

40/2002

**TEMA-rapport fra DMU**



## **Barrierer i landskabet**

**- betyder de noget for de vilde dyr?**



# **Barrierer i landskabet**

## **– betyder de noget for de vilde dyr?**

**Aksel Bo Madsen**  
**Vibeke Simonsen**  
**Cino Pertoldi**  
**Volker Loeschcke**

TEMA-rapport fra DMU, 40/2002,  
Barrierer i landskabet – betyder de noget for de vilde dyr?

Forfattere: Aksel Bo Madsen<sup>1</sup>, Vibeke Simonsen<sup>2</sup>, Cino Pertoldi<sup>1</sup> & Volker Loeschcke<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Danmarks Miljøundersøgelser, Afdeling for Landskabsøkologi

<sup>2</sup>Danmarks Miljøundersøgelser, Afdeling for Terrestrisk Økologi

<sup>3</sup>Århus Universitet, Biologisk Institut, Afdeling for Genetik og Økologi

Udgiver: Miljøministeriet, Danmarks Miljøundersøgelser©

Hjemmeside: [www.dmu.dk](http://www.dmu.dk)

Udgivelsestidspunkt: Marts 2002

Redaktion: Bent Andersen, Tine Nielsen Skafte, Hans Baagøe, Michael Møller Hansen, Liselotte Wesley Andersen, Tommy Asferg, Kathrine Sletten (HF-elev), Helle Nørby (Gymnasieelev) og Finn Sandby Jensen

Akvareller: Jens Frimer Andersen

Figurer: Vibeke Simonsen, Cino Pertoldi, Morten Elmeros, Thomas Bach Møller, Anders Aasberg Pedersen og Bettina Sandfær-Andersen

Korrektur: Tove Ørts Petersen

Omslagsfoto: forside: Landskabsudsnit med motorvej og trafikdræbt grævling (Foto: DMU/Aksel Bo Madsen), vandløb (Foto: Bendt Nielsen), bagside: isozymbillede (Foto: DMU/Vibeke Simonsen)

Bokse: 1: Tove Hels, 2: Mette Homann Keseler, 7: Anders Aasberg Pedersen & 9: Jakob Damborg

Gengivelse tilladt med tydelig kildeangivelse

Tryk: Phønix-Trykkeriet A/S, ISO 14001 miljøcertificeret og EMAS-godkendt.

Trykfarver: Vegetabiliske uden opløsningsmidler.

Omslag lakeret med vandbaseret, vegetabilisk lak.

Papir: Cyclus Print, 100 % genbrugspapir



Sideantal: 56

Oplag: 1.500

ISSN (trykt): 0909-8704

ISSN (elektronisk): 1399-4999

ISBN: 87-7772-662-6

Pris: 50,- kr. Klassesæt á 10 stk: 375,- kr. Abonnement (5 numre): 225,- kr.

(Alle priser er incl. 25% moms, excl. forsendelse)

Rapporten kan også findes som PDF-fil på DMU's hjemmeside.

Købes i boghandelen eller hos:

**Danmarks Miljøundersøgelser**

Frederiksborgvej 399

Postboks 358

4000 Roskilde

Tel: 4630 1200

Fax: 4630 1114

E-mail: [dmu@dmu.dk](mailto:dmu@dmu.dk)

Hjemmeside: [www.dmu.dk](http://www.dmu.dk)

**Miljøbutikken**

Information & bøger

Læderstræde 1-3

1201 København K

Tel: 33 95 40 00

Fax: 33 92 76 90

E-mail: [butik@mem.dk](mailto:butik@mem.dk)

Hjemmeside: [www.mem.dk/butik](http://www.mem.dk/butik)

# Indhold

5	<b>Forord</b>
7	<b>Det danske landskab</b>
7	Danmarks placering i et zoogeografisk perspektiv
7	Flytning og udsætning af arter
8	Økologisk og teknisk infrastruktur
9	Barriereeffekten forstærkes yderligere
11	Barrierer for mennesker og dyr er forskellige
12	<b>Effekten af barrierer</b>
12	Fragmenteringen øger isoleringen af individerne
12	Den synlige barrierevirkning
13	Den usynlige barrierevirkning
18	<b>Korridorer og spredningsveje</b>
18	Korridorer kan både fremme og hindre spredning
19	Fragmenteringen favoriserer de arter som er gode til at sprede sig
27	Trafikanlæg som levested og spredningskorridor
29	<b>Forvaltning af landskabet</b>
29	Bevarelsen af naturhistoriske værdier
30	Flytning af arter kan sikre genetisk variation
31	Spredningskorridorernes vigtighed
33	Museernes samlinger forklarer fortiden og giver bud på fremtiden
34	<b>Genetiske analysemetoder til påvisning af barrierer i landskabet</b>
34	Individerne er unikke
35	Metoder til analyse af genetiske markører
40	Hvilket materiale og hvilke molekulære metoder kan anvendes?
41	Populationsdynamiske faktorer
49	<b>Sammenfatning</b>
51	<b>Ordlister</b>
52	<b>Litteratur</b>
54	<b>Danmarks Miljøundersøgelser</b>
55	<b>Tidligere TEMA-rapporter fra DMU</b>



Foto: Lene Storm

## Forord

Naturområder udgør i dag pletter i landskabet hvor by- og industriområder, større trafik anlæg og det opdyrkede agerland kan virke som en barriere for spredning af dyr og planter mellem de enkelte naturområder. Infrastrukturen ændrer sig, og det har hidtil betydet at naturområderne fortsat indskrænkes og opdeles, og konsekvenserne heraf kendes ikke i tilstrækkeligt omfang.

**Større trafik anlæg og det opdyrkede agerland kan virke som en barriere for spredning af dyr og planter mellem de enkelte naturområder. De synlige konsekvenser af denne fragmentering er de trafikdræbte dyr. Hertil kommer at nogle dyr tilsyneladende opfatter vejene som grænser i landskabet, der kun sjældent passeres, hvilket resulterer i en reduktion i udvekslingen af gener.**

Denne TEMA-rapport handler om barriererne i landskabet, både de synlige og usynlige, og konsekvenserne heraf. Danmarks Miljøundersøgelser (DMU) har i samarbejde med Skov- og Naturstyrelsen og Århus Universitet inden for de seneste år især undersøgt de genetiske konsekvenser af denne fragmentering. Det er primært denne nye og spændende viden som præsenteres i TEMA-rapporten. I forædlingen af dyr og planter har man gennem lang tid været klar over vigtigheden af at bevare genetisk variation. Derimod er vores viden mangelfuld når det gælder vigtigheden af at bevare genetisk variation hos de vildtlevende arter af dyr og planter.

Det er specielt de landlevende dyr som er blevet undersøgt. Der har i stor udstrækning været benyttet de nyeste DNA-teknikker, men også mere traditionelle biologiske og genetiske analysemetoder har været inddraget.

TEMA-rapporten er søgt udarbejdet på en sådan måde at teknikere i de naturforvaltende myndigheder (stat, amter og kommuner) samt interesseorganisationer og uddannelsesinstitutioner (gymnasier, HF, universitet m.v.) vil kunne anvende den. Erfaringsmæssigt har det vist sig at den populationsgenetiske teori kan være svær at forstå. For at råde bod på dette har vi valgt at samle teorien bag de genetiske analyser i et afsnit i rapporten som kan læses uafhængigt af de øvrige. Ud over en fyldig litteraturliste findes også en ordliste i slutningen af rapporten. Ord som optræder i ordlisten, er fremhævet med fede typer første gang de optræder i teksten.

Ilderens udbredelse på Fyn og Sjælland skyldes dyr der slap ud fra pelsfarme i perioden 1920-50.



## Det danske landskab

Siden mennesket bosatte sig, har landskabet været underlagt menneskets brug, og det er i stadig forandring. Et landskab er et system af fysiske (jord og klima) og biologiske enheder (mikroorganismer, dyr og planter) der kædes sammen af naturlige og menneskeskabte processer. Et landskab kan betragtes som et netværk af forskellige landskabselementer der er af varierende type, størrelse, form og fordeling, og som opfylder forskellige funktioner for de forskellige organismer. Der er stor forskel på at beskrive et landskab fra et fysisk, fra et dyrs eller en plantes perspektiv. Grænserne i landskabet bestemmes af organismens perspektiv. Forandringer i landskabet forårsaget af f.eks. et vejanlæg påvirker forskellige organismer på meget forskellig måde.

### Danmarks placering i et zoogeografisk perspektiv

Ved sin maksimale udbredelse stod isen under den sidste istid ved den velkendte hovedstilstandslinje, der går fra Vestkysten ved Bovbjerg til Hald Sø og herfra sydpå ned gennem Midtjylland til Padborg. Den lave vandstand i havet under istiden betød at det danske område var en del af et stort europæisk kontinent. Smeltningen af isen foregik langs en front der langsomt drejede fra den vestlige del af Jylland og nordover. Den tidlige indvandring af arter fra den centrale del af Europa skete derfor først fra den sydvestlige del af Jylland, og arterne spredte sig i en vifteform til den øvrige del af landet og Skandinavien. På et tidspunkt var der også mulighed for en indvandring fra øst. Blandt padderne er kun strandtudsen indvandret fra sydvest, alle øvrige arter må være indvandret fra syd, sydøst eller øst. Denne grundlæggende viden om indvandring er stadig meget vigtig når man skal forklare arternes fordeling og genetiske forhold i Danmark i dag. Samtidig er Danmark den nordligste del af det europæiske kontinent, og for nogle arters vedkommende vil der være tale om en naturlig klimatisk nordgrænse.

Fund af knogler fortæller at mange af vores nuværende dyrearter fandtes her i landet tilbage i stenalderen for mere end 11.000 år siden. Ændringer i klimaet og udviklingen i vegetationen og samfundet har dog betydet at leveforholdene for **faunaen** i dag er meget forskellig fra hvad de var. Åbningen af landskabet og dannelsen af nye småskove, hegn, stendiger og spredte bebyggelser har betydet at flere arter har bevæget sig nordpå fra deres oprindelige udbredelsesområde i det sydlige Europa. Derfor må en vurdering af arternes leveduligheder i høj grad også baseres på en viden om arternes krav til levestedet samt en viden om det danske landskabs karakter og udvikling.

### Flytning og udsætning af arter

Nye molekylærbiologiske metoder giver nye muligheder for at få svar på biologiske problemstillinger som nok har været kendte, men hidtil ikke har været belyst tilstrækkeligt. På samme måde som en viden om indvandringsforhold er grundlæggende for forståelsen af arternes forekomst og fordeling, vil en viden om eventuelle flytninger, udsætninger og udslip af arter i fortiden være påkrævet for at kunne forklare de genetiske forhold. Formodentlig skyldes grævlingens nutidige udbredelse på øerne udsætning af dyr i 1830-40, og ilderens udbredelse på Fyn og Sjælland skyldes dyr der slap ud fra pelsfarme i perioden 1920-50.

Omkring 1930 indførtes minken fra Nordamerika til minkfarme i Danmark. Allerede på dette tidspunkt etablerede de første undslupne mink sig i naturen. I dag træffes minken næsten overalt i landet, flest i de områder hvor der er det største antal minkfarme. Bæveren blev genindført på Klosterheden Statsskovdistrikt i efteråret 1999. Dyrene stammer fra Elben i Tyskland, og denne viden er vigtig for fremtidige tolkninger af den genetiske oprindelse.

Naturlig indvandring til Danmark af landlevende dyrearter som ikke kan flyve, sker primært over den



Foto: Bendt Nielsen



Huse, veje og rekreative områder beslaglægger en stor del af landskabet.

dansk/tyske grænse. Her er der eksempler på at bisamrotter, oprindeligt udsat i Tjekkoslovakiet og senere spredt til Tyskland, har bevæget sig nordpå og ind i Danmark. Mulighederne for at ulv og vildsvin kan komme samme vej er selvfølgelig til stede. Det er også en kendsgerning at farvandet mellem Sjælland og Sverige ikke er bredere end at elge i ny og næ kan krydse dette. Men de større broer mellem landsdelene (Lillebæltsbroen og Storebæltsbroen) og mellem landene (Øresundsbroen) giver også mulighed for at isolationen af visse landlevende arter i forhold til hinanden brydes.

### Økologisk og teknisk infrastruktur

I 1930'erne udgjorde det dyrkede land tre fjerdedele af Danmarks areal. Huse, veje og rekreative områder har siden beslaglagt en stor del af landskabet, og i 1990'erne dækkede det dyrkede land kun to tredjedele af totalarealet. De danske landskaber er ikke ensartede områder hvor alle dyrearter forekommer overalt. De forskellige planter og dyr har hver specialiseret sig i at udnytte en

bestemt del af de muligheder landskabet byder på. De har hver deres særlige **niche**, og man finder dem typisk i bestemte **biotyper**: Skove, vådområder, dyrkede områder, byområder og småbiotoper, dvs. de små udyrkede pletter der ligger spredt mellem markerne i kulturlandskabet. Skovkanterne og småbiotoperne er især attraktive for dyrene fordi fødeudbuddet her generelt er større end på de mere ensformige og ustabile dyrkede arealer som de støder op til.

Netværket af landskabselementer udgør den økologiske infrastruktur i et område. Den skaber forudsætningerne for at arter og individer kan spredes gennem landskabet og sammenkæder **populationer** af dyr og biotoper, og dermed genetisk materiale dyrearterne imellem. Den økologiske infrastruktur angives ofte som et netværk af skovkanter, vandløb, hegn, diger eller andre lineære landskabselementer. Den omfatter dog også den rumlige fordeling, størrelse og form af biotoper samt biotopernes kvalitet i forhold til de enkelte arter.

Foto: Lene Storm



**Vejene er de menneskeskabte forbindelseslinjer som giver de største problemer i forhold til planterne og dyrenes bevægelsesmuligheder i landskabet, her anskueliggjort ved motorvej E 45/E 20 ved Kolding Vest.**

Den tekniske infrastruktur som udelukkende er menneskeskabt, kan betragtes som en parallel til den økologiske infrastruktur. Den tekniske infrastruktur er i princippet det netværk af forbindelseslinjer i landskabet (veje, jernbaner, færgeruter, flyruter og kommunikationslinjer) som muliggør menneskers kontakt med hinanden. Vejene er de menneskeskabte forbindelseslinjer som giver de største problemer i forhold til planternes og dyrenes bevægelsesmuligheder i landskabet. Det skyldes at transportbilledet i Danmark i dag er domineret af bilen. Godt 90% af Danmarks persontransport og ca. 80% af godstransporten foregår på vejene. Der har i de senere år været en jævn stigning i trafikken på de danske veje. I perioden 1988 til 1998 er trafikken steget 32% på landsplan, svarende til knap 3% pr. år. På store dele af statsvejnettet er trafikken dog steget betydeligt mere i samme periode. Visse steder er der tale om mere end en fordobling af trafikken i perioden 1988-98. Paradoksalt nok fremmer udviklingen i vejnettet kontaktmulighederne for os mennesker mens den samme ud-

vikling reducerer spredningsmulighederne for planter og dyr.

### **Barriereeffekten forstærkes yderligere**

Vejdirektoratets mest realistiske prognose for person- og godstransport for perioden 1996 til 2010 er en stigning på 27%. Det svarer til en vækstrate på knap 2% om året. Væksten bliver noget større for lastbiler end for personbiler. Mens den årlige vækst for lastbiler forventes at ligge mellem 2 og 3%, forventes personbilernes årlige vækst at ligge mellem 1 og 2%. Den stigende trafik og hensynet til trafiksikkerhed, miljø og fremkommelighed stiller krav om bedre vejforbindelser.

I øjeblikket dækker bebyggelser og veje ca. 15% af landarealet, og den arealmæssige vækst af byerne fortsætter. Denne stigende **fragmentering** forstærkes yderligere ved at der langs de nye veje sker en betydelig udbygning af erhvervsvirksomheder. Langs motorvej E 45 ses denne tendens tydeligt, især omkring Ålborg, Skan-

**Udbygning af erhvervsvirksomheder langs det eksisterende vejnet forstærker barriereeffekten som her ved motorvej E 45 ved Hedensted.**



Foto: DMU/Aksel Bo Madsen

## Boks 1: Sandsynligheden for at små dyr bliver dræbt i trafikken

Den risiko små dyr løber når de krydser en vej, beskrives i en matematisk model. Modellen beregner sandsynligheden for at komme levende over vejen og dermed indirekte risikoen for at blive slået ihjel, som funktion af dyrets bevægelsehastighed, trafikintensiteten og dyrets størrelse:

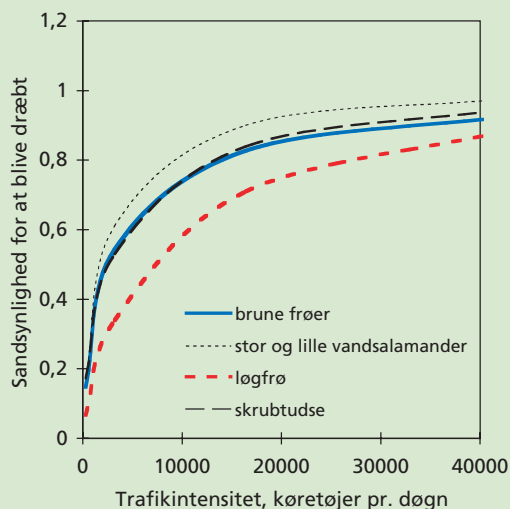
$$P(\text{overleve}) = \exp\left(-\frac{Na}{v}\right),$$

hvor  $P(\text{overleve})$  er sandsynligheden for at overleve én vejrydning.  $N$  er trafikintensite-



Foto: Tove Høls

Sandsynligheden for at blive dræbt for forskellige padderter ved én vejkrydsning som funktion af trafikintensiteten. Trafikintensiteten på en almindelig landevej er 5.000-10.000 biler i døgnet, på motorveje normalt fra 10.000 og opefter.



ten på den vejstrækning man undersøger (antal biler pr. minut).  $a$  er den bredde bilerne dræber med, det vil sige dækkenes samlede bredde plus to gange kropslængden af dyret fordi dyret dræbes uanset hvor på kroppen det rammes.  $v$  er dyrets bevægelsehastighed. Formlen viser at sandsynligheden for at overleve en vejkrydsning falder mod nul med stigende trafikintensitet og stiger mod én med dyrets stigende hastighed. Jo flere biler, desto farligere er det at krydse vejen, og jo hurtigere dyrene bevæger sig, desto større er sandsynligheden for at de kommer levende over.

Modellen tager højde for hvordan dyrene krydser vejen. Jo mere skævt de krydser vejen, jo længere tid opholder de sig på vejen, og desto større bliver sandsynligheden for at blive kørt ihjel. Modellen kan også indeholde den aktuelle fordeling af bevægelsehastigheder i en population af dyr. De

mest udsatte dyr er dem som er langsomme og dagaktive.

Modellen er oprindeligt udviklet for padder på baggrund af indsamlede data om de forskellige arters bevægelseshastighed, adfærd på vejen og døgnrytme. På figuren er arternes døgnrytme vist. Alle undersøgte paddearter er naktive, men nogle af dem nemlig de to salamanderarter og de brune frøer bevæger sig også i nogen grad om dagen. Netop dagaktivitet viser sig at være meget risikabelt, for det er om dagen der kører flest biler på vejene. I modellen er udtrykket ovenfor vægtet med dyrenes og bilernes døgnrytme, og det er tydeligt at de mest udsatte arter er lille og stor vand-salamander, som ud over at være delvist dagaktive også bevæger sig langsomt. En art som løgfrøen bevæger sig også langsomt, men den 'beskyttes' af at være mest aktiv sent på natten hvor der ikke er så mange biler på vejene.

derborg, Vejle, Hedensted og Kolding. Barrierebredden er her blevet forøget fra de ca. 50 m som motorvejen normalt dækker, til flere hundrede meter. Den bymæssige udvikling sker således ikke kun i de større byers periferi, men nu også langs de større veje i det danske landskab. Om nogle få år vil der således være sammenhængende bebyggelse mellem de større byer, og barriereeffekten bliver dermed øget væsentligt.

### **Barrierer for mennesker og dyr er forskellige**

Effekten af en barriere er forskellig afhængig af hvilke øjne den ses med. Vejdirektoratet beskriver barriereeffekten af en vej for mennesker som afhængig af trafikken (antal biler), bilernes hastighed, vejens bredde, andelen af lastbiler og selve behovet for at krydse vejen. Beregningerne er rent tekniske, og der indgår ikke lokale forhold som vejskråninger, terrænspring, grøfter m.v. eller psykologiske parametre. Etablering af større vejanlæg og jernbaner medfører nedlæggelse af passager i det åbne land og bidrager dermed også til barriereeffekten for mennesker.

Barriereeffekten for dyr er undersøgt ved modelberegninger. En matematisk model beskriver effekten af trafikken på padder (Boks 1). Modellen kan også bruges til andre små dyr der lever tæt ved jorden, det vil sige ikke-flyvende hvirvelløse dyr, krybdyr og små pattedyr som gnavere, spidsmus og pindsvin. Modellen er udviklet til dyr med 'ikke-intelligent' trafikadfærd, det vil sige dyr der krydser vejen uanfægtet af om der kommer biler eller ej. Resultaterne af modellen påpeger at det specielt er langsomme, dagaktive dyr som er udsatte i trafikken, idet de har den højeste sandsynlighed for at blive slået ihjel ved en vejkrydsning. Effekten af trafikdrab på populationsniveau er beregnet ved at tælle de trafikdræbte voksne padder i en periode og relatere tallet til populationens estimerede størrelse i området. Det viste sig at ca. 10% af den voksne population af løgfrøer og brune frøer bliver trafikdræbt om året i det undersøgte område.

## Effekten af barrierer



Foto: DMU/Aksel Bo Madsen

Opsætning af vildthegn langs større vejanlæg øger trafikikkerheden men reducerer dyrenes bevægelses- og spredningsmuligheder.

### Fragmenteringen øger isoleringen af individerne

Den stigende trafikmængde og forøgelse i antallet af nye veje betyder at fragmenteringen af landskabet bliver større og større. Konsekvenserne er at antallet af trafikdræbte dyr øges, og mulighederne for at krydse vejanlægget bliver mindre og dermed også udvekslingen af gener. Leveområderne for de dyr som holder til omkring vejen bliver mindre, og i visse tilfælde så små at leveområdet ikke er i stand til i tilstrækkeligt omfang at tilgodese dyrenes krav til skjul, føde og yngleområde. Resultatet er at dyrene forsvinder herfra.

Studier af rovdyr som grævling og ræv viser at antallet af individer i en bestemt **habitat** i høj grad afhænger af den totale tilgang af føderessourcer i det minimumsområde som kræves for at tilgodese en arts behov igennem hele året. Det er derfor sandsynligt at populations-tætheden og reproduktionen påvirkes i negativ retning ved en fragmentering af landskabet.

Fragmentering af habitater resulterer også i en reduktion og isolering af mange pattedyrpopulationer, men hvor små eller store habitatfragmenterne skal være for at kunne sikre overlevelse for de forskellige arter vides endnu ikke præcist. Ud over arealet af de enkelte fragmenter og afstanden til de nærmeste fragmenter af samme type spiller også kvaliteten og diversiteten af de enkelte fragmenter en afgørende rolle for antallet og fordelingen af arterne. Fragmenteringen har indflydelse på den genetiske variation. Men konsekvenserne afhænger måske alene af om fragmenteringen resulterer i et komplet ophør af spredning mellem fragmenterne.

### Den synlige barrierevirkning

Et synligt billede af vejanlæggenes negative indflydelse på faunaen ser vi alle jævnlige når vi kører i bil, nemlig de trafikdræbte dyr. Indsamler man data over antallet og fordelingen af trafikdræbte dyr, fås også et billede af vejene som barrierer, og hvor konflikterne er størst. I forbindelse med det daglige eftersyn og vedligeholdelse

af vejnettet i Sønderjyllands Amt indsamlede 13 vejpatruljer oplysninger om større trafikdræbte dyr på motorveje, hovedlandeveje og landeveje i amtet. I perioden fra november 1995 til august 1997 blev der i alt registreret 4.093 trafikdræbte dyr (Figur 1). Blandt de vilde dyr er der registreret 1.124 pindsvin, 677 harer, 300 ræve, 86 grævlinger og 59 rådyr.

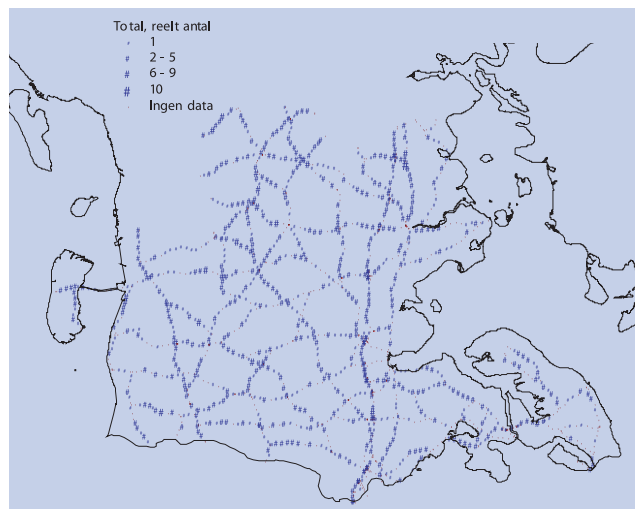
Konsekvenserne af vejanlæg og barrierer er ikke ens for alle arter. Generelt kan det siges at de dyr som udgør hovedparten af trafikofrene, hører til blandt de dyr der har de højeste bestandstætheder omkring vejene. Dyrernes bevægelser rundt i landskabet spiller også en stor rolle i forhold til risikoen for at blive trafikdræbt. Odderens **territorium** er i stor udstrækning lineært og kan være op til mange kilometer vandløb. Rævens territorium er generelt mere rektangulært, og for grævlingen er territoriet mere cirkulært. Det betyder at oddere bevæger sig over store afstande hver nat og krydser adskillige veje. De kan undgå at krydse vejbanen hvis de tiltrækkes af markante steder under vejbroen hvor de kan

afmærke deres territorium. Oddere er således udsatte for forholdsvis større risici i forhold til den kørende trafik end andre pattedyr, som ræv og grævling, der bevæger sig i et ikke-lineært territorium.

### Den usynlige barrierevirkning

I modsætning til den synlige barrierevirkning som giver anledning til trafikdrabene, opfattes vejene tilsyneladende af nogle dyr som grænser i landskabet. For biller og småpattedyr er vejanlæggene effektive barrierer som aldrig krydses, og barrierevirkningen for disse to dyregrupper øges yderligere ved slåning af vejkantvegetationen. For begge grupper betyder det at udveksling af individer og dermed gener mellem nærliggende populationer kan blive reduceret væsentligt eller helt elimineret af vejanlægget. Undersøgelser af markmus ved hjælp af radiotelemetri og fældefangst tyder på at der hersker en helt speciel dynamik i en population der lever i skovlysninger beliggende i for markmus ubeboelig højskov (Boks 2).

**Figur 1. Fordelingen af registrerede trafikdræbte pindsvin, harer, ræve, grævlinger og rådyr på veje i Sønderjyllands Amt viser at der dræbes dyr på en meget stor del af vejnettet. På nogle strækninger er konflikten mellem trafik og faunaen særlig stor, og motorvej E 45 fra grænsen til Tyskland og nordpå fremstår som en vejstrækning hvor et forholdsvis stort antal individer trafikdræbes. Data er korrigeret for vejpatruljernes gennemkørselshyppighed og forskelle i årsdøgntrafik.**



## Boks 2: Markmus i fragmenterede områder

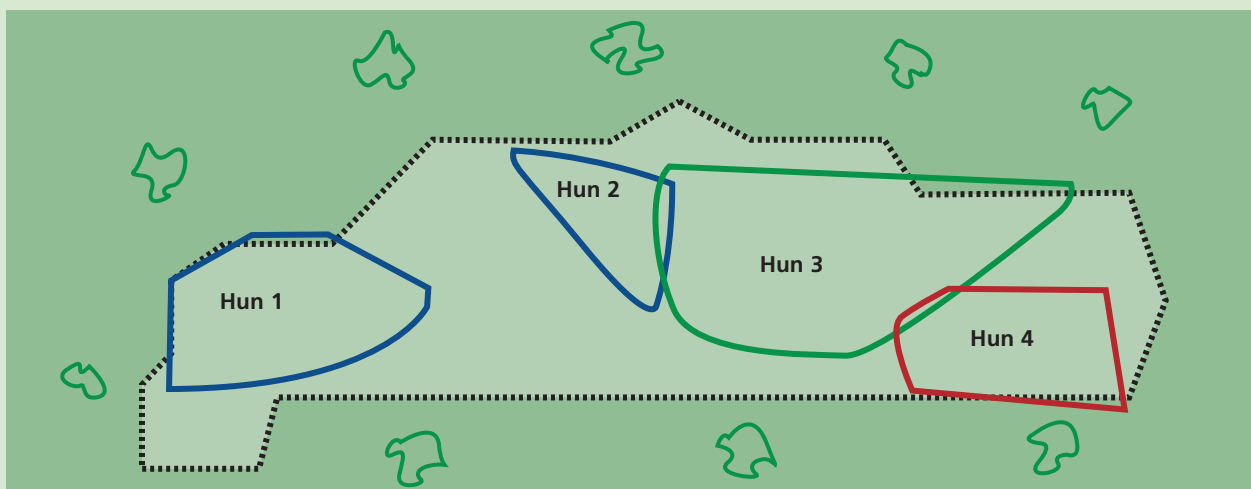


Foto: BIOFOTO/Klaus Nielsen

Markmus *Microtus agrestis* lever relativt kort tid. De har et højt reproduktivt potentiale og er ret specifikke med hensyn til levested. Med sådanne karaktertræk forventes markmus at være opportunist, have god spredningsevne og generelt være tilpasset til at udnytte midlertidige levesteder. Levestedets vigtigste karakterer er en overflade der er godt dækket af grøn vegetation, grene og dødt plantemateriale. Her kan markmusen bygge rede og bevæge sig forholdsvis uset rundt. Derudover skal levestedet tilbyde føde i

form af et rigt udbud af græs og urter. En markmus lever derfor ikke som navnet antyder på dyrkede landbrugsarealer. I stedet finder vi den i brakmarker, på enge, langs vejstrækninger og i græsklædte lysninger i skoven.

Undersøgelser af markmus ved hjælp af radiotelemetri og fældefangst tyder på at der hersker en helt speciel dynamik imellem skovlysninger beliggende i for markmus ubeboelig højskov. Skovlysningerne og højskoven udgør tilsammen et lille fragmenteret landskab. Højskoven fungerer som en barriere, der dog ikke er uigennemtrængelig, idet der sker en begrænset udveksling af individer mellem lysningerne også på tværs af f.eks skovveje. I forbindelse med bl.a. den daglige fødesøgning viste markmusene sig at være fuldstændig begrænset af lysningens græn-



ser. Normalt bevægede den enkelte markmus sig altså ikke ud i den tilgrænsende højskov hvor fødemulighederne er minimale, og det er svært at skjule sig for rovdyr som f.eks. natugle. Figuren viser territorier for 4 markmusehunner i en undersøgt skovlysning omgivet af ubeboelig højskov.

Udvekslingen af individer mellem skovlysningerne afslørede at de mindste lysninger på størrelse med en hunmarkmus' territorium ikke var særlig attraktive for hverken hunner eller hanner. Årsagen til at de mindste lysninger var uinteressante for hunnerne, var sandsynligvis at de var lige små nok til at brødføde en hun med unger. For hannerne er størrelsen af føderessourcen ikke den vigtigste faktor, men derimod adgangen til hunner. En lysning uden hunner er derfor ikke umiddelbart særlig attraktiv for hanner. Men på sensommeren hvor populationen af markmus når sit højeste, har disse sekundære levesteder dog en funktion. Hos markmus er de største hanner dominerende. Når populationen af markmus topper, opstår der pladmangel i de større lysninger med reproducerende hunner. De unge hanner taber kampen med de ældre tungere hanner og bliver skubbet ud i de mindre attraktive smålysninger hvilket tydeligt viser sig i en signifikant sammenhæng mellem et områdes størrelse og vægten af de voksne hanner.

I yngleperioden forsvarede hunnerne hver sit territorium, der skulle forsyne hende og hendes unger med føde. For reproducerende hunner var arealet af lysningen på den måde en begrænsende faktor for hvor mange individer en lysning kunne indeholde.

Ved studier baseret på radiotelemetri af grævling i et område vest for Randers og af rådyr på Kalø ses denne barrierevirkning tydeligt når **årsdøgntrafikken** når op på et relativt højt niveau. Ingen radiomærkede individer krydsede på noget tidspunkt de meget trafikerede veje. Herudover viste det sig også at større og trafikerede veje har negativ indflydelse på grævlingers placering af gravkompleks.

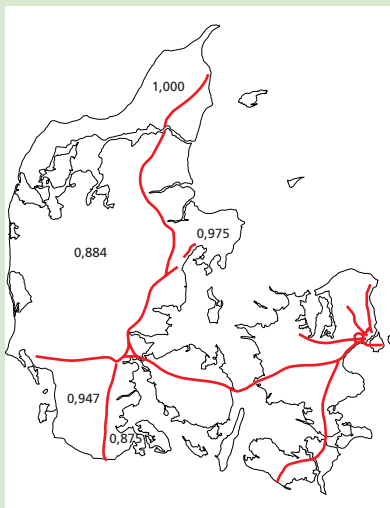
Umiddelbart kan dyrenes reaktion på vejene synes positivt, idet de så ikke risikerer at blive trafikdræbt. Men det har den uheldige effekt at veje og jernbaner bliver en barriere i landskabet som dyrene ikke eller kun sjældent krydser, og som derfor skal lægges til den synlige barrierevirkning som omfatter de trafikdræbte dyr. De genetiske konsekvenser heraf ses i en undersøgelse af et stort antal indsamlede omkomne grævlinger (Boks 3).

**For biller og småpattedyr er vejanlæggene effektive barrierer som aldrig krydses.**





### Boks 3: Store veje og vandløb nedsætter udvekslingen af gener hos grævlinger



Store veje reducerer spredningen af gener kraftigt mellem populationer af grævlinger, men de mindre veje giver også anledning til en lavere genetisk variation (mindre heterozygositet) i populationen, formentlig fordi der i områder med mindre veje fjernes individer som dræbes i trafikken.

Motorvej E 45 fra den dansk/tyske grænse til Frederikshavn deler Jylland i to halvdele. Barrierevirkningen af motorvejen og Gudenåen er undersøgt. Analyser af kranie mål, kranieforskelligheder og DNA (mikrosatellitter) giver samme resultat. Der blev fundet en meget lav genetisk variation inden for de forskellige delområder materialet var delt op i, men også en signifikant genetisk forskel mel-

lem disse. Barrierevirkningen af motorvej E 45 kan i princippet sammenlignes med barrierevirkningen af Gudenåen, idet spredningen af gener begge steder er meget begrænset. I forhold til ikke-svømmende dyr er Gudenåen en mere effektiv barriere end motorveje og tidshistorisk en barriere der har ligget i landskabet i betydeligt længere tid end de undersøgte veje. En analyse af det samlede materiale viser også at jo mere fragmenteret et område er, jo mindre er den genetiske variation. Tallene i figuren er et udtryk for den genetiske variation i de pågældende områder. Tallet 1,000 angiver at dyrene er genetisk meget ens, hvilket vil være tilfældet i isolerede områder som f.eks.

Vendsyssel. Men også individer fra Djursland er isolerede i forhold til det øvrige Jylland.

Men er motorvej E 45 og Gudenåen nu hele forklaringen på den lave genetiske variation, eller kunne der være en generel lav genetisk variation hos grævling som vi har set det hos den danske odde. En analyse af DNA fra tænder fra grævlinger indleveret til museerne tilbage til 1960 viser at den genetiske variation på dette tidspunkt var større, og at der er sket en reduktion de sidste 40 år. Vejanlæg synes ikke på samme måde at nedsætte spredningen af gener hos ræv, idet arten generelt spreder sig og bevæger sig over større afstande.



Foto: DMU/Aksel Bo Madsen

Danske oddere har en meget lav genetisk variation, hvilket synes at være et mere eller mindre naturligt fænomen for arten.



Foto: DMU/Aksel Bo Madsen

Den genetiske variation hos danske oddere er undersøgt ved to forskellige metoder: kraniemål og kranieforskelligheder samt DNA teknikker (f.eks. mikrosatelliter). Blandt oddere indsamlet fra forskellige dele af Midt- og Nordvestjylland har hovedparten af individerne den samme genetiske variation, og kun et enkelt individ viste forskel herfra hvilket bekræfter at oddere i Danmark har en meget lav **effektiv populationsstørrelse**. Sammenholdt med mål på kranier fra den østlige del af Tyskland hvor populationen har været større og betydelig mere stabil, får vi bekræftet at de danske oddere har været udsat for bl.a. en reduktion i kraniestørrelse og ændringer i kranieudvikling hvorimod de tyske oddere ikke på nogen måde har ændret sig fra 1950'erne til 1990'erne.

I første omgang så det ud til at odderen i Danmark har været isoleret i den nordvestlige del af Jylland i et meget lille antal, grundet den stigende fragmentering af landskabet, og at odderen i begyndelsen af 1980'erne formentlig har været på randen af udryddelse. En vide-

reudvikling i Danmark af DNA-metoden har nu gjort det muligt at udtrække DNA fra hjørnetænder på oddere indsamlet af danske museer helt tilbage til 1883. Resultaterne viser at den genetiske variation også på dette tidspunkt var lav. Den fragmentering af landskabet der er sket indenfor nyere tid, og den lille bestandsstørrelse er således ikke hele forklaringen på den lave genetiske variation vi ser i den nuværende population af oddere. I højere grad synes det at være et mere eller mindre naturligt fænomen hos denne art. Samtidig viser de seneste undersøgelser også at oddere der har levet omkring Limfjorden tilbage til sidst i 1800-tallet, er genetisk forskellige fra oddere i den øvrige del af landet. Samlet er der tale om små, men signifikante forskelle mellem limfjordsodderne og de sydjyske/fynske/sjællandske oddere. Den simpleste forklaring er at odderne i Danmark har udgjort en sammenhængende population i forhistorisk tid, men dog med gradvist stigende genetiske forskelle mellem yderområderne i udbredelsesområdet, nemlig Nordjylland og Sydjylland/Fyn/Sjælland.

## Korridorer og spredningsveje



Foto: BIOFOTO/Kenneth Gregers Buk

Egernet er et eksempel på en dyreart der er begrænset i udbredelse af større vandområder.

### **Korridorer kan både fremme og hindre spredning**

En korridor defineres normalt som en bevægelsesvej, men for dyrene er begrebet nu mere nuanceret. For nogle arter vil en korridor virke fremmede for bevægelses- og spredningsmulighederne, for andre vil korridoren være en barriere. Et bredt vandløb kan være en korridor for en odde, men det vil være en barriere for en muldvarp. Korridorer kan fungere både som spredningsvej og som levested og for nogle arter endog som et 'filter' på artens spredning. Naturlige korridorer kan være som vandløb og ådale, seminaturlige som mark-

skel og vejrabatter og helt menneskeskabte som læhegn, veje og faunapassager. Et varieret landskab medfører flere korridorer og dermed spredningsmuligheder (Boks 4).

Korridorers funktion som habitater er medvirkende til at et område med korridorer kan huse flere arter og individer end et tilsvarende område uden korridorer. Hvorvidt korridorer medvirker til rekolonisering af habitater hvor en given art er forsvundet, stammer i stor udstrækning fra teoretiske overvejelser. Korridorer der kan benyttes af alle organismer, eksisterer ikke. Men det er dog en kendsgerning at læhegn, vandløb og vandløbsnære arealer anvendes som bevægelsesveje af egern, flagermus, odder og ilder. Faunapassager tilgodeser nogle arters krav til sprednings- og bevægelsesveje, men ikke alle (Boks 5).

### **Fragmenteringen favoriserer de arter som er gode til at sprede sig**

Viden om de forskellige dyrs evne til at sprede sig er af vigtig betydning når vi skal bevare og forvalte sikre levesteder for de pågældende arter i landskabet. Spredningsafstanden er i stor udstrækning relateret til dyrets størrelse, men rovdyr spreder sig generelt over længere strækninger end planteædere. De store rovdyr kan sprede sig op til flere hundrede kilometer, mens små dyr generelt spreder sig en km eller kortere bortset fra flagermus og løvfrø (Boks 6).

Vandløb og ådale, søer, fjorde og havområder er barrierer i landskabet der er skabt af naturen selv. Jo større og bredere disse barrierer er, jo sværere vil det også være for nogle dyr at passere. Undersøgelser af danske fugleedderkopper viser at der er stor forskel mellem edderkoppepopulationer i fire områder: Jylland, Sjælland, Bornholm og Skåne (Boks 7).

Egern er også et godt eksempel på en art der er begrænset i udbredelse af større vandområder. Før 1950 fandtes der ikke egern nord for Limfjorden. Arten passerede først Limfjorden omkring 1951 og bredte sig derefter

til det meste af Thy i begyndelsen af 1960'erne. Derefter skete der en hurtig spredning til hele Vendsyssel i sidste halvdel af 1960'erne.

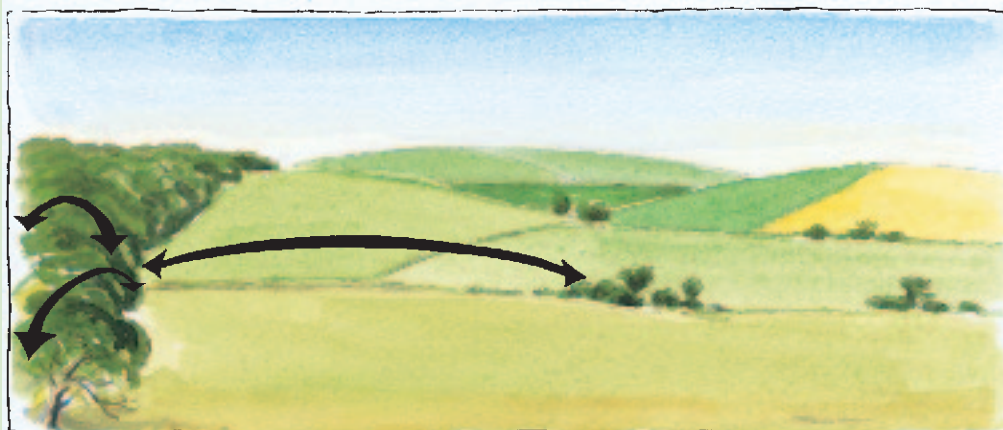


**Vandløb og fjordområder er barrierer i landskabet der er skabt af naturen selv.**



#### Boks 4: Spredningsveje i landskabet

Mange betegnelser anvendes om spredningsveje i landskabet: økologiske eller grønne korridorer, grønne forbindelser eller forbindelseslinjer og forbindelseskorridorer. I princippet er der tale om to typer af korridorer: spredningskorridorer og habitatkorridorer. Spredningskorridorer defineres som områder dyr og planter kan spredes igennem. Det samme individ bevæger sig altså igennem hele spredningskorridoren på relativ kort tid. Habitatkorridorer fungerer som levested for en art. Begge typer korridorer gør det muligt at sprede individer og dermed gener. Korridorer kan således give mulighed for at individerne kan vandre, udveksle gener eller genindvandre. For at sikre genetisk udveksling mellem populationer er det formentlig blot nødvendigt at enkelte individer pr. generation når frem til en ellers isoleret population og deltager i forplantningen. Kravene til en spredningskorridor er derfor mindre end til en habitatkorridor der skal bruges som daglig leveområde. I et varieret landskab som det øverste er der flere korridorer og dermed spredningsmuligheder end i et mere ensformigt landskab som det nederste.



### Boks 5: Faunapassager tilgodeser nogle arters krav til sprednings- og bevægelsesveje

Det er ikke muligt at forhindre alle trafikdrab af dyr, men etableringen af korrekt konstruerede faunapassager er en effektiv måde at reducere antallet af trafikdræbte dyr på. Faunapassager er konstruktioner som broer, tunneler og rørgennemføringer der sikrer forskellige dyrearters mulighed for at passere over eller under veje og jernbaner uden at komme i kontakt med tværgående trafik. Ved anlæggelse af nye større veje tages der allerede i anlægsfasen i nogen udstrækning højde for at konflikter mellem trafik og faunaen kan undgås. På et så tidligt tidspunkt er det nemlig ofte muligt at begrænse en stor del af de negative konsekvenser som store veje giver anledning til. Derimod er det langt sværere at lokalisere konfliktområder på det øvrige allerede etablerede vejnet og dermed ændre de eksisterende forhold. Vandløb og ådale samt større sammenhængende naturområder er levesteder og økologiske forbindelseslinjer for en lang række

dyr. Sådanne steder er derfor et godt udgangspunkt når der skal tages stilling til hvor faunapassagerne skal etableres. Det er dog ydermere vigtigt at der foretages en samlet og nøje vurdering af hele vejanlæggets linjeføring og konsekvenser i forhold til det samlede landskab og i forhold til de berørte dyregrupper. Undersøgelser viser at faunapassager anvendes af pattedyr som rådyr, ræv, grævling, odder, mår, mink/ilder, lækat og flagermus.

**Faunaunderføring i nyrestaureret bro ved Kousted Å.**



**Faunaoverføring ved Jyske Ås/E 45 i Vendsyssel.**



**Faunaunderføring i Skive Ådal.**



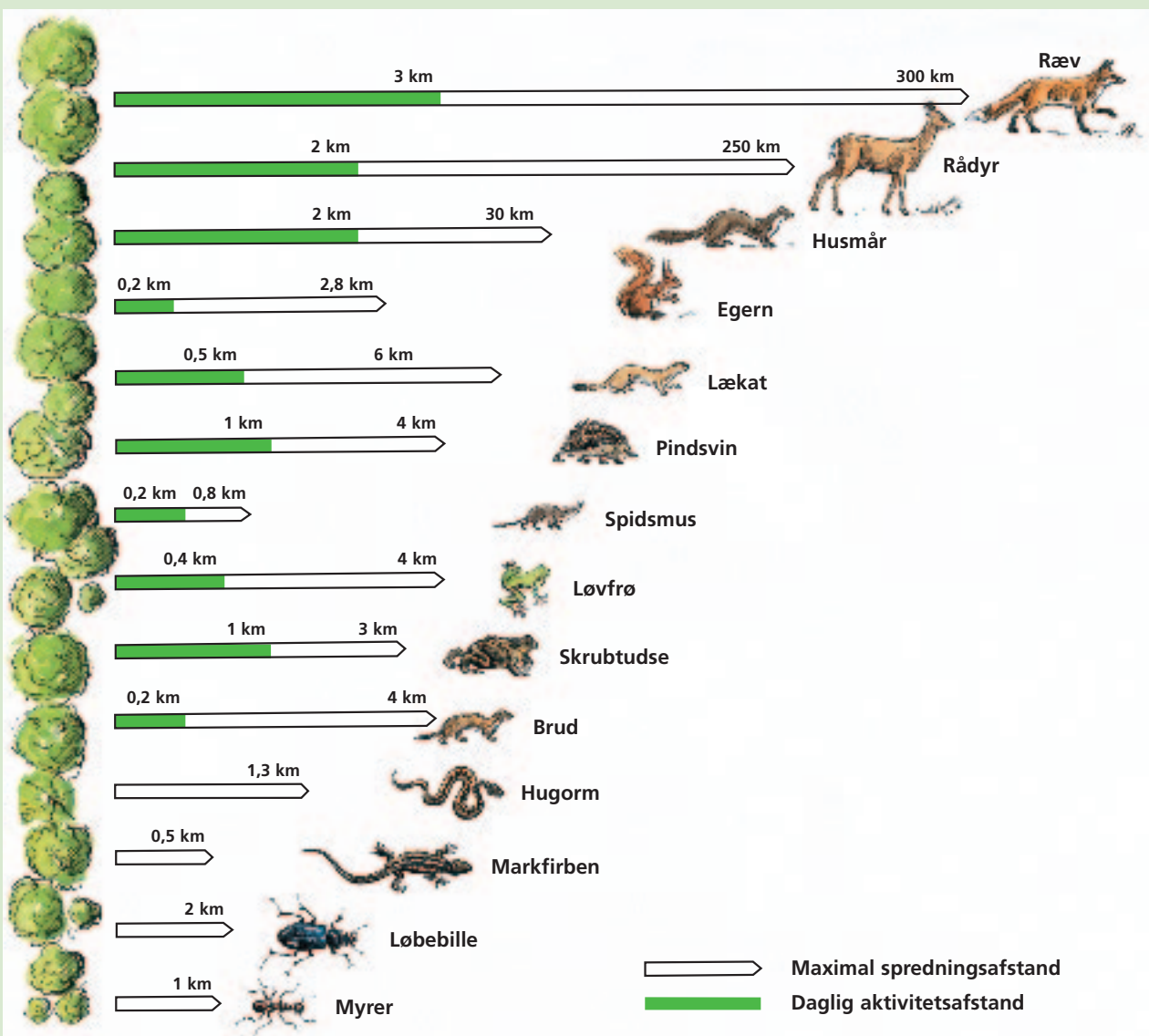
**Faunaunderføring ved Kåtbæk/E 45.**



### Boks 6: Spredningsafstande for pattedyr, padder, krybdyr og insekter

Spredningsafstanden er i stor udstrækning relateret til dyrets størrelse. Rovdyr spreder sig generelt længere end planteædere. De store rovdyr kan sprede sig op til flere hundrede kilometer mens små pattedyr bortset fra flagermus generelt spre-

der sig en km eller kortere. Figuren angiver i størrelsesordener maksimale spredningsafstande samt for nogle af arterne også den afstand som dyrearterne bevæger sig i deres daglige søgen efter føde.



## Boks 7: Begrænset spredningsevne hos en dansk fugleedderkop

Fugleedderkoppes *Atypus affinis* er den eneste repræsentant for gruppen af fugleedderkopper her i Danmark. Arten er knyttet til soleksponerede sparsomt bevoksede hedeskråninger og kystskrænter, to habitattyper der har været i markant tilbagegang i det 21. århundrede.

Efter nyfund af fugleedderkoppes i Jylland i 1994 blev en række interessante spørgsmål stillet vedrørende artens udbredelse, spredningspotentialer og fremtidige overlevelse i Danmark. For at belyse disse problemstillinger og få indblik i den genetiske populationsstruktur hos arter der kun findes på få isolerede lokaliteter, er der i 1998 udarbejdet udbredelseskort over arten samt foretaget undersøgelser på udvalgte fugleedderkoppepopulationer i Danmark og Skåne af genetiske markører.

Undersøgelserne viser at der er signifikant genetiske forskelle ( $F_{ST}$ ) på edderkoppepopulationerne i de fire områder: Jylland, Sjælland, Bornholm og Skåne. Yderligere viste det sig at der selv inden for lokalområder, hvor kolonierne kun er adskilt af få kilometer, også findes en signifikant genetisk forskel. Dette indikerer at der er en yderst begrænset spredning af gener mellem populationerne, og at fugleedderkoppes spredningspotentialer derfor sandsynligvis er begrænset. Indikationen af at spredningspotentialer er begrænset er i overensstemmelse med fugleedderkoppes spredningsmetode.



Udbredelsen af fugleedderkoppes i Danmark og Skåne.



Foto: Kim Aaen

De fleste edderkopper spredes ved hjælp af fænomenet "ballooning". Ballooning foregår ved at en edderkop kravler op mod et højt punkt i vegetationen hvorefter den spinder en tråd der gribes af vinden. Når spindetråden har nået en længde så den er i stand til at bære edderkoppes, slipper edderkoppes underlaget og bæres med vinden. Fugleedderkoppes benytter sig også af ballooning, dog er teknikken en smule anderledes. I stedet for at spinde en tråd ud i vinden firer fugleedderkoppes sig ned fra et højt punkt i vegetationen. Vinden sætter den i pendullignende svingninger, og på et tidspunkt knækker tråden i nærheden af underlaget, og edderkoppes gribes af vinden. Fugleedderkoppes har således ikke samme kontrol over spindetrådens længde samt tidspunktet for "take off" som de fleste andre edderkopper har, og metoden betragtes derfor som mere primitiv.

På grund af det begrænsede spredningspotentialer, og fragmentering af fugleedderkoppes foretrukne habitattype må arten i dag betragtes som sårbar i Danmark. Sammen med en række andre arter der også er begrænset til denne habitattype afhænger fugleedderkoppes fremtid af målrettet naturpleje.





Foto: FOCI/Premium Stock Photography

**Muldvarpen er et eksempel på en dyreart hvor anlæg af veje kan øge mulighederne for at sprede sig langs vejrabatterne.**

For genindførte dyr er det muligt at følge spredningsmønstret inden for en overskuelig årrække. I Värmland i Sverige spredte bævere sig med 19,3 km pr. år. Til sammenligning flyttede nogle af de udsatte bævere på Klosterheden Statsskovdistrikt sig ca. 15 km i løbet af få måneder efter udsætningen i efteråret 1999. På baggrund af jævnlige landsdækkende kortlægninger af odere i Danmark har det også været muligt at vise at odere har spredt sig ned gennem Jylland med omkring 10 km pr. år (Boks 8).

Undersøgelser af sommerfuglen violetrandet ildfugl viser at den sjældent bevæger sig mere end 100 m væk fra klækningsstedet. Stor afstand mellem egnede habitater kan altså virke som en barriere der afholder sommerfuglen fra at flytte sig. Om en sådan flyvning kræver en korridor, kan endnu ikke entydigt udledes ud fra undersøgelserne. Påfaldende mange individer er dog blevet registreret i forbindende stykker med læ eller højere vegetation, og kun enkelte er set strejfe omkring på åbne arealer (Boks 9).

### Boks 8: Odderens spredning i Jylland

På baggrund af jævnlige landsdækkende kortlægninger af oddere *Lutra lutra* i Danmark har det været muligt at følge artens spredning til oddertomme områder i Jylland. Kortlægningerne er baseret på en standardiseret metode der anvendes i det meste af Europa. På landsplan eksisterer der således et net bestående af mere end 1200 lokaliteter, som undersøges ca. hvert 5 år. Den første kortlægning blev gennemført i 1984-86, efterfølgende i 1991 og den seneste i 1996. En sammenligning af det totale antal lokaliteter der er undersøgt ved alle tre undersøgelser (i alt 633) viser at andelen af positive lokaliteter udgjorde 15% i 1984-86, 24% i 1991 og 36% i 1996. Antallet af oddere er altså gået signifikant frem i perioden. I år 2000 er der til sammenligning sammenstillet et udbredelseskort på baggrund af mere regionale kortlægninger samt lokaliteterne for indleverede oddere fra de seneste år. Sammenlignes udbredelsesgrænserne i den sydvestlige del af Jylland, fås



Foto: DMU/Aksel Bo Madsen

en gennemsnitlig sprednings-hastighed på ca. 10 km pr. år. Karakteristisk er det også at spredningen er størst i den del af landet som landskabsmæssigt hører til den mest ekstensive. Det formodes at der gennem alle årene har eksisteret en lille population af oddere på Sjælland, som ikke er registreret ved de landsdækkende kortlægninger i 1984-86 og 1991. Figurerne viser odderens udbredelse i Danmark i 1984-86, 1991, 1996 og 2000.

### Boks 9: En mindre mobil sommerfugls vandring i landskabet

Den smukke sommerfugl, violetrandet ildfugl *Lycaena hippothoe*, er en lille, aktiv, hurtigflyvende, men mindre mobil dagsommerfugl. Violetrandet ildfugl har igennem det sidste århundrede været i alvorlig tilbagegang og forekommer mange steder kun i få isolerede populationer. I størstedelen af Jylland ser det dog noget lysere ud for arten hvor den i gamle lysåbne naturområder er ganske udbredt og lokalt almindelig.

I sommeren 2000 blev et område på ca. 1 km<sup>2</sup> i Mols Bjerge undersøgt for populationer af violetrandet ildfugl. Området var et sammenhængende system af lysåbne naturområder af overdrev, brakmarker og dyrkede marker. Der fandtes dog en del opvækst af skovagtig karakter i landskabet. Undersøgelsens primære formål var at studere fordeling og størrelsen af de lokale populationer og herunder især at studere udvekslingen af individer imellem disse lokale populationer og at opstille et mål for habitatkvaliteten.

Sommerfuglenes bevægelser blev undersøgt med en fangst-genfangst-metode hvor hver enkelt fanget individ fik påskrevet et individuelt nummer på undersiden af bagvingen. Senere genfangster kunne så vise hvor langt de enkelte sommerfugle fløj omkring og hvorvidt der fandt en udveksling mellem habitaterne sted. Omkring 700 individer blev mærket, og ca. 400 af disse blev genfanget. Mange blev dog genfanget flere gange, så et tydeligere billede af hver enkelt sommerfugls bevægelser kunne opnås. I undersøgelserne fløj ca. 13% af sommerfuglene fra et område til et andet område, og alle 10 områder var forbundet med mindst et andet område via migrerende individer. Antallet af sommerfugle der skiftede område, afhang dog meget af afstanden og 'gennemtrængeligheden' af området imellem habitaterne. Således var næsten 50% af vandringerne på under 100 m, og 90% af



Foto: Jacob Damborg

de sommerfugle som fløj fra et område til et andet, krydsede et stykke på under 400 m. To individer fløj faktisk over 1 km mellem to habitater.

Fangsterne viste at violetrandet ildfugl sjældent bevæger sig mere end 100 m væk fra klækningsstedet. Stor afstand mellem egnede habitater kan altså virke som en barriere der afholder sommerfuglen fra at migrere. Om en sådan overflyvning kræver en korridor kan endnu ikke entydigt udledes af undersøgelserne. Påfaldende mange individer er dog blevet fanget i forbindende stykker med læ eller højere vegetation, og kun enkelte er set strejfe omkring. Det skal dog understreges at disse vandringer er observeret i Mols Bjerge, altså et område der i al almindelighed byder gode betingelser for arten. Resultaterne kan slet ikke overføres til tilbøjeligheden til at vandre igennem de 'fjendtlige' miljøer der normalt forekommer ude i det blandede danske landskab. Foreløbige resultater tyder på at tilstedeværelsen af larvefoderplanten er essentiel, og vegetationshøjden er også af stor betydning, idet violetrandet ildfugl forsvinder fra områder der græsses for hårdt.

### Trafikanlæg som levested og spredningskorridor

Vejkanter og især jernbaneskråninger rummer ofte et stort naturpotentiale og kan i sig selv fungere som spredningskorridorer for planter og dyr. I et intensivt udnyttet agerland udgør disse arealer vigtige levesteder og spredningskorridorer for mange arter. Det samme forhold gør sig gældende i mange byområder hvor især jernbaneskråninger udgør sammenhængende bånd, der ofte strækker sig helt ind i bykernerne. Det kan også være områder der får lov til om ikke at ligge hen i naturtilstand, så dog at bevare et vist selvgroet præg. Muldvarpen er et godt eksempel på en art med en begrænset spredningsevne. Nord for Limfjorden fandtes muldvarpen indtil 1860 ikke vest for en linje mellem Fjerritslev og Aggersborg. Den har siden da langsomt bredt sig mod vest. Indtil 1795 forekom muldvarpen i det nordlige Vestjylland ikke nord for en linje mellem Struer og Damhusåens udløb i Nissum Fjord, men nu findes den helt op til Harboøre. Under den langsomme fremrykning har man iagttaget hvordan store vådområ-

der som Bygholm Vejle var en effektiv barriere, og det samme var klitter og heder. Anlæg af veje gav imidlertid muldvarpen en chance for at trænge frem langs vejrabatterne. I Hanherred-Thy er muldvarpens spredning beregnet til knap 0,27 km pr. år, og i området mellem Nissum Fjord og Nissum Bredning er spredningshastigheden beregnet til 0,15 km pr. år. Fra Holland angives en spredningshastighed på 2-3 km pr. år. Muldvarpen kendes i dag fra de fleste egne, men mangler stadig på en lang række øer, incl. Bornholm, selvom den givetvis ville kunne leve der hvis den blev bragt dertil.

Rovdyr som ræve og grævlinger kan have deres gravkomplekser på skråninger af veje og jernbaner. Disse områder huser desuden store populationer af mus, pindsvin, spidsmus, mosegrise, padder, firben og mindre mårtyr. Også fuglelivet har glæde af trafikanlæggenes og deres randzoner, idet mange rovfugle, krager, råger, fasaner, agerhøns og småfugle tiltrækkes af fødeudbuddet. Endelig kan trafikanlæggenes randzoner rumme en stor insektfauna.

Ræve kan have deres gravkomplekser på skråninger af nyanlagte veje, her mellem Skanderborg og Ry i Midtjylland.





Foto: BIOFOTO/Niels Westergaard Knudsen

## Forvaltning af landskabet

**Genetiske markører** er et værdifuldt supplement til økologiske undersøgelser. Her tænkes specielt på de genetiske markørers egnethed til påvisning af den effektive populationsstørrelse, men også den information der kan fås om spredning af gener. Ud over et områdes egnethed og føderighed kan også den genetiske sammensætning af populationen være afgørende for en populations overlevelse når naturgenopretningsprojekter eller større tekniske anlæg påbegyndes. Betydningen af spredningsmekanismer, som oprettelse af korridorer, kan vurderes ved hjælp af genetiske markører.

### Bevarelsen af naturhistoriske værdier

I en population med en konstant størrelse vil den genetiske variation efter tilstrækkelig lang tid være konstant. Der vil hele tiden blive introduceret ny variation gennem **mutationer** mens der på den anden side løbende mistes variation på grund af **genetisk drift**. Naturlig selektion vil både kunne bidrage til opretholdelse og reduktion af variationen. Tabet på grund af genetisk drift er omvendt proportional med populationens størrelse. Jo mindre denne er, desto hurtigere mistes variationen. I helt små populationer kan en betydelig del af variationen tabes i løbet af få generationer. På den anden side vil variationen igen kunne opbygges gennem nye mutationer. Men her er tidsperspektivet af en hel anden størrelsesorden. Det tager fra tusinder til hundredtusinder af generationer før den genetiske variation når op på sit oprindelige niveau igen hvis det kun sker på baggrund af mutationer.

**Efter genudsætning af løvfrøer i Århus-området er der sket en klar vækst i antallet og dette skyldes reproduktion i vandhullerne.**

Man taler om biodiversitet eller biologisk mangfoldighed på flere planer fra genniveau til økosystemniveau. Når man taler om at beskytte biodiversiteten, er målet normalt at bevare en oprindelig mangfoldighed – hvad enten den er høj (som i en tropisk regnskov) eller lav (som i en dansk højmosé). Der er flere grunde til at passe godt på den biologiske mangfoldighed.

For det første fordi biodiversiteten er vores arv fra millioner af år tilbage som vi bør give videre til kommende slægter. For det andet fordi det er den biologiske variation der giver naturen og landskaberne værdi, en værdi som økonomerne kun i et vist omfang er i stand til at fastsætte. For det tredje fordi den biologiske mangfoldighed er kilde til talrige produkter for menneskeheden, fra naturfolkenes udnyttelse af rødder, blade, frugter m.v. til nutidens landbrug, medicinalindustri m.v.

I praksis er det vanskeligt at give præcise vurderinger af sammenhængen mellem populationsstørrelse og sårbarhed, og spørgsmålet er også stadig til debat. I øjeblikket nævnes tal mellem 500 og 5000 som den mindste effektive populationsstørrelse (MVP). Med effektiv populationsstørrelse menes det absolut mindste antal reproduktionsdygtige individer af en art som på lang sigt kan modstå de ændringer der sker i artens miljø. Den simple regel om at populationen bør være på mindst 500 individer, er blevet anvendt i en række naturbevarelsesprojekter. For nogle af disse har det siden vist sig at økologiske faktorer var mere vigtige ved fastsættelse af populationens minimale størrelse. Genopdagelsen af oddere på Sjælland er et godt eksempel på at en art kan leve og overleve med et begrænset antal individer i et område i længere tid. Forklaringen skal måske søges i meget stabile levebetingelser i perioden. Genetiske overvejelser i naturbevaring er vigtige, men i konkrete projekter bør viden fra andre biologiske discipliner også inddrages i det omfang den findes. Ved at bevare genetisk diversitet sikrer vi arternes mulighed for fortsat at kunne tilpasse sig til ændringer i miljøet. Når vi gør dette, forhindrer vi samtidigt indavlens skadelige effekt.

For at sikre overlevelse på lang sigt af de 18 udsatte bævere på Klosterhedens Statsskovdistrikt kan man på baggrund af en simpel model foretage en vurdering af det mest fordelagtige antal bævere der bør suppleres med, og på hvilke lokaliteter disse bør udsættes. Ved at indsætte data om nuværende antal individer, køn og alder i modellen fremkommer overlevelsessandsynligheden (målt i antallet af år) for de enkelte isolerede po-

pulationer eller en population bestående af tre adskilte delpopulationer beliggende i en afstand hvor udveksling kan finde sted (Figur 2). Der er således stor sandsynlighed for at en enkelt population af 18 bævere vil uddø på et langt tidligere tidspunkt end en population bestående af tre delpopulationer med hver 18 bævere.

### Flytning af arter kan sikre genetisk variation

I Holland er populationen af grævlinger blevet kraftigt reduceret på grund af udbygningen af vejnettet. I et forsøg på at genetablere den tidligere population er der flyttet grævlinger fra bl.a. fangenskab til områder hvor den har manglet i flere år. En undersøgelse af den genetiske variation hos hollandske grævlinger viser nu at den kan sammenlignes med den naturlige genetiske variation hos danske grævlinger som ikke i nyere tid har været udsat for flytninger af individer, men i stedet er udsat for en stadig større habitatfragmentering.

Løvfrøen uddøde i Århus-området i 1940'erne. I årene 1985-87 udsattes larver og nyforvandlede frøer fra Vejle i 20 vandhuller syd for Århus. I 1993 blev der registreret 318-356 kvækkende hanner ved i alt 29 vandhuller, og i 1998 er der optalt mellem 873-1060 kvækkende løvfrøhanner ved 65 vandhuller. Der er således tale om en klar vækst i antallet af løvfrøer i området og om at populationernes stigning skyldes reproduktion i vandhullerne. Det er karakteristisk at hovedparten af registreringerne af løvfrø er gjort på lokaliteter der enten er genetablerede eller nyligt oprensede vandhuller. Spørgsmålet er om populationen er i stand til at oprettholde sig selv på længere sigt uden tilskud af dyr eller nye vandhuller, idet ændringer i miljøet som meget varme somre og udtørring af vandhuller hurtigt kan ændre levebetingelserne drastisk for en i forvejen genetisk sårbar population.

I en forvaltning af landskabet bør man overveje hvilken metode der bør foretrækkes. I eksemplet med løvfrøen vil det ressourcemæssigt og praktisk formentlig kunne forsvares. Når det gælder grævlinger, er det helt

**Figur 2. Populationsstørrelsens indflydelse på antallet af år der i gennemsnit forløber inden en population af bævere uddør.** Der er således stor sandsynlighed for at en enkelt population af 18 bævere (rød kurve) vil uddø på grund af indavl på et langt tidligere tidspunkt end en population bestående af tre delpopulationer med hver 18 bævere, i alt 54 individer (grøn kurve). Kurverne er baseret på 10 simuleringer.

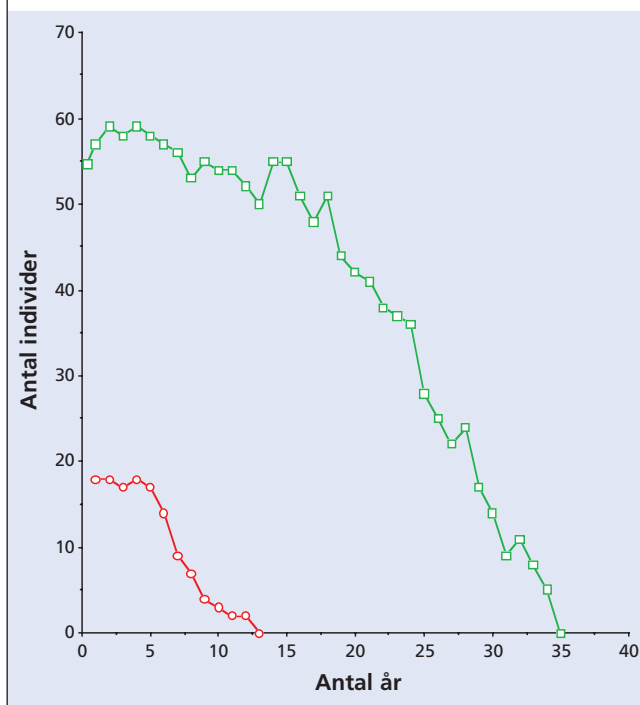




Foto: DMU/Aksel Bo Madsen

Genetiske modelberegninger viser at der skal suppleres med flere bævere i området ved Klosterhedens Statskovdistrikt i Vestjylland for at sikre at de 18 allerede genudsatte dyr kan undgå indavl på lang sigt.

andre ressourcer og håndteringsmetoder der er anvendt for at genetablere den tidligere population i Holland. Der er dog ingen tvivl om at den mest langsigtede og naturlige løsning vil være at sikre optimale levesteder for dyrene og at sikre individernes frie bevægelighed.

### Spredningskorridorernes vigtighed

Det åbne lands forskellige dyr stiller vidt forskellige krav til deres levesteder. Hver art har sin særlige plads i naturen eller har sin særlige rolle at spille. Denne 'plads' eller 'rolle' betegnes artens økologiske niche. Spredningskorridorer der kan fungere effektivt for en meget bred vifte af organismer, skal derfor helst rumme sam-

menhængende både tør og våd natur. Disse forhold er oftest til stede i landskabets ådale. Ådalene har ofte sammenhængende bånd af naturarealer omkring vandløbene. Men sammenhængen er dog visse steder afbrudt af dyrkede marker og krydsende veje. Især i de øvre dele af ådalene, hvor vandløbene er små, og i vandskellene, hvor to spredningskorridorer mødes, er spredningsmulighederne tit mangelfulde. Spredningsmæssig betydning har også skove eller rettere skovkanterne. Derfor udgør artsrige, lysåbne skovkanter et vigtigt element som spredningskorridor. Naturmæssigt afvekslende og fugtige skove rummer flest levesteder af betydning for det åbne lands dyreliv.



## Boks 10. Forvaltning af landskabet



Foto: Lene Storm

Der er mange naturlige og menneskeskabte barrierer i landskabet, og med den nuværende udvikling af samfundet vil barrierevirkningen forstærkes fremover. På baggrund af den viden der er indsamlet og de beskrevne eksempler, må målet være at sikre stor variation og artsdiversitet i det danske landskab. Forvaltningen af landskabet er derfor af overordentlig stor betydning for at sikre levedygtigheden for vore vilde dyr og planter, og følgende forholdsregler bør tages i betragtning:

- barriererne i landskabet resulterer i en reduktion og isolering af mange plante- og dyrepopulationer og har for visse arter også indflydelse på den genetiske variation. Bevarelse af genetisk variation kan kun opnås ved at opretholde populationen på en vis størrelse og fremme udvekslingsmulighederne mellem populationer.
- et godt og veludviklet net af spredningsveje kan indeholde mange flere arter og individer end et mere ensartet landskab. Spredningsvejene bør være så brede og sammenhængende som muligt, og naturkvaliteten bør svare til de krav der stilles af de arter man ønsker at tilgodese. Opmærksomheden henledes på at det reelle landskab indeholder flere landskabselementer end de naturtyper (§ 3-områder) som er registreret i medfør af Naturbeskyttelsesloven.
- de spredningskorridorer og ledelinjer i landskabet der er udpeget af amterne, bør sikres i forbindelse med udbygning af f.eks vej- og jernbaneanlæg. Korridorer kan forbedres væsentligt hvis udnyttelsen af arealerne ekstensiveres, eller der etableres vandhuller og mindre beplantninger samt fler-rækkede løvtræshegn på langs af korridorerne.

Beplantninger kan dog i visse tilfælde være i konflikt med landskabelige hensyn.

- i det virkelige landskab er det sjældent muligt at opbygge et ideelt system af landskabs-elementer for at opretholde sammenhæng i landskabet. I stedet bør de landskabs-elementer som har overlevet i et intensivt udnyttet landskab bevares, og sammenhængen mellem resterne af de naturlige landskabs-elementer maksimeres. Faunapassager kan forøge spredningsmulighederne for en lang række arter. Vores viden rækker dog ikke i øjeblikket til at give et entydigt svar på hvor mange passager der skal anlægges pr. km vejstrækning for at sikre tilstrækkelig genetisk variation
- amternes 'Naturkvalitetsplaner', og i denne forbindelse værdisætning af naturarealer, er et godt udgangspunkt for forvaltningen af landskabet og prioriteringen af spredningskorridorer.

Det er en kendsgerning at fragmentering opsplitter populationer i mindre genetiske enheder. I dag kender vi ikke svaret på de langsigtede konsekvenser af denne fragmentering. Den nuværende viden er dog tilstrækkelig til at konkludere at der bør sikres forbindelsesmuligheder mellem de adskilte populationer for at opnå genetisk variation og dermed bevarelse af levedygtige populationer.

I forvaltningen af landskabet handler det således om at bevare alsidigheden (Boks 10). Det handler om at bevare og pleje forskellige biotoptyper i det danske landskab. Det handler også om at få knyttet disse biotoptyper sammen ved etablering af sammenhængende korridorer eller udpegning af 'trædesten' mellem disse, så spredningsmulighederne bevares således at arterne kan vælge deres strategi. Vores viden herom kan kun forøges ved fortsat at forske i de enkelte arters eller artsgrupperes behov for spredningskorridorer.

### **Museernes samlinger forklarer fortiden og giver bud på fremtiden**

De zoologiske museers indsamling og dokumentation i det 19. og 20. århundrede viser sig nu at være af overordentlig stor betydning. Med nye metoder kan det give os en viden som for bare nogle få årtier siden blev betragtet som umulig at opnå. Med disse nye metoder synes forskningsmulighederne at være ubegrænsede, og vi kan glæde os over at denne indsamlingsindsats hjælper os med at forklare både forhistorien, men også konsekvenserne af den fremtidige forvaltning. Vi kan også i dag med nye metoder bekræfte de resultater som fremkommer ved kranie mål og kranieforskelligheder. Anvendelsen af genetiske metoder som supplement til de økologiske undersøgelser er stærkt stigende i disse år. De resultater der er opnået, har i betragtelig grad øget vor forståelse af **populationsdynamikken**, og der kan ikke opfordres nok til at denne indsamling af nutidigt materiale fortsætter.

## Genetiske analysemetoder til påvisning af barrierer i landskabet

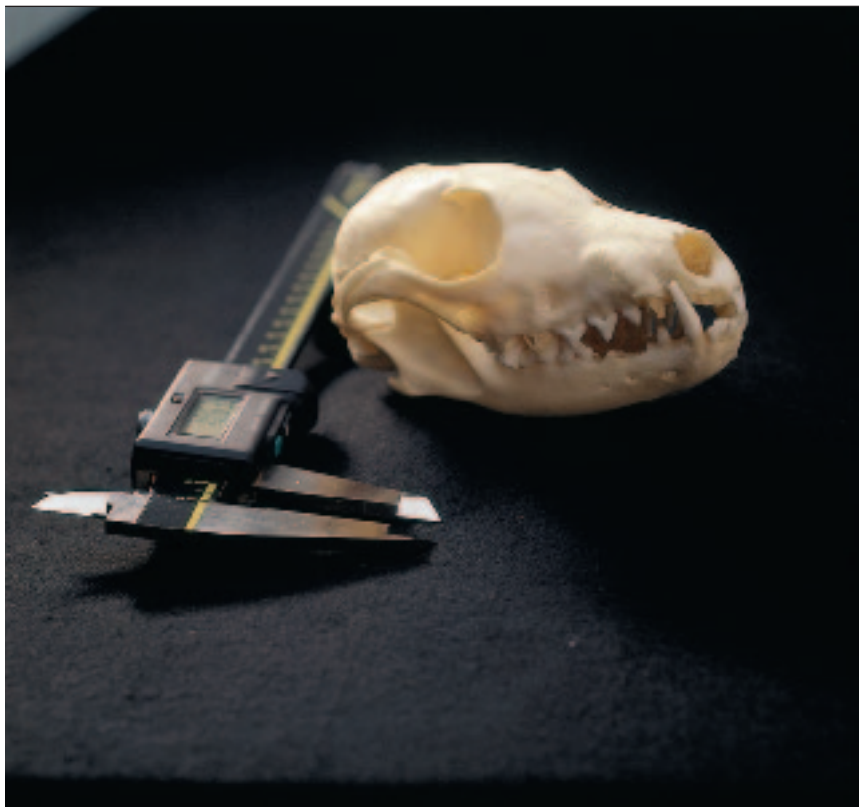


Foto: Line Andersen

Mål med skydelære på kranier kan give værdifulde informationer om ændringer i dyrenes levevilkår.

### Individerne er unikke

Vor opfattelse af barrierer i landskabet er ikke nødvendigvis i overensstemmelse med hvad der faktisk er en barriere for dyrene. Det er indlysende at veje og vandløb er barrierer for mange dyr, men der kan også eksistere barrierer i landskabet som vi ikke er opmærksomme på. Genetiske markører er særlige kendetegn som kan hjælpe os til at bestemme hvilke individer der tilhører en given population. Derved kan vi opnå en forståelse af hvilke usynlige barrierer der eksisterer i landskabet.

Gennem de senere år er genetiske markører i stigende omfang blevet anvendt til at belyse opdelingen af en population i delpopulationer. Derved er vor forståelse af

hvad der er barrierer for en art blevet øget. Ved en genetisk markør forstås en egenskab hos et individ som nedarves ifølge de mendelske love (Boks 11). En given egenskab hos et individ er knyttet til et eller flere **gener**. Generne er organiseret på kromosomerne, de farvbare legemer i cellekernen. Kromosomerne forekommer i par, derved forekommer hvert gen i to **alleler** i et individ. Allelerne kan være identiske eller forskellige, altså komme til udtryk på samme måde eller forskellig måde. De kan være dominerende eller delvis dominerende, vigende eller begge komme til udtryk. En dosis af en dominerende allel er tilstrækkelig til at skjule eller delvis skjule forekomsten af den anden allel. Hvis en vigende egenskab skal erkendes, skal den forekomme i to doser i et

individ. For codominans gælder det at begge alleler kan erkendes når de ikke er identiske. Hvis flere individer har den samme genetiske markør, kan det være et udtryk for at de er beslægtede.

Beslægtede individer har en fælles forfader som har videregivet den fælles allel. Beslægtethed er et udtryk for dynamikken i populationen. Det ses som ændringer af den genetiske sammensætning i en population. Den genetiske sammensætning afspejler effekten af de faktorer der påvirker populationen. De faktorer som har indflydelse på den genetiske sammensætning og dermed populationsdynamikken er

1. parringsmønstre (hvem der parrer sig med hvem og får afkom)
2. antal individer i populationen over tid (populationsstørrelsen)
3. vandring (udveksling af individer mellem populationer eller genspredning)
4. mutationer (ændringer af gener)
5. **selektion** (udvælgelse af individer med bestemte alleler)
6. **hybridisering** (blanding af gener fra to arter)
7. **introgression** (overførsel af artsfremmede gener, f. eks. ved genetisk manipulation, der anvendes til at lave genetisk modificerede organismer).

**Figur 3. Sammenhæng mellem molekylære markører.** Den genetiske information overføres fra DNA til RNA, som så oversættes til et protein. Proteinet kan være et enzym som kan starte en kemisk proces.

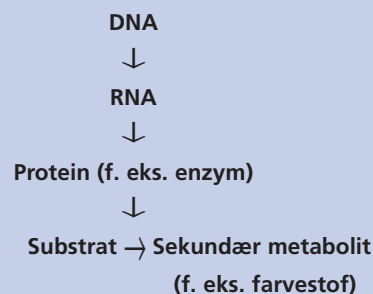
## Metoder til analyse af genetiske markører

### Morfologiske markører

Genetiske markører kan enten være morfologiske eller molekylære. **Morfologiske markører** er markører der direkte kan ses eller måles på individet ved hjælp af simple målemetoder (længde, vægt, etc.). Disse markører er ofte et resultat af flere gener. Eksempler på morfologiske markører hos pattedyr er dværgvækst, kranie-størrelse eller antal tænder. Eksemplet dværg er en diskret karakter hvorimod eksemplet kranie-størrelse er en kontinuert karakter, også kaldet en morfometrisk karakter. Eksemplet antal tænder er en meristisk karakter, det vil sige en bestemt struktur der forekommer i flere kopier i organismen. Mål med skydelære på kranier kan give værdifulde informationer om dyrenes levevilkår.

### Molekylære markører

**Molekylære markører** er molekyler som nukleinsyrer (DNA, RNA), proteiner eller sekundære metabolitter. En sekundær metabolit er en relativ simpel kemisk forbindelse som produceres under specielle forhold, f. eks. stress. Sammenhængen mellem molekylære markører er skitseret i Figur 3.

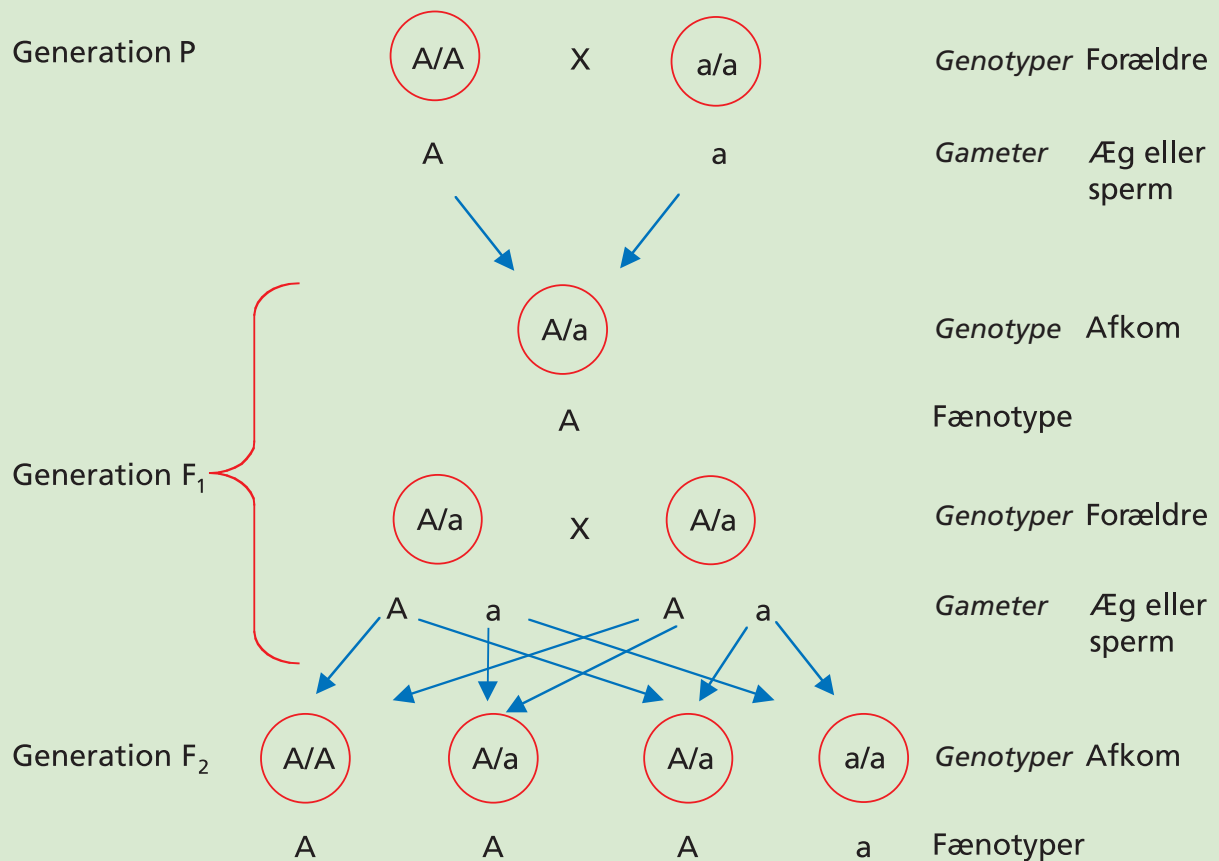


### Boks 11: Nedarvningen af et gen

Antag at et gen har to alleler, A og a. A dominerer over a, så kun to fænotyper kan erkendes i populationen, altså fænotype A og a. Ordet fænotype angiver hvorledes et individ "ser ud" med hensyn til genet.

En population der gennem flere generationer udelukkende har produceret afkom med fænotypen A, krydses med en population der ligeledes gennem flere generationer kun har produceret afkom med fænotypen a. Individuer fra de to populationer udgør parental (forældre-) generationen (P). Ud fra viden om dominansforhold er det klart at individer med fænotypen a har genotypen a/a, altså genet har to identiske alleler af typen a. Afkom-

met af parringen mellem de to fænotyper, A og a, viser sig alle at have fænotypen A. Afkommet af parringen kaldes den første filialgeneration (F<sub>1</sub>). Individuer fra F<sub>1</sub>-generationen parres indbyrdes, og afkommet, som udgør den anden filialgeneration (F<sub>2</sub>), viser sig at have to fænotyper, altså A og a, i forholdet 3:1. Resultatet er vist i figuren. Allelerne fordeles ligeligt blandt afkommet, eller sagt på en anden måde hvert afkom modtager en allel fra faderen og en fra moderen. Denne ligelige fordeling af generne fra henholdsvis far og mor blev fundet af G. J. Mendel, den klassiske genetikens grundlægger, og kaldes Mendels første lov.



Som nævnt tidligere sidder generne på kromosomerne. Kromosomerne kan betragtes som komplekse molekyler der består af nukleinsyrer og proteiner. Kromosomernes antal og organisationen af generne på dem er i vidt omfang karakteristisk for en art. Mindre ændringer i kromosomernes antal og organisation af generne fører ikke altid til dannelse af en ny art. Disse ændringer der overordnede bevarer artens genetiske materiale, kan også bruges som genetiske markører.

### *Nukleinsyrer (DNA og RNA)*

Nukleinsyrer har vist sig at være meget anvendelige som molekylære markører. DNA kan isoleres fra væv og visse blodlegemer, men også fra fæces pga. afstødte tarmceller. Desuden er det muligt at isolere DNA fra knogler, fjer, skæl og lign. Derved åbnes der mulighed for at studere det ældre materiale som er tilgængeligt på zoologiske museer.

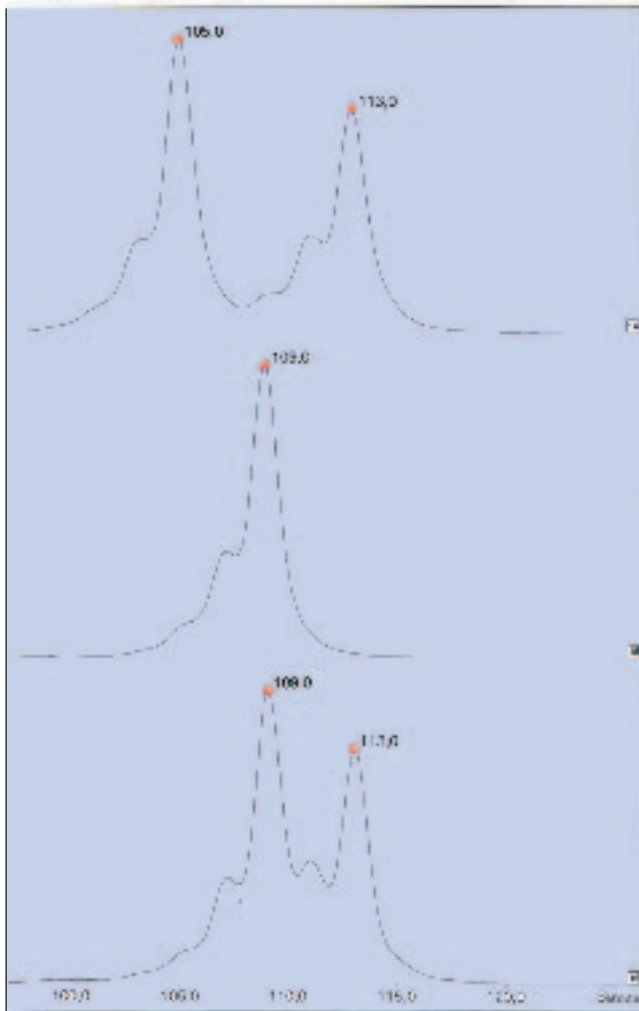
DNA er et dobbeltstrengt molekyle, opbygget af baser, sukker og fosfat. Et **nukleotid** består af en base, sukker og fosfat. Der indgår fire forskellige baser i DNA, nemlig adenin (A), cytosin (C), guanin (G) og thymin (T). De to strenge af DNA er holdt sammen med bindinger mellem A og T og mellem C og G. DNA strenge deles i kodende og ikke-kodende stykker. Rækkefølgen af baserne i et stykke kodende DNA bestemmer aminosyresammensætningen i et protein (Figur 3). Der skal tre baser til at bestemme en aminosyre. I princippet er det muligt at analysere hele nukleotid-sammensætningen i hvert individ, men i praksis er det en uoverkommelig opgave. Normalt analyseres mindre DNA-stykker (fragmenter).

DNA findes såvel i cellekernen som i visse af cellens organeller. Et organel er en mindre strukturel enhed i cellen. De organeller som er af størst interesse hos dyr, er mitokondrier som medvirker til produktionen af energirige kemiske forbindelser. DNA fra mitokondrier betegnes mtDNA hvorimod DNA fra cellekernen betegnes nDNA. mtDNA er overvejende moderens mtDNA,

der overføres til afkommet, hvorimod nDNA består af lige dele DNA fra faderen og moderen (Boks 12). Både mtDNA og nDNA kan analyseres med de metoder der er beskrevet nedenfor.

En gruppe af DNA-metodikker er baseret på anvendelsen af **restriktionsenzym**er og anvendelsen af specifikke **prober**. Et restriktionsenzym er i stand til at genkende specifikke sekvenser af baser i det dobbeltstrengede DNA og klipper DNA strengen over på de steder hvor denne sekvens findes. Dermed fås en række fragmenter af DNA som kan adskilles i et elektrisk felt. Denne proces kaldes **elektroforese**. Herefter overføres DNA til en nylonmembran hvorefter en passende probe til sættes. Proben er en DNA sekvens, specifik for det gen der skal påvises. Proben kan være mærket med et farvestof eller radioaktivitet, og den binder sig til det fragment af DNA der indeholder sekvenser svarende til proben. Dermed kan et bestemt gen påvises. Hvis der er ændringer i nukleotid-sekvensen, kan det medføre at DNA fra nogle individer ikke kan skæres med visse restriktionsenzymmer. Hermed kan man få en oversigt over variationen i det pågældende gen. Den beskrevne teknik kaldes RFLP (restriction fragment length polymorphism). Andre teknikker der benytter prober, er **DNA fingerprinting** til påvisning af **minisatellitter**.

PCR-teknikken (polymerase chain reaction), der kom frem i 1985, satte virkeligt skub i udviklingen af DNA undersøgelserne. PCR-teknik udføres ved at DNA fra en organisme isoleres. To fragmenter af DNA (**primere**) tilføjes, sammen med de fornødne baser, sukker og fosfat samt polymerase enzymet. Primerne hæfter sig på det stykke DNA som har sekvenser af baser der passer til primernes sekvenser. Det stykke DNA der er mellem primerne, bliver kopieret ved hjælp af polymerase enzymet. Enzymet sørger for at sætte baserne sammen i en rækkefølge der passer til DNA stykket. Ved at ændre på temperaturen så DNA strengene kan adskilles, kan enzymet igen lave kopi af DNA stykket. Ved at gentage processen fås en mangedobling af DNA stykket. PCR-



**Figur 4.** DNA-mikrosatellit fragmenter fra en grævlingefamilie. Øverste kurve viser hannens profil, midterste kurve viser hunnens, og den nederste viser profilen for det fælles afkom.

se er et stærkt værktøj i forbindelse med populationsdynamiske studier. Det dannede DNA kan analyseres for nukleotid-sekvensen, og variation i nukleotid-sekvensen kan anvendes som genetisk markør i populationsundersøgelser.

Valget af primere er afgørende for hvilket stykke DNA der bliver opformeret. Primere kan være specifikke og opformere en bestemt nukleotid-sekvens som så kan analyseres. Der kan også anvendes uspecifikke primere hvilket kaldes RAPD (random amplified polymorphic DNA). Mange steder i organismens genetiske materiale er der korte nukleotid-sekvenser, de såkaldte mikrosatellitter på 2-5 nukleotider, der gentages mange gange. Disse sekvenser starter og slutter med en sekvens der er karakteristisk for den pågældende mikrosatellit. Mikrosatellitter udviser ofte meget stor variation, dvs. at der findes mange alleler (Figur 4). Derfor er mikrosatellitter meget velegnede til populationsdynamiske studier.

Databaser med information om DNA-sekvenser er tilgængelige på internettet. Kendskabet til en sekvens kan i kombination med en sekventering af et mindre DNA stykke bruges til at udvikle de primere der er behov for. I princippet lyder det simpelt, men det kan godt være et ret omfattende arbejde der skal til for at udvikle en primer.

### Proteiner

Proteiner kan isoleres fra blod eller væv. De er opbygget af aminosyrer, som er molekyler, der indeholder en sur carboxylsyregruppe (-COOH) og en basisk aminogruppe (-NH<sub>2</sub>). Der findes ca. 20 forskellige aminosyrer som indgår i opbygningen af proteiner. De enkelte aminosyrer kan indgå mange gange i et proteinmolekyle. Et proteinmolekyle kan f. eks. bestå af 146 molekyler aminosyrer hvilket er fundet for den ene del af hæmoglobinmolekylet. Hæmoglobin er en bestanddel af det røde farvestof i blodet. Proteinernes egenskaber kan være mange, og de opdeles i strukturelle og funktionelle proteiner. Et

reaktionen, opformeringen af et bestemt stykke DNA, kombineret med en separation ved hjælp af elektrofore-

eksempel på et strukturelt protein er hår som bl.a. er opbygget af proteinet keratin. Et eksempel på et funktionelt protein er hæmoglobin som medvirker til transporten af ilt i organismen. Metoden til bestemmelse af proteiners opbygning er proteinsekventering hvorved aminosyresammensætningen kan bestemmes. Selvom metoden nu er automatiseret, er det et større arbejde at analysere et bestemt protein fra flere individer. En del af de funktionelle proteiner har katalytiske egenskaber. Det medfører at de kan få en kemisk reaktion til at forløbe. Denne gruppe kaldes enzymer. En anden gruppe virker i immunforsvaret idet de er antistoffer som reagerer på artsfremmede proteiner (antigener). Da proteiner på grund af deres opbygning af aminosyrer er elektrisk ladede, kan de adskilles ved hjælp af elektroforese. Enzymer er mulige at påvise efter elektroforese ved at tilføje de nødvendige kemiske stoffer (substrater og farvestoffer) for den pågældende enzym-reaktion. Der hvor enzymet er, vil reaktionen foregå og vise sig som farvede felter, også kaldet bånd (Boks 12). Enzymer der har samme katalytiske egenskab, men forskellig elektrisk ladning, kaldes isozymer. Hvis de repræsenterer alleler af det samme gen, kaldes de allozymer. Antistoffer kan påvises på lignende måde som enzymer, blot ved anvendelse af et passende antigen.

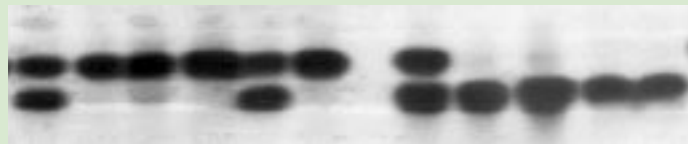
### Boks 12: Variation blandt individer analyseret for et enzym

Analyse af et enzym kan efter elektroforese vise følgende mønster hvor genotyper angiver den genetiske fortolkning

—	—	—	—	—	—	—	—	} Resultater (gel)
—	—	—	—	—	—	—	—	
1/2	1/1	2/2	1/2	1/1	1/2	2/2	1/2	Genotyper tolkning
1	2	3	4	5	6	7	8	Individ nummer

Der er analyseret 8 individer hvoraf de to (individ nr. 2 og 5) er homozygoter for allelen, betegnet med et 1 tal. Individ nr. 3 og 7 er homozygoter for allelen 2. Individerne nr. 1, 4, 6 og 8 er heterozygoter, altså begge alleler findes i de pågældende individer.

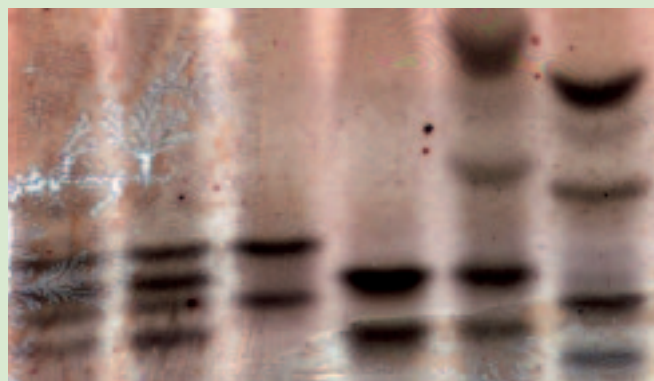
Eksempel på genetisk variation fundet i enzymet phosphoglucomutase hos karper.



Individ nr. 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11

Individ nr. 2, 3, 4 og 6 er homozygotiske for allel 1, nr. 1, 5 og 7 er heterozygoter, og nr. 8, 9, 10 og 11 er homozygotiske for allel 2.

Eksempel på genetisk variation fundet i enzymet esterase hos mink. I dette tilfælde giver hver allel anledning til to bånd i gelen. Individ nr. 1 og 2 er afkom af nr. 3 og 4. Individ nr. 5 kan være forælder til nr. 1 og 2, men ikke til individ nr. 6.



Individ nr. 1 2 3 4 5 6





Foto: FOC/Jeff Lepore

Den genetiske variation hos mink er bl.a. blevet undersøgt ved hjælp af isozymer.

### *Sekundære metabolitter*

Sekundære metabolitter kan være kemiske stoffer der frigøres under bestemte forhold. For mennesket kendes melanin som frigøres i huden under påvirkning af solens lys. Selve dannelsen af melanin kræver en omdannelse af aminosyren tyrosin, som via en række mellemtrin omdannes til dopa, som så videreomdannes til melanin, der yder en vis beskyttelse mod solens UV stråler. Et andet eksempel kan være frigørelsen af sukker hos visse insektarter under indvirkning af kulde. Insekterne undgår dermed frysning af cellerne og bliver beskyttet mod kulde. Kemiske analysemetoder, f.eks. HPLC (high performance liquid chromatography) kan benyttes til at bestemme forekomsten af et kemisk stof hos et individ.

### **Hvilket materiale og hvilke molekylære metoder kan anvendes?**

Gennem de senere år har der hersket en del debat om destruktive og ikke-destruktive metoder til indsamling af materiale der skal bruges i forbindelse med molekylære analysemetoder. Indsamlingsmetoder der beskadi-

ger individerne mindst muligt, er naturligvis at foretrække. For planters vedkommende er det ret simpelt da bladmateriale ofte er tilstrækkeligt for såvel proteinanalyser i form af isozymer som for forskellige DNA-analyser. For hvirvelløse dyr er det ofte vanskeligt at undgå de destruktive metoder. For mange hvirveldyr vil små vævsstykker (f.eks. muskeltvæv), blod og hår være tilstrækkelige for isozymanalyse eller DNA-analyse hvorved overlevelse af de undersøgte dyr sikres. Desuden har fæces, tænder og knogler vist sig at være anvendelig til DNA-analyser.

Hvilken molekylær teknik der skal anvendes, er afhængig af hvilket spørgsmål der skal belyses. De mest anvendte teknikker til populationsdynamiske undersøgelser er baseret på proteiner og på DNA. Analysemetoder inden for begge områder er under stadig udvikling. Et sammendrag af metodernes krav til materialet og følsomhed er vist i Tabel 1. Generelt er kravene til prøvernes opbevaring (i fryser og helst ved  $-70^{\circ}\text{C}$ ) og mængde for allozym- og antistof-analyser større end til prøver der skal benyttes i en DNA-undersøgelse.

### Populationsdynamiske faktorer

Som nævnt tidligere er der en række faktorer som påvirker en populations genetiske sammensætning. For det første kan det være ændring af det genetiske materiale. Dernæst kan miljømæssige faktorer som favoriserer en bestemt genotype i populationen, påvirke den genetiske sammensætning. For det tredje kan det være adfærd hos den pågældende art som kan resultere i parringer mellem individer med samme karaktertræk, og endelig kan det være udvandring til andre populationer og evt. parringer med nærtbeslægtede arter. En måde til at teste om nogle af disse faktorer har indflydelse på populationens genetiske sammensætning er at eftervise Hardy-Weinberg fordeling (Boks 13).

Såfremt der findes afvigelser fra Hardy-Weinberg fordelingen, er det værd at overveje hvilke af forudsætningerne der ikke holder. Derfor er et grundigt kendskab til dyrenes biologi nødvendigt. Kendskab til parringsad-

færd, genspredning og bestandsstørrelse vil være af stor betydning for at forstå hvorfor der er fundet afvigelser fra Hardy-Weinberg fordelingen. På den måde supplerer økologi og genetik hinanden. De bedste resultater opnås når flere genetiske markører anvendes i populationsundersøgelser.

Afvigelser fra Hardy-Weinberg fordelingen kan forekomme når der er indavl i en population (Boks 14). Effekten af indavl er at der opstår et underskud af **heterozygoter** (f. eks.  $A/a$ ), idet chancen for at et individ modtager identiske kopier af den samme allel øges. Det betyder at allelfrekvenserne bevares, men genotypesammensætningen i populationen ændres. I næste instans kan indavl føre til øget dødelighed og sygdomshyppighed da der er en øget risiko for at et individ får en skadelig allel i dobbelt dosis, altså er **homozygot** for en skadelig allel. Derved kan der ske en selektion af visse individer. Hvis de selekterede individer har en bestemt

**Tabel 1. Oversigt over krav til og følsomhed af udvalgte protein og DNA baserede metoder til bestemmelse af såvel synlige som usynlige barrierer i landskabet.**

Molekylær markør		Krav				Følsomhed
		Udstyr	Kemikalier o. lign.	Tidsforbrug	Teknisk viden	
Protein	Allozym	Moderat	Lav	Lav	Lav	Moderat
	Antistof	Moderat	Lav	Lav	Moderat	Moderat
	Sekventering	Høj	Moderat	Høj	Lav	Høj
DNA	RFLP	Moderat	Moderat	Lav	Moderat	Høj
	RAPD	Moderat	Lav	Lav	Lav	Moderat
	Minisatellitter	Høj	Moderat	Moderat	Moderat	Høj
	Mikrosatellitter	Høj	Moderat	Moderat	Høj	Høj
	Sekventering	Høj	Høj	Høj	Høj	Høj

### Boks 13: Hardy-Weinberg fordelingen

Antag at et gen har to alleler A og a i en population. De to alleler forekommer med samme hyppighed blandt hunner og hanner. Hyppigheden af A er p, og hyppigheden af a er q. Under forudsætning af

1. at individer er diploide, dvs. at kromosomerne forekommer i par
2. at populationen ikke har overlappende generationer
3. at den pågældende egenskab nedarves i følge de mendelske love (se boks 11)
4. at der er tilfældig parring
5. at populationsstørrelsen er uendelig stor
6. at mutation kan negligeres
7. at genspredning ikke forekommer
8. at selektion ikke forekommer

så gælder det at genotyper A/A, A/a og a/a vil forekomme i forholdet  $p^2$ ,  $2pq$  og  $q^2$ . Det er illustreret i nedenstående tabel.

Gameter	Han	A	a
Hun	Hyppighed	p	q
A	p	$p^2$	pq
a	q	pq	$q^2$

Når genotypefordelingen i en population er i overensstemmelse med hyppighederne  $p^2$ ,  $2pq$  og  $q^2$ , hvor p og q er allelfrekvenser, så siges populationen at opfylde Hardy-Weinberg fordelingen. Hvis  $p^2$ ,  $2pq$  og  $q^2$  forekommer gennem flere generationer, så opfylder populationen Hardy-Weinberg ligevægten.

Hvis  $p = 0,8$  og  $q = 0,2$ , så er fordelingen af genotyperne i populationen 0,64, 0,32 og 0,04 ifølge nedenstående tabel.

Gameter	Han	A	a
Hun	Hyppighed	0,8	0,2
A	0,8	0,64	0,16
a	0,2	0,16	0,04

genotype, vil det føre til en ændring i allelfrekvenserne og reduktion af den genetiske variation i populationen.

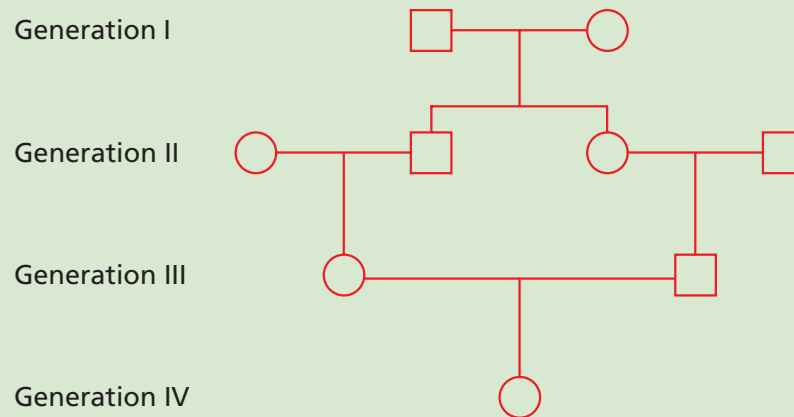
Afvigelser fra Hardy-Weinberg fordelingen kan også forekomme når den effektive populationsstørrelse er lille. Det kan fremkomme ved at en meget stor population splittes i en række mindre populationer, f. eks. ved opførelsen af større vejanlæg. Ved den effektive populationsstørrelse forstås den del af populationen som parrer sig indbyrdes og producerer afkom. Som oftest er den effektive populationsstørrelse mindre end den faktisk forekommende. Ligesom ved indavl bevares allelfrekvenserne, men genotypefordelingen ændres idet der opstår et underskud af heterozygoter, set over alle de små populationer. For de enkelte små populationer kan det betyde at nogle alleler mistes, og at den genetiske variation i den lille lokale population dermed reduceres. Dette fænomen kaldes tilfældig genetisk drift.

Betydningen af populationsstørrelsen for den genetiske variation kan ses af Figur 5 hvor den genetiske variation er målt som andelen af populationen der er heterozygoter. Figuren viser at en øget population giver en øget genetisk variation i populationen.

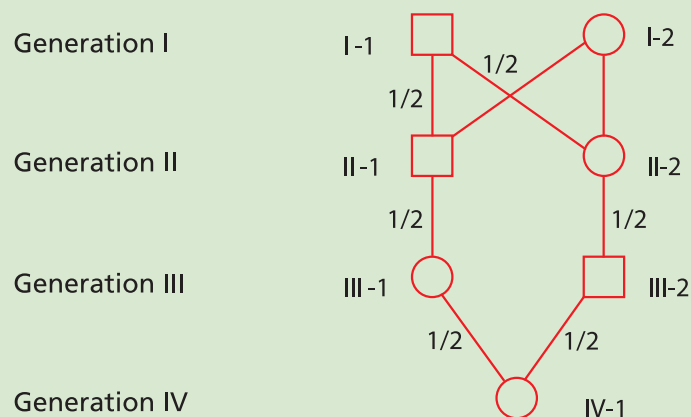
Hybridisering og introgression er to faktorer som medvirker til at forøge den genetiske variation i en po-

**Boks 14: Sådan opstår indavl**

O er hunner og □ er hanner. Individuer på samme linje tilhører samme generation, og generationer skrives med romertal. Individuerne i en generation nummereres fra venstre mod højre. Eksemplet illustrerer en fætter-kusine parring i generation III.



Et fætter-kusine ægteskab vil øge muligheden for at individet i den fjerde generation modtager to identiske kopier af den samme allel. Faderen og moderen i generation I har hver et gen med to alleler. Sandsynligheden for at faderen afgiver en bestemt allel til henholdsvis søn og datter i generation II er  $1/2 \times 1/2$ . Sandsynligheden for at individerne i generation II afgiver samme allel til individerne i generation III er ligeledes  $1/2 \times 1/2$ , og sandsynligheden for at individet i generation IV modtager den samme allel  $1/2 \times 1/2$ , jvf. nedenstående figur, i alt  $1/2 \times 1/2 \times 1/2 \times 1/2 \times 1/2 \times 1/2$ . Da både far og mor har to alleler hver, er sandsynligheden for at IV-1 får to identiske kopier af en allel  $4 \times 1/2 \times 1/2 \times 1/2 \times 1/2 \times 1/2 \times 1/2$  eller ca. 6%. 6% lyder måske ikke af så meget, men det skal sammenholdes med at ca. 30% af generne er defekte. Normalt volder det ingen problemer da generne findes i to doser, og dermed skjules de defekte gener. Men indavlen øger risikoen for at individet får et defekt gen i dobbelt dosis.

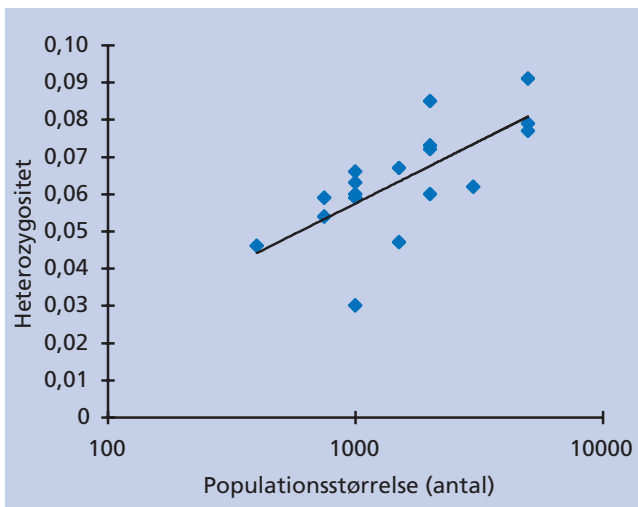


pulation. I det øjeblik der tales om hybridisering, bliver definitionen på en art af afgørende betydning. Der findes adskillige definitioner på hvad en art er. Blandt genetikere anvendes ofte definitionen: en art er en gruppe af individer der kan producere avlsdygtigt afkom gennem flere generationer. Når ordet hund bliver nævnt, er de fleste mennesker klar over hvad det betyder. Så for det meste er arten hund entydigt bestemt. Under pres kan hunden *Canis familiaris* parre sig med både ulv *Canis lupus* og sjakal *Canis aureus*, og i begge tilfælde er afkommet levedygtigt og frugtbar. Det skal påpeges at de tre nævnte arter tilhører samme slægt og er relativt nært beslægtede inden for slægten. Konsekvensen af dannelsen af en hybrid er at det genetiske materiale fra to arter (benævnt X og Y) blandes i et individ. Ved at parre hybrid (XY) med en af forældre-arterne (f. eks. X) kan en overførsel af gener fra en art (Y) til en anden (X) finde sted, fænomenet kaldes introgression.

Såfremt mutationer, såvel spontane som fremtvungne, finder sted, vil det naturligvis medføre en ændring i allelfrekvens og i genotypefordeling. Mutationer anses for at forekomme med meget lav hyppighed. Sandsyn-

ligheden for en mutation i et bestemt gen er ofte 1 ud af 100.000. I forbindelse med undersøgelser af populationsdynamik negligeres mutationer som regel. Det skal dog påpeges at mutation er med til at skabe genetisk variation og i det lange løb er vigtig for evolutionen.

Selektion påvirker også allelfrekvens og genotypefordeling. Selektion medfører at en eller flere genotyper forekommer med en lavere hyppighed end forventet. Ændringer i miljøet kan betyde at visse genotyper bliver favoriseret. Regnorme *Lumbricus rubellus* i et forurenede område blev indsamlet i forbindelse med et EU-projekt. En gang om året gennem tre år blev der foretaget indsamlinger fra fire fastlagte steder i området. Et enzym, esterase, blev undersøgt, og det viste sig at genotypefordelingen på en af lokaliteterne overvejende bestod af heterozygoter. Genotypefordelingerne fra de øvrige lokaliteter indeholdt både heterozygoter og homozygoter. Et forsøg med at anbringe regnorm fra forskellige lokaliteter i jord fra de fire steder gennem en måned viste at regnorme anbragt i jord fra den særlige lokalitet ikke producerede levedygtigt afkom selvom de også tidligere havde levet i den jord. En mulig forklaring er at der sker



Figur 5. Populationsstørrelsens betydning for den genetiske variation hos fugleedderkop. Den genetiske variation er målt som den forventede heterozygositet (den procentdel af populationen som forventes at være heterozygoter) som funktion af den faktisk forekommende populationsstørrelse.



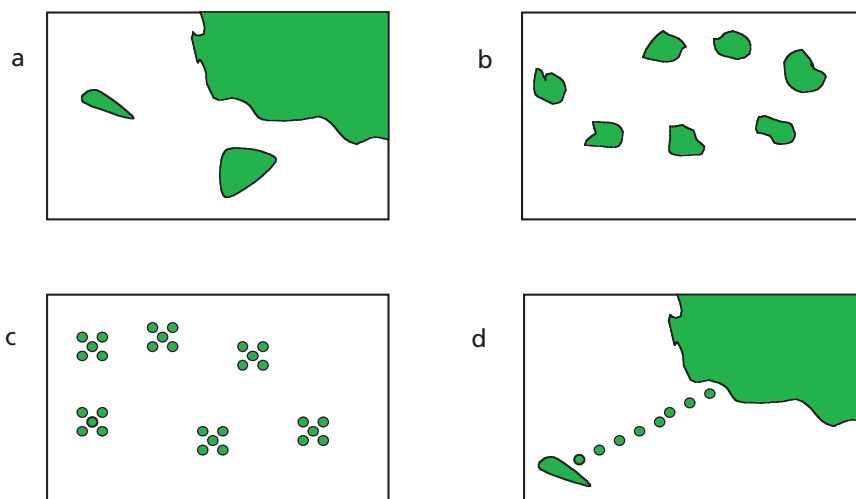
Foto: BIOFOTO/Lars Gejl

En nøjere undersøgelse af de genetiske forhold hos kronvildt i Nordjylland viser at der er flyttet dyr fra Jægersborg Dyrehave nord for København og hertil.

en indvandring af regnorme fra andre områder, men at kun heterozygoterne kan overleve i den særlige jord.

Endnu en faktor som medfører ændring af allelfrekvenser og dermed genotypfordelingen, er genspredning. Genspredning er et resultat af vandring af individer mellem populationer og kan være af vital betydning for overlevelsen af en population. Det gælder især når populationsstørrelsen er nået til et kritisk niveau hvor den genetiske variation er så lav at det er vanskeligt for individerne at tilpasse sig ændringer i miljøet. Endvide-

re kan vandring være vigtig for at mindske effekten af indavl. Et særligt tilfælde er menneskeskabt **migration** hvor f. eks. dyr flyttes fra et område til et andet. I forbindelse med en undersøgelse af genetisk variation hos kronvildt (*Cervus elaphus*) var det overraskende resultat at kronvildt fra Nordjylland var meget nært beslægtet med vildt fra Jægersborg Dyrehave. Adskillige enzymer blev analyseret, men kun fire udviste genetisk variation. I det ene af de fire enzymer hvor der var variation, forekom der en sjælden allel som kun blev fundet i to af



Figur 6. Populationers fordeling i et landskab, a) illustrerer et hovedområde med tilhørende øer (mindre populationer), b) en række øer (populationer) af ca. samme størrelse, c) en struktur af mindre populationer klumpet fordelt og d) en 'trædestensmodel' som kan føre til kolonisering af de fjerntliggende øer. Øer kan både optræde som øer i vand, men kan også opfattes som isolerede områder i landskabet, som enkeltstående træer eller et vandhul på en mark.

elleve bestande, nemlig bestanden fra Nordjylland og fra Jægersborg Dyrehave. En nøjere undersøgelse af historien omkring kronvildt i Nordjylland viste at der var blevet flyttet dyr fra Jægersborg Dyrehave til Nordjylland via andre dyrehaver.

Spredning af gener fører over i en diskussion af populationernes fordeling i et landskab. Eksempler er vist i Figur 6, og beregning af genspredning er vist i Boks 15. Hvis den ene population (fastlandspopulationen) er meget stor som illustreret i Figur 6a og 6b, vil der afhængigt af artens vandringssevne kunne spredes individer til øerne. Da populationsstørrelsen på øerne er betragtelig mindre end på fastlandet, vil øernes populationer have mindre genetisk variation end fastlandets. Den største ø på Figur 6d vil sandsynligvis have mindre genetisk variation end en tilsvarende ø-population på Figur 6a hvis spredningen skal foregå via de mange små øer.

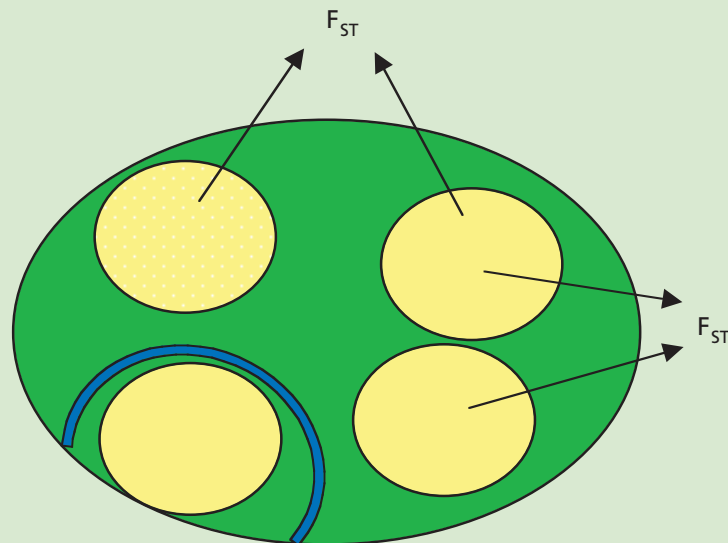
Mulighed for vandringer mellem 'øer' (populationer) i landskabet kan være af vital betydning for spredning af individer til egnede områder hvor de kan overleve. For små populationer er det også væsentligt at der sker

en indvandring, så genetisk drift og indavl kan reduceres, og sandsynligheden for langtidsoverlevelse af populationen dermed øges. Spredning af gener og mutation åbner mulighed for at øge den genetiske variation i små populationer hvorimod indavl, genetisk drift og selektion reducerer den genetiske variation. Genspredningen kan være afgørende for at en population opnår en tilstrækkelig variation, så den kan overleve over en længere tidsperiode i et dynamisk miljø hvor de forskellige miljøfaktorer ændres over tid. Genspredning er således væsentlig for at en population er større end eller lig med den minimale størrelse for en levedygtig population, også forkortet MVP (minimum viable population). Ved MVP forstås det antal individer der får afkom, altså MVP er den mindste størrelse som den effektive populationsstørrelse kan have for at populationen er bæredygtig.

Sammenfattende kan det siges at genetiske markører i kombination med populationsgenetiske modeller er et særdeles nyttigt redskab for erkendelsen af barrierer i landskabet.

### Boks 15: Beregning af genspredning

Figuren illustrerer en population (den grønne oval) af dyr som er opdelt i delpopulationer (de gule ova-ler). Den grønne oval er vor opfattelse af populationen mens de gule ova-ler er de populationer der findes i virkeligheden. Den blå cirkelbue illustrerer et vandløb, en synlig barriere for dyrene. Afhængig af deres evne til at spredes vil der vandre dyr fra den ene delpopulation til den anden. Forskellen mellem den genetiske sammensætning af delpopulationer betegnes som  $F_{ST}$ .  $F_{ST}$  kan beregnes ud fra kendskabet til fordelingen af genetiske markører i de enkelte delpopulationer. Jo højere  $F_{ST}$ , jo færre individer vil der udveksles mellem delpopulationerne. Når  $F_{ST}$  er nul, så er der ingen klar opdeling i delpopulationer, når  $F_{ST}$  er 1, så sker der ingen udveksling mellem delpopulationerne. En barriere som et vandløb vil øge den genetiske forskel mellem delpopulationerne, altså  $F_{ST}$  vil øges.



Modellen blev udviklet for et gen med to alleler, men er senere blevet videreudviklet til mange gener med mange alleler.

Under forudsætning af at de undersøgte gener er neutrale, så kan genspredningen pr. generation  $N_e m$  mellem delpopulationerne tilnærmet bestemmes som

$$N_e m \approx \frac{1}{4} \left( \frac{1}{F_{ST}} - 1 \right)$$

hvor  $N_e$  er den effektive populationsstørrelse og  $m$  fraktionen af den effektive populationsstørrelse der udveksles pr. generation, altså genspredningsraten.

Metoden har bl. a. været brugt til at belyse at bladbillen, *Gastrophysa polygoni*, spredes i landskabet til trods for dens begrænsede evne til at tilbagelægge længere strækninger (mindre end nogle få hundrede meter), og til trods for at den ikke er set flyvende.

Det bør pointeres at metoden er under heftig debat blandt populationsgenetikere for tiden.





## Sammenfatning

Mennesket har igennem mange århundreder ændret det danske landskab. Dette fremstår i dag som et mosaikagtigt kulturlandskab bestående af mange forskellige fragmenter af oprindelig natur omgivet af opdyrket land. De mest synlige menneskeskabte barrierer i landskabet er veje og jernbaner, som kan være mere eller mindre effektive hindringer for spredning af plante- og dyrepopulationer. Andre barrierer som vandløb og søer samt hav- og fjordområder er i stor udstrækning skabt af naturen selv. De zoologiske museers indsamling og dokumentation i det 19. og 20. århundrede viser sig nu at være af overordentlig stor betydning. Og med nye metoder kan det give os en viden som for bare nogle få årtier siden blev betragtet som umulig at opnå.

**Paradoksalt nok fremmer udviklingen af veje og jernbaner kontaktmulighederne for mennesker samtidig med at den reducerer spredningsmulighederne for planter og dyr.**

Paradoksalt nok fremmer udviklingen af veje og jernbaner kontaktmulighederne for mennesker samtidig med at den reducerer spredningsmulighederne for planter og dyr. Nye genetiske metoder giver nye muligheder for at få svar på biologiske problemstillinger som nok har været kendte, men ikke belyst tilstrækkeligt. En grundlæggende viden om dyrenes indvandring er også nødvendig når man skal forklare fordelingen af arter og de genetiske forhold i Danmark i dag. Samtidig er Danmark placeret som den nordligste del af det europæiske kontinent, og for nogle arters vedkommende vil der være tale om en naturlig klimatisk nordgrænse. Men også flytning, udsætning og udslip af arter har indflydelse på arternes forekomst, fordeling og genetiske forhold.

Et synligt billede af barriererne i landskabet er de trafikdræbte dyr på vejene. Indsamler man data over antallet og fordelingen af trafikdræbte dyr, fås også et tydeligt billede af de barrierer i landskabet som vejene giver anledning til. Sandsynligheden for at små dyr bliver dræbt i trafikken kan beskrives i simple modeller. Nogle arter undgår helt vejene da de er næsten uoverstigelige barrierer. Umiddelbart kan disse 'naturlige' grænser synes positive, idet dyrene så ikke risikerer at blive trafikdræbt, men i stedet isoleres dyrene på hver deres side af vejen. Eksempler på de genetiske konsekvenser af det er belyst ved populationsgenetiske undersøgelser af et stort antal indsamlede oddere, grævlinger og ræve. Studier af en dansk fugleedderkop, en sommerfugleart og markmus giver også eksempler på barrierer i landskabet, men her er der tale om barrierer som havområder og større skove.

En korridor defineres normalt som en bevægelsesvej. Men for dyrene er begrebet mere nuanceret. For nogle arter vil en korridor virke fremmende for bevægelses- og spredningsmønstret, for andre vil korridoren være en barriere. Et bredt vandløb kan være en korridor for en odder, men det er en barriere for en muldvarp. Korridorer kan fungere både som spredningsvej, men også som

levested og for nogle arter endog som et 'filter' på artens spredning. Korridorer der kan benyttes af alle organismer, eksisterer ikke. Men det er en kendsgerning at læhegn, vandløb og vandløbsnære arealer anvendes som sprednings- og bevægelsesveje af egern, flagermus, odder og ilder. Menneskeskabte korridorer, som faunapassager, anvendes af pattedyr som rådyr, ræv, grævling, odder, mår, mink/ilder, lækat og flagermus.

Barriererne i landskabet favoriserer de arter som er gode til at forcere barrierer og til at sprede sig i øvrigt. Spredningsafstanden er i stor udstrækning relateret til dyrets størrelse. De store rovdyr og hjortedyr kan sprede sig op til flere hundrede kilometer, mens små pattedyr bortset fra flagermus generelt spreder sig en km eller kortere i hele deres livscyklus. Tilsvarende størrelsesordener gælder for padder og krybdyr.

Anvendelsen af genetiske metoder som supplement til de økologiske undersøgelser er stærkt stigende i disse år. Genetiske markører er specielt egnet til påvisning af den effektive populationsstørrelse og spredning af gener og dermed spredningsevnen for en art. Kendskab til disse parametre har stor betydning når naturgenopretningsprojekter eller større tekniske anlæg påbegyndes. De resultater der er opnået, har i betragtelig grad øget vores forståelse af populationsdynamikken, og der kan ikke opfordres nok til at denne indsamling af nutidigt materiale fortsætter.

**Kronedyr krydser her en vej en tidlig morgen nær Oksbøl i det sydvestlige Jylland. Præcist hvor mange individer der skal krydse vejen for at sikre en tilstrækkelig genetisk variation på begge sider af vejen kendes ikke i dag.**



## Ordliste

---

**Allel:** en af flere mulige former for et gen

**Biotop:** et område defineret på grundlag af de planter og dyr der lever i området

**DNA fingerprinting:** en teknik til påvisning af f.eks. minisatelliter

**Effektiv populationsstørrelse:** det antal individer i en population der får levedygtigt afkom

**Elektroforese:** adskillelse af molekyler i et elektrisk felt på basis af deres elektriske ladning og masse

**Fauna:** gruppe af dyr der er karakteristisk for et bestemt område

**Fragmentering:** opdeling i mindre dele, f. eks. opdeling af et landskab i forskellige habitater

**Gen:** en enhed der nedarves fra forældre til afkom

**Genetisk drift:** en populationsdynamisk faktor som kan medføre fiksering af en allel i en population og dermed tab af øvrigt forekommende alleler

**Genetisk markør:** en erkendbar egenskab hos et individ, som nedarves fra forældre til afkom

**Habitat:** et område hvor en organisme lever

**Heterozygot:** et individ der har to forskellige alleler for et givet gen

**Homozygot:** et individ der har to ens alleler for et givet gen

**Hybridisering:** en proces der fører til dannelse af et individ som har en ligelig blanding af gener fra to arter, f.eks. muldyr som er resultatet af en parring mellem en hest og et æsel

**Introgression:** overførsel af artsfremmede gener

**Mikrosatellit:** nukleotid-sekvens på 2-5 baser, der gentages mange gange

**Migration:** vandring fra et område til et andet

**Minisatellit:** nukleotid-sekvens på 500-20.000 baser, som består af gentagne sekvenser der kan være 5-30 baser lange

**Molekylær markør:** en egenskab hos et individ der resulterer i et molekyle, der kan erkendes ved hjælp af en eller anden analysemetode

**Morfologisk markør:** en egenskab hos et individ der resulterer i et ydre kendetegn

**Mutation:** ændring af det genetiske materiale

**Niche:** et afgrænset område som opfylder de krav som en given organisme stiller for at overleve og reproducere

**Nukleotid:** en byggesten i DNA, der består af en kvælstofholdig base (adenin, guanin, cytosin, thymin eller uracil), en sukkerart og en fosfatgruppe

**Population:** en afgrænset samling af individer af en given art

**Populationsdynamik:** ændring af en populations sammensætning over tid og rum

**Primer:** en kort nukleotid-sekvens, f. eks. 10 baser lange

**Probe:** nukleotid-sekvens ca. 25 baser lange, der er mærket med f. eks. radioaktivitet

**Restriktionsenzym:** enzym der kan genkende korte sekvenser af nukleotider i DNA

**Selektion:** favorisering af en bestemt egenskab i en population

**Territorium:** et dyrs aktivitetsområde

**Årsdøgntrafik:** den gennemsnitlige trafik pr. døgn beregnet over et helt år

## Litteratur

- Bennett, A.F. (1999): **Linkages in the Landscape – The Role of Corridors and Connectivity in Wildlife conservation.** – IUCN International Union for Conservation of nature and Natural Resources. Gland, Switzerland. 254 sider.
- Bijlsma, R., Van de Vliet, M., Pertoldi, C., Van Apeldoorn, R.C. and Van de Zande, L. (2001): **Microsatellite primers from the Eurasian badger, *Meles meles*.** – Molecular Ecology 9: 2215-2216.
- Hammershøj, M. & Madsen, A.B. (1998): **Fragmentering og korridorer i landskabet – en litteraturudredning.** Danmarks Miljøundersøgelser. 112 s. – Faglig rapport fra DMU, nr. 232.
- Edenhamn, P., Ekendahl, A., Lönn, M. og Pamilo, P. (1999): **Spridningsförmåga hos svenska växter och djur.** – Naturvårdsverket Förlag, Stockholm. 213 sider.
- Hels, T. and Buchwald, E. (2001): **The effect of road kills on amphibian populations.** – Biological Conservation 99 (3): 331-340.
- Jensen, B., (1973): **Movements of the Red fox *Vulpes vulpes* in Denmark. Investigated by Marking and Recovery.** – Danish Review of Game Biology 8(3): 1-20.
- Keseler, M. H. (1999): **Nordmarkmus *Microtus agrestis* i fragmenterede skovhabitater.** – Specialeafhandling fra Århus Universitet. 55 sider.
- Madsen, A.B. (1996): **Otter *Lutra lutra* mortality in relation to traffic and experiences with newly established fauna passages at existing road bridges.** – LUTRA 39: 76-91.
- Madsen, A.B., Fyhn, H.W. & Prang, A. (1998): **Trafikdræbte dyr i landskabsøkologisk planlægning og forskning.** – Danmarks Miljøundersøgelser. 42 s. – Faglig rapport fra DMU, nr. 228.
- Madsen, A.B., Strandgaard, H. & Prang, A. (2002): **Factors causing traffic killing of roe deer *Capreolus capreolus* in Denmark.** – Wildlife Biology.
- Madsen, A.B. (1994): **Faunapassager i forbindelse med større vejanlæg – en vejledning.** – Folder udgivet af Miljø- og Energiministeriet, Danmarks Miljøundersøgelser og Skov- og Naturstyrelsen. 16 sider.
- Madsen, A.B. (1998): **Faunapassager i forbindelse med mindre vejanlæg – en vejledning.** – Folder udgivet af Danmarks Naturfredningsforening og Danmarks Miljøundersøgelser. 16 sider.
- Mucci, N, Pertoldi, C., Madsen, A.B., Loeschcke, V. & Randi, E. (1999): **Extremely low mitochondrial DNA control-region sequence variation in the otter *Lutra lutra* population of Denmark.** – Hereditas 130: 331 – 336.
- Nunney, L. & Campbell, K.A. (1993): **Assessing Minimum Viable Population size: Demography meets population genetics.** – TREE 8(7): 234-239.
- Parker, P.G., Snow, A.A., Schug, M.D., Booton, G.C. & Fuerst, P.A. (1998): **What molecules can tell us about populations: Choosing and using a molecular marker.** – Ecology 79: 361-382.
- Pedersen, A. Aa & Loeschcke, V. (2001): **Conservation genetics of peripheral populations of the mygalomorph spider *Atypus affinis* (Atypidae) in northern Europe.** – Molecular Ecology 10: 1133-1143.

- Pertoldi, C., Loeschcke, V., Madsen, A.B. & Randi, E. (1997): **Developmental stability in the Eurasian otter (*Lutra lutra*) in Denmark.** – *Annales Zoologici Fennici* 34: 187-196.
- Pertoldi, C., Madsen, A.B., Randi, E., Braun, A. & Volker Loeschcke (1998): **Variation of skull morphology of Eurasian otters (*Lutra lutra*) in Denmark and Germany.** – *Annales Zoologici Fennici* 35: 87-94.
- Pertoldi, C., Loeschcke, V., Braun, A., Madsen, A.B. & Randi, E. (2000): **Craniometrical variability and developmental stability. Two useful tools for assessing the population viability of Eurasian otter (*Lutra lutra*) populations in Europe.** – *Biological Journal of the Linnean Society* 70: 309-323.
- Pertoldi, C., Loeschcke, V., Madsen, A.B. & Randi, E. (2000): **Allozyme variation in the Eurasian badger (*Meles meles*) in Denmark.** – *Journal of Zoology* 252: 544-547.
- Pertoldi, C., Hansen, M. M., Loeschcke, V., Madsen, A.B, Jacobsen, L. & Baagøe H. (2001): **Genetic consequences of population decline in European otter (*Lutra lutra*): an assessment of microsatellite DNA variation in Danish otters from 1883 to 1993.** – *Proceedings of the Royal Society of London B.* 268: 1-7.
- Pertoldi, C., Loeschcke, V., Madsen, A.B., Randi, E. & Mucci, M. (2001): **Effects of habitat fragmentation on the Eurasian badger *Meles meles* subpopulations in Denmark.** – *Hystrix (Italian Journal of Mammalogy)* 8 (1-2): 9-15.
- Siegismund, H. R. (1993): **Naturbevaring og genetik.** – Nordisk Ministerråd 1993:6. 104 sider.
- Simonsen V. (1976): **Electrophoretic studies on the blood proteins of domestic dogs and other Canidae.** – *Hereditas* 82: 7-18.
- Simonsen V. (1982): **Electrophoretic variation in large mammals. II. The red fox, *Vulpes vulpes*, the stoat, *Mustela erminea*, the weasel, *Mustela nivalis*, the pole cat, *Mustela putorius*, the pine marten, *Martes martes*, the beech marten, *Martes foina*, and the badger, *Meles meles*.** – *Hereditas* 96: 299-305.
- Simonsen V., Elmegaard N., Kjær C. & Overgaard Nielsen B. (1999): **Gene flow among populations of the leafbeetle species *Gastrophysa polygona* and *Lochmaea suturalis* in Denmark (Coleoptera: Chrysomelidae).** – *Entomologia Generalis* 23: 271-279.
- Strandgaard H. & Simonsen V. (1993): **Genetic differentiation in populations of red deer, *Cervus elaphus* L., in Denmark.** – *Hereditas* 119: 171-177.

## Danmarks Miljøundersøgelser

---

Danmarks Miljøundersøgelser – DMU – er en forskningsinstitution i Miljøministeriet. DMU's opgaver omfatter forskning, overvågning og faglig rådgivning inden for natur og miljø.

### Danmarks Miljøundersøgelser

Postboks 358  
Frederiksborgvej 399  
4000 Roskilde  
Tel: 46 30 12 00  
Fax: 46 30 11 14

### Direktion

Personale- og Økonomisekretariat  
Afdeling for Systemanalyse  
Afdeling for Atmosfærisk Miljø  
Afdeling for Marin Økologi  
Afdeling for Miljøkemi og Mikrobiologi  
Afdeling for Arktisk Miljø  
Projektchef for kvalitets- og analyseområdet

---

### Danmarks Miljøundersøgelser

Postboks 314  
Vejlsovej 25  
8600 Silkeborg  
Tel: 89 20 14 00  
Fax: 89 20 14 14

Afdeling for Terrestrisk Økologi  
Afdeling for Ferskvandsøkologi  
Overvågningssektionen  
Projektchef for det akvatiske område

---

### Danmarks Miljøundersøgelser

Grenåvej 12, Kalø  
8410 Rønne  
Tel: 89 20 17 00  
Fax: 89 20 15 14

Afdeling for Landskabsøkologi  
Afdeling for Kystzoneøkologi

---

### Publikationer:

DMU udgiver temarapporter, faglige rapporter, arbejdsrapporter, tekniske anvisninger, årsberetninger samt et kvartalsvis nyhedsbrev, DMUnyt. En database med DMU's aktuelle forsknings- og udviklingsprojekter er tilgængeligt på: [www.dmu.dk](http://www.dmu.dk)

I årsberetningen findes en oversigt over årets publikationer. Årsberetning og DMUnyt kan ses på DMU's hjemmeside eller fås gratis ved henvendelse på telefon 46 30 12 00.

## Tidligere TEMA-rapporter fra DMU

- 21/1998: Skov og skovvandløb**  
Nikolai Friberg, 32 sider, Kr. 40,-
- 22/1998: Hvordan står det til med naturen?**  
Michael Stoltze, 76 sider, Kr. 100,-
- 23/1998: Gensplejsede planter**  
Christian Damgaard m.fl., 40 sider, Kr. 60,-
- 24/1999: Danske søer og deres restaurering**  
Martin Søndergaard m.fl., 36 sider, Kr. 50,-
- 25/1999: Tropisk diversitet**  
– skov og mennesker i Ecuador  
Flemming Skov m.fl., 48 sider, Kr. 60,-
- 26/1999: Bekæmpelsesmidler**  
– anvendelse og spredning i miljøet  
Betty Bügel Mogensen m.fl., 64 sider,  
Kr. 80,-
- 27/1999: Giftige alger og algeopblomstringer**  
Hanne Kaas m.fl., 64 sider, Kr. 80,-
- 28/1999: Dyreplankton i danske farvande**  
Torkel Gissel Nielsen m.fl., 64 sider, Kr. 80,-
- 29/1999: Hvor kommet luftforureningen fra?**  
Jytte Illerup m.fl., 32 sider, Kr. 40,-
- 30/1999: Bundmaling til skibe – et miljøproblem**  
Signe Foverskov m.fl., 48 sider, Kr. 60,-
- 31/2000: CO<sub>2</sub> – Hvorfra, hvorfor, hvor meget?**  
Jes Fenger, 40 sider, Kr. 40,-
- 32/2000: Risiko og usikkerhed – miljø og fødevarer**  
Hans Løkke, 52 sider, Kr. 50,-
- 33/2000: De gode, de onde  
og de grusomme bakterier**  
Bjarne Munk Hansen m.fl., 60 sider, Kr. 60,-
- 34/2000: Planter i vandløb – fortid, nutid og fremtid**  
Annette Baatrup-Pedersen, 36 sider, Kr. 40,-
- 35/2000: Fugle i Tøndermarsken**  
– bestandsudvikling og landbrug  
Lars Maltha Rasmussen m.fl., 52 sider,  
Kr. 50,-
- 36/2000: Modeller i miljøkemien**  
– hvad kan de bruges til?  
Patrik Fauser m.fl., 40 sider, Kr. 40,-
- 37/2000: Borte med blæsten?**  
**Modeller til vurdering af luftforurening**  
Jørgen Brandt m.fl., 56 sider, Kr. 50,-
- 38/2000: Minedrift og miljø i Grønland**  
Poul Johansen m.fl., 56 sider, Kr. 50,-
- 39/2001: Rådyret – fra fåtallig til almindelig**  
Carsten Riis Olesen m.fl., 60 sider, Kr. 50,-

De enkelte hæfter i serien "TEMA-rapport fra DMU" beskriver resultaterne af DMU's forskning inden for et afgrænset område. Rapporterne er skrevet på letforståeligt dansk og henvender sig til alle, der er interesseret i miljø og natur. Serien er udformet så den kan bruges i undervisningen i folkeskolens ældste klasser og i gymnasiet.



## Barrierer i landskabet – Betyder de noget for de vilde dyr?

Aksel Bo Madsen, Vibeke Simonsen, Cino Pertoldi & Volker Loeschcke

Danmarks Miljøundersøgelser

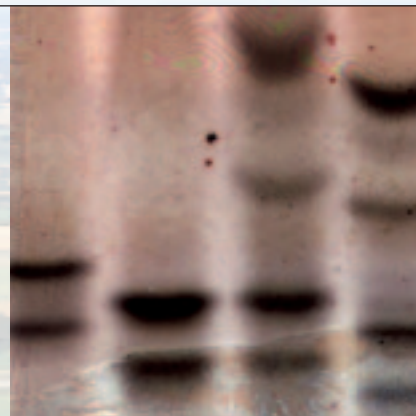
Miljøministeriet



Mennesket har igennem mange århundreder ændret det danske landskab. Dette fremstår i dag som et mosaikagtigt kulturlandskab bestående af mange forskellige fragmenter af oprindelig natur omgivet af opdyrket land. De mest synlige menneskeskabte barrierer i landskabet er veje og jernbaner, som kan være mere eller mindre effektive hindringer for spredning af plante- og dyrepopulationer. Andre barrierer, som vandløb og søer samt hav- og fjordområder, er i stor udstrækning skabt af naturen selv.

Et synligt billede af barriererne i landskabet er de trafikdræbte dyr på vejene. Nogle arter undgår helt vejene da de er næsten uoverstigelige barrierer. Umiddelbart kan disse 'naturlige' grænser synes positive, idet dyrene så ikke risikerer at blive trafikdræbt, men i stedet isoleres dyrene på hver deres side af vejen.

Formålet med TEMA-rapporten har været at give et indblik i fragmenteringens konsekvenser for specielt de landlevende dyrearter, baseret på såvel de nyeste DNA-teknikker samt mere traditionelle biologiske og genetiske analysemetoder.



ISBN 87-7772-662-6 ISSN 0909-8704