renvall 1995, Weslien m.fl. 2011, Pouska m.fl. 2013, Ottosson m.fl. 2014). Det har även visats att just lågor av träd som dödat av granbarkborre hyser en specifik sammansättning av vedsvampar i jämförelse med lågor från träd som dött av andra orsaker i samma bestånd. Framförallt är klibbtickan den mest förekommande arten på den här typen av lågor, men även mer exklusiva arter, så som citronporing *Antrodia citrinella* som är en följeart till klibbtickan har observerats (Pouska m.fl. 2011). Dessa så kallade prioritetseffekter av sättet en låga bildats på och tidigare etablerade arter förväntas dock avta allteftersom lågan blir mer nedbruten och konkurrens om platsen i veden blir mer avgörande för artsammansättningen.

2.2.1 Puls av döda träd jämfört med successivt avdöende av träd i ett bestånd – vad blir konsekvenserna för biologisk mångfald?

Utifrån ovanstående observationer skulle man kunna tänka sig att lågor av granbarkborredödade träd endast kommer gynna vissa vedlevande organismer. Jämfört med ett bestånd med luckdynamik där lågor bildas kontinuerligt blir det dominans av en typ av lågor i granbarkborredrabbade bestånd även om mikroklimatiska förhållanden så som markkontakt och solinstrålning bidrar till variation i nedbrytningsförloppet. Det är också risk att det blir ett glapp i åldersfördelningen av lågor om alla träd i beståndet dör inom en kort tidsperiod. Men hur ett successionförlopp av vedlevande organismer i ett bestånd med massinflöde av död ved skiljer sig från ett bestånd med luckdynamik har ännu inte studerats i större utsträckning eller under tillräckligt långa tidsförlopp. De studier som varit upplagda på ett sätt där frågan skulle kunnat diskuteras har istället fokuserat på hur den anrikade döda påverkat den studerade artgruppen.

2.2.2 Effekter av anrikning av död ved och biologisk mångfald

Anrikning av större mängder död ved har visat sig ha positiva effekter på vedlevande svampar och insekter. Exempelvis visar undersökningar av vedsvampar i Fulufjällets nationalpark då 10 000 m³ gran föll i en stormflod under en enda natt 1997, att en massförekomst av lågor även kan orsaka en massförekomst av hotade arter på lågorna 23 år efter att träden dött (Ottosson m.fl. opubl.). Liknande situationer skulle kunna uppstå i vedansamlingar bildade vid barkborreangrepp om veden ligger i ett område omgivet av ett artrikt landskap (Edman m.fl. 2004, Kouki m.fl. 2012). Men även i ett artfattigare produktionslandskap kan anrikning av död ved kunna erbjuda viktigt substrat för hotade arter, framförallt för de som har svårt att etablera sig i konkurrens med andra arter (Roth m.fl. 2019).

Viktigt att ha i åtanke är att inventeringar av död ved i landskap med olika skogsbrukshistorik visar att i landskap med lång historik av skogsbruk tenderar veden att framförallt koloniserar av konkurrenskraftiga generalister medan de mer hotade arterna med mer specifika krav på substrat koloniserar i mycket mindre utsträckning (Berglund m.fl. 2011, Nordén m.fl. 2013). Det kan dels bero på brist av vedsubstrat, i det brukade skogslandskapet, som exempelvis grova granlångor. Många hotade vedlevande arter förekommer inte i bestånd med mindre än 20 m³ ha⁻¹ död ved, vilket sällan uppnås i brukade skogsmiljöer, så anrikning av död ved anses generellt vara positivt för skogslevande arter (Zubizarreta-Gerendiain m.fl. 2018).

I en studie där man börjat studera hur lav- och vedsvampssamhällen svarar på anrikning av granbarkborredöd ved undersöktes lågor som dött åtta år tidigare i ett storskaligt utbrott av granbarkborre (Bässler m.fl. 2016). I

studien ledde en ökad tillförsel av granbarkborredöd ved att antalet lavararter ökade men antalet vedsvampsarters ökning var knapp och inte signifikant i jämförelse med äldre opåverkade (Bässler m.fl. 2016). Att antalet vedsvampar inte ökade kan verka förvånande eftersom man kunde förvänta sig att en så pass stor ökning av substrat i granbarkborredrabbade bestånd skulle leda till en ökad kolonisation av fler arter, en s.k. masseffekt (i studieområdet är ofta antalet död ved tiofalt högre i dessa jämfört med opåverkade bestånd). Författarna förklarar det med att det inte bara är mängden, utan även kvaliteten och variationen av död som är av betydelse för vedlevande svampars mångfald vilket även påvisats i andra studier (Bässler m.fl. 2016).

Det går att koppla detta med resonemanget i föregående paragraf att med tanke på att de lågor som skapats av granbarkborren så utgör ett distinkt, likformigt substrat skulle antalet vedsvampsarter förväntas vara större i opåverkade områden med högre variation av död ved. Så var inte fallet i den aktuella studien, utan antalet var något, men inte signifikant högre i de barkborredrabbade bestånden (Bässler m.fl. 2016).

För att ytterligare undersöka effekten på anrikning av död ved går det att dra paralleller till andra studier av anrikning av död ved. Ett exempel är en första utvärdering fem år efter att ett restaureringsförsök med anrikning av skapade granlångor initierats. Försöket resulterade i att bestånden med tillförd ved hyste ett högre antal tickor, men att det framförallt var vanliga arter som koloniserade de skapade lågorna (Pasanen m.fl. 2014). Även här var substratet uniformt och med tanke på att lågorna befann sig i tidiga nedbrytningsstadier kunde man förvänta sig att de naturligt förekommande lågorna hyste fler arter, vilket också var fallet. I en annan studie från Finland, dock i talldominerad skog, fann man istället att både mängden död ved och antalet vedlevande svampar var högst i de tidiga successionerna efter en störning (Junninen m.fl. 2006).

Med tanke på de år till decennier som det tar för vedlevande artsamhällen att utvecklas under nedbrytningen av en låga så är majoriteten av de hittills genomförda studierna av succession på död ved utförda över kort tid. För vedlevande insekter där majoriteten av arterna koloniserar veden inom ett par år kan dock en effekt studeras i korttidsstudier (Roth m.fl. 2019, Sandström m.fl. 2019). Det tog till exempel tio år att observera en positiv effekt på mångfalden av vedlevande skalbaggar i ett vedutläggningsexperiment i tidigare brukade skogsmiljöer. För vedsvampar där tidsskalorna för successionen snarare är decennier än år krävs däremot långtidsstudier för att verkligen kunna studera hur artsammansättningen påverkas av anrikning av död ved (Pasanen 2014, Roth m.fl. 2019, Sandström m.fl. 2019).

2.2.3. Vedlevande insekter

Flera vedlevande insekter nyttjar den döda veden som skapas efter ett granbarkborreangrepp och gynnas av den ökade variationen i beståndet samt den ökande temperaturen (Müller m.fl. 2008). Särskilt viktigt är att trädsnittet öppnas upp eftersom många av de arter som vi klassiskt brukar kalla för skogsarter kanske snarare skulle kunna kallas för ”skogsläntearter”. Dessa är arter som gynnas av luckor i trädsnittet samtidigt som de kan vara beroende av mer sluten skog för vissa delar av sin livscykel (Müller m.fl. 2008).

Svenska studier visar att insekter som är anpassade till störningar som brand och storm också kan trivas på skapade högstubbar på hyggen, och borde eventuellt kunna nyttja den ved som skapas av ett granbarkborreangrepp (Schroeder m.fl. 2006). På dessa skapade högstubbar är solexponering en viktig faktor som påverkar artsammansättningen hos vedlevande skalbaggar (Lindhe m.fl. 2005). Även grovleken hos högstubbar spelar in för vissa arter av skalbaggar (Weslien m.fl. 2011). Högstubbar har även visat sig utgöra viktiga livsmiljöer för parasitsteklar som är viktiga fiender till granbarkborren, nämligen malmstekeln *Rhopalicus tutela* och brackstekeln *Dendrosoter middendorfi* (Hedgren 2007). Ett annat exempel på en art som nyttjar de barkborreskapade högstubbarna och är knuten till ved rötad av klibbticka är större flatbagge, *Peltis grossa* (NT) (Schroeder 2007, Weslien m.fl. 2011). Den föredrar även solexponerad grov död ved vilket även stämmer överens med Hedgrens beskrivning av ”granbarkborrelågor” (Schroeder 2007, Hedgren 2014).

De ovan nämnda studierna kan ändå sägas till en majoritet fokusera på bestånd i tidiga successionsstadier efter störning, även om störningen i dessa fall är avverkning. I en tidigare nämnd studie, Winter m.fl. 2017, studerades hur länge effekter på artsammansättning av vedlevande skalbaggar kunde beräknas hålla i sig efter störning av granbarkborre. När man jämförde artsammansättningen mellan opåverkade bestånd, bestånd som vuxit i tre år efter utbrott av granbarkborre och bestånd som vuxit i tjugo år så var skillnaderna störst mellan de tjugoåriga bestånden (Winter m.fl. 2017). Detta visar på att även om många vedinsekter svarar jämförelsevis snabbt på den ökade mängden död ved så håller kan effekterna av granbarkborrens verkningar på artsamhällena av vedlevande skalbaggar i sig i decennier.

2.2.4. Granbarkborrens naturliga fiender

Vissa vedlevande organismer är direkt knutna till granbarkborren medan andra gynnas indirekt av den döda ved som bildas då träden dör. Över 140 leddjur rapporterats vara tätt knutna till granbarkborren, bl.a. myrbaggar, glansbaggar, kortvingar, parasitsteklar och kvalster som är direkt gynnade av granbarkborrens framfart. Mängden arter visar även på hur arten ingår i en

mängd olika ekologiska nätverk av interaktioner (Weslien 1992, även exempel på arter funna i Sverige i tabell 1). Flera av dessa är granbarkborrens naturliga fiender, antingen i form av predatorer, så som rovflugor eller skalbaggar eller parasitoider, i granbarkborrens fall rör det sig framförallt om parasitsteklar. Flera av fienderna är knutna till granbarkborrens gallerier och angriper granbarkborrens larver (Hedgren 2003).

Predatorerna är framförallt karnivorer och generalister då de livnär sig på flera olika byten antingen under sin utveckling eller i sitt adulta stadie. De flesta är skalbaggar inom grupperna Cleridae (brokbaggar), Trogissitidae (flatbaggar) och Rhizophaginae som ingår i familjen gråbaggar eller tvåvingar inom familjerna Dolichopodidae (styltflugor) och Lonchaeidae (stjärtflugor) (Sousa, 2019; Hedgren 2003). Än så länge är skalbaggarna de som är bäst undersökta, framförallt myrbaggen, *Thanasimus formicarius*. En adult myrbagge beräknas äta upp till tre barkborrar per dag, medan myrbaggens larver beräknas äta runt 50 barkborrelarver under sin utvecklingstid (Sousa 2019). Hackspettar, såsom tretåig hackspett, *Picoides tridactylus* (NT) och större hackspett *Dendrocopos major* utgör också viktiga predatorer av granbarkborre (Fayt m.fl. 2005).

Parasitoider är organismer som spenderar den största delen av sin larvutveckling genom att leva inuti och slutligen äta sitt värddjur, i detta fall en granbarkborrelarv. Majoriteten av parasitoider på granbarkborrar är parasitsteklar och hör till bracksteklarna (Braconidae) och puppglanssteklarna (Pteromalidae). En stekellarv äter en barkborrelarv eller puppa under sin utveckling (Sousa 2019).

Många predatorer, såsom vissa arter av brokbaggar, anländer till granen kort efter att den blivit angripen av granbarkborren, medan parasitsteklarna koloniserar något senare. För att navigera till ett angripet träd utnyttjar predatorer och parasitoider både granbarkborrens feromoner, doften av barkborrelarvernas exkrement samt flyktiga ämnen som utsöndras antingen av trädet självt eller av svampar som inokulerats av granbarkborrarna (Kandasamy m.fl. 2016).

Tabell 1. Exempel från litteraturen på arter som antingen är predatorer eller parasiterar på granbarkborre och är funna i Sverige. Bokstäver inom parentes indikerar granbarkborrens livsstadie: L = larv, P = puppa, A = adult.

		Artnamn	Assocoation granbarkborre	Referens
Insekter	COLEOPTERA			
	Histeridae	<i>Plegaderus vulneratus</i>	Predator	Hedgren 2003
	Staphylinidae	<i>Nudobius lentus</i>	Predator	Hedgren 2003
		<i>Quedius plagiatus</i>	Predator	Weslien 1992
	Cleridae	<i>Thanasimus formicatus</i>	Predator	Hedgren 2003
	Monotomidae	<i>Rhizophagus ferrugineus</i>	Predator	Hedgren 2003
	Tenebrionidae	<i>Corticeus linearis</i>	Predator	Hedgren 2003
		<i>Corticeus suturalis</i>	Predator	Hedgren 2003
	HYMENOPTERA			
	Pteromalidae	<i>Roptrocerus brevicornis</i>	Parasitoid (L, P)	Weslien, 1992, Hedgren 2003
		<i>Roptrocerus mirus</i>	Parasitoid (L)	Hedgren 2003
		<i>Roptrocerus xylophagorum</i>	Parasitoid (L, P)	Weslien, 1992, Hedgren 2003
		<i>Rhopalicus brevicornis</i>	Parasitoid (L)	Hedgren 2003
		<i>Rhopalicus tutela</i>	Parasitoid (L, P)	Weslien, 1992, Hedgren 2003
		<i>Dinotiscus eupterus</i>	Parasitoid (L, P)	Weslien, 1992, Hedgren 2003
		<i>Eurytoma spessivtsevi</i>	Parasitoid	Hedgren 2003
		<i>Eurytoma blastophagi</i>	Parasitoid (L)	Hedgren 2003
		<i>Tomicobia seitneri</i>	Parasitoid (A)	Weslien, 1992, Hedgren 2003
		<i>Tomicobia pityophthori</i>	Parasitoid (A)	Hedgren 2003
	Braconidae	<i>Coeloides bostrichorum</i>	Parasitoid (L)	Hedgren 2003
		<i>Cosmophorus cembrae</i>	Parasitoid	Hedgren 2003
		<i>Cosmophorus klugii</i>	Parasitoid (A)	Hedgren 2003
		<i>Cosmophorus regius</i>	Parasitoid (A)	Weslien 1992
		<i>Dendrosoter middendorffi</i>	Parasitoid (L)	Hedgren 2003
		<i>Rhopalophorus clavicornis</i>	Parasitoid (A)	Hedgren 2003
	DIPTERA			
	Dolichopodidae	<i>Medetera ambigua</i>	Predator	Wermelinger m.fl. 2012
		<i>Medetera breviseta</i>	Predator	Hedgren 2003
		<i>Medetera excellens</i>	Predator	Hedgren 2003
		<i>Medetera fumida</i>	Predator	Hedgren 2003
		<i>Medetera piceae</i>	Predator	Hedgren 2003
		<i>Medetera pinicola</i>	Predator	Hedgren & Schroeder 2004
		<i>Medetera prjachinae</i>	Predator	Hedgren 2003
		<i>Medetera setiventris</i>	Predator	Hedgren 2003
		<i>Medetera signaticornis</i>	Predator	Hedgren 2003
		<i>Medetera zinovjevi</i>	Predator	Hedgren 2003
Arachnida	PSEUDOSCORPIONES	<i>Chernes cimicoides</i>	Predator	Weslien 1992

2.2.5. Vedsvampar

I ett bestånd dödat av granbarkborre kan följande faktorer tänkas ha stor betydelse för vedlevande svampar: den ökade mängden död ved och faktumet att den ökade ljusinstrålningen och barkavfallet efter granbarkborrens verkningar leder till uttorkning av den döda veden och en förmodad stressig situation för vedsvampar (Bässler m.fl. 2016).

I ovan nämnda studie åtta år efter ett granbarkborreutbrott kunde man dock inte konstatera att solinstrålning till skillnad från vedinsekter inte hade någon stor effekt på vedsvampars artsammansättning, vilket även påvisats i andra studier av artificiella högstubbar (Lindhe m.fl. 2004).

Trots att studier saknas för att se de på långvariga effekterna av granbarkborre på vedsvampssamhällen har några naturvårdsintressanta arter funnits utnyttja ved som skapats av granbarkborren. Ett tidigare nämnt exempel som dokumenterats från en nationalpark i Tyskland är den i Sverige hotade arten citronporing, *Antrodiella citrinella*, rödlistad som CR, akut hotad. Arten förekommer i större antal på granved rötad av klibbticka i bestånd där granbarkborren gått fram, jämfört med opåverkade bestånd eller bestånd där man tagit ut angripna för att bromsa angrepp från granbarkborre (Bässler och Müller 2010). En viktig förklaringsvariabel för fynden av citronporing var mängden död ved, med ett tröskelvärde på förekomst i en provyta låg på 134-224 m³ha⁻¹. Andra naturvårdsintressanta arter som setts utnyttja granbarkborredödad ved är brandticka, *Pycnoporellus fulgens*, Kötticka, *Leptoporus mollis* (NT) och gransotdyna, *Camparops tubulina* (NT).

3. Sammanfattning

I den här texten har en sammanställning av granbarkborrens effekter på biologisk mångfald redovisats. Granbarkborren är en inhemsk art och en nyckelart i boreala skogars störningsdynamik och som under senare år haft en snabb spridning och orsakat storskaliga angrepp på skog. Upprepade storskaliga utbrott har skett historiskt, men senare studier indikerar att utbrotten kan komma att öka i framtiden, dels på grund av förändringar i hydrologi och klimat, men också på grund av mänsklig påverkan av storlek, struktur och trädartsammansättning vilket gjort att skogliga bestånd är mycket mottagliga för insektsskador (Seidl m. fl. 2014).

Under sammanställningens utarbetande har det framkommit att kunskapsläget när det gäller effekter på vedlevande insekter och granbarkborrens naturliga fiender är relativt gott. Effekten på vedsvampssamhällen är inte så stor i tidiga nedbrytningsstadier av granbarkborredödad ved. För att bättre förstå effekten på

vedsvampssamhällen kan förhoppningsvis redan etablerade studier i störningsdrabbade områden kombinerat med studier av anrikning av död ved att kunna ge mer omfattande svar på inom några år. Mykorrhizasvampar missgynnas direkt av att trädsiktet dör, men kanske kan de överleva på rötterna av överlevande individer? Det saknas också studier som angriper frågan hur igenväxning påverkar överlevnaden av mycel i marken under perioder av ogynnsamma förhållanden. Till sist behövs mer kunskap om den långsiktiga dynamiken i granbarkborreangripna bestånd i jämförelse med opåverkade och avverkade bestånd. Detta behövs för att på sikt kunna fastställa långtgående effekter av naturliga störningar på flera organismgrupper.

Eftersom flera biologiska värden ändå gynnas av granbarkborrens framfart har situationer där avvägningar mellan ekonomiska och biologiska värden uppstå. Som vi också sett är det vissa organismgrupper som direkt missgynnas av ett granbarkborreangrepp och då kan biologiska värden ställas emot varandra. I den här sammanställningen görs inga försök till att ge rekommendationer till åtgärder, men det är viktigt att vid varje avvägning att tydliggöra vilka värden som man vill skydda, och ge utrymme för uppföljning av olika alternativ för att på sikt bygga på kunskapen hur förvaltning av skyddade områden och angripen skog sker på bästa sätt.

4. Referenser

Berglund, H., Hottola, J., Penttilä, R. & Siitonen, J. 2011. Linking substrate and habitat requirements of wood-inhabiting fungi to their regional extinction vulnerability. *Ecography*, 34, s. 864-868. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06141.x>

Bässler, C. & Müller, J. 2010. Importance of natural disturbance for recovery of the rare polypore *Antrodiella citrinella* Niemelä & Ryvarden. *Fungal Biology*. 114, s. 129-133. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2009.11.001>

Bässler, C., Müller, M., Cadotte, M.W., Heibl, C., Bradtka, J.H., Thorn, S. & Halbwachs, H. 2016. Functional response of lignicolous fungal guilds to bark beetle deforestation. *Ecological Indicators*. 65, s. 149-160. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.07.008>

Clemmensen KE, Bahr A, Ovaskainen O, Dahlberg A, Ekblad A, Wallander H m.fl. 2013. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science* 339: 1615–1618.

Edman, M., Kruys, N. & Jonsson B-G. 2004. Local dispersal sources strongly affect colonization patterns of wood-decaying fungi on spruce logs. *Ecol. Appl.* 14:3, s. 893-901. <https://doi.org/10.1890/03-5103>

Fayt, P., Machmer, M. & Steeger, S. 2005. Regulation of spruce bark beetles by woodpeckers—a literature review. *Forest Ecology and Management*. 206(1-3), s.1-14. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.054>

Franklin, J.F., Lindenmayer, D., MacMahon, J.A., McKee, A., Magnuson, J., Perry, D.A., Waide, R. & Foster, D., 2000. Threads of continuity. *Conservation biology in practice*, 1(1), s.8-16.

Hedgren, O. 2003. Granbarkborren (*Ips typographus*) och naturvården. *Entomologisk tidskrift* 124(3), s. 159-165.

Hedgren, O. & Schroeder, M. 2004. Reproductive success of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) and occurrence of associated species: a comparison between standing beetle-killed trees and cut trees. *Forest Ecology and Management*. 2013(1), s. 241-250.

Hedgren, O. 2007. Early arriving saproxylic beetles (Coleoptera) and parasitoids (Hymenoptera) in low and high stumps of Norway spruce. *Forest Ecology and Management* 241, s.155-161.

Hedgren, O. 2014. Vedlevande insekter på gran i naturskogsmiljöer Jämförelser av arternas förekomster och krav på veden. Rapport 2014:11. Länsstyrelsen i Dalarnas Län.

Hedgren, O. 2016. Insektsuppföljning efter stormen Dagmar - Flerårig studie av granbarkborre och rödlistade vedinsekter i fem naturreservat i Hälsingland. Rapport 2016:1. Länsstyrelsen Gävleborgs Län.

Högberg MN, Högberg P . 2002. Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil. *New Phytol* 154: 791–795.

Jonasova, M., & Prach, K. 2008. The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. *Biol. Conserv.*, 141, s.1525-1535, <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.03.013>

Junninen, J., Similä, M., Kouki, J., & Kotiranta, H. 2006. Assemblages of wood-inhabiting fungi along the gradients of succession and naturalness in boreal pine-dominated forests in Fennoscandia. *Ecography*, 29, s.75-83. <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04358.x>

Kandasamy, D., Gershenson, J. & Hammerbacher, A. 2016. Volatile Organic Compounds Emitted by Fungal Associates of Conifer Bark Beetles and their Potential in Bark Beetle Control. *J Chem Ecol* 42, s.952–969. <https://doi.org/10.1007/s10886-016-0768-x>

Klapwijk, M.J., Bylund, H., Schroeder, M. & Björkman, C. 2016. Forest management and natural biocontrol of insect pests, *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 89(3), s.253–262, <https://doi.org/10.1093/forestry/cpw019>

Kouki, J., Hyvärinen, E., Lappalainen, H., Martikainen, P., Similä, M. 2012. Landscape context affects the success of habitat restoration: large-scale colonization patterns of saproxylic and fire-associated species in boreal forests. *Divers. Distrib.* 18, s. 348–355. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00839.x>

Lehnert, L., Bässler, C., Brandl, R., Burton, P.J., Müller, J. 2013. Conservation value of forests attacked by bark beetles: Highest number of indicator species is found in early successional stages. *Journal for Nature Conservation*. 21(2), s.97-104. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.11.003>

Lindhe, A., Åsenblad, N. & Toresson, H.-G. 2004. Cut logs and high stumps of spruce, birch, aspen and oak – nine years of saproxylic fungi succession. *Biological Conservation*. 119, s.443–454

- Lindhe, A., Lindelöw, Å. & Åsenblad, N. 2005. Saproxylic beetles in standing dead wood density in relation to substrate sun-exposure and diameter. *Biodiversity and Conservation*, 14, s.3033-3053.
- Mehr, M., Brandl, R., Kneib, T. & Müller, J. 2012. The effect of bark beetle infestation and salvage logging on bat activity in a national park. *Biodivers. Conserv.*, 21, s.2775-2786, <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0334-y>
- Müller, J., Bußler, H., Goßner, M. et al. 2008. The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodivers Conserv* 17, s.2979. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9409-1>
- Nilsson, P., Roberge, C. & Fridman, Jonas. 2020. Skogsdata 2020: aktuella uppgifter om de svenska skogarna från SLU Riksskogstaxeringen: Tema: Den döda veden. Rapport. Institutionen för skoglig resurshushållning. Sveriges lantbruksuniversitet, Umeå.
- Nitare, J. 2019. Skyddsvärd skog – Naturvårdsarter och andra kriterier för naturvärdesbedömning. Skogsstyrelsen.
- Nordén, J., Penttilä, R., Siitonen, J., Tomppo, E. & Ovaskainen, O. 2013. Specialist species of wood-inhabiting fungi struggle while generalists thrive in fragmented boreal forests. *J Ecol*, 101: s. 701-712. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12085>
- Ottosson, E., Nordén, J., Dahlberg, A., Edman, M., Jönsson, M., Larsson, K.-H., Olsson, J., Penttilä, P., Stenlid, J., & Ovaskainen, O. 2014. Species associations during the succession of wood-inhabiting fungal communities. *Fungal Ecol.*, 11, s.17-28. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.03.003>
- Ohlson, M., Brown, K., Birks, H., Grytnes, J.A., Hörnberg, G., Niklasson, M., Seppä, H. & Bradshaw, R. 2011. Invasion of Norway spruce *Picea abies* diversifies the fire regime in boreal European forests. *Journal of Ecology*. 99(2), s.395-403. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01780.x>
- Pasanen, H., Junninen, K. & Kouki, J. 2014. Restoring dead wood in forests diversifies wood-decaying fungal assemblages but does not quickly benefit red-listed species. *For. Ecol. Man.* 312, s. 92-100. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.10.018>
- Pec, G.J., Karst, J., Sywenky, A.N., Cigan, P.W., Erbilgin, N., Simard, S.W., m.fl. 2015. Rapid increase in forest understory diversity and productivity following a Mountain Pine Beetle (*Dendroctonus ponderosae*) outbreak in pine forests. *PLoS ONE* 10(4): [e0124691](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124691). doi:10.1371/journal.pone.0124691
- Persson, Y., Ihrmark, K. & Stenlid, J. 2011. Do bark beetles facilitate the establishment of rot fungi in Norway spruce? *Fungal Ecology*. 4(4), s. 262-269. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2011.01.005>
- Pouska, V., Lepš, J, Svoboda, M. & Lepšová, A. 2011. How do log characteristics influence the occurrence of wood fungi in a mountain spruce forest? *Fungal Ecology*, 4(3), s. 201-209. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2010.11.004>
- Pouska, V., Svoboda, M., Lepš, J. 2013. Co-occurrence patterns of wood-decaying fungi on *Picea abies* logs: does *Fomitopsis pinicola* influence the other species? *Pol. J. Ecol.*, 61.
- Renvall, P., 1995. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia* 35, 1–51.

Roth, N., Doerfler, I., Bässler, C., Blaschke, M., Bussler, H., Gossner, M.M., Heideroth, A., Thorn, S., Weisser, W., & Müller, J. 2019. Decadal effects of landscape-wide enrichment of dead wood on saproxylic organisms in beech forests of different historic management intensity. *Diversity and Distributions*, 25, 430-441. <https://doi.org/10.1111/ddi.12870>

Sandström, J., Bernes, C., Junninen, K, m.fl. 2019. Impacts of dead wood manipulation on the biodiversity of temperate and boreal forests. A systematic review. *J Appl Ecol*. 56, s. 1770– 1781. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13395>

Schroeder, L.M., Ranius, T., Ekbom, B. & Larsson, S. 2006. Recruitment of saproxylic beetles in high stumps created for maintaining biodiversity in a boreal forest landscape. *Canadian Journal of Forest Research*. 36, s.2168-2178

Schroeder, M. 2007. Retention or salvage logging of standing trees killed by the spruce bark beetle *Ips typographus*: Consequences for dead wood dynamics and biodiversity. *Scan. Journ. For. Res.* 22(6), s.524-530. <https://doi.org/10.1080/02827580701763730>

Seidl, R., Schelhaas, M.J., Werner Rammer, W., & Verkerk, P.J. 2014. Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nat. Clim. Change*, 4, s 806-810. <https://doi.org/10.1038/nclimate2318>

Selosse, M-A., Richard, F., He, X & Simard, S.W. 2006. Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses? *Trends in Ecology & Evolution*. 21:11, s. 621-628. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.07.003>

Skogsstyrelsen. 2020.09.15. Fortsatt rekordstora skador av granbarkborre. Pressmeddelande. <https://via.tt.se/pressmeddelande/fortsatt-rekordstora-skador-av-granbarkborre?publisherId=415163&releaseId=3282531> [2020.09.20].

Sousa, M. 2019. On the multitrophic interactions between *Ips typographus* their host, associated microorganisms, and a predatory *Medetera* fly. Introductory Research Paper. Institutionen för växtskyddsbiologi, Sveriges Lantbruksuniversitet, Alnarp.

Spiecker, H. 2000. Growth of Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) under changing environmental conditions in Europe. In: E. Klimo, H. Hager, J. Kulhavý (Eds.), *Spruce Monocultures in Central Europe: Problems and Prospects*, European Forest Institute, s. 11-26.

Stokland, J.N., Siitonen, J. & Jonsson, B.G. 2012. *Biodiversity in Dead Wood*. University Press, Cambridge.

Štursová, M., Šnajdr, J., Cajthaml, T. et al. 2014. When the forest dies: the response of forest soil fungi to a bark beetle-induced tree dieback. *ISME J* 8, 1920–1931. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.37>

Swanson, M.E., Franklin, J.F., Beschta, R.L., Crisafulli, C.M., DellaSala, D.A., Hutto, R.L., Lindenmayer, D.B., Swanson, F.J. 2011. The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 9, s.117-125. <https://doi.org/10.1890/090157>

Swanson, M.E., Studevant, N.M., Campbell, J.L., Donato, D.C. 2014. Biological associates of early-seral pre-forest in the Pacific Northwest. *For Ecol Manag* 324, s.160–171. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.03.046>

- Thompson, I., Mackey, B., McNulty, S. & Mosseler, A. 2009. Forest resilience, biodiversity, and climate change. A synthesis of the biodiversity/resilience/stability relationship in forest ecosystems. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal. Technical Series no 43.
- Thorn, S., Werner, S.A.B., Wohlfahrt, J., Bässler, C., Seibold, S., Quillfeldt, P. & Müller, J. 2016a. Response of bird assemblages to windstorm and salvage logging — insights from analyses of functional guild and indicator species. *Ecol. Indic.*, 65, s.142-148, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.06.033>
- Thorn, S., Bässler, C., Bußler, H., Lindenmayer, D., Schmidt, S., Seibold, S., Wende, B., & Müller, J. 2016b. Bark-scratching of storm-felled trees preserves biodiversity at lower economic costs compared to debarking. *Forest Ecology and Management*. 364, s. 10-16. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.044>
- Thorn, S., Bässler, C., Svoboda, M. & Müller, J. 2017. Effects of natural disturbances and salvage logging on biodiversity – Lessons from the Bohemian Forest, *Forest Ecology and Management*, 388, s.113-119, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.006>
- Wermelinger, B., Epper, C., Kenis, M., Ghosh, S., & Holdenrieder, O. 2012. Emergence patterns of univoltine and bivoltine *Ips typographus* (L.) populations and associated natural enemies. *Journal of Applied Entomology*, 136(3), s.212-224.
- Weslien, J. 1992. The arthropod complex associated with *Ips typographus* (L.)(Coleoptera, Scolytidae): species composition, phenology, and impact on bark beetle productivity. *Entomologica Fennica*, 3(4), s.205-213.
- Weslien, J., Djupström, L.B., Schroeder, M. & Widenfalk, O. 2011. Long-term priority effects among insects and fungi colonizing decaying wood. *Journal of Animal Ecology* 80, s.1155–1162.
- Winter, M., Bässler, C., Bernhardt-Römermann, M. m.fl. 2017. On the structural and species diversity effects of bark beetle disturbance in forests during initial and advanced early-seral stages at different scales. *Eur J Forest Res* 136, s. 357–373. <https://doi.org/10.1007/s10342-017-1037-4>
- Wulff, S. & Roberge, C. 2020. Nationell riktad skogsskadeinventering (NRS) – Inventering av granbarkborreangrepp i Götaland och Svealand 2020. Institutionen för skoglig resurshushållning, Sveriges Lantbruksuniversitet, Umeå.
- Zubizarreta-Gerendiain, A., Pukkala, T., & Peltola, H. 2019. Effect of wind damage on the habitat suitability of saproxylic species in a boreal forest landscape. *Journ. Fors. Res.* 30, s. 879-889. <https://doi.org/10.1007/s11676-018-0693-7>