



Förändringar i floran kring Utö i Skärgårdshavets södra havsband

Sofia Pettersen

Pro gradu-avhandling i miljö-och marinbiologi

Handledare: Mikael von Numers, lektor i miljöbiologi

Fakulteten för naturvetenskaper och teknik

Åbo Akademi

2023

Åbo Akademi, Miljö- och marinbiologi

Sofia Pettersen, 2023

Förändringar i floran kring Utö i Skärgårdshavets södra havsband

Pro gradu-avhandling, 57 s.

Abstrakt

Skärgården i sydvästra Finland är en unik och mosaikartad marin miljö som består av allt från karga exponerat belägna klippor och holmar med artfattig vegetation till holmar och öar av det artrikaste och mångsidigaste slaget. Människan och hennes husdjur har starkt omformat landskapet i Skärgårdshavet under många århundraden. I området kring Utö i det yttersta havsbandet är de större huvudöarna starkt påverkade av människan och hennes boskap medan mindre perifera och isolerade holmar och skär befinner sig i ett orört naturtillstånd. Under den tid som förflutit sedan de tidigare botaniska inventeringarna av Ole Eklund under 1920- och 1930-talen har betydande förändringar skett i markanvändningen i området. Även klimatet, isförhållandena och havets eutrofieringsgrad har förändrats. I den här pro Gradu-avhandlingen återinventerades kärlväxtfloran på 22 holmar och skär kring Utö och Jurmo i Skärgårdshavets yttersta södra havsband. Syftet med avhandlingen var att undersöka hur vegetationen har förändrats över tid sedan Eklunds inventering och tolka förändringarna utgående från artindikatorvärden och artegenskaper. Också andra miljövariablers effekter på artsammansättningen och floristiska gradienter undersöktes. Resultaten visar att artsammansättningen har förändrats och homogeniserats under de 90–100 år som förflutit sedan Eklunds inventering. Totala antalet arter och artobservationer har ökat anmärkningsvärt. Artsammansättningen har ändrat till följd av förändrad kulturpåverkan och förändrade miljöförhållanden. Det finns samband mellan artmångfald, area och strandlinjens längd, men artsammansättningen är ytterligare starkt beroende av holmarnas egenskaper så som habitat, substrat och topografi.

Nyckelord: DCA (Detrended correspondence analysis), Antropogena effekter, Ellenbergs indikatorvärden, floristisk gradient, skärgård, homogenitet, art-area förhållande.

Åbo Akademi University, Environmental and Marine Biology

Sofia Pettersen, 2023

Changes in the flora around Utö island in the southern Archipelago sea

M.Sc. Thesis, 57 pp.

Abstract (in English)

The archipelago in southwestern Finland is a unique and mosaic marine environment that consists of everything from barren exposed rocks and skerries with sparse vegetation to islets and islands of the most species-rich and diverse kind. Man and his livestock have reshaped the landscape of the Archipelago Sea over many centuries. In the area around Utö in the outermost archipelago, the larger main islands are strongly influenced by man and his livestock, while smaller isolated islets and skerries are in an untouched natural state. In the time that has passed since the latest botanical inventories done by Ole Eklund in the 1920s and 1930s, changes in landuse have taken place in the area. The climate, ice conditions and the degree of eutrophication of the Baltic Sea have also changed. In this thesis, the flora of 22 Islands and skerries around Utö and Jurmo in the southern Archipelago Sea were resurveyed. The purpose of this thesis was to investigate how the vegetation has changed over time since Eklund's inventory and to interpret the changes based on species indicator values and species characteristics. The effects of other environmental variables on species composition and floristic gradients were also investigated. The results showed that the species composition has changed and homogenized during the 90–100 years that have passed since Eklund's botanical inventory. The total number of species and species observations has increased remarkably. The species composition has changed as a result of changed cultural influences and changed environmental conditions. There is a relationship between species diversity, area and the length of the shoreline, but the species composition is further dependent on island characteristics such as habitat, substrate and topography.

Keywords: DCA (*Detrended correspondence analysis*), Anthropogenic impacts, Ellenberg-values, floristic gradient, archipelago, homogeneity, species–area relationship.

Innehållsförteckning

1. Introduktion.....	1
1.1. Bakgrund.....	1
1.1.1. Befolkning och näringsstruktur.....	2
1.1.1.1. Utö.....	2
1.1.1.2. Jurmo.....	7
1.1.2. Klimat och övriga faktorer.....	8
1.1.3. Tidigare studier.....	9
1.2. Målsättningar, frågeställningar och hypoteser.....	10
2. Material och metoder.....	12
2.1. Beskrivning av studieområdet.....	12
2.2. Fältarbete och insamling av artuppgifter.....	13
2.3. Indikatorvärden.....	15
2.4. Bearbetning av fältdata.....	15
2.5. Analyser.....	17
2.5.1. Statistisk analys.....	17
2.5.2. DCA.....	19
3. Resultat.....	20
3.1. Artsammansättning och artantal.....	21
3.2. Förhållandet mellan artantal och area.....	22
3.3. Förhållande mellan antal strandarter och strandlinjens längd.....	23
3.4. DCA.....	25
3.4.1. DCA-analys på Eklunds artuppgifter.....	25
3.4.2. DCA-analys på nya artuppgifter.....	27
3.4.3. DCA-analys av de gamla och de nya artuppgifterna sammanslagna.....	30
3.5. Ellenbergs indikatorvärden.....	31
3.6. Faktorer som inverkar på sannolikheten för förekomst av stort förändrade arter.....	34
3.7. Övriga artgenskaper.....	35
3.7.1. Livslängd.....	35
3.7.2. Spridningsvektorer.....	36
4. Diskussion.....	38
4.1. Grunduppgifter.....	38
4.2. Växtsamhället har homogeniserats.....	38

4.2.1.	Holmarnas egenskaper påverkar växtsamhället	39
4.3.	Mänsklig påverkan och dess effekt på artsammansättning	42
4.3.1.	Förändringar i spridningsvektorer	45
4.4.	Effekten av area och strandlinjens längd på holmarnas artsammansättning	46
4.4.1.	Area	46
4.4.2.	Strandlinjens längd	46
4.5.	Miljöförhållanden formar artsammansättningen	47
4.5.1.	Temperatur	47
4.5.2.	Havsis	48
4.5.3.	Salt	48
4.5.4.	Fukt	49
4.5.5.	Kontinentalitet	49
4.5.6.	Eutrofiering och atmosfäriskt kvävenedfall	50
4.6.	Prediktorer som förklarar sannolikheten för förändrade förekomster hos arter	51
4.7.	Invasiva arter har blivit vanligare	51
4.7.1.	Arter införda av Ryssland	55
4.8.	Möjliga felkällor	55
5.	Konklusioner	56
	Tillkännagivande	57
	Litteraturförteckning	58

1. Introduktion

1.1. Bakgrund

Holmarna och skären kring Utö (59°46.840 N, 21°22.130 E) i södra Skärgårdshavet har trots deras avlägsna läge dokumenterade uppgifter om floran som sträcker sig 90 – 100 år tillbaka i tiden. Området undersöktes under 1920- och 1930-talet av Ole Eklund som sammanställde detaljerade artlistor över samtliga kärlväxter på holmarna och skären. Uppgifterna är ursprungligen publicerade i Eklund (1958), men finns idag också tillgängliga i ett GIS (geografiskt informationssystem).

Människan har starkt omformat landskapet i Skärgårdshavet under många århundraden. Främst har jordbruk och boskap påverkat vegetationen på större bebodda holmar, men även de mer avlägsna holmarna har påverkats av fritt betande boskap som transporterats till dem (Korvenpää et al., 2003; von Numers och Korvenpää 2007: och referenser i dessa). Traditionella jordbruksmetoder upprätthåller artmångfalden genom att behålla landskap öppna och genom att förbättra frötransporten (Poschlod et al. 1998).

I området kring Utö och Jurmo, som ligger ca 13 km från varandra, är i synnerhet de större huvudöarna starkt påverkade av mänsklig verksamhet och boskap, men det finns även holmar som på grund av sitt isolerade läge i förhållande till huvudöarna befinner sig i ett närmare orört naturtillstånd. Holmarnas vegetation har påverkats av både boskapsskötsel och jordbruk. Hö skars och bärgades på de stora holmarna, men även på avlägsna öar och boskap transporterades från holme till holme för att beta fritt på somrarna och sent in på hösten (Eklund, 1938; Hannus, 2010; Öhman, 2014).

Skärgårdens näringsliv och befolkningsstruktur har genomgått stora förändringar under 1900-talet och den mänskliga inverkan på landskapet har minskat. Den fasta bosättningen på huvudöarna Utö och Jurmo har minskat sedan 1960-talet till följd av stora samhällsförändringar som har lett till att den traditionella agrikulturella användningen av landskapen avtagit.

En naturlig succession av vegetationen har skett i området till följd av att den traditionella markanvändningen så gott som helt har försvunnit. Förändringarna har lett till stark tillväxt av bland annat buskar och träd såsom klibbal (*Alnus glutinosa*)

och glasbjörk (*Betula pubescens*), vilka tidigare varit sällsynta på de öppna och kala landskapen (bland annat Lappalainen, 2004). På Utös huvudöar finns idag varken boskap eller jordbruk kvar som formar landskapet. I samband med naturvårdsprojekt upprätthålls betet på Jurmo idag av högländsboskap för att vårda naturlandskapet.

I slutet av 1900-talet har även statlig militär- och lotsverksamhet dragit sig tillbaka från Utö och bidragit till kraftigare avbefolkning (Lappalainen 2004, Öhman 2014). Idag är det endast få bosatta invånare på Utö och Jurmo året runt, men antalet besökare växer exponentiellt under sommaren. Speciellt Utö, men också delvis Jurmo, har förvandlats från ett tjänstemannasamhälle till en turistort där mänsklig påverkan på holmarna upprätthålls av ökad turism, fågelskådning, sommargäster och diverse verksamhet som drivs på ön (Lappalainen 2004, Öhman 2014, egen erfarenhet och personliga diskussioner med lokalbefolkning).

1.1.1. Befolkning och näringsstruktur

1.1.1.1. Utö

Utö och de större huvudöarna har utnyttjats för säsongfiske och jakt sedan medeltiden, men dessa typiska skärgårdsnäringsformer har i huvudsak varit binäreringar under de senaste århundradena (Öhman 1993). Ända in på 1900-talet har säsongfiskare gjort fiskefärder till skären kring Utö, speciellt Enskär (Utös norra udde), Pattsjär och Alunskär där det fanns ett antal fiskestugor och ”oppdrätter”, dvs. röjda områden på stranden där båtar drogs upp. Idag står endast en fiskestuga kvar på Alunskär (Figur 1).



Figur 1. Fiskestuga på Alunskär.

Före det fanns fast bosättning på Utö idkades fårbete och anspråkslös höslåtter av Jurmobor på bland annat Enskär och Pattsjär (Öhman, 2014; Andersson, 2018; Zilliacus, 1975, se Figur 3). Gräsväxten blev dock störd och nertrampad av fiskeaktiviteterna i området, vilket gjorde att man inte hade någon nytta av den. Till slut blev Österäng den enda ängen med betydelse på Utö (Öhman 2014). På ängen planterades potatis och grönsaker, samt bärgades hö. Storskaligt jordbruk har inte förekommit på Utö eftersom det inte funnits någon brukbar jord (Öhman, 1993). År 1937 var det en Utöbo som försökte så säd på Österäng, men försöket blev ettårigt eftersom arbetsmödan förblev större än nyttan. Potatisland har även funnits på Ormskär.

På Utö har man haft husdjur, såsom kor, får och getter redan på 1700-talet (Öhman 1993). Från gamla uppgifter utgår det att i alla fall Ormskär, Enskär och Pattsjär givit bete åt ett antal kreatur. Får betade på Utö och de närmaste skären mellan vilka de ofta förflyttades. Korna fördes på bete endast till de närmaste stora holmarna. Intensivt bete förhindrade växtlighetens naturliga utveckling på de kala holmarna och skären. (personlig kommunikation med lokal befolkning, Lappalainen 2004). Boskapen fick röra sig fritt på Utö, men efter storskiftet 1936 hade varje hemman ett eget avgränsat område för både höslåtter och betesslåtter. Antalet kor ökade kraftigt i början av 1900-talet och som mest lär det ha funnits 23 kor på Utö. Brist på foder gjorde arbetet med djuren mer krävande på de karga skären. Under tiden som militären var etablerad på

Utö fanns där även hästar och stallet fanns på Enskär. På 1950-talet började utöborna göra sig av med sina kreatur till följd av att kommunikationerna till fastlandet blev alltmer regelbundna och importen av livsmedel blev lättare och billigare (Öhman 1993).

Utöbor har genom tiderna varit aktiva bärplockare på Utö och de omgivande holmarna. I äldre tider har man plockat smultron (*Fragaria vesca*), hjortron (*Rubus chamaemorus*) och hallon (*Rubus idaeus*), men senare också tranbär (*Vaccinium oxycoccos*) och odon (*Vaccinium uliginosum*). Utös första ask (*Fraxinus excelsior*) har planterats på ön år 1890, vartefter den mest troligt har bidragit till artens spridning till de andra holmarna (kommunikation med lokalbefolkning). Glasbjörkskogen (*Betula pubescens*) som finns på Ormskär är också planterad. Andra trädslag som hämtats till ön och spridit sig är tall (*Pinus sylvestris*), ek (*Quercus robur*), klibbal (*A. glutinosa*) och asp (*Populus tremula*).

Till skillnad från ett skärgårdssamhälle som försörjde sig på jordbruk och boskapsskötsel har Utö varit ett statligt tjänstemannasamhälle. Lotsverksamhet och belägenhet vid skärgårdens viktigaste farled gav upphov till fast bosättning på Utö på 1740-talet (Öhman, 1993; 2014). År 1886 kom de första invånarna till Bokulla, norr om Utö när där grundades en station för ledfyrvaktare på farleden Utö-Lohm (Öhman, 2014 och personlig kommunikation, Zilliacus 1975). Levnadsförhållandena på Bokulla var mycket enkla och krävande. Tre familjer delade på ett hus, varje familj hade med sig en ko, hö köptes från Korpo eller Nagu och ved hämtades från Nötö. År 1923 drogs stationen på Bokulla in och människorna flyttade därifrån.

Inför första världskriget etablerade sig den ryska militären på Utö och ön befästes kraftigt och förändrade både byn och miljön radikalt (Öhman, 1993). Vanliga befolkningen evakuerades medan många byggnader i Utö by, olika fästningsverk och byns kullerstensgata uppfördes under kriget. Järnvägsräls avsedd för bland annat ammunitionstransport ledde från ”Stora bron” (Utös huvudbrygga i hamnen nedanför byn) till kanoner och revs först på 1960-talet. Eklund (1918, 1958) uppger att det i Utös flora finns arter som sannolikt är införda under den ryska tiden. Sådana arter är bland annat sötväppling (*Melilotus albus*), stillfrö (*Descurainia Sophia*), paddfot (*Asperugo procumbens*) och åkersprägel (*spergula arvensis*). Järnvägsrälsen har sannolikt bidragit till spridningen av arterna på Utö. Den ryska militären försvann från

ön redan 1918, men den finska militärverksamheten drog sig tillbaka från ön först år 2005. Den mångfacetterade försvarsmaktsverksamheten syns fortfarande i Utös bybild och på de andra större holmarna. Inför vinterkriget pågick befästningsarbete förutom på Enskär och Kesnäs (område på Utö), också på Ormskär och Bokulla. Bevakningsstationer uppfördes bland annat på Ulvingen, sydöst om Utö (Figur 2). Kanoner fanns även på Pattsjär. Under krigstiderna har Utö fort deltagit i ett antal krigshandlingar, men dessa sägs inte ha inverkat på omgivningen. Kanonställningar, bunkrar och annan befästningsstruktur finns fortfarande kvar på holmarna, men har delvis rivits, förnyats eller upprätthållits längs med åren (Figur 2). På 1970- och 1980-talet uppfördes kasernbyggnader, radhus och andra bostadsbyggnader av Försvarsmakten på Enskär för att upprätthålla intensifierad verksamhet. Byggnaderna finns ännu kvar och har renoverats om till hotellbyggnader.

Utö har förvandlats från ett tjänstemannasamhälle till en turistort där mänsklig påverkan på holmarna upprätthålls av ökad turism, fågelskådning, sommargäster och diverse verksamhet som drivs på ön (Öhman, 2014, egen erfarenhet och personliga diskussioner med lokalbefolkning). Av de holmar och skär som inventerades är huvudön Utö den enda fast bosatta holmen och den sydligaste året om bebodda ön i den finska skärgården.

a)



b)



c)



Figur 2. Gammal befästningsstruktur på a) Bokulla, b) Utö, Kesnäs. och c) Ormskär.

1.1.1.2. *Jurmo*

Cirka 13 km nordost om Utö ligger Jurmo (59°49.63 N, 21°35.10 E) som är den sista stora utposten mellan Östersjön och Skärgårdshavet med fast bosättning sedan 1200-talet (Andersson, 2018). Ända fram till slutet av 1800-talet tillhörde Jurmo och Utö samma by och därför delar dessa öar en gemensam historia vad gäller sjöfart och lotsverksamhet (Öhman, 2014; Andersson, 2018). Den första befolkningen på Utö kom ursprungligen från Jurmo.

Jurmo var ett gammalt jakt- och fiskesamhälle med naturhushållning där handel med byarna på grannholmarna och fastlandet har varit i en viktig position. Fem kilometer sydväst om Jurmo ligger Klovaskär (se Figur 3) som länge varit ett av många fiskelägen i området och en plats för allskytte på 1930- och 1950-talen (Andersson, 2018). Här har tidigare funnits ett hus, men det togs ner i början av 1940-talet och flyttades. På 1950-talet lades en fiskefyr upp på Klovaskär för att stöda fisket.

Ön har en gång i tiden varit skoglös, fylld med djävulsåkrar och ljunghedar (Pimenoff, 1984; Zilliacus, 1975). Växtligheten präglas av det lokala klimatet och på de låglänta områdena sköljer vågsvall bort all fruktbar jord (Lappalainen, 2004). I Jurmoby finns några små åkrar och en större äng där jordbruket varit begränsat till potatis och foderhö (Zilliacus, 1975; Andersson, personlig kommunikation). Höslätter har idkats även på Estrevlarna, Ömsarstenen, och Skalmören (Andersson, personlig kommunikation, se Figur 3). Boskap, i huvudsak får och kor, har det funnits på ön sedan medeltiden. Boskapsskötsel har endast varit ett komplement till fisket och jakten (Andersson, personlig kommunikation). På Killingharu har man någon gång i tiden haft getter, men tidpunkten är oklar (Andersson, personlig kommunikation).

Tallskogen på ön är planterad på 1930- och 1940-talet (Jurmo landskapsplan 2019, kommunikation med lokalbefolkning), men då bete har avtagit har skogen spridit sig. Jurmoborna brukade bränna hed för att skapa bättre betesmarker åt boskapen men traditionen slutade på 1930-talet då avfolkningen av Jurmo satt i gång (Forststyrelsen, naturvård-Life projekt; Andersson, personlig kommunikation). Betet upphörde i stort sett på 1970-talet till följd av att Jurmo avfolkats. De sista korna slaktades år 1994. Därefter har endast får några islandshästar och en mindre flock alpäckor betat på Jurmo i kortare perioder.

Jurmo har också påverkats av militärverksamhet. Den ryska kejsarliga östersjöflottan anlade en flygstation på Jurmo i början av första världskriget och byggde en stor hangar för åtta sjöflygplan, världens första flygbas i det yttersta havsbandet (Pimenoff, 1984).

På Jurmo har det också skett en del samhällsförändringar. Mänsklig påverkan upprätthålls idag av ökande turism och fågelskådning, sommargäster och lokalbefolkning. Fiskarsamhället i det yttersta havsbandet är borta. Forststyrelsen återupptog traditionen av hedbränning på 2000-talet, vilket har skett i olika omgångar inom projektet Naturvård-Life. Avsikten med bränningen och skötselarbetena är att återskapa Jurmos fina heddar med sin unika flora. I en del av de restaurerade områdena har skötseln fortsatt genom att låta höglandsboskap beta i områdena under somrarna. De första korna kom till ön år 2002. De rör sig fritt på Jurmo och simmar bland annat över till Ömsarstenen intill Västerrevet (Estrevlarna) i sydvästra ändan av ön (personlig kommunikation, egen erfarenhet).

1.1.2. Klimat och övriga faktorer

Under de senaste 90 – 100 år som förflutit sedan de tidigare botaniska inventeringarna har betydande förändringar (utöver direkt mänsklig påverkan) skett i området. Till dessa kan räknas klimatförändringar, förändringar i isförhållanden och eutfrieringsgraden både på land och i havet. Det finska meteorologiska institutet påbörjade meteorologiska observationer på Utös atmosfär- och havsforskningsstation år 1881, marina observationer år 1900 och atmosfäriska gas- och aerosolmätningar år 1980 (Meteorologiska institutet). Uppgifter om förändringar i ovannämnda förhållanden finns alltså idag väl dokumenterade.

Eftersom en stor del av holmarna i området befinner sig i naturtillstånd kan förändringar i artsammansättning bero på naturligt artutbyte (turnover), samt naturlig extinktion och kolonisering (t.ex. Hannus och von Numers, 2010). Traditionell markanvändning har genom tiderna påverkat florans fröspridning (Poschlod et al., 1998). Då bete och fröspridning med boskap minskat, har fröspridning med vind, vatten och fåglar idag en mycket större betydelse för artrikedomen i avlägsna områden (Hannus och von Numers 2010). Landskapet kring Utö och Jurmo är känt som en

viktig rastplats för flyttfåglar på våren och hösten (Öhman, 2014). Fåglarnas migration kan därför bidra starkt till artutbytet och fröspridningen.

Uppföljningar av växtsamhällen kan ge information om förändringar i artsammansättningen över tid och om hur arter reagerar på olika miljöförändringar (Wiegmann och Waller, 2006), såsom varmare klimat, isfria vintrar, och kraftigare eutrofiering av havet. Genom att använda växter och vegetationssamhällen som bioindikatorer kan man detektera förändringar i miljön. Bioindikatorer kan utpekas genom att utnyttja artindikatorvärden, såsom arters ljus- eller kvävepreferens, och artegenskaper ”traits”, såsom livslängd och spridningsvektor (Diekmann, 2003).

Den här avhandlingen ger kunskap om ytterskärgårdens ekologiska värde och hur både fysiska och kemiska miljöförändringar påverkar den biologiska mångfalden även i de mest avlägsna och maritima områdena. Sådan information är värdefull med tanke på möjligt behov av nya naturskyddsområden. En uppdatering av tidigare inventeringsarbeten är viktig för att uppfölja förändringar i förekomsten av bland annat invasiva, sällsynta och utrotningshotade arter. Återinventeringar är också av stor vikt för att förstå hurdan effekt ett förändrat klimat och ökad eutrofiering har på artsammansättningen.

1.1.3. Tidigare studier

Arbetet kommer att fungera som en uppföljning på botanisten Ole Eklunds inventeringsarbete under 1920- och 1930-talen i samma område (Eklund, 1958). Den del av skärgården som kommer att studeras här har knappt studerats sedan Eklund, men liknande studier som utnyttjar huvudsakligen Eklunds inventeringsdata har genomförts tidigare i Skärgårdshavet (se t.ex. von Numers och Korvenpää 2007, von Numers 2011 (strandväxter) och von Numers 2017 – 2019 (övriga arter)). I dessa har förändringarna i flora över tid studerats genom att jämföra de historiska artlistorna från 1920- och 1940-talen med nya artlistor sammanställda under senare år. Syftet har varit att identifiera orsakerna till förändringarna i artsammansättningen i skärgårdsfloran. En liknande studie genomfördes av Hannus och von Numers (2010) under åren 2005–2007 där de undersökte hur artrikedomen och vegetationsmönster hade förändrats på en grupp öar i Skärgårdshavet under en 58 års period till följd av förändrad

markanvändning och eutrofiering. I undersökningen upprepades en inventering gjord av Skult (1960) åren 1947–1949. Resultaten visade att artrikedomen hade minskat på de större undersökta öarna till följd av överväxt, och ökat på de mindre till följd av mer näringsrika stränder.

Studier inom forskningsområdet har tidigare också fokuserat på att identifiera ekologiska gradienter på basis av artsammansättningen på holmarna (von Numers och van der Maarel, 1998; Korvenpää et al., 2003). Faktorer såsom area och mänsklig påverkan har tidigare påvisats ha stark inverkan på artsammansättning och arters utbredningsmönster i skärgården. Artrikedomen har också påvisats gynnas av habitatdiversitet (Hannus och von Numers, 2008).

1.2. Målsättningar, frågeställningar och hypoteser

Skärgården i sydvästra Finland är en unik och mosaikartad marin miljö som består av allt från karga exponerat belägna klippor och holmar med artfattig vegetation till holmar och öar av det artrikaste och mångsidigaste slaget. Dessa holmar och skär påverkas av både klimat och fysisk störning från vågor och vind, men det har också lång historia av kulturpåverkan från lokal befolkning (Hannus och von Numers, 2010; Öhman, 1993; 2014, Pimenoff 1984, Zilliacus 1975). Till följd av minskat bete från boskap och minskat utnyttjande av landområden har överväxt eventuellt förändrat artsammansättningen från betestoleranta arter till icke-toleranta. Ljustoleranta arter kan ha blivit ersatta av skuggtoleranta arter till följd av ökad tillväxt av träd och buskar. Arter införda från Ryssland, förväntas förekomma kring Utö från den tid då huvudöarna fungerade som militärbas inför första världskriget. Nya främmande och invasiva arter, såsom vresrosen (*Rosa rugosa*) förväntas påträffas. Invasiva arter är ofta tåliga och erövrar nya biotoper och tränger bort inhemska arter. På grund av ökad eutrofiering av Östersjön kan näringstillförsel från havet, men också kväverik nederbörd från luften, bidra till mer näringsrika miljöer som gynnar växtligheten (Bonsdorff et al., 1997; Schöpp et al., 2003).

Syftet med den här avhandlingen är att analysera förändringen i artsammansättningen av kärlväxter över tid genom att inventera vegetationen på ett antal öar, holmar och skär omkring Utö och Jurmo i Skärgårdshavets yttersta havsband och jämföra dessa

nya artuppgifter med tidigare artuppgifter. Jag kommer att undersöka hur vegetationen på holmarna har förändrats och tolka förändringarna utgående från artindikatorvärden och artegenskaper (traits). På basis av mina forskningsfrågor vill jag utforska hur artsammansättningen har förändrats till följd av förändrad markanvändning och ökad eutrofiering. Förändringar i artantal som beror på landhöjning (förändrad landareal) kommer också att undersökas.

Forskningsfrågor:

1. Har artantalet och artsammansättningen förändrats under den tid som förflutit mellan de två inventeringarna?
2. Har artantalet förändrats till följd av landhöjning? Hurdant är sambandet mellan artrikedom och areal (species-area relationship) på holmarna i området?
3. Vilket är sambandet mellan artsamhället och holmarnas egenskaper (yta, topografi, geologi)?
4. Har uttrycket av vissa artegenskaper (t.ex. kvävepreferens) ökat jämfört med tidigare artuppgifter?
5. Har uttrycket av vissa artegenskaper (t.ex. ljuspreferens) minskat jämfört med tidigare artuppgifter?
6. Har antalet arter med specifik spridningsvektor (boskap/fåglar) förändrats i området?

Mina hypoteser är följande:

- 1) Artsammansättningen har ändrat till följd av förändrad kulturpåverkan, förändrade miljöförhållanden såsom klimat, isförhållanden, atmosfäriskt kvävenedfall och ökad eutrofiering.
- 2) Artantalet har ökat till följd av ökande tillgänglig yta som möjliggjorts av pågående landhöjning. Denna ökning kommer att vara märkbar på de flacka holmarna och skären medan effekten kommer att vara försumbar på holmar med branta stränder.

- 3) Växtsamhället skiljer sig beroende på vilka egenskaper (yta, topografi, geologi) holmarna har. Till exempel har det påvisats av Eklund (1958) att kalkrika berggrunder har en annorlunda artsammansättning än kalkfattiga.

2. Material och metoder

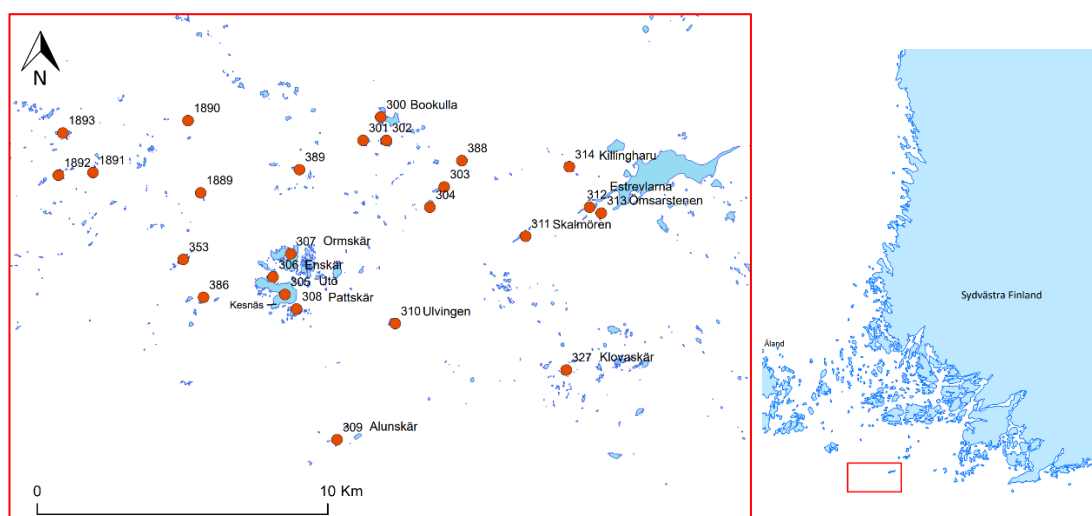
2.1. Beskrivning av studieområdet

Studieområdet befinner sig i Skärgårdshavets yttersta havsband i sydvästra Finland i norra Östersjön (Figur 3). Skärgårdshavet mellan Åland och fasta Finland är en unik marin miljö som består av tusentals öar, klippor och skär som till följd av den postglaciala landhöjningen långsamt stigit upp ur havet efter att den senaste istiden tog slut för 12 000 år sedan. Landhöjningen i området är ungefär 4–5 mm/ år (Kakkuri, 1987), vilket orsakar att skärgårdslandskapet konstant förändras. Utö är relativt liten och av en mycket oregelbunden form. Ön är omringad av en hel mängd större och mindre kobbar och skär, var av Ormskär är störst. Utö (305) bestod för ca 200 år sedan av tre separata öar men de forna sunden är idag låglänt mark. Den nordliga udden, Enskär (306), är den sista delen som vuxit fast i Utö. Eklund (1919) skriver i sina anteckningar att sundet var i stort sett borta redan på hans tid. Havsklimatet har starkt omformat hela öns natur och har karakteristiska drag då ön till största delen uppfylls av berg och anhopningar av avrundade stenar. Jurmo har skapats av inlandsis och havsvågor, och utgör den yttersta utlöparen av Salpausselkä III som stigit ur havet efter istiden (Lappalainen, 2004). Moränformationen slingrar långt mot sydväst och försvinner sedan ner i havet där den fortsätter som ett undervattensrev mot Utö vartefter den försvinner ut i Östersjön.

Området uppvisar en mångsidig geodiversitet med en blandning av uråldriga berg och unga istidsformationer (Lappalainen, 2004). Området är relativt platt, de högsta öarna i området har en maximal höjd på 17 m över havsytan. Berggrunden består för det mesta av gnejs och granit (Anon, 1989). Sorterade avlagringar av morän, rullsten, grus och sand utgör de dominerande stenmaterialen på flera av holmarna och skären och visar spår av urgamla strandlinjer. Kalkrikt material finns utspritt genom skärgården och spelar en betydande roll för Skärgårdshavets floristiska gradientstruktur (v.

Numers och van der Maarel, 1998; Lappalainen, 2004). Kalk kan kompensera arters andra ståndortskrav (Eklund, 1958).

Skärgårdshavet tillhör den hemiboreala zonen (Ahti et al., 1968) och miljöförhållandena är maritima (Anon, 1989). Brist på jord, kraftig vind- och vågexponering formar växtligheten (v. Numers och van der Maarel, 1998; Lappalainen, 2004). Vintrarna är varierande och havet är oftast istäckt enbart korta perioder då ismassor pressas upp över stränderna och slipar dem (Lappalainen, 2004; Laakso, 2018). Den tidiga delen av växtsäsongen har ändå drag av ett kontinentalt klimat med liten nederbörd och hög solbestrålning jämfört med fastlandet (Anon, 1989; Lappalainen, 2004). Liksom resten av Östersjön påverkas området inte av tidvatten, utan fluktuationer i vattennivån orsakas av vindar och atmosfäriska tryckgradienter (v. Numers och van der Maarel, 1998). Salthalten i den här delen av Östersjön är kring 6 ‰ (Laakso et al., 2018).



Figur 3. Studieområdet i Sydvästra Finland. De 22 besökta lokalerna är markerade med rött. Lokaler som nämnts i introduktionen är namngivna på figuren. Numreringen följer Eklund (1958).

2.2. Fältarbete och insamling av artuppgifter

Återinventeringen av kärllväxter genomfördes under sommaren 2022 i juli och augusti på 22 holmar och skär (Figur 3). Inventeringen skedde med liknade metoder som användes av Ole Eklund under 1920- och 1930-talen. Vid fältarbetet användes en för

detta ändamål utarbetad artblankett och samtliga kärlväxtarter noterades. Även nyetablerade arter antecknades. På varje lokal inventerades växtligheten systematiskt för att senare jämföras med originalartlistan sammanställd av Eklund under 1920- och 1930-talen. Inventeringen inleddes med en grundlig genomgång av strandlinjen, varefter arbetet successivt fortskred inåt. På en del holmar var enrisen så tät och igenvuxna att man måste gå runt dem. Artbestämning gjordes huvudsakligen i fält, men svårbestämda arter insamlades och pressades för att senare artbestämmas. I samband med inventeringen antecknades fältdata såsom väderförhållanden och tidsanvändning för inventeringen för kommande bruk.

Arbetet var starkt beroende av yttre omständigheter, speciellt väderförhållanden, och enskild lokal besöktes enligt möjlighet. Exkursionerna gjordes med en liten motorbåt och beroende på storlek och distans till enskild lokal från Utö (forskningsbas för arbetet), inventerades 1–3 lokaler per dag. Från de 25 holmar som ursprungligen skulle besökas, utelämnades tre holmar (nr. 1891, 1892 och 1893, se Figur 3) på grund av olämpliga väderförhållanden och långt avstånd från Utö. De flesta lokalerna utgör enskilda skär i sin helhet. Estrevlarna (312) i västra ändan av Jurmo har under 2000-talet vuxit samman med Jurmo och avgränsades på lämpligt ställe. Exakta koordinater för lokalerna och avgränsade områden på de större öarna (främst Utö och Jurmo) fås från en färdig databas.

Under inventeringen påträffades svårt torkade arter som inte längre kunde artbestämmas och dessa lämnades bort. Detta har att göra med den sena tidpunkten för inventeringen på några av skären. I något fall åtskiljes inte arterna havssäv (*Bolboschoenus maritimus*) och blåsäv (*Schoenoplectus tabernaemontani*) från varandra och därför lämnades *B. maritimus* bort från de logaritmiska regressionsanalyserna.

Eftersom studieområdet tillhör Skärgårdshavets nationalpark följdes begränsningar angående landstigning och vistelse, speciellt under fåglars häckningstid, vilket orsakade att vissa lokaler kunde besökas först i augusti (Forststyrelsen, 2018). En del av de lokaler som besöktes var ägda av lokalbefolkningen i området vilket också beaktades under arbetets gång. Det enda områdena som inte inventerades var Västra udden och Kattrumpan på Utö, eftersom områdena idag ägs av Försvarsmakten och tillträde på områdena är förbjudet. Det är mycket möjligt att Eklund har inventerat

dessa områden eftersom rörelsefriheten på dem varit begränsad endast sedan 1980-talet (Öhman 2014).

2.3. Indikatorvärden

De enskilda arterna har ett indikatorvärde som indikerar artens preferens för kväve, ljus, pH, fuktighet, temperatur, kontinentalitet och kalk. Dessa indikatorvärden har fastställts av Ellenberg (1991) och skalan löper från 1 till 9 (i fråga om fukt 1 till 12). Likaså finns det indikatorvärden för arters kulturberoende och relation till kalk utarbetade för lokala förhållanden av MvN utgående från Eklund (1958). Dessa indikatorvärden gör det möjligt att jämföra ökande och minskande arter i fråga om artegenskaper. För alla arter som det finns ett Ellenbergvärde för är det även möjligt att räkna ut medelindikatorvärden för enskilda holmars växtsamhällen så att de historiska medelvärdena kan jämföras med de nya. Förutom dessa jämförs de historiska och de nya växtsamhällena också i fråga om andra artegenskaper såsom livslängd och spridningsvektor.

2.4. Bearbetning av fältdata

De insamlade artuppgifterna sammanställdes i en Excel-fil där förekomst av en art på enskild holme betecknades som "1" och avsaknad som "0". Ett medelvärde av Ellenbergs artindikatorvärden beräknades för varje enskild holmes växtsamhälle utgående från holmarnas artlistor. Artspecifika värden hämtades från en färdig databas.

GIS-programmet ArcMap 10.5 användes för analys av kartsnitt. Holmarnas area och strandlinjens längd uträknades från strandpolygonskiktet ur Lantmäteriverkets terrängdatabas. Den gamla ytan och strandlinjen beräknades utgående från Lantmäteriverkets digitala höjdm modell (DEM) så att havsytan höjdes med 40 cm, dvs landhöjningen har varit 40cm/100 år. Holmarnas topografiska diversitet är beräknad utgående från Lantmäteriverkets digitala höjdm modell (DEM) med en cellresolution på 10x10 meter och definieras som standardavvikelsen av de innanför strandlinjen

belägna cellernas höjdvärden. En flack holme får därmed ett lågt värde medan en kuperad holme får ett högt värde.

Naturtyper som användes som prediktorer hämtades från CORINE 2018. CORINE är Finlands miljöcentralers materialbank med geodata som beskriver hela Finland markanvändning och jordtäckte. Data har tolkats utifrån satellitbilder. Uppgifterna finns tillgängliga på miljöcentralens webbsida (SYKE, 2018). En del av de naturtyper som förekommer på holmarna och skären måste omgrupperas för att mer korrekt beskriva studieområdet och för att rätta till felklassificeringar av terrängen. Bland annat holmar med stora bestånd av vresros (*Rosa rugosa*) har klassats fel i CORINE på flera områden. Naturtypen som förekommer enligt originalklassificeringen är ”bergområden”. Övriga naturtyper omgrupperades till ”Skog/enris”, ”glesbevuxet område/sandstrand”, ”bebyggelse” och ”vattenområde” för att enklare inkluderas i DCA-analysen (se Tabell 1). Naturtypen ”vattenområde” har inte beaktats i analyserna eftersom naturtypen förekommer endast på två holmar i obetydlig mängd.

Tabell 1. Naturtyperna och omgrupperingarna av dessa.

NY NATURTYP	NATURTYPER ENLIGT CORINE	TOTAL AREA
<i>Bergområde</i>	Bergområde	1 206 250 m ²
<i>Bebyggelse</i>	Fritidsbostäder Industriområden Småhusområden Serviceområden Höghusområden	256 250 m ²
<i>Skog/enris</i>	Glesa skogsområden, cc 10–30 % på stenig mark Lövskog på mineraljord Blandskog på mineraljord Blandskog på stenig mark Barrskog på mineraljord Barrskog på stenig mark	503 750 m ²
<i>Glestbevuxet område/sandstrand</i>	Glesa skogsområden, cc <10 % Jordbruksmarker utanför jordbruksstödsystemet Glesa skogsområden, cc 10–30 %, på mineraljord Sandstrand och dynområden	1 013 125 m ²
<i>Vattenområde</i>	Våtmarker Sjöar	3 125 m ²

Storleken på holmarna och skären varierade från 16 095 m² (1,6 ha) till 577 552 m² (57,8 ha) och den totala inventerade arean var 2 114 304 m² (211 ha). Den kortaste strandlinjen var 633 m och den längsta 5 865 m. Den totala inventerade strandlinjen var 39 571 m. Medelstorlek och standardavvikelse för lokalerna i de historiska uppgifterna och de nya uppgifterna visas i Tabell 2.

Tabell 2. Grunduppgifter över holmarna.

Inventering	Medelstorlek (m ²)	SD (n=22)	Medellängd på strandlinen (m)	SD (n=22)
EKLUND	86 288	13 6567	1 464	1 222
PETTERSEN	96 105	13 2704	1 799	1 339

2.5. Analyser

2.5.1. Statistisk analys

För statistisk analys användes både RStudio (R Core Team, 2021) och Excel (med tillägg för dataanalys). Ett Welchs t-test gjordes för att testa för skillnader i artantal, antal strandarter och artegenskaper (Ellenbergs indikatorvärden) mellan de två inventeringarna. Welchs t-test används för att jämföra medelvärdet mellan två oberoende grupper när det antas att de två grupperna har olika varianser. Shannon diversitetindex beräknades för Eklunds artuppgifter och de nya artuppgifterna för att mäta artdiversiteten för vardera inventeringen. Skillnaden mellan inventeringarnas Shannon diversitetindex testades med ett Welchs t-test.

Med hjälp av de gamla och nya artlistorna och artspecifika indikatorvärden beräknades medelindikatorvärden för de enskilda holmarna. Alla arter har inte egna indikatorvärden vilket kan påverka medelvärdet. Med denna analys undersöks ifall förändring i artsammansättning resulterat i förändrade medelindikatorvärden.

Chi-Square test användes för att testa för skillnader i artens livslängd (*annueller/perenner*) och spridningsvektor (*Boskap, Människa, Fåglar* och *Övrigt*). Uppgifterna om arters livslängd och spridningsvektor hämtades från en färdig databas (LEDA Traitbase), Finlands artdatacenter och nättjänsten NatureGate. Den huvudsakliga spridningsvektorn för varje art valdes enligt vilken som är mest sannolik.

Linjär regression användes för att undersöka förhållandet mellan artantal och holmarnas area för båda inventeringarna. Pearsons korrelationskoefficient användes för att analysera styrkan på sambandet. Antaganden om normalfördelning och homoskedasticitet kontrollerades. Förhållandet mellan strandarter och strandlinjens längd undersöktes på samma sätt för båda inventeringarna. Strandarterna är bestämda enligt Palmgren (1961) och von Numers (2011).

För arter som förändrats stort i antalet förekomster användes logistisk regressionsanalys för att testa vilka egenskaper på holmarna som inverkar på förhållandet extinktion – kolonisation, respektive avsaknad – förekomst. Som prediktorer fungerar Topografi, area, naturtyperna, holmarnas Ellenbergvärden för kväve, ljus, pH, fuktighet, temperatur, kontinentalitet och kalk, samt Eklunds värden för arters kulturberoende och relation till kalk. För att begränsa antalet arter som ökat valdes de arter som tidigare förekommit på minst 50 % av holmarna och ökat med minst 30 %. Arter som idag förekommer på alla undersökta holmar lämnades bort eftersom de inte förklarar någon skillnad. Ett likadant urval gjordes för arter som tidigare förekommit på minst 30 % av holmarna och ökat med minst 50 %. För att begränsa antalet minskade arter i analysen valdes de arter som minskat med minst 50 %. Arter som tidigare förekommit endast på två holmar och minskat till en togs inte med eftersom förekomsterna är såpass få att det inte är möjligt att få en tillförlitlig modell med logistisk regressionsanalys. Samma kriterier som användes för de ökade arterna kan inte användas eftersom kriterierna inte uppfylls av någon art. För att testa vilka egenskaper som inverkar på kolonisation och extinktion användes liknande metoder. För att begränsa antalet försvunna arter i analysen valdes arter som tidigare funnits på mer än en holme, men idag försvunnit helt. För koloniserade arter valdes de arter som koloniserat minst 30 % av holmarna. Gränsen för vad som anses vara signifikanta skillnader i denna avhandling är p-värden $\leq 0,05$.

2.5.2. DCA

En korrespondensanalys, DCA (eng. Detrended Correspondence Analysis) i programmet PAST PAleontological STatistics) användes för att hitta de floristiska gradienterna utgående från de historiska och de nya artuppgifterna. DCA är en ordinationsmetod som är utvecklad främst för växtekologer behov för att hitta de huvudsakliga gradienterna utgående från ekologiska samhällsdata. För DCA:n omarbetades artuppgifterna i Excel-tabellen lite för att lämpa sig för analysprogrammet. Alla arter som förekom på minst en holme inkluderades i analysen för vardera inventeringen.

I analysen placeras de inventerade lokalerna i en flerdimensionell rymd. Den inneboende variationen förklaras av ordinationsaxlarna så att axel 1 förklarar majoriteten av variationen medan de följande axlarna successivt förklarar den återstående variationen. I mina analyser beaktar jag endast de två första axlarna: axel 1 dvs. x-axeln och axel 2 dvs. y-axeln. Skalan längs axlarna är standardavvikelse och ifall två artsamhällen ligger mera än fyra DCA enheter ifrån varandra så anses artsammansättningen helt skilja sig mellan dessa (Hill och Gauch 1980). Axlarna beskriver två olika gradienter vilkas betydelse bör tolkas utgående från lokalernas placering på axlarna och kännedomen om deras egenskaper. Ju längre lokalerna ligger ifrån varandra, desto mera skiljer de sig ifrån varandra i fråga om artsammansättning (von Numers, 1995).

För att klargöra de två DCA-axlarnas betydelse relaterades dessa till egenskaper på holmarna (miljövariabler och medelvärde för Ellenbergs indikatorvärde på holmarna) genom Spearman korrelationsanalys. Med hjälp av korrelationskoefficienterna skapades ett vektordiagram som beskriver DCA-axlarnas betydelse och de enskilda holmarnas placering i diagrammet bildat av DCA-axlarna 1 och 2. Eftersom det inte finns uppgifter om naturtyper från Eklunds tid, användes CORINE endast för analysen av de nya uppgifterna. DCA-axlarnas betydelse för Eklunds artuppgifter tolkades utgående från holmarnas placering på gradientaxlarna och de övriga miljövariablerna.

Ytterligare gjordes en DCA-analys där Eklunds artuppgifter och mina artuppgifter analyserades samtidigt för att undersöka hur de enskilda lokalerna från de olika

tidsepokerna har förflyttat sig längs gradienterna i förhållande till varandra. Gradienterna relaterades till egenskaper på holmarna på samma sätt som ovan.

3. Resultat

Totalt har 355 arter observerats under de två inventeringarna (Bilaga 1). Antalet observerade arter ökade från 287 till 312. Det är en ökning på 25 arter eller 8 %. Totala antalet artobservationer ökade från 1244 till 2177, en ökning på 933 observationer eller 75 %. De tio vanligaste arterna i den historiska och nya inventeringen visas i Tabell 3. Sedan Eklunds inventering har sammanlagt 43 arter försvunnit och 68 arter koloniserat lokalerna. Av de 355 arter som observerats under inventeringarna är antalet ökade arter sammanlagt 179 (50 %) och minskade arter 25 (7 %). Totalt har 103 strandarter observerats i området. Sedan Eklunds inventering har antalet strandarter ökat från 87 arter till 97 arter, en ökning på 10 %. Shannon-Wieners diversitetindex är högt för båda inventeringarna: 5,21 för Eklunds artuppgifter och 5,35 för de nya artuppgifterna. Skillnaden mellan indexen är signifikant, $t = -6,4$, $df = 633$, $p < 0,001$).

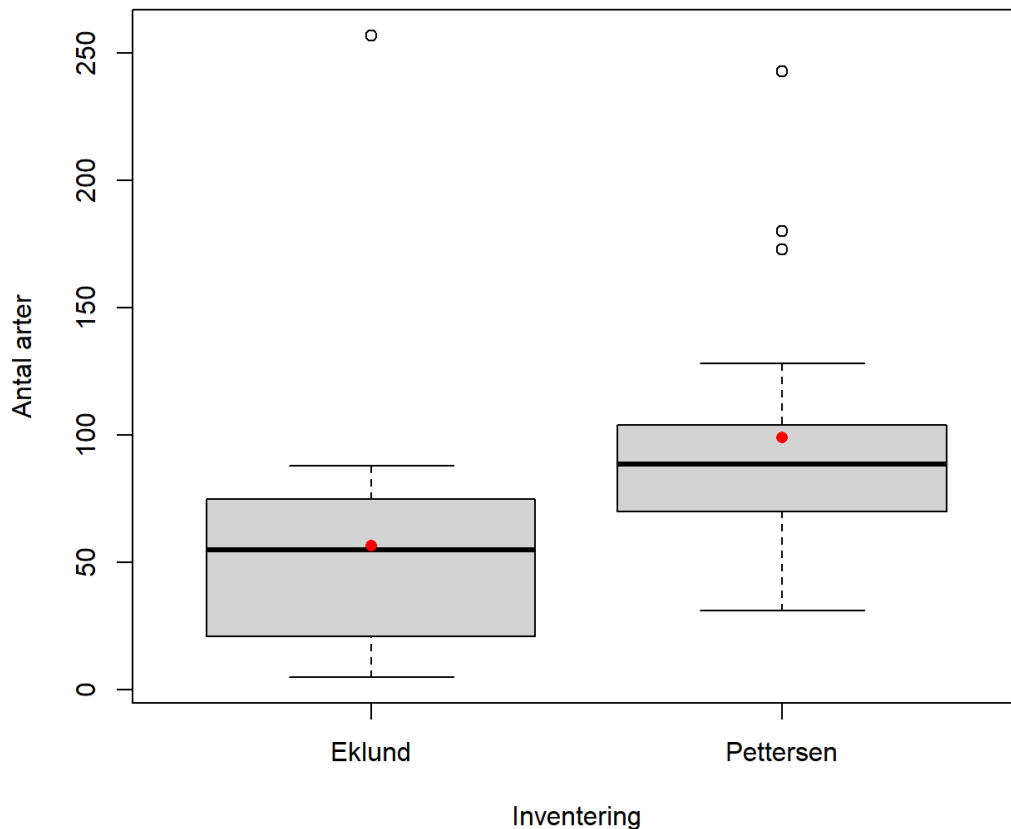
Tabell 3. De tio dominerande arterna (antal lokaler med en förekomst) i Eklunds artuppgifter och de nya artuppgifterna.

EKLUND		PETTERSEN	
Art	Antal observationer	Art	Antal observationer
<i>Festuca rubra</i>	22	<i>Juniperus communis</i>	22
<i>Agrostis stolonifera</i>	21	<i>Viola tricolor</i>	22
<i>Puccinellia capillaris</i>	21	<i>Tanacetum vulgare</i>	22
<i>Eleocharis uniglumis</i>	21	<i>Phalaris arundinacea</i>	21
<i>Phalaris arundinacea</i>	19	<i>Juncus gerardi</i>	21
<i>Deschampsia flexuosa</i>	18	<i>Rumex crispus</i>	21
<i>Cochlearia danica</i>	18	<i>Sedum acre</i>	21
<i>Silene uniflora</i>	17	<i>Rubus idaeus</i>	21
<i>Juniperus communis</i>	15	<i>Glaux maritima</i>	21
<i>Carex nigra</i>	15	<i>Agrostis stolonifera</i>	20

Antalet arter på lokalerna varierar mellan 31 och 243 arter jämfört med Eklunds inventering då artantalet varierade mellan 5 och 257. Antalet strandarter på holmarna i den nya inventeringen varierar mellan 17 och 78. Under Eklunds inventering varierade antalet strandarter mellan 5 och 72.

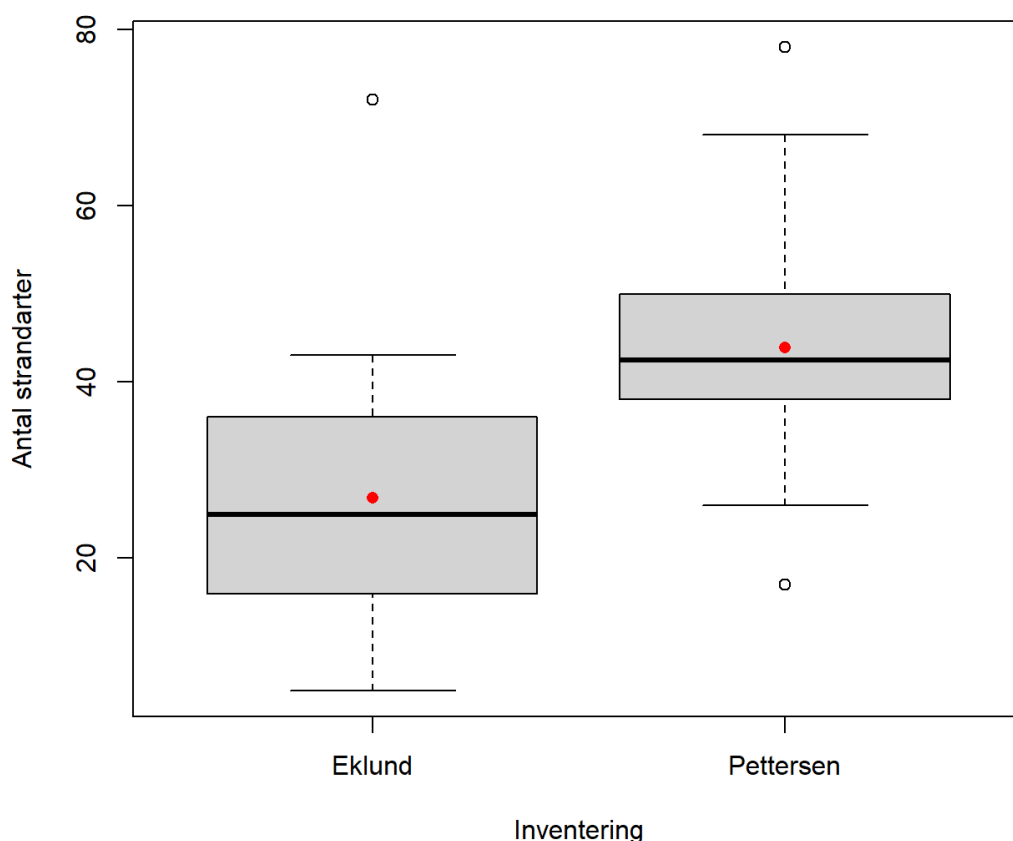
3.1. Artsammansättning och artantal

För att undersöka om artantalet förändrats mellan de två inventeringarna, jämfördes artantalet mellan inventeringarna. Medeltalet är 56,5 för Eklunds artuppgifter och 99 för de nya artuppgifterna, 95 % konfidensintervall [-72,7; -12,1]. Welchs t-test visade att artantalet har ökat betydligt sedan Eklunds inventering, $t = -2,83$, $df = 42$, $p < 0,01$ (Figur 4).



Figur 4. Antalet arter som observerats under de två inventeringarna. Medeltalet syns som en röd prick.

Förändringen i antalet strandarter jämfördes också mellan de två inventeringarna. Medeltalet är 27 för Eklunds artuppgifter och 44 för de nya artuppgifterna, 95 % konfidensintervall [-25,6; -8,5]. Welchs t-test visade att det finns en signifikant skillnad i antalet strandarter mellan inventeringarna, $t = -4,02$, $df = 42$, $p < 0,001$, (Figur 5).

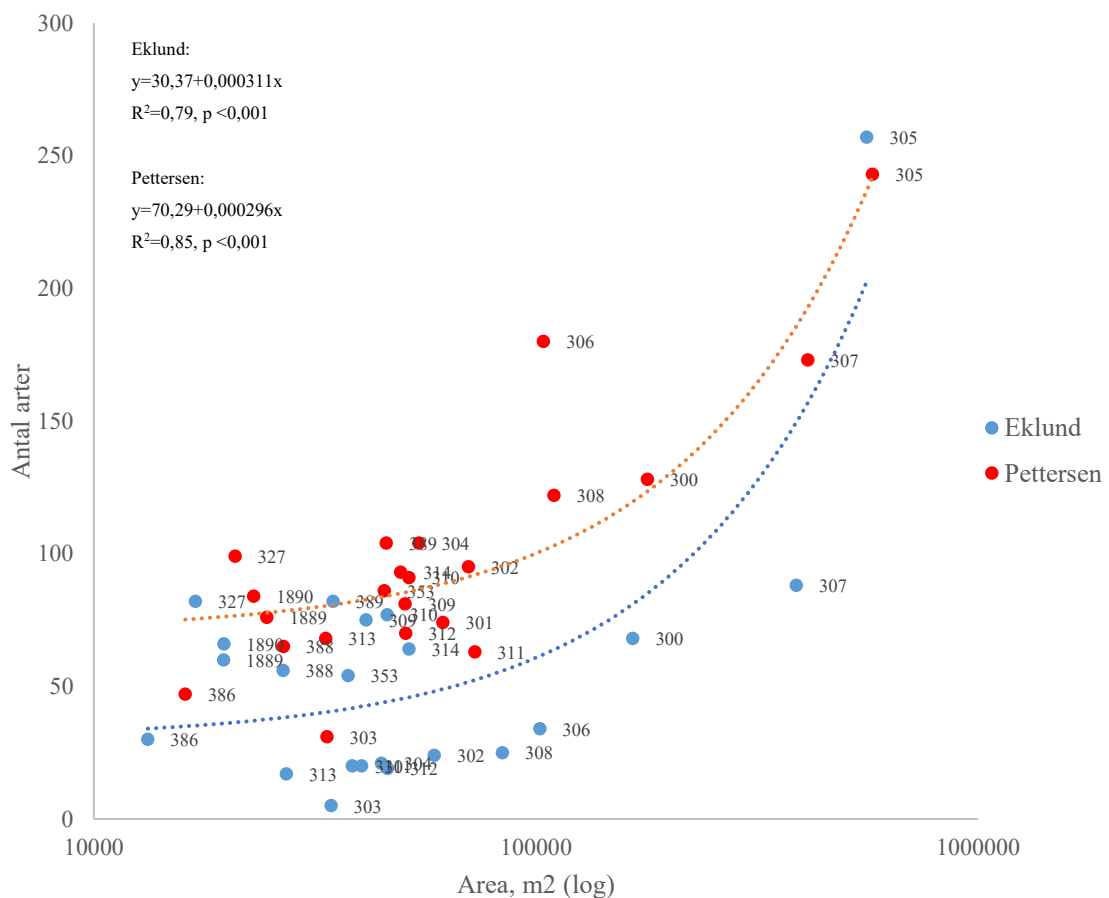


Figur 5. Antalet strandarter som observerats under de två inventeringstidpunkterna. Medeltalet syns som en röd prick.

3.2. Förhållandet mellan artantal och area

För att testa ifall storleken på holmarna påverkar artantalet i de historiska och det nya artuppgifterna gjordes en linjär regression. För de historiska artuppgifterna används de på grund av landhöjning korrigerade ytan och strandlinjen. Data är normalfördelade. Det finns ett tydligt samband mellan artantal och area i både Eklunds inventering ($t = 5,728$, $df = 20$, $p < 0,001$) och den nya inventeringen ($t = 7,231$, $df = 20$, $p < 0,001$).

Holmar med större area har betydligt fler arter än de mindre skären under båda inventeringarna ($R^2 = 0,788$ respektive $R^2 = 0,851$) (se Figur 6). Artantal-area-förhållandet för båda artuppgifterna visar mycket likadana lutningar (eng. Slope), men olika skärningspunkter (eng. Intercept). Kurvan för de nya artuppgifterna har en mindre lutning men högre skärningspunkt än de historiska artuppgifterna ($p < 0,001$). Förutom på Utö (305), antecknades fler arter på holmarna och skären i den nya inventeringen jämfört med den historiska inventeringen.

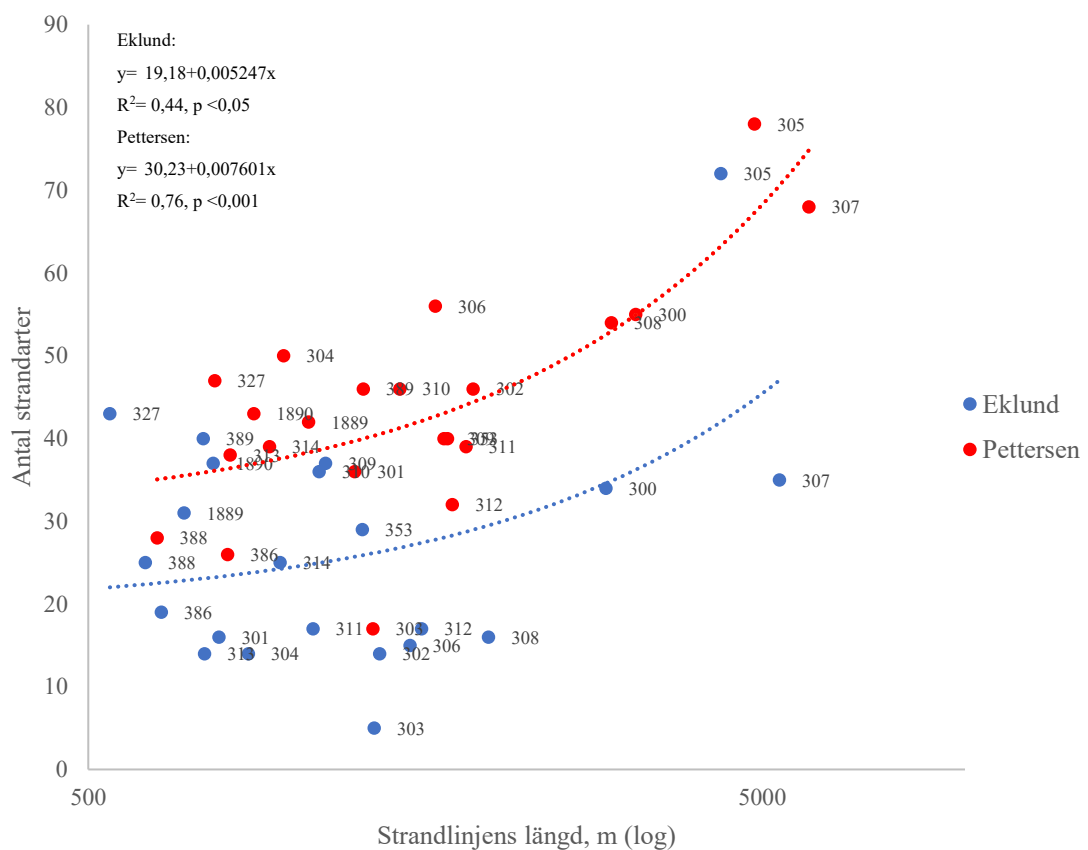


Figur 6. Förhållandet mellan artantal och area för respektive inventering. Blåa prickar beskriver Eklunds artuppgifter och röda prickar de nya uppgifterna. Dataetiketterna visar respektive lokal och hur de två inventeringarna förhåller sig till varandra. Arean är log-transformerad.

3.3. Förhållande mellan antal strandarter och strandlinjens längd

För att testa ifall längden på holmarnas strandlinje påverkar antalet strandarter i de historiska och det nya artuppgifterna gjordes en linjär regression. Data är

normalfördelade. Det finns ett signifikant samband mellan antalet strandarter och strandlinjens längd i både Eklunds inventering ($t = 2,175$, $df = 20$, $p < 0,05$) och den nya inventeringen ($t = 5,184$, $df = 20$, $p < 0,01$). Holmar med längre strandlinje har betydligt fler strandarter ($R^2 = 0,437$ respektive $R^2 = 0,757$) (se Figur 7). Förhållandet mellan strandarternas antal och strandlinjens längd för artuppgifterna från båda inventeringarna visar mycket likadana lutningar, men olika skärningspunkter. Kurvan för de nya artuppgifterna har en större lutning och högre skärningspunkt än de historiska artuppgifterna ($p < 0,001$). I den nya inventeringen antecknades fler strandarter på alla holmar och skär jämfört med Eklunds inventering.



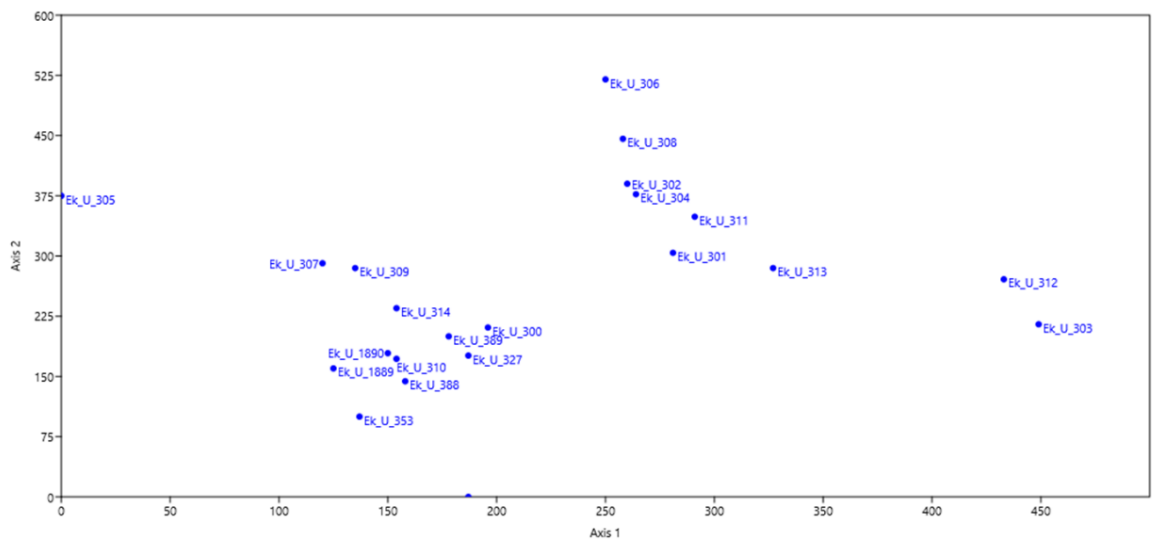
Figur 7. Förhållandet mellan antal strandarter och strandlinjens längd för respektive inventering. Blåa prickar beskriver Eklunds artuppgifter och röda prickar de nya artuppgifterna. Dataetiketterna visar respektive lokal och hur de två inventeringarna förhåller sig till varandra. Strandlinjens längd är log-transformerad.

3.4. DCA

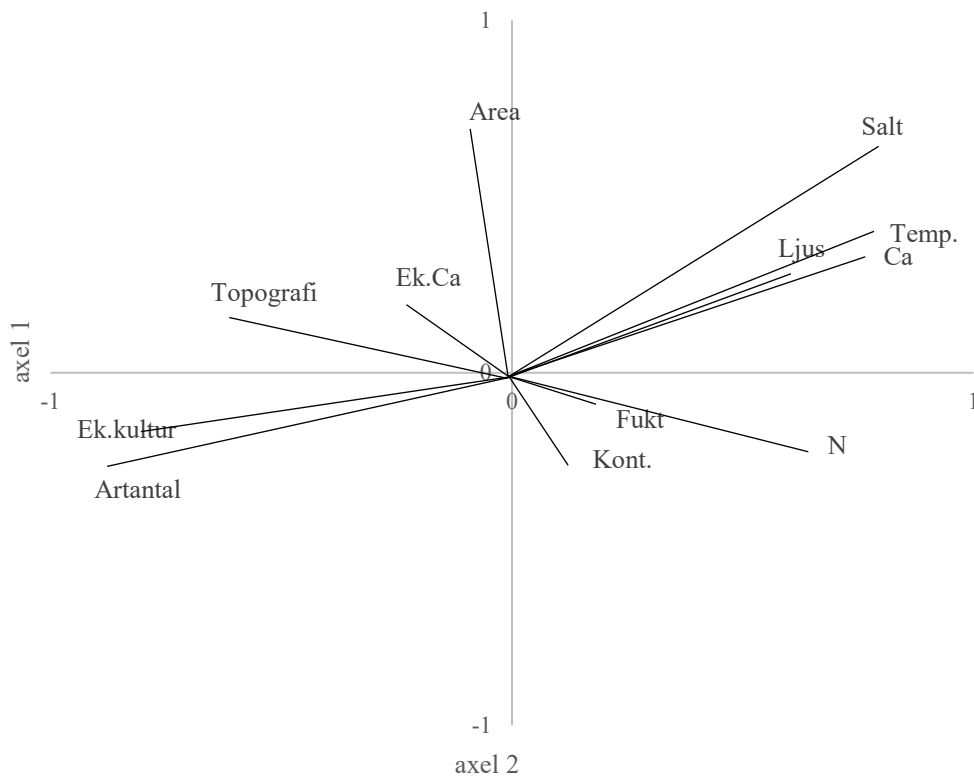
3.4.1. *DCA-analys på Eklunds artuppgifter*

Resultaten från DCA:n på de historiska artuppgifterna insamlade av Eklund presenteras i två diagram (se Figur 8 och 9). I det första diagrammet är lokalerna plottade i diagrammet bildat av den första (x) och den andra (y) DCA-axeln (Figur 8). Egenvärdena (eng. Eigenvalues) för axlarna är 0,486 respektive 0,269. Det andra diagrammet beskriver Spearman-Rank korrelationen mellan DCA-axlarna och miljövariablerna (area och topografi) och medelindikatorvärdena (Figur 9). Diagrammen över lokalernas positioner på gradientaxlarna och korrelationerna med miljövariabler används för att beskriva de grundläggande floristiska gradienter som påverkar artsammansättningen i området.

Genom att se på hur holmarna och skären ligger på den första DCA axeln, och jämföra dem med Spearman-Rank korrelationsdiagrammet tolkar jag att denna axel är en gradient som går från artrika och näringsfattiga holmar med mänsklig påverkan till mindre, näringsrika och artfattiga holmar. Kontrasten längs den andra DCA-axeln är svårare att tolka men utgående från vektordiagrammet speglar gradienten variationen i storleken på holmarna, där de största holmarna befinner sig längst upp och minsta holmarna längst ner på axeln. Holmarna är tydligt också grupperade längs gradienten i topografiskt varierande bergiga holmar, bergiga holmar med sandstränder och sandiga holmar. Indikatorerna salt, kalk, temperatur och ljus korrelerar positivt med diagonalen som beskriver den huvudsakliga floristiska variationen (se Figur 9). Prediktorerna artantal och Eklunds kulturberoende korrelerar negativt med diagonalen. De övriga miljövariablerna är vinkelrätt relaterade till dessa variabler.



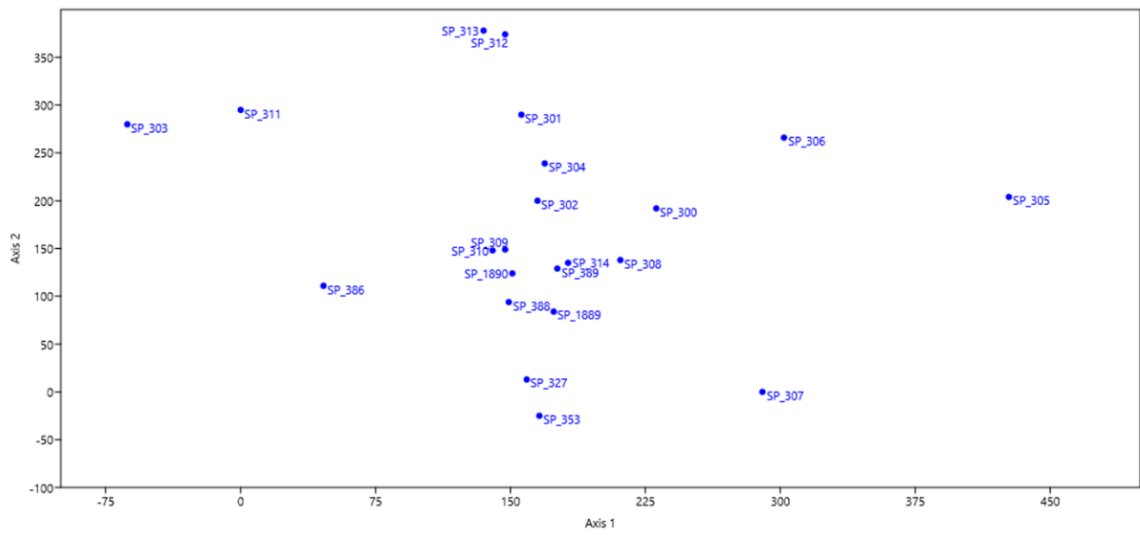
Figur 8. DCA-diagram för de 22 holmarna utgående från Eklunds (historiska) uppgifter.



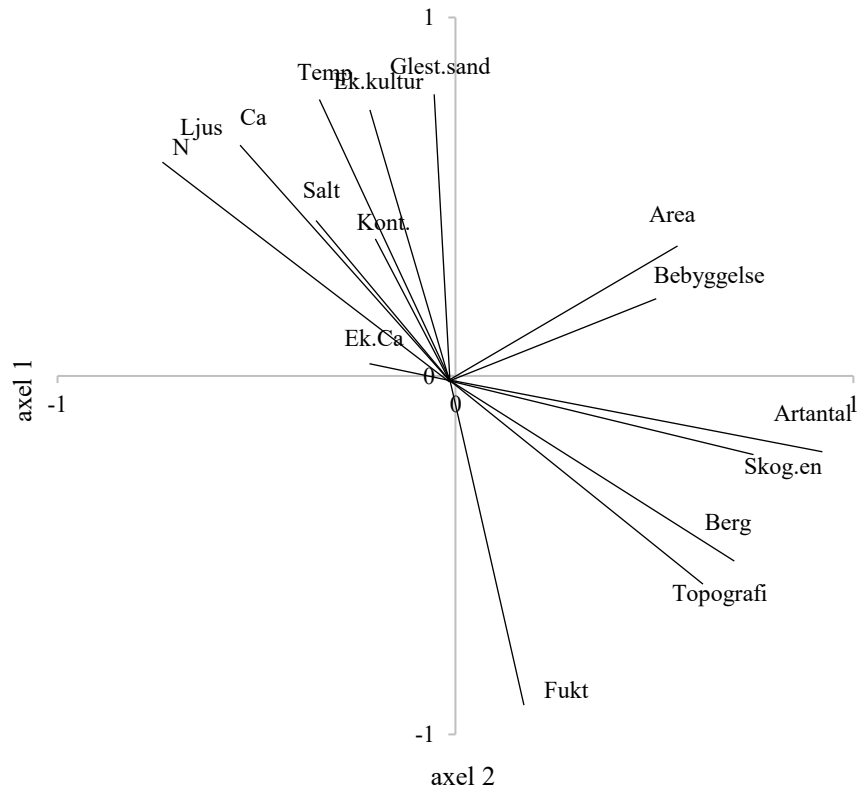
Figur 9. Spearman-Rank korrelation (representeras av vektorer) mellan DCA-axlarna för de 22 holmarna inventerade av Elkund och antalet arter (Artantal), area (Area), höjdförhållandet flackkuperad (topografi), medelvärden för Eklunds indikatorvärde för kalk (Ek.Ca) och kulturberoende (Ek.kultur), samt medelvärden för Ellenbergs indikatorvärden för kväve (N), kalk (Ca), ljus (Ljus), salt (Salt), temperatur (Temp.), kontinentalitet (Kont.) och fukt (Fukt).

3.4.2. DCA-analys på nya artuppgifter

Resultaten från DCA:n över de återinventerade holmarna presenteras i två diagram på samma sätt som ovan. Egenvärdena för axlarna i diagrammet (Figur 10) är 0,265 respektive 0,153. Genom att se på hur holmarna och skären ligger på den första DCA axeln och vektordiagrammet (Figur 11) samt genom min kännedom om deras egenskaper i fält, ser man att denna axel är en gradient som går från mindre, flacka, artfattiga holmar till stora, topografiskt varierande, artrika holmar med mänsklig påverkan. Vektordiagrammet beskriver Spearman-Rank korrelationen mellan DCA-axlarna och miljövariablerna (area, topografi och CORINE-naturtyperna) och medelindikatorvärdena (Figur 11). Den huvudsakliga diagonalen för floristisk variation i vektordiagrammet (Figur 11) bekräftas av endast två miljövariabler. *Area* och naturtypen *Bebyggelse* korrelerar positivt med diagonalen medan ingen variabel visar negativ korrelation. Majoriteten av miljövariablerna är vinkelrätt relaterade till de ovannämnda faktorerna. Artantal, topografi, Ellenbergs indikatorvärde för fukt och naturtyperna *berg* och *skog.enris* pekar mot det nedre högra hörnet, medan värdena för *kväve*, *ljus*, både *Eklunds* och *Ellenbergs* värde för *kalk* och naturtypen *glest.sand* pekar i motsatt riktning. Indikatorvärdet för kulturberoende följer den andra axeln och naturtypen *glest.sand*, Diagonalen speglar kontrasten mellan holmar med näringsrika substrat och öppna landskap, och bergiga, igenvuxna holmar med fattiga substrat. Den andra DCA-axeln kan därför sägas beskriva kontrasten mellan kalkrika och kalkfattiga holmar och skär. Största delen av holmarna är centrerade på mitten av den första axeln där de sandigaste minsta skären befinner sig mest till vänster och de största holmarna längst till höger. Variationen är mycket stor längst upp på den andra axeln och minskar neråt längs axeln. Gradienten kan förklaras med en minskande habitatvariation längre ner på axeln (Figur 10).



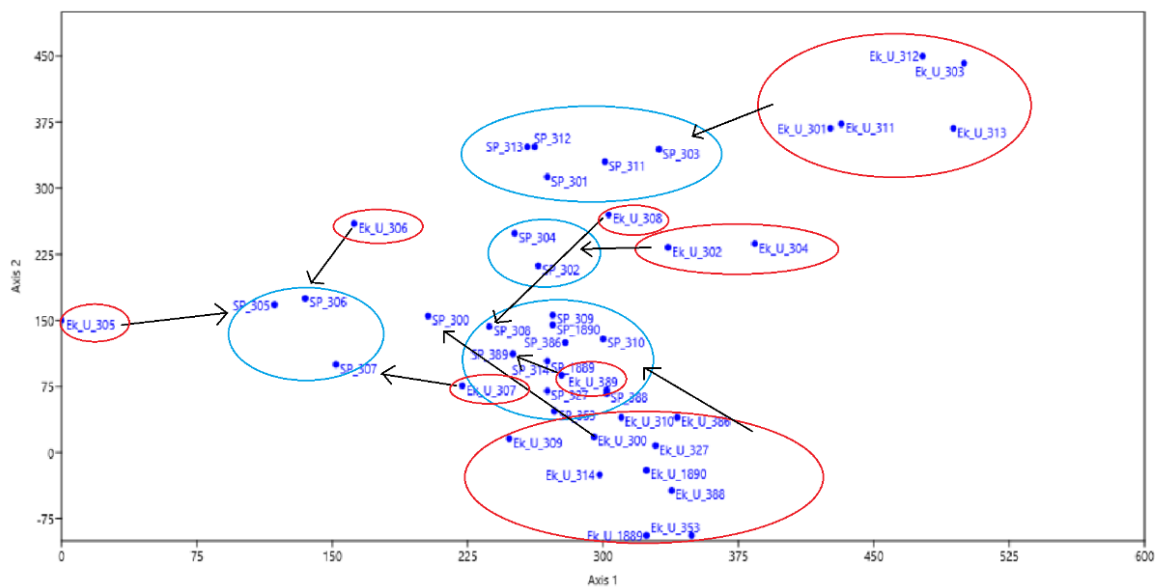
Figur 10. DCA- diagram för de 22 återinventerade holmarna utgående från de nya uppgifterna.



Figur 11. Spearman Rank korrelation (representeras av vektorer) mellan DCA värdena för de 22 holmarna och miljövariablerna, samt medelvärden av Ellenbergs och Eklunds ekologiska indikatorvärden. Antalet arter (Artantal); area (Area); höjdförhållandet flack-kuperad (Topografi); medelvärden för Eklunds indikatorvärde för kalk (Ek.Ca) och kulturberoende (Ek.kultur); medelvärden för Ellenbergs indikatorvärden för kväve (N), kalk (Ca), ljus (Ljus), salt (Salt), temperatur (Temp.), kontinentalitet (Kont.) och fukt (Fukt); naturtyperna områden med bebyggelse (Bebyggelse), bergområde (Berg), skog eller enrisbeksädda områden (Skog.en) och glesbevuxna områden/sandstrand (Glest.sand).

3.4.3. DCA-analys av de gamla och de nya artuppgifterna sammanslagna

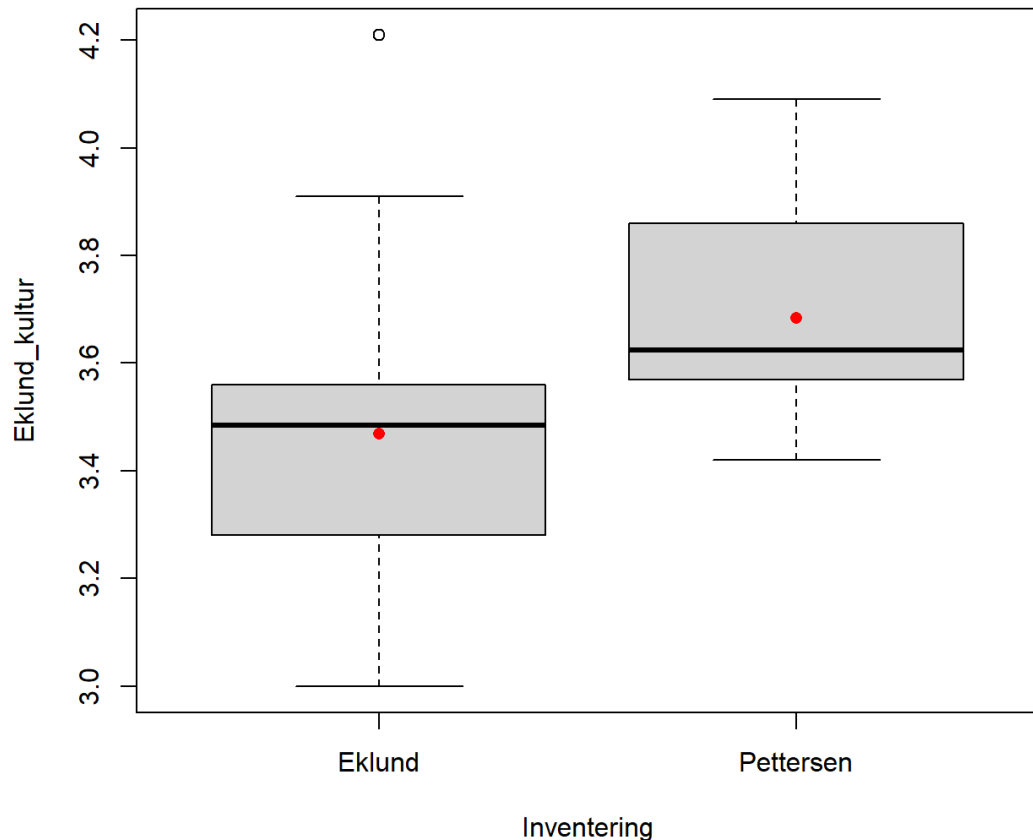
För den sammanslagna DCA-analysen används inga prediktorer utan axlarnas betydelse tolkas. Jämfört med historiska uppgifter är artsammansättningen på holmarna och skären mycket mer homogen (Figur 12). I Eklunds inventering är holmarna mycket mer utspridda längs axlarna och visar starkt hur artsammansättningen beror på typen av holme och förekommande naturtyper. Sandiga holmar finns längst till vänster på första axeln och kala, bergiga holmar längst ner på den andra axeln. Artsammansättningen på huvudön Utö (305) var förr totalt avvikande från de övriga holmarna. Idag är de största holmarna (305, 306 och 307) mycket mer lika varandra, men skiljer sig fortfarande från de övriga holmarna. Man kan också se att de övriga holmarna förflyttat sig närmare de stora holmarna. Gradientaxlarna har även förkortats betydligt, vilket tyder på en homogenisering.



Figur 12. DCA- diagram för de 22 holmarna. Figuren föreställer både gamla och nya artuppgifter där pilarna och cirkelarna visar i vilken riktning lokalerna förflyttats. "EK_U_" är beteckning för holmarna i Eklunds inventering (omringade med rött) och "SP_" för den nya inventeringen (omringade med blått).

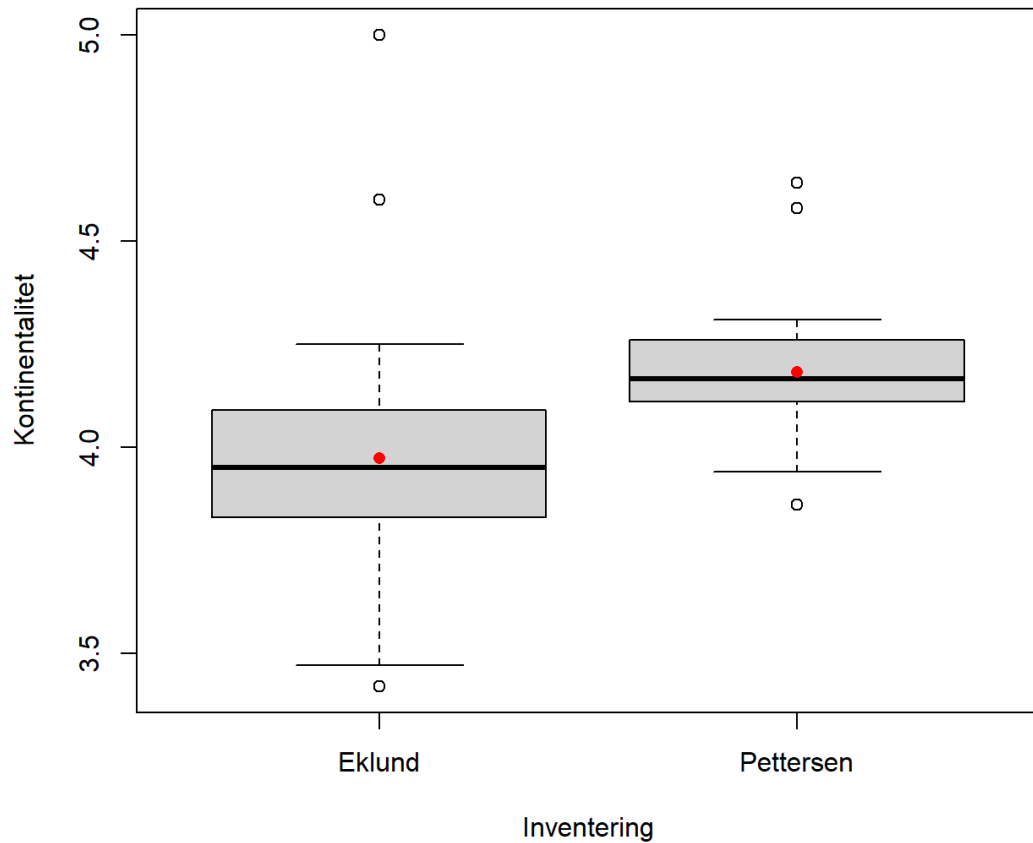
3.5. Ellenbergs indikatorvärden

För att undersöka ifall förändringar i artsammansättningen mellan inventeringarna orsakades av förändringar i artegenskaper hos arterna, jämfördes medelindikatorvärdena för enskilda holmars växtsamhällen mellan inventeringarna. Indikatorvärdet för Eklunds kulturberoende har ökat sedan den tidigare inventeringen ($p < 0,01$), vilket betyder att proportionen kulturgynnade arter har ökat (se Figur 13). Medeltalet är 3,47 för Eklunds artuppgifter och 3,68 för de nya artuppgifterna, 95 % konfidensintervall, [-0,35; -0,07].



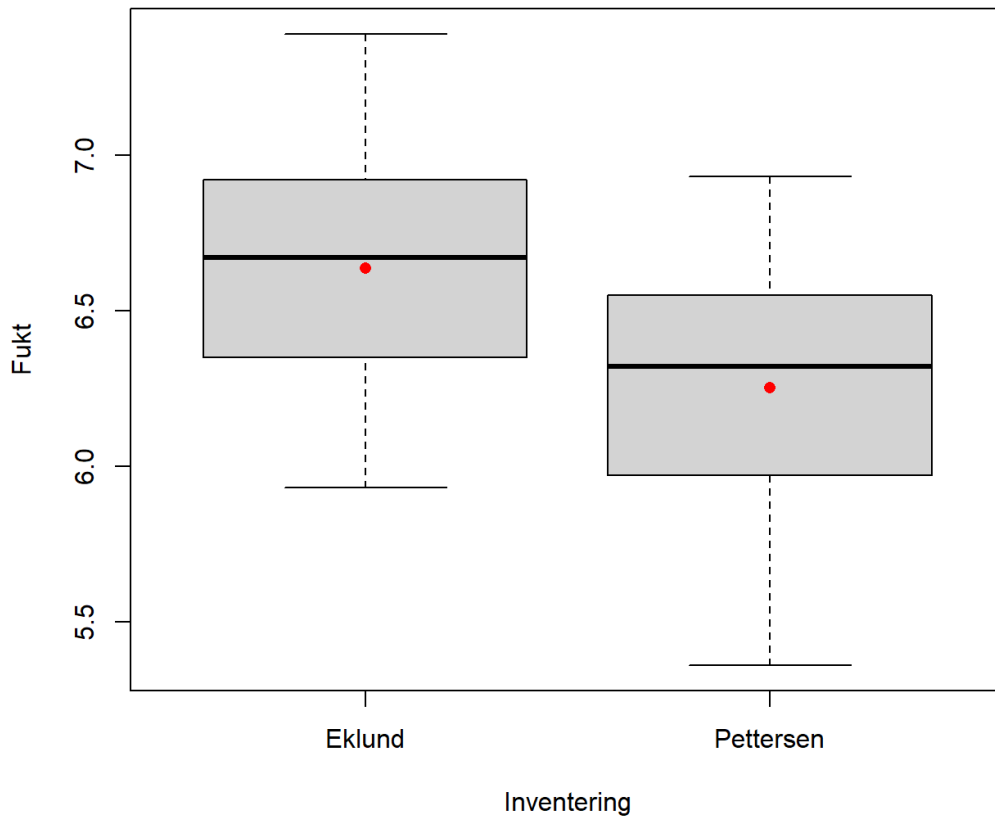
Figur 13. Variationen i indikatorvärdet för Eklunds kulturberoende mellan holmarna. Skillnaden är signifikant, $p = 0,0036$.

Medelvärdet för kontinentalitet hade ökat i den nya inventeringen jämfört med den gamla inventeringen ($p < 0,05$) (se Figur 14). Medelvärdet är 3,97 för Eklunds uppgifter och 4,18 för de nya uppgifterna, 95 % konfidensintervall [-0,38; -0,04].



Figur 14. Variationen i indikatorvärdet för kontinentalitet mellan holmarna. Medeltalet syns som en röd prick. Skillnaden är signifikant, $p = 0,02$.

Medelvärdet för arternas behov av fukt har betydligt minskat sedan den senaste inventeringen ($p < 0,01$) (se Figur 15). Medeltalet är 6,64 för Eklunds inventering och 6,25 för den nya inventeringen, 95 % konfidensintervall [0,14; 0,63].



Figur 15. Variationen i indikatorvärdet för fukt mellan holmarna. Medeltalet syns som en röd prick. Skillnaden är signifikant, $p = 0,0027$.

De övriga indikatorvärdena som analyserades var kväve, ljus, temperatur, kalk, salt och Eklunds värde för kalk. Welchs t-test visade att det inte finns en signifikant skillnad i de övriga indikatorerna mellan inventeringarna. Medelvärden och signifikanser för respektive indikatorvärde och inventering visas i Tabell 4.

Tabell 4. Medelvärde, standardavvikelse och signifikans för medelindikatorvärdena för Ellenbergs och Eklunds indikatorvärden.

Indikator	Eklund medelvärde	SD (n=22)	Pettersen medelvärde	SD (n=22)	t	df	p- värde
<i>Eklunds kulturberoende</i>	3,47	0,26	3,68	0,19	-3,1	42	0,0035
<i>Kontinentalitet</i>	3,97	0,36	4,18	0,18	-2,46	30,98	0,0199
<i>Fukt</i>	6,64	0,39	6,25	0,41	3,19	42	0,0027
<i>Eklunds kalk</i>	3,24	0,14	3,27	0,08	-0,82	34,33	0,4197
<i>Kväve</i>	4,96	0,93	4,92	0,45	0,2	30,47	0,8439
<i>Ljus</i>	7,41	0,50	7,25	0,21	1,37	28,46	0,1822
<i>Temperatur</i>	5,53	0,18	5,59	0,11	-1,21	34,82	0,2346
<i>Kalk</i>	5,71	0,62	5,77	0,31	-0,46	30,79	0,6519
<i>Salt</i>	3,23	0,92	2,94	0,18	1,44	22,7	0,1628

3.6. Faktorer som inverkar på sannolikheten för förekomst av stort förändrade arter

För arter som förändrats stort i antalet förekomster användes logistisk regressionsanalys för att testa vilka egenskaper som inverkar på förhållandet extinktion – kolonisation, respektive avsaknad– förekomst. En tabell över alla arter som inkluderats i analysen finns i bilagorna (Bilaga 2).

Den holmegenskap som mest förklarar förändringar i förekomster av arter är topografi. Holmar med en mer kuperad topografi ökar sannolikheten för förekomst av stensöta (*Polypodium vulgare*) ($p < 0,05$) och klibbal (*A. glutinosa*) ($p < 0,05$). Holmar med en flackare topografi ökar sannolikheten för förekomsten av kvickrot (*Elytrigia repens* ssp. *repens*) ($p < 0,05$) och vresrosens (*Rosa rugosa*) koloniseringsförmåga ($p < 0,05$). Andra prediktorer som påverkat förekomsten av de stort förändrade arterna stensöta, klibbal och vresros, är kväve, temperatur och naturtypen ”bergområde”. Ingen prediktor förklarar varför förekomsten av olika arter har minskat i området ($p > 0,05$). Minskad fuktighet har inverkan på försvinnandet av vägtåg (*Juncus bufonius*) och källört (*Montia fontana*) ($p < 0,05$). Koefficienter och p-värden för de prediktorer som förklarar förekomsten av de arter som inkluderas i analysen visas i Tabell 5.

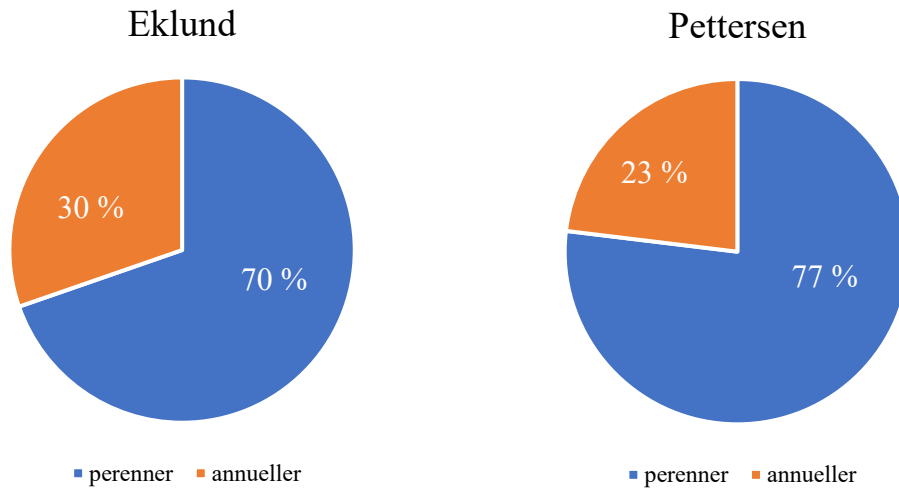
Tabell 5. Koefficienter och p-värden för de prediktorer som förklarar ökningen, minskningen, koloniseringen och försvinnandet av ett urval arter.

	Topografi	Berg- område	Eklunds kultur- värde	Kontinen- talitet	Kväve	Ljus	Temperatur	Kalk	Salt	Fukt
ARTER SOM FÖREKOM PÅ >=50 % AV HOLMARNAS OCH ÖKAT MED >=30 %.										
<i>Polypodium vulgare</i>	0,1718 (p=0,031)	0,000217 (p=0,037)	-	-	-4,217 (p=0,021)	-9,834 (p=0,007)	-18,341 (p=0,015)	-5,371 (p=0,027)	-8,568 (p=0,023)	-
ARTER SOM FÖREKOM PÅ >=30 % AV HOLMARNAS OCH ÖKAT MED >=50 %.										
<i>Elytrigia repens ssp. repens</i>	-0,18190 (p=0,04)	-	-	14,915 (p=0,037)	-	-	-	-	-	-
ARTER SOM KOLONISERAT >=30 % AV LOKALERNA										
<i>Alnus glutinosa</i>	0,18415 (p=0,019)	0,000217 (p=0,037)	-	-	-4,223 (p=0,028)	-	-18,341 (p=0,015)	-	-	-
<i>Rosa rugosa</i>	-0,12311 (p=0,032)	-	12,459 (p=0,028)	-	-	-	27,78 (p=0,03)	-	-	-5,159 (p=0,02)
ARTER SOM TIDIGARE FUNNITS PÅ MER ÄN EN HOLME MEN IDAG FÖRSVUNNIT HELT										
<i>Juncus bufonius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,757 (p=0,033)
<i>Montia fontana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,757 (p=0,033)

3.7. Övriga arttegenskaper

3.7.1. Livslängd

Förhållandet mellan perenner och annueller har förändrats mellan de två inventeringarna ($x^2 = 4,02$, $p = 0,0451$). Antalet annueller har minskat från 30 % till 23 % sedan Eklunds inventering (Figur 16).

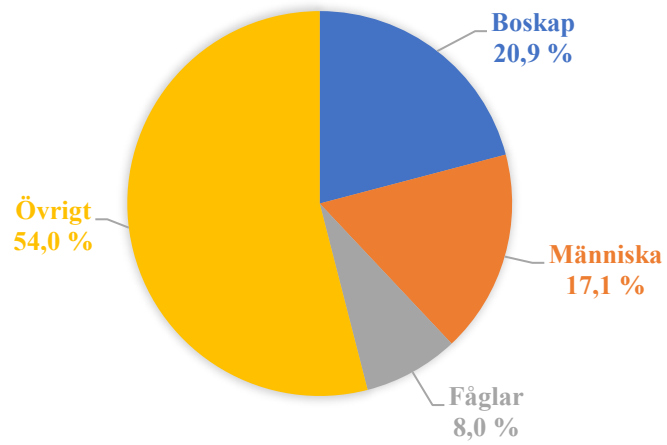


Figur 16. Procentuell andel perenner och annueller observerade för respektive inventering.

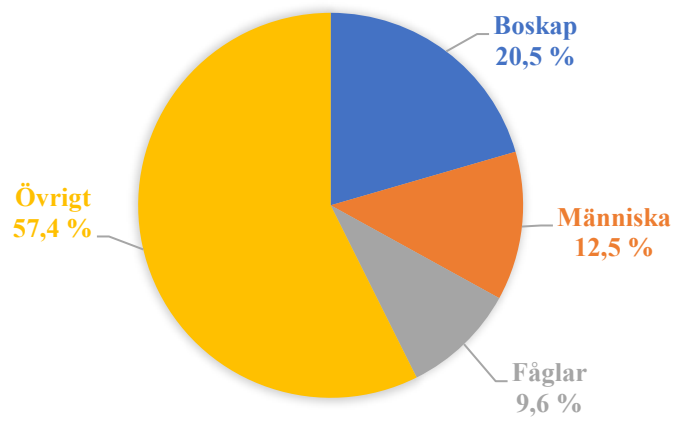
3.7.2. Spridningsvektorer

Totala andelen arter som använder sig av boskapsdjur som spridningsvektor har minskat från 20,9 % till 20,5 % medan arter som sprider sig med hjälp av människan har minskat från 17,1 % till 12,8 %. Andelen arter som sprids med hjälp av fåglar har ökat från 7,7 % till 9,3 %. Arter som använder sig övriga spridningsvektorer (bland annat vind och vatten) har ökat från 54,4 % till 57,4 %. Ingen betydande förändring har skett mellan inventeringarna, vilket betyder att inget signifikant samband fanns mellan inventering och specifik spridningsvektor, $\chi^2 = 2,88$, $p = 0,411$ (Figur 17).

EKLUND



PETTERSEN



Figur 17. Procentuell andel av respektive spridningsvektor hos de inventerade arterna mellan inventeringarna.

4. Diskussion

4.1. Grunduppgifter

Jämförelsen mellan de historiska uppgifterna och de nya uppgifterna visar att artmångfalden på holmarna har ökat. Fler arter har ökat (179) än minskat (25). Antalet artobservationer har ökat med 75 % och antalet kolonisationer överskrider antalet extinktioner. Resultaten stämmer överens med tidigare långtidsstudier över floraförändringar i Skärgårdshavet (se tex. Palmqvist och von Numers, 2006; von Numers och Korvenpää 2007; Hannus och von Numers, 2010).

4.2. Växtsamhället har homogeniserats

Artsammansättningen på holmarna har genomgått en tydlig homogenisering sedan Eklunds tid (se Figur 12). Homogeniteten kan bero på att fler naturtyper förekommer i dag än förr, vilket lett till att skillnaderna mellan sandiga och bergiga holmar inte mer är lika stark som på Eklunds tid. Detta orsakas av bland annat landhöjningen då växtsamhällena har en större landareal och längre strandlinje till sitt förfogande, men även till följd av minskat bete och övrig mänsklig påverkan som militärverksamhet.

En homogenisering av växtsamhället brukar generellt leda till mindre artdiversitet men här visar resultaten att diversiteten i växtsamhällena ökat på holmarna. Växtsamhällenas Shannondiversitetindex visar att diversiteten i artsammansättningen har varit och fortfarande är hög på holmarna. Artantalet har ökat och totala antalet artobservationer har ökat anmärkningsvärt med 75 %, även om en del arter försvunnit och andra minskat. Detta tyder på att de flesta arter som funnits tidigare på de stora holmarna har spridit sig till de mindre holmarna och nya arter har koloniserat de större holmarna till följd av förändrad mänsklig påverkan (se Aikio et al., 2020).

Hannus och von Numers (2010) visade i sin studie att artrikedomen minskat på större undersökta öar till följd av överväxt, och ökat på mindre öar till följd av mer näringsrika stränder. Den här studien visar liknande resultat. Utö (305) var den enda holmen där artantalet minskat även om förändringen inte var stor. Majoriteten av de observerade arterna hittades på de största holmarna i området: Utö (305), Enskär (306),

Ormskär (307) och Bokulla (300). Holmarna befinner sig nära varandra i DCA-diagrammet (Figur 10) längst till höger och uppvisar en mycket rik flora. Dessa holmar har tidigare haft starkt mänskligt inflytande, men till följd av att militär- och lotsverksamheten till stor del upphört och området avbefolkats, har dessa holmar delvis vuxit igen.

Ett ytterligare bevis på att växtsamhället i området är mycket mer homogent än under Eklunds tid är att standardavvikelsen för alla indikatorvärden har minskat (se Tabell 4). Den enda indikatorn vars standardavvikelse har ökat är fukt, vilket jag tolkar att starkt beror på variationen i typen av holme och överväxt eftersom vektordiagrammet (Figur 11) tydligt visar att värdet för arternas förhållande till fukt ökar mot bergiga holmar och minskar mot sandiga, glesbevuxna holmar.

Naturligt förväntade jag mig att en förändring i miljöförhållandena i kombination med den avtagna traditionella markanvändningen skulle ha lett till en större förändring i artegenskaperna. Det är så få holmar och skär som inkluderades i studien, vilket påverkade att jag måste vara väldigt sträng med att bestämma vilka resultat som var signifikanta. Med ett större antal holmar kunde man möjligtvis se fler signifikanta förändringar i artegenskaperna. Jag anser att homogeniteten av växtsamhällena inte beror på att antalet holmar var så litet eftersom man tydligt kan se den homogena effekten i DCA-diagrammen (Figur 8–11).

4.2.1. Holmarnas egenskaper påverkar växtsamhället

Substrat och höjdförhållanden har visats ha inverkan på artmångfald (Buckley, 1985; Jutila 1997; Hannus och von Numers, 2008). Holmarna i studieområdet varierar mycket mellan 1) bergiga holmar, 2) sandiga, glesbevuxna holmar och 3) blandningar mellan dessa (se Figur 18). Detta leder till att sambandet mellan artantal och area inte alltid är lika tydligt och skillnaderna i artsammansättningen mellan holmarna måste därför förklaras med andra faktorer såsom topografi och naturtyper. Även om växtsamhället i området har genomgått en tydlig homogenisering sedan Eklunds tid, visar DCA-analyserna att artsammansättningen trots detta skiljer sig mellan de olika typerna av holmar och skär som har inventerats.

a)



b)



c)



Figur 18. Exempel på a) Bergig holme (Rödskär, 386), b) sandig holme (Örskärsören, 303) och c) blandning mellan dessa (Utö, Österäng, 305)

I Eklunds inventeringar från 1920- och 1930-talen är lokalerna tydligt grupperade i dessa tre ovannämnda holmtyper längs den första DCA-axeln. Den första axeln är en gradient som går från artrika och näringsfattiga holmar med mänsklig påverkan till näringsrika men artfattiga holmar, och bestämmer majoriteten av variationen i artsammansättningen. Den andra DCA-axeln beskriver en gradient som går från stora holmar längst upp i diagrammet till mindre holmar längst ner. Gradienten är inte lika betydelsefull då majoriteten av holmarna har liknande storlek. Det finns ingen information över hur de olika naturtyperna som påträffats i området har förekommit under den tiden som Eklund inventerade holmarna. Utbredningen kan endast uppskattas utgående från egna erfarenheter ur fältarbetet, vad som finns dokumenterat och vad lokalbefolkningen berättat om holmarnas miljö.

För den nya inventeringen är grupperingarna inte mer likna tydliga, men kan ändå urskiljas. Den första DCA-axeln visar en gradient som går från mindre, flacka, artfattiga holmar till stora, topografiskt varierande, artrika holmar med historisk mänskligt inflytande. Det är en floristisk gradient som har noterats även i andra skärgårdsstudier idag (bland annat von Numers och van der Maarel, 1998; Korvenpää et al., 2003; Hannus och von Numers, 2010). Andra axeln i DCA-diagrammen (Figur 10 och 11) visar tydligt hur skillnaden i topografin och geologin påverkar holmarnas artsammansättning. Längst upp finns sandiga skär med näringsrik jordmån som övergår till kalare, kalkfattiga holmar med begränsad växtlighet längre ner på axeln. Det här är också en gradient som tidigare utpekats av bland annat von Numers och van der Maarel (1998) och Korvenpää et al. (2003). Eklund (1948) har visat att kalkrika berggrunder har en annorlunda artsammansättning än kalkfattiga. Det stämmer här också. De sandiga skären och holmarna har visat sig vara kalkrikare än de övriga holmarna. De flackaste holmarna finns längst upp och ner, medan de mest kuperade finns mitt på axeln. Kontrasten i mina gradienter stämmer överens med de gradienter som uppvisats i Jutila (1997), von Numers och van der Maarel (1998) och Korvenpää et al. (2003).

Ordination förklarar bra de floristiska gradienterna, men eftersom Utö (305) tillsammans med Enskär (306) som har de största artdiversiteterna, ligger i mitten av studieområdet kunde man i framtida studier göra en analys som testar hur artsammansättningen och artegenskaper ändras med distans från huvudön (se till

exempel Aikio et al. 2020). Det är delvis svårt att relatera de floristiska gradienterna till större helheter (så som skärgårdens zoner allmänt) då området befinner sig i yttersta havsbandet och är ganska isolerat från fastlandet. Vegetationen på Utö skiljer sig från övriga större land i Skärgårdshavet och verkar ha utvecklats på annat sätt. Man kan därför säga att området beter sig lite som ett fastland med en egen liten skärgård.

4.3. Människlig påverkan och dess effekt på artsammansättning

Resultaten visar att artsammansättningen på holmarna har förändrats till följd av förändrad kulturpåverkan i området. I motsats till vad jag hade förväntat mig var medelvärdet för arternas kulturberoende högre jämfört med Eklunds inventering, vilket tyder på att växtsamhällena på holmarna har ett starkare kulturberoende än förr. Kulturberoendet innebär att en växtarts förekomst, spridning eller individantal gynnas av mänsklig verksamhet (Eriksson et al., 2002; Cousins et al., 2015). Ifall man ser på DCA- och vektordiagrammet (Figur 10 och 11) kan man se att glesbevuxna och sandiga holmar består av ett växtsamhälle med större kulturberoende än de holmar som tidigare påverkats av boskap och traditionell markanvändning. Detta kan bero på att dessa holmar har ett växtsamhälle som består av arter som tidigare varit vanligare på kulturmarker. Även miljöomständigheterna på dessa holmar kan vara mer gynnsamma för dessa arter eftersom holmarna har ett mer öppet landskap och är mer näringsrika jämfört med de stora holmarna som starkare vuxit igen. Man kan säga att skären liknar gamla kulturlandskap. Om man jämför DCA- och vektordiagrammet för Eklunds artuppgifter (Figur 8 och 9) kan man tydligt se hur kulturberoendet ökar mot de bebodda holmarna och de holmar som påverkats av traditionell markanvändning på den tid han gjorde sin inventering.

Resultaten visade också att antalet annueller har minskat och perenner har ökat bland arterna. Detta tyder på att artsammansättningen övergått från betestoleranta arter till icke toleranta till följd av minskat bete. Arter som gynnas av bete och öppna landskap är bland annat backförgätmigej (*Myosotis ramosissima*), femfingerört (*Potentilla argentea*) och kattfot (*Antennaria dioica*). I motsats till tidigare studier (bland annat von Numers och Korvenpää 2007) där dessa arter minskat, har femfingerörten och

kattfoten ökat. Backförgätmingejen har minskat. De ökade arterna förekommer idag vid vägkanter och andra öppna områden på holmarna och skären.

Den största förändringen av naturen på Utö (305) är att betandet så småningom helt slutade på 1960-talet. Hela Utö var mycket kraftigt avbetat vilket rubbade den naturliga successionen av växtsamhällen. Växtligheten på ön är nu mycket mer frodig och överväxt jämfört med tiden före andra världskriget. Någon stark igenväxning som man ser i centrala Skärgårdshavet ser man ändå inte på Utö. Antingen har denna inte infunnit sig eller så är de maritima förhållandena såpass extrema att stark igenväxning hämmas.

Sedan avfolkningen satte i gång på både Utö och Jurmo har landskap som tidigare hållits öppna av både bete och höslåtter vuxit igen av hedliknande vegetation. Lokalbefolkningen på Utö har uttalat sig och visat stort intresse för restaurering av de öppna kala landskapen, speciellt på Kesnäs som tidigare haft ett totalt öppet landskap (personlig kommunikation med lokalbefolkning). Idag betar högländsboskap på Jurmo under somrarna, men även under vintern om klimatet är mildt (Andersson, personlig kommunikation). Korna rör sig fritt på Jurmo, bland annat på Estrevlarna (312) och Ömsarstenen (313), vilket kan medföra att dessa holmar har ett större kulturberoende idag än vad de haft under Eklunds tid. Ur DCA-diagrammet över de nya artuppgifterna kan man se att dessa skär befinner sig där vektorn för Eklunds kulturberoende (Ek.Kult) är störst (Figur 10 och 11), medan skären befinner sig i motsatt riktning på gradienterna och axlarna i diagrammet som beskriver Eklunds artuppgifter (Figur 8 och 9).

Generellt har man konstaterat att artrikedomen avtar när traditionell boskapskötsel och upprätthållande av ängar och hagmarker som hävdas upphör (Persson, 1984; Jutila, 1997; Wiegman och Waller, 2006). Det här kan endast ses på Utö, men även där har artmångfalden inte förändrats mycket. Detta beror på att effekten av igenväxning endast kan ses på de största holmarna. Boskap som förts till de små skären kan ha haft en negativ effekt på den lokala växtligheten eftersom betetrycket snabbt blir för stort och växter såsom strandkål (*Crambe maritima*) och vejde (*Isatis tinctoria*) äts upp. Eftersom igenväxningen inte har varit så stor finns det idag både betesgynnade och –missgynnade arter kvar. Det kan förklara varför arterna stagg (*Nardus stricta*), gråbinka (*Erigeron acer*) och kattfot (*Antennaria dioica*) som ofta

anses minska när bete avtar, ändå har ökat på Utö och holmarna intill sedan Eklunds inventering. Samtliga dessa trivs på torra trampade lokaler och man kunde tänka sig att även militärens slitande närvaro på Enskär (306), Ormskär (307) och Bokulla (300) har gynnat dessa arter.

Att skuggtåliga arter inte har blivit betydligt vanligare var ett intressant resultat eftersom arter som har större tillväxt minskar tillgång till ljus (Jutila, 1997). Resultatet är förståeligt i efterhand med tanke på det som diskuterats ovan. Även om resultatet inte var signifikant kan man se att medelvärdet för arternas ljusberoende har minskat en aning (Tabell 4), vilket sannolikt beror på den ökade tillväxten av träd och buskar. De mer isolerade skären utgör majoriteten av lokalerna och de hade endast några enstaka träd (klibbal, ask eller rönn) som inte täcker landskapen på samma sätt som på de större holmarna. I stället har buskiga arter såsom en (*Juniperus communis*) och ljung (*Calluna vulgaris*) blivit mycket vanligare i området. Enen utgör den mest dominanta arten idag (se Tabell 2). Vanliga skuggtoleranta arter som ofta ökar till följd av överväxt är ekorrhör (*Maianthemum bifolium*) och grönvit nattviol (*Platanthera chlorantha*). Ekorrhör har ökat på Ormskär medan grönvit nattviol inte nu kunde hittas på Utö där den tidigare påträffats.

Persson (1984) tar upp i sin artikel att Ellenberg (1978) gjort en iakttagelse att fältskiktet i övergivna slätter eller betade ängar snabbt blir så slutna att träd- eller buskarter har svårt att etablera sig. Ellenberg menar att därför kan gräsmarker förbli öppna i årtionden efter att de övergivits och leda till en mindre artdiversitet. De få ängar och fält som finns på Utö och de andra holmarna idag visar delvis liknande drag och har förblivit öppna efter att slätter och bete upphört. Som nämnts i introduktionen, är majoriteten av alla träd på Utö och Ormskär planterade och de har sedan spridit sig till andra holmar. På till exempel Kesnäs växer nu hundratals små träd, majoriteten av dem rönnar, vilkas frön sprids med bland annat fåglarnas avföring. Lövträd trivs bättre än barrträd, möjligtvis på grund av det marina vinterklimatet och havssaltet (Simak, 1952).

4.3.1. *Förändringar i spridningsvektorerna*

Traditionell markanvändning och transport av boskap från område till område har genom tiderna påverkat florans fröspridning (Poschlod et al., 1998). Då bete och fröspridning med boskap minskat, har andra vektorer såsom vind, vatten och fåglar (se bland annat Hattermann et al., 2019) en mycket större betydelse för artrikedomen i landskapet kring Utö och Jurmo. Andelen arter som sprider sig med boskap och människan har minskat sedan Eklunds inventering, medan fröspridning med fåglar och övriga vektorer som inkluderar vind och vatten har ökat (Figur 17). Preferenserna för specifika spridningsvektorer har ändå inte förändrats signifikant under den tid som förflutit sedan Eklunds inventering. Eftersom arters utbredning inte avtagit utan accelererat och artantalet ökat på majoriteten av holmarna så kan man säga att boskap inte haft stor betydelse för fröspridningen i området.

Orsaken till att andelen arter som sprids med boskap och människor inte har minskat betydligt kan bero på att dessa vektorer upprätthålls på andra sätt, men har samma funktion (Auffret et al., 2014). I stället för boskap så sprider hundar och människor växternas frön till följd av ökad turism och sommargäster. Detta gäller ändå mest på de större holmarna, men fröspridning kan ske i samband med lokalbefolkningens traditionella utflykter till närliggande holmar och skär (egen erfarenhet och kommunikation med lokalbefolkning). Poschlod et al., (1998) menar ändå att antalet människotransporterade frön inte kan mäta upp till det som transporteras av får och annan boskap.

Eftersom landskapet kring Utö och Jurmo är känt som en viktig rastplats för flyttfåglar på våren och hösten har fåglarnas migration starkt bidragit till artutbytet och fröspridningen (se bland annat Viana et al., 2016). Bland annat har stenbär (*Rubus saxatilis*) och hallon (*Rubus idaeus*) (en av de 10 mest dominanta arterna) ökat med 350 % respektive 133 % på de avlägsna holmarna.

4.4. Effekten av area och strandlinjens längd på holmarnas artsammansättning

4.4.1. Area

Till följd av den pågående postglaciala landhöjningen har landarealen blivit något större och strandlinjen något längre på de inventerade holmarna sedan Eklunds växtinventering. Förhållandet mellan artmångfald och area är en av de mest studerade relationer inom ekologi (MacArthur och Wilson, 1967). En ökande areal är en av de huvudsakliga mekanismerna som bidrar till ett ökande artantal (Buckley, 1985; Palmqvist och von Numers, 2006; Hannus och von Numers 2008). Resultaten visar att det finns ett starkt positivt samband mellan holmarnas artmångfald och area. Artantalet är störst på större holmar, men ökningen i artantalet är märkbar också på de mindre holmarna. Ökningen i arean visar sig ofta vara större på flacka holmar och mindre på branta höga holmar, vilket därmed bidrar till större skillnader i artmångfalden (von Numers och Korvenpää 2007). Ur Figur 6 kan man se att artantalet för respektive holme har ökat jämt även om arean på holmarna inte förändrats i stort sett alls.

R^2 -värdena är höga i båda inventeringarna, men artantalen är mycket klumpade i början av grafen till följd av det stora antalet mindre skär som inventerats. Det lägre R^2 -värdet för de Eklunds uppgifter beror möjligen på avbetning och kulturell påverkan på holmarna. Storleken på holmarna kan förr också ha varit en mycket sämre prediktor eftersom holmarna varit så små och påverkats av bland annat havsis. Idag kan area vara en tydligare prediktor för att förklara artantalet när bete upphört och landarealen ökat.

4.4.2. Strandlinjens längd

Landhöjningens effekt på holmarna och artantalet är också tydlig när man jämför strandlinjens längd och antalet strandarter. Ur Figur 7 kan man se att antalet strandarter och strandlinjens längd har ökat på både flacka och branta holmar. R^2 -värdet för de nya artuppgifterna är mycket högre än det för det historiska, men också här ser man tydligt hur antalet arter är mycket klumpade i början av grafen till följd av det stora antalet mindre skär som inventerats. Det lägre R^2 -värdet för Eklunds uppgifter beror

sannolikt på avbetning eftersom många av strandarterna påverkas negativt av bete (Jutila 1997), men också på extrema marina förhållanden som påverkar speciellt sandiga och flacka holmar. Eftersom studieområdet är en fortsättning på Salpausselkä III, finns det mycket löst material som förflyttas och omformas av kraftiga våg- och vindförhållanden. Det har bland annat lett till att Estrevlarna har vuxit fast i Jurmo. Också minskad varaktighet av havsis betyder att stränderna inte formas om lika mycket.

Fem av de tio mest dominanta arterna som påträffades under inventeringen var strandarter. Rörflen (*Phalaris arundinacea*), saltåg (*Juncus gerardii*), krusskräppa (*Rumex crispus*), strandkrypa (*Glaux maritima*) och renfana (*Tanacetum vulgare*) är några av de vanligaste strandarterna och växer på olika typers stränder. Dessa arter förekom idag på majoriteten av holmarna jämfört med Eklunds inventering.

4.5. Miljöförhållanden formar artsammansättningen

Storskaliga studier har visat att geografiska faktorer så som klimat har en avgörande roll i formandet av både artmångfald och floristiska mönster (Korvenpää et al. 2003). Växter kan också användas för att indirekt upptäcka förändringar i miljöförhållanden i frånvaro av direkta mätningar (von Numers och Korvenpää 2007). Det finska meteorologiska institutet utfört meteorologiska observationer och hydrologiska mätningar på Utös atmosfär- och havsforskningsstation sedan år 1881, vilket betyder att det finns direkt mätdata från området som kan jämföras med resultat man får från växtsamhällena.

4.5.1. Temperatur

Laakso et al. (2018) gjorde en studie där de undersökte långsiktiga förändringar och potentiella effekter av det allt varmare klimatet på Östersjöns hydrografi med hjälp av data som samlats in på Utö sedan år 1881. Deras resultat påvisade en ökning av atmosfärstemperaturen på Utö, men att ökningen har skett först sedan början av 1980-talet. Ökningen är betydligt mindre än på landområden, men medeltemperaturen har ökat från 6,0 °C år 1881 till 7,5 °C år 2015. Medelvärde för växtsamhällenas relation

till temperatur hade inte förändrats signifikant i mina analyser, men visade en liten ökning. Laakso et al. (2018) påvisade att datumet då temperaturen på våren överskrider 5 grader har skett ungefär fem dagar tidigare under perioden 1981–2010 jämfört med perioden 1951–1980. Temperaturförändringar kan förskjuta växtsäsongen och påverka förekomsten av olika arter. Eftersom en del av lokalerna kunde besökas först i augusti, kan temperaturförändringarna ha påverkat inventeringen. På grund av höga temperaturer och torka är det möjligt att en del arter inte kunnat identifieras eller hittats i tid. Resultatet i Laakso et al. (2018) stämmer överens med tidigare studier över förändrade klimat- och hydrografiska förändringar i norra Östersjön (HELCOM, 2013).

4.5.2. Havsis

Den genomsnittliga varaktigheten av havsisen på Utö har minskat med 50 % sedan 1980, vilket sammanfaller med ökningen i medeltemperaturen (Laakso et al. 2018). Minskad varaktighet av havsis gör det svårare att motverka temperaturökningar som orsakas av den globala uppvärmningen. När ismassorna är mindre och varar kortare tider slipas också stränderna mindre av ismassorna och de omformas inte lika starkt. Isens slipande effekt kan vara betydande på speciellt de flacka skären, vilket möjligen också kunde vara en av orsakerna till att artantalet på en del av skären under Eklunds inventering på 1920-talet var så lågt.

4.5.3. Salt

Salttåliga arter har minskat på holmarna. Från tabell 4 kan man se att medelvärdet för arternas relation till salt har minskat även om resultatet inte var signifikant. Resultaten från Laakso et al. (2018) visar att salthalten har varierat kraftigt under den tid som förflutit mellan Eklunds inventering och min inventering och visat en stark minskning sedan 1960-talet. Man kan därför säga att miljöförhållanden har inverkan på arternas förhållande till salt. Det är möjligt att salttåliga arter också har minskat till följd av landhöjningen då havsvattnet inte lika lätt sköljer över flacka holmar.

4.5.4. Fukt

Resultaten visade att arternas relation till fukt hade minskat betydligt (Figur 15), vilket är ett avvikande resultat jämfört med tidigare studier (Persson, 1984; Korvenpää och von numbers 2007). Upphörande bete kan förklara mer fuktiga förhållanden på öar. Det här påståendet stöds av vektordiagrammen för både min och för Eklunds DCA-analys (Figur 9 och 11), där vektorerna för Eklunds kulturberoende och fukt pekar åt nästan motsatta håll. Betande djur kan ha skadat torvbildande mossor i sådan omfattning att naturlig utveckling av våta sänkor till myrar till stor del störts eller till och med förhindrats. I det fuktiga klimatet på öar kan små myrar ändå återhämta sig ganska snabbt efter att störning är över. Detta kan gälla även idag på de bergiga holmarna, men förklarar inte varför fuktigheten generellt har minskat på holmarna. För de nya artuppgifterna skulle det gälla att myrarna inte återhämtat sig. Arter som vanligen förekommer på myrar är tuvull (*Eriophorum vaginatum*), hjortron (*Rubus chamaemorus*), kråklöver (*Potentilla palustris*) och kärrsilja (*Peucedanum palustre*). Alla arter förutom tuvull har ändå ökat på holmarna och från egen erfarenhet från holmarna vet jag att det förekommer myrar på dem.

Det är sannolikt att till följd av att klimatet blivit varmare har fuktälskande arter minskat och ersatts av arter som är mer toleranta för torra. Nederbörden i Skärgårdshavet är allmänt kontinental och försomrarna är vanligtvis mycket torrare än på fastlandet (Lappalainen 2004). Högre temperaturer leder också till kraftigare evaporation, vilket kan förklara varför omgivningen visar sig vara mycket torrare. Från vektordiagrammet (Figur 10) kan man se att fuktigheten ökar på mer topografiskt varierande bergiga holmar och minskar på de glesbevuxna sandiga holmarna. Det tyder på att holmarna har väldigt olika fuktförhållanden och att mer varierande miljöer inte påverkas lika hårt av evaporation.

4.5.5. Kontinentalitet

Medelvärde för arternas kontinentalitet är större idag jämfört med det historiska artuppgifterna (Figur 14). Ellenbergs värden på kontinentalitet är inte speciellt tillförlitliga, vilket gör att resultaten inte kan ges en större tyngd. Värden för

kontinentalitet fanns dessutom för enbart ett fåtal arter. Vektorn för kontinentalitet var även mycket kort i vektordiagrammen, vilket innebär att kontinentalitet har en mindre betydelse i formandet av växtsamhället.

4.5.6. Eutrofiering och atmosfäriskt kvävenedfall

Resultaten visade ingen signifikant förändring i växtsamhällenas relation till kväve, vilket var överraskande. Ökad eutrofiering i Östersjön bidrar till mer näringsrika miljöer som gynnar växtligheten (Bonsdorff et al., 1997). Det betydligt ökande antalet strandarter visar att eutrofieringen har påverkat växtsamhällena specifikt på flacka och sandiga holmar som är mer produktiva. Stränderna har vuxit igen till följd av större näringstillförsel, vilket tyder på att eutrofieringen av Östersjön även påverkar den geolitorala zonen och inte bara haven (se von Numers och Korvenpää 2007).

Det finns en tydlig ökning i arter som trivs på näringsrika stränder, till exempel bladvass (*Phragmites australis*), blåsäv (*Schoenoplectus tabernaemontani*), rörflen (*Phalaris arundinacea*), kvickrot (*Elytrigia repens* ssp. *repens*), strandmålla (*Atriplex littoralis*), Strandaster (*Aster tripolium*), och strandgråbo (*Artemisia vulgaris* var. *coarctata*). Förekomsten av dessa kvävegynnade arter har också ökat i andra studier (von Numers och Korvenpää 2007). Det är möjligt att ifall man jämförde endast strandarters medelindikatorvärde för deras relation till kväve skulle det visa ett annorlunda resultat som bättre speglar miljöförändringarna.

Luftburen kvävedeposition till Östersjön har minskat sedan 1990-talet (Gauss et al. 2021). Det är en trend som förväntas fortsätta. På Utö har det också påvisats en minskning i luftburet kväverikt nedfall under perioden 1990–2007 (Ruoho-Airola, 2010). Koncentrationen av kväve har minskat i luftmassorna som transporterats från öst, sydöst, syd, sydväst och väst. Minskningen beror till stor del på minskad marin transport från väst. Eftersom studieområdet befinner sig längs en gammal farled, kan man anta att kvävedepositioner och andra utsläpp varit större förr än nu. Antropogena utsläpp av sura föreningar har ökat sedan industrialiseringen tills 1970- och 1980-talen men senare avtagit (Schöpp et al., 2003). Jordbruk, energiproduktion och transport är de huvudsakliga sektorerna som bidrar till kvävedepositionen i Östersjön. (Schöpp et al., 2003, Gauss et al. 2021).

4.6. Prediktorer som förklarar sannolikheten för förändrade förekomster hos arter

De prediktorer som förklarar sannolikheten i arternas förekomster är topografi, naturtypen ”bergområde”, Eklunds kulturvärde, kontinentalitet, kväve, ljus, temperatur, kalk, salt och fukt. Varför just dessa prediktorer påverkar arters förekomst kan förklaras med det som diskuterats ovan. Traditionell markanvändning, topografi, holmarnas substrat och klimatförändringar påverkar starkt hur artsammansättningen förändrats i området. Stensötan (*P. vulgare*) hade flest prediktorer som förklarade artens ökning i området. Den gynnas av topografiskt varierande bergområden, har låga krav på bland annat ljus och kväve, och hittades därför på majoriteten av holmarna.

Ingen prediktor förklarade varför de arter som förändrats stort i antal förekomster hade minskat. Det kan bero på slumpen eller att den varma och torra sommaren gjort det svår att identifiera dessa arter i tid. Minskad fuktighet förklarade varför arterna vägtåg (*Juncus bufonius*) och källört (*Montia fontana*) sannolikt har försvunnit. Vägtåg är en art som gynnas av bete och är som strandart en svag konkurrent, vilka möjligen är de största orsakerna till att arten inte hittas i området (von Numers, 2011). Källört kan vara mycket svår att hitta senare på sommaren (von Numers, 2011), och kan vara orsaken till att arten inte påträffats.

Förekomsten av endast få arter, vars förekomst förändrats mycket i antal, kunde förklaras med hjälp av prediktorer. Det kan bero på ett antal orsaker, bland annat på att data var så litet men också dåligt urval av arter som inkluderats i analysen. Ifall man slumpmässigt valt andra arter kunde resultatet ha varit annorlunda. I framtida analyser kunde man välja ut specifika arter för att testa. Jag valde att inte välja ut specifika arter ”för hand” eftersom artantalet var så stort.

4.7. Invasiva arter har blivit vanligare

Vresros (*Rosa rugosa*), daggros (*Rosa glauca*) och snårvinda (*Convolvulus sepium*) är arter som klassas som invasiva och har påträffats i betydlig mängd i studieområdet sedan Eklund genomförde sina inventeringar. Vresrosen (se Figur 19 a) är ny i området

och påträffades på totalt 12 lokaler. Den är en invasiv art som under de senaste årtiondena spridit sig längs den finska kusten och i den finska skärgården (Kunttu och Kunttu 2017). En arts kolonisationshistoria är en viktig förutsägelse i hur och vart arter sprider sig. Arter som är utbredda i skärgården är mycket benägna att kolonisera nya öar (Aikio et al., 2020.) Vresrosen är en sådan art och utgör ett stort hot mot kustekosystem och naturligt förekommande inhemska arter. Den trivs på sandiga eller steniga stränder och strandängar, vilket också påvisades under fältarbetet och efteråt i analyserna. Sannolikheten att vresrosen påträffas på kalkrika, glesbevuxna och sandiga områden var mycket hög ($p > 0,05$). Resultaten visade att vresrosen trivs på mindre fuktiga områden och tål högre temperaturer ($p < 0,05$). Det tyder på att vresrosen gynnas av de klimat- och miljöförändringar som visats pågå i området och diskuterats ovan. Vresrosen är problematisk att utrota på grund av dess effektiva spridningsförmåga. En individ kan skjuta ut långa rotskott som sprider sig långt från huvudplantan. Den sprids också med hjälp av frön som sprids mycket lätt med både fåglar och i vatten. Även om vresrosen har spridit sig så förefaller den att inte ha trängt bort inhemska arter på holmarna. Till exempel på Örskärsören (303), där beståndet vuxit exponentiellt, har artantalet ändå ökat med 520 % (se Figur 19 b). Också på andra holmar förekommer vresrosen tills vidare som endast små bestånd eller enstaka individer.

På många av holmarna var individer och bestånd av vresros bekämpade av Forststyrelsen och märkta med varningar. En anmärkningsvärd detalj som jag gjort i samband med inventeringarna var att flera av holmarna där vresrosbestånd var bekämpade, inte tillhörde Skärgårdens nationalpark, medan holmar som tillhörde nationalparken hade obekämpade bestånd. Det kunde vara värdefullt att bekämpa vresrosen på de holmar som tillhör naturskyddsområden med tanke på naturskyddets utveckling och vresrosens explosiva utbredning.

a)



b)



Figur 19. a) Vresros på Utö, Kesnäs och b) vresrosbestånd på Örskärsören.

Snårvinda (se Figur 20) är en invasiv art som Eklund (1958) tidigare hittat på 23 ställen i skärgården, främst på tångvallar. Han misstänkte att den någon gång i tiden införts som prydnadsväxt. Det kan också vara orsaken till att arten spridit sig till holmarna kring Utö. Snårvindan förekommer på havsstränder, där den växer tillsammans med bland annat älggräs (*Filipendula ulmaria*) och nässlor (*Urtica dioica*) och stödjer sin slingrande stam på dem (Nature gate). I sådan miljö påträffades arten i ställvis enorma bestånd på Utö (305), Ormskär (307), Bokulla (300) och Gråharuna (389) under den här inventeringen.



Figur 20. Snårvinda på Utö, Kesnäs.

Strandsnärjan (*Cuscuta europaea* ssp. *halophyta*) är en ettårig, klorofyllös parasit och har inte förmåga till fotosyntes (Nature gate, se Figur 21). Den är en helparasit utan rötter som lever på andra växter, vanligen perenna örter såsom nässla. Nässelsnärjan sprider sig med vatten och är mycket vanlig på näringsrika havsstrandängar. Strandsnärjan har tidigare påträffats endast på Utö (305) i några få exemplar, men idag har arten spridit sig till Ormskär (307), Pattskär (308), Kårharu (353) och Gråharuna (389).



Figur 21. Strandsnärja som lever på kvanne (*Angelica archangelica* ssp. *litoralis*). Pattskär.

Daggrosen betraktas som invasiv och hittades på 5 holmar. Eklund hade tidigare hittat den på Utö (305), men nu hittades den även på Enskär (306), Ormskär (307), Pattsjär (308) och Stenharu (1889).

4.7.1. Arter införda av Ryssland

Arter som införts under tiden som Utö var befäst av Ryssland påträffas väldigt knappt idag. Arterna stillfrö (*Descurainia sophia*), gatkrassing (*Lepidium rudemale*), paddfot (*Asperugo procumbens*) och åkersprägel (*spergula arvensis*) som Eklund tidigare beskrivit som ”alltmer utbredande”, har inte påträffats på Utö under inventeringen. Arterna är annueller och gynnas möjligtvis av öppna landskap. Försvinnandet av dessa arter kan starkt bero på förändringarna i samhällsstrukturen på ön. Purpurklätt (*Lychnis alba*) är en art som Eklund (1919) nämner att skulle ha spridit sig till ön med ryska militären. Arten påträffades inte förvildad på ön, men nog i lokalbefolkningens trädgårdar. Arter som förekom på gårdarna i byn har inte tagits med och därför har även denna art inte inkluderats i de nya artlistorna. Detta kan även vara fallet för de ovan nämnda arterna. Eklund (1918) uppger att han tidigare påträffat endast ett exemplar av vit sötväppling (*Metilotus albus*). Idag har arten brett ut sig till Enskär där den förekom i stora bestånd på bland annat öppna sandbankar.

4.8. Möjliga felkällor

Det enda områdena som inte inventerades var Västra udden och Kattrumpan på Utö eftersom områdena idag ägs av Försvarmakten och tillträde på områdena är förbjudet. Beslutet att inte inventera dessa områden kan ha påverkat resultatet en del och bidragit till bland annat att artantalet på Utö verkar ha minskat. Från erfarenhet kan jag ändå påstå att områdena är mycket lika till växtligheten som de områden som inventerats på Utö, men även andra holmar ock skär. Även om Eklund sannolikt inventerat dessa områden så är det mycket osannolikt att det skulle ha påträffats några ytterligare arter på dessa områden som inte redan tidigare påträffats.

Eftersom studieområdet tillhör Skärgårdshavets nationalpark följdes begränsningar angående landstigning och vistelse under fåglars häckningstid. Detta orsakade att vissa lokaler kunde besökas först i augusti. Den sena tidpunkten för inventeringen bidrog till att det under inventeringen påträffades svårt torkade arter som inte längre kunde artbestämmas och dessa utelämnades. Tidpunkten för inventeringen är också orsaken till att arter som växer tidigare på sommaren inte nu påträffats. Beslutet att inte inventera växtligheten på lokalbefolkningen gårdar på Utö kan också bidra till att en del arter möjligtvis inte har påträffats. I något fall åtskiljes inte arterna havssäv (*Bolboschoenus maritimus*) och blåsäv (*Schoenoplectus tabernaemontani*) från varandra och därför utelämnades *B. maritimus* från de logaritmiska regressionsanalyserna. Felet har inte beaktats i resten av analyserna.

5. Konklusioner

Återinventeringar av växtsamhällen ger information om förändringar i artsammansättning över tid och om hur arter reagerar på miljöförändringar. En uppdatering av tidigare inventeringsarbeten är viktig för att uppfölja förändringar i förekomsten av bland annat invasiva, sällsynta och utrotningshotade arter. Den här studien visar att floran på de återinventerade holmarna kring Utö och Jurmo har förändrats betydligt under de 90 till 100 år som förflutit sedan Eklunds inventeringar. Artsammansättningen på holmarna och skären har genomgått en tydlig homogenisering. Förändrad kulturpåverkan, förändrade miljöförhållanden såsom klimat, isförhållanden och ökad eutrofiering har haft stor del i formandet av växtsamhället. Artantalet har ökat till följd av ökande tillgänglig yta som möjliggjorts av pågående landhöjning. Ytterligare skiljer sig artsammansättningen på holmarna beroende på vilka egenskaper (yta, topografi, geologi) holmarna har.

Den direkta mänskliga påverkan i form av traditionell markanvändning är numera så gott som frånvarande från ytterskärgården, men mänskligt inflytande på naturen fortsätter genom sommargäster och ökande turism. En omfattande studie som utnyttjar miljödata, geografiskt data, uppgifter över mänsklig påverkan och andra miljö påverkande samhällsaktörer av denna skala har inte tidigare utförts. Mänskligt inflytande på floran är tydligt i skärgården Det har betydelse för bevarandet och

förvaltningen av naturområden. Kulturlandskap förändras då den kultur som en gång skapade och upprätthöll dem försvinner. Eklunds material är särskilt värdefullt eftersom det är insamlat under en tid då Utö och Jurmo, men också resten av skärgården ännu var väl befolkad och traditionella näringar bedrevs. Eklunds artuppgifter fungerar som en utmärkt bas för undersökningar idag. Den här avhandlingen ger kunskap om ytterskärgårdens ekologiska värde och hur både fysiska och kemiska miljöförändringar påverkar den biologiska mångfalden även i de mest avlägsna och maritima områdena. Resultaten bidrar till information som kan vara värdefull med tanke på möjligt behov av nya miljöskyddsområden.

Tillkännagivande

Jag vill rikta ett stort tack till min handledare Mikael von Numers som har instruerat mig i fältarbetet, guidat mig i analysprocessen och gett mig goda råd och stöd under skrivprocessen. Tack till Mikael för att han visat intresse för arbetet och studieområdet, och hjälpt mig följa mitt intresse och göra detta pro gradu-tema möjligt. Jag vill också tacka Mikael Lindström med familj för all hjälp i utförandet av fältarbetet och lån av fältredskap. Tack även till min sambo, mina föräldrar och vänner för stöd och diskussioner under processen. Tack till Martin Öhman och Agneta Andersson som gett mig bakgrundsinformation om Utö och Jurmo. Till slut vill jag tacka *Societas pro Fauna et Flora Fennica* för finansiering.

Litteraturförteckning

- Ahti, T., Hämet-Ahti, L. & Jalas, J. (1968) Vegetation zones and their sections innorthwestern Europe. *Ann. Bot. Fenn.* 5, 169–211.
- Andersson, Agneta. Sandviksharun - säsongfisket vid Jurmo. Vrakplundarförlaget, Borgå, 2018. ISBN 978-952-68304-1-4.
- Anon. (1989) Atlas of Finland 1989, 1 Physical environment, 5th edn. Publications division of the National Board of Survey, Helsinki.
- Auffret, A. G., Berg, J., & Cousins, S. A. (2014). The geography of human-mediated dispersal. *Diversity and Distributions*, 20(12), 1450-1456.
- Berg, C., Welk, E., & Jäger, E. J. (2017). Revising Ellenberg's indicator values for continentality based on global vascular plant species distribution. *Applied Vegetation Science*, 20(3), 482-493.
- Bonsdorff, E., Blomqvist, M., Mattila, J. & Norkko, A. (1997). Long-term changes and coastal eutrophication. Examples from the Baltic Sea. *Oceanologica Acta* 20: 319–329.
- Buckley, R.C. (1985) Distinguishing the effects of area and habitat types on island plant species richness by separating floristic elements and substrate types and controlling for island isolation. *Journal of Biogeography*, 12, 527–535.
- Cousins, S. A., Auffret, A. G., Lindgren, J., & Tränk, L. (2015). Regional-scale land-cover change during the 20th century and its consequences for biodiversity. *Ambio*, 44, 17-27.
- Diekmann, M. (2003). Species indicator values as an important tool in applied plant ecology—a review. *Basic and applied ecology*, 4(6), 493-506.
- Eklund, O. 1919: Botaniska anteckningar från Utö i Korpo skärgård. – Meddelanden af Societas pro fauna et flora Fennica 45: 99–106.
- Eklund, O. 1948. Skärgårdsväxterna och kalken. –Lindberg, H. (ed.). Skärgårdsboken: 315--339. Nordenskiöld-samfundet i Finland, Helsingfors.
- Eklund, O. 1958. Die Gefässpflanzenflora beiderseits Skiftet im Schärenarchipel Südwestfinnlands. - *Bidrag till kännedom af Finlands natur och folk* 101: 1-342.

Ellenberg, H., 1978. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Eugen Ulmer, Stuttgart. 981 pp.

Ellenberg, H. 1991: Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – Scripta Geobotanica 18: 1–248.

Eriksson, O., Cousins, S. A., & Bruun, H. H. (2002). Land-use history and fragmentation of traditionally managed grasslands in Scandinavia. *Journal of vegetation science*, 13(5), 743-748.

Forststyrelsen, 2018. Broschyr över Skärgårdshavet. Tillgänglig på <https://julkaisut.metsa.fi/assets/pdf/lp/Esitteet/saaristomerifinsveeng.pdf>

Gauss, M., Bartnicki, J., Jalkanen, J. P., Nyiri, A., Klein, H., Fagerli, H., & Klimont, Z. (2021). Airborne nitrogen deposition to the Baltic Sea: Past trends, source allocation and future projections. *Atmospheric Environment*, 253, 118377.

Hannus, J. J., & Von Numers, M. (2008). Vascular plant species richness in relation to habitat diversity and island area in the Finnish Archipelago. *Journal of Biogeography*, 35(6), 1077-1086.

Hannus, J. J., & Von Numers, M. (2010). Temporal changes in the island flora at different scales in the archipelago of SW Finland. *Applied Vegetation Science*, 13(4), 531-545.

Hattermann, D., Bernhardt-Römermann, M., Otte, A., & Eckstein, R. L. (2019). Geese are overlooked dispersal vectors for vascular plants in archipelago environments. *Journal of Vegetation Science*, 30(3), 533-541.

HELCOM: Climate change in the Baltic Sea Area, HELCOM thematic assessment in 2013, *Baltic Sea Environ. Proc.*, no. 137.

Hill, M. O., & Gauch, H. G. (1980). Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. In *Classification and ordination: Symposium on advances in vegetation science*, Nijmegen, The Netherlands, May 1979 (pp. 47–58). Springer Netherlands.

Horttanainen, Emilia. Jurmo landskapsvårdsplan – del 1. Pargas stad. 2019.

Tillgänglig på https://www.pargas.fi/dynasty/sv_SE/kokous/20194828-10-1.PDF

Kakkuri, J. 1987 Character of the Fennoscandian land uplift in the 20th century. Geological Survey of Finland, Special Paper 2: 15–20.

Korvenpää, T., Von Numers, M., & Hinneri, S. (2003). A mesoscale analysis of floristic patterns in the south-west Finnish Archipelago. *Journal of Biogeography*, 30(7), 1019–1031.

Kunttu, P., & Kunttu, S. M. (2017). Distribution and habitat preferences of the invasive alien *Rosa rugosa* (Rosaceae) in Archipelago Sea National Park, SW Finland. *Polish Botanical Journal*, 62(1), 99-115.

Laakso, L., Mikkonen, S., Drebs, A., Karjalainen, A., Pirinen, P., & Alenius, P. (2018). 100 years of atmospheric and marine observations at the Finnish Utö Island in the Baltic Sea. *Ocean science*, 14(4), 617-632.

Lappalainen, Markku. Skärgårdshavets nationalpark – En jungfrudans av öar. Söderströms/Konstsamfundet, Borgå, 2004. ISBN 951-52-2151-X.

MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (2001). *The theory of island biogeography* (Vol. 1). Princeton university press.

Maankäyttö- ja maanpeiteaineistojen tuottaminen CORINE Land Cover 2018 - hankkeessa ja Copernicus Land -aineistojen validointi Suomessa. SYKE. Tillgänglig på https://www.syke.fi/fi-FI/Tutkimus_kehittaminen/Tutkimus_ja_kehittamishankkeet/Hankkeet/Maankaytto_ja_maanpeiteaineistojen_tuottaminen_CORINE_Land_Cover_2018_hankkeessa_ja_Copernicus_Land_aineistojen_validointi_Suomessa

Meteorologiska institutet. Utö Atmospheric and Marine Research Station. Tillgänglig på <https://en.ilmatieteenlaitos.fi/uto>

Naturvård-LIFE - Artrikedom i den finländska naturen. Layman's report.

Forststyrelsen, Naturtjänster, 2017. Tillgänglig på <https://julkaisut.metsa.fi/assets/pdf/lp/Esitteet/naturvardlife-laymans-report.pdf>

Palmgren, A. (1961). Studier över havsstrandens vegetation och flora på Åland I vegetationen.

- Palmqvist, G., & Von Numers, M. (2006). Floraforändringarna i Skargårdshavets centrala del under ett drygt halvsekel. MEMORANDA-SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA, 82(1), 10.
- Persson, S. (1984). Vegetation development after the exclusion of grazing cattle in a meadow area in the south of Sweden. *Vegetatio*, 55, 65-92.
- Pimenoff, Sandy. Iurima Ultima. Art-Print Oy, Helsingfors, 1985. ISBN 951-99613-0-5.
- Poschlod, P., Kiefer, S., Tränkle, U., Fischer, S., & Bonn, S. (1998). Plant species richness in calcareous grasslands as affected by dispersability in space and time. *Applied Vegetation Science*, 1(1), 75-91.
- Ruoho-Airola, T., Leppänen, S., & Makkonen, U. (2010). Changes in the concentration of reduced nitrogen in the air in Finland between 1990 and 2007. *Boreal Env. Res.* 15: 427–436.
- Schöpp, W., Posch, M., Mylona, S., & Johansson, M. (2003). Long-term development of acid deposition (1880–2030) in sensitive freshwater regions in Europe. *Hydrology and Earth System Sciences*, 7(4), 436-446.
- Simak, M. (1952). Om bevattning av tallsådd med saltvatten.
- Skult, H. (1960). Om kärleväxtfloran i Korpo, Brunskär, en utskärsarkipelag. - *Acta Soc. Fauna. Flora. Fenn.* 76: 1-101, in Swedish.
- von Numers, M. (1995). Distribution, numbers and ecological gradients of birds breeding on small islands in the Archipelago Sea, SW Finland. - *Acta Zoologica Fennica*, 197:1–127.
- von Numers, M. & van der Maarel, E. (1998), Plant distribution patterns and ecological gradients in the Southwest Finnish archipelago. *Global Ecology & Biogeography Letters*, 7: 421-440.
- von Numers, M. and Korvenpää, T. (2007), 20th century vegetation changes in an island archipelago, SW Finland. *Ecography*, 30: 789- 800.
- von Numers, M. 2011. Sea shore plants of the SW archipelago of Finland – distribution patterns and long term changes during the 20th century. – *Annales Botanici Fennici* 48 Suppl. A. 1 – 46.

von Numers M. 2017. Distribution patterns and long-term changes in vascular plants of non-littoral areas in the SW archipelago of Finland. Part I. Study concept and Pteridophyta. – *Annales Botanici Fennici* 54: 245 – 262.

von Numers M. 2017. Distribution Patterns and Long-Term Changes in Vascular Plants of Non-Littoral Areas in the SW Archipelago of Finland. Part II. Pinaceae, Cupressaceae, Nymphaeaceae, Ranunculaceae, Papaveraceae, Ulmaceae, Cannabaceae, Urticaceae, Fagaceae, Betulaceae, Myricaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Polygonaceae. – *Annales Botanici Fennici* 54: 317 – 344.

von Numers 2018. Distribution patterns and long-term changes in vascular plants of non-littoral areas in the SW archipelago of Finland. Part III. Clusiaceae, Violaceae, Cistaceae, Brassicaceae, Salicaceae, Ericaceae, Pyrolaceae, Monotropaceae, Empetraceae, Primulaceae, Tiliaceae, Malvaceae, Thymelaeaceae, Saxifragaceae, Crassulaceae, Grossulariaceae, Parnassiaceae, Droseraceae. — *Annales Botanici Fennici* 55: 43–73.

von Numers M. 2018. Distribution patterns and long-term changes in vascular plants of non-littoral areas in the SW archipelago of Finland. Part IV. Rosaceae, Fabaceae, Onagraceae, Sapindaceae, Oxalidaceae, Geraniaceae, Polygalaceae, Cornaceae, Apiaceae, Rhamnaceae, Rubiaceae. — *Ann. Bot. Fennici* 55: 237–271.

von Numers M. 2018. Distribution patterns and long-term changes in vascular plants of non-littoral areas in the SW archipelago of Finland. Part V. Apocynaceae, Gentianaceae, Menyanthaceae, Oleaceae, Caprifoliaceae, Adoxaceae, Convolvulaceae, Boraginaceae, Lamiaceae, Plantaginaceae, Solanaceae, Scrophulariaceae, Campanulaceae, Asteraceae. — *Ann. Bot. Fennici* 55: 368–403.

von Numers M. 2018. Distribution patterns and long-term changes in vascular plants of non-littoral areas in the SW archipelago of Finland. Part V. Apocynaceae, Gentianaceae, Menyanthaceae, Oleaceae, Caprifoliaceae, Adoxaceae, Convolvulaceae, Boraginaceae, Lamiaceae, Plantaginaceae, Solanaceae, Scrophulariaceae, Campanulaceae, Asteraceae. — *Ann. Bot. Fennici* 55: 368–403.

von Numers M. 2019. Distribution patterns and long-term changes in vascular plants of non-littoral areas in the SW archipelago of Finland. Part VI. Trilliaceae, Asparagaceae, Amaryllidaceae, Iridaceae, Orchidaceae, Araceae, Alismataceae,

Scheuchzeriaceae, Juncaginaceae, Juncaceae, Cyperaceae. — Ann. Bot. Fennici 56: 145–173.

Viana, D. S., Gangoso, L., Bouten, W., & Figuerola, J. (2016). Overseas seed dispersal by migratory birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1822), 20152406.

Wiegmann, S. M., & Waller, D. M. (2006). Fifty years of change in northern upland forest understories: identity and traits of “winner” and “loser” plant species. *Biological Conservation*, 129(1), 109-123.

Zilliacus, Benedict. Utöar. Söderström & C:o Förlags Ab, 1975. ISBN 951-52-0222-1.

Öhman, Martin. Utö – Samhället längst ute. Forststyrelsen, skärgårdshavets parkrevir, 1993. ISSN 951-47-7887-1.

Öhman, Martin. Där Finland börjar - Utös lots- och fyrvaktarsamhälle. Vrakplundrarförlaget Ab, Jurmo, 2014. ISBN 978-952-93-3651-7.

Bilaga 1. Lista över arter som påträffats under inventeringarna och antal förekomster.

Vetenskapligt namn	Eklund	Pettersen
<i>Cystopteris fragilis</i>	3	1
<i>Dryopteris filix-mas</i>	8	15
<i>Dryopteris dilatata</i>	5	8
<i>Dryopteris carthusiana</i>	10	15
<i>Phegopteris connectilis</i>	2	0
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	2	2
<i>Athyrium filix-femina</i>	2	13
<i>Polypodium vulgare</i>	11	16
<i>Ophioglossum vulgatum</i>	3	6
<i>Equisetum arvense</i>	0	4
<i>Equisetum silvaticum</i>	0	1
<i>Equisetum pratense</i>	0	1
<i>Equisetum palustre</i>	0	1
<i>Equisetum fluviatile</i>	0	1
<i>Juniperus communis</i>	15	22
<i>Pinus sylvestris</i>	0	6
<i>Typha latifolia</i>	1	15
<i>Sparganium angustifolium</i>	5	2
<i>Triglochin maritima</i>	4	3
<i>Triglochin palustris</i>	2	3
<i>Phalaris arundinacea</i>	19	21
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	3	3
<i>Hierochloa odorata</i>	2	5
<i>Phleum pratense</i>	1	1
<i>Alopecurus pratensis</i>	1	4
<i>Alopecurus arundinaceus</i>	6	8
<i>Alopecurus geniculatus</i>	1	1
<i>Agrostis stolonifera</i>	21	20
<i>Agrostis capillaris</i>	6	16
<i>Agrostis canina</i>	7	10
<i>Calamagrostis stricta</i>	2	3
<i>Calamagrostis epigejos</i>	2	6
<i>Deschampsia bottnica</i>	9	7
<i>Deschampsia caespitosa</i>	3	5
<i>Deschampsia flexuosa</i>	18	11
<i>Avena pubescens</i>	3	9
<i>Arrhenatherum elatius</i>	5	8
<i>Phragmites communis</i>	2	12
<i>Danthonia decumbens</i>	2	5
<i>Dactylis glomerata</i>	0	3
<i>Poa trivialis</i>	1	2
<i>Poa pratensis</i>	6	6
<i>Poa pratensis ssp. angustifolia</i>	1	3

<i>Poa subcoerulea</i>	1	0
<i>Poa pratensis</i> ssp. <i>irrigata</i>	3	4
<i>Poa nemoralis</i>	3	6
<i>Poa palustris</i>	1	2
<i>Poa compressa</i>	1	5
<i>Poa annua</i>	4	10
<i>Glyceria fluitans</i>	1	1
<i>Puccinellia capillaris</i>	21	19
<i>Festuca arundinacea</i>	0	1
<i>Festuca rubra</i>	22	20
<i>Festuca ovina</i>	13	20
<i>Bromus mollis</i>	3	4
<i>Nardus stricta</i>	1	2
<i>Elytrigia repens</i> ssp. <i>repens</i>	7	18
<i>Elymus arenarius</i>	10	18
<i>Eriophorum angustifolium</i>	10	10
<i>Eriophorum vaginatum</i>	3	5
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	0	13
<i>Blysmus rufus</i>	1	0
<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i>	6	18
<i>Eleocharis quinqueflora</i>	1	4
<i>Eleocharis palustris</i>	1	0
<i>Eleocharis mamillata</i>	11	11
<i>Eleocharis uniglumis</i>	21	20
<i>Rhynchospora fusca</i>	1	1
<i>Carex spicata</i>	1	3
<i>Carex muricata</i>	1	4
<i>Carex chordorrhiza</i>	1	0
<i>Carex disticha</i>	0	2
<i>Carex ovalis</i>	2	3
<i>Carex glareosa</i>	2	2
<i>Carex norvegica</i>	3	0
<i>Carex canescens</i>	12	15
<i>Carex stellulata</i>	2	1
<i>Carex acuta</i>	1	3
<i>Carex nigra</i>	15	16
<i>Carex panicea</i>	1	3
<i>Carex magellanica</i>	1	2
<i>Carex limosa</i>	1	0
<i>Carex viridula</i> var. <i>viridula</i>	1	1
<i>Carex viridula</i> var. <i>pulchella</i>	1	2
<i>Carex flava</i>	1	0
<i>Carex lasiocarpa</i>	1	1
<i>Spirodela polyrrhiza</i>	2	7
<i>Lemna minor</i>	7	13
<i>Lemna gibba</i>	3	3
<i>Juncus conglomeratus</i>	0	3

<i>Juncus filiformis</i>	2	6
<i>Juncus alpinoarticulatus</i> ssp. <i>nodulosus</i>	0	1
<i>Juncus compressus</i>	6	18
<i>Juncus gerardii</i>	9	21
<i>Juncus bufonius</i>	9	0
<i>Juncus ranarius</i>	2	2
<i>Luzula pilosa</i>	0	1
<i>Luzula campestris</i>	2	1
<i>Luzula multiflora</i>	1	4
<i>Allium oleraceum</i>	1	1
<i>Allium schoenoprasum</i>	12	16
<i>Maianthemum bifolium</i>	0	1
<i>Polygonatum officinale</i>	1	3
<i>Iris pseudacorus</i>	0	1
<i>Dactylorhiza incarnata</i> ssp. <i>incarnata</i>	0	1
<i>Platanthera bifolia</i>	1	3
<i>Platanthera chlorantha</i>	1	0
<i>Populus tremula</i>	0	3
<i>Salix aurita</i>	1	3
<i>Salix caprea</i>	1	4
<i>Salix phylicifolia</i>	0	1
<i>Betula pubescens</i>	0	4
<i>Alnus glutinosa</i>	0	9
<i>Alnus incana</i>	0	1
<i>Quercus robur</i>	0	2
<i>Urtica urens</i>	1	8
<i>Urtica dioeca</i>	9	15
<i>Rumex longifolius</i>	1	1
<i>Rumex crispus</i>	12	21
<i>Rumex acetosa</i>	6	17
<i>Rumex thyrsiflorus</i>	1	5
<i>Rumex acetosella</i>	12	20
<i>Polygonum lapathifolium</i> ssp. <i>pallida</i>	1	3
<i>Polygonum lapathifolium</i> ssp. <i>lapathifolia</i>	3	9
<i>Persicaria maculosa</i>	1	0
<i>Polygonum minor</i>	8	3
<i>Polygonum aviculare</i> var. <i>litorale</i>	10	11
<i>Polygonum oxyspermum</i>	1	5
<i>Fallopia convolvulus</i>	1	0
<i>Chenopodium album</i>	1	1
<i>Chenopodium rubrum</i>	0	2
<i>Atriplex patula</i>	2	2
<i>Atriplex longipes</i> ssp. <i>praecox</i>	10	20
<i>Atriplex prostrata</i>	11	13
<i>Atriplex littoralis</i>	5	17
<i>Salsola kali</i>	1	0
<i>Montia fontana</i>	9	0

<i>Stellaria media</i> , die typische Meeresuferform	5	5
<i>Stellaria graminea</i>	13	20
<i>Cerastium fontanum</i> ssp. <i>vulgare</i>	12	14
<i>Cerastium glutinosum</i>	2	11
<i>Cerastium semidecandrum</i>	3	12
<i>Sagina procumbens</i>	13	16
<i>Sagina maritima</i>	5	1
<i>Honckenya peploides</i>	6	8
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	2	15
<i>Spergula arvensis</i>	1	0
<i>Spergularia rubra</i>	1	1
<i>Spergularia salina</i>	2	12
<i>Scleranthus annuus</i>	1	0
<i>Lychnis viscaria</i>	1	0
<i>Silene uniflora</i>	17	17
<i>Silene nutans</i>	1	4
<i>Silene viscosa</i>	2	4
<i>Silene dioica</i>	0	1
<i>Silene latifolia</i> ssp. <i>alba</i>	1	1
<i>Dianthus deltoides</i>	1	2
<i>Saponaria officinalis</i>	0	1
<i>Myosurus minimus</i>	5	0
<i>Ranunculus flammula</i>	2	2
<i>Ranunculus sceleratus</i>	3	2
<i>Ranunculus auricomus</i>	1	0
<i>Ranunculus acris</i>	3	5
<i>Ranunculus polyanthemos</i>	0	2
<i>Ranunculus bulbosus</i>	1	0
<i>Chelidonium majus</i>	0	1
<i>Lepidium ruderale</i>	1	0
<i>Thlaspi arvense</i>	1	1
<i>Cochlearia danica</i>	18	16
<i>Sisymbrium officinale</i>	1	0
<i>Descurainia sophia</i>	1	0
<i>Cakile maritima</i>	6	6
<i>Isatis tinctoria</i>	5	7
<i>Sinapis arvensis</i>	1	0
<i>Brassica rapa</i>	1	0
<i>Raphanus raphanistrum</i>	1	0
<i>Crambe maritima</i>	13	18
<i>Barbarea stricta</i>	8	2
<i>Rorippa sylvestris</i>	0	1
<i>Rorippa palustris</i>	7	1
<i>Cardamine hirsuta</i>	6	11
<i>Capsella bursa pastoris</i>	2	2
<i>Erophila verna</i>	4	1
<i>Draba muralis</i>	0	1

<i>Draba incana</i>	3	2
<i>Arabidopsis thaliana</i>	13	14
<i>Arabis glabra</i>	1	3
<i>Arabis hirsuta</i>	2	2
<i>Erysimum cheiranthoides</i>	1	4
<i>Berteroa incana</i>	1	1
<i>Bunias orientalis</i>	1	0
<i>Drosera rotundifolia</i>	2	4
<i>Sedum telephium</i> ssp. <i>maximum</i>	5	20
<i>Sedum acre</i>	12	21
<i>Ribes uva-crispa</i>	0	1
<i>Ribes nigrum</i>	4	6
<i>Ribes alpinum</i>	0	1
<i>Sorbus hybrida</i>	0	5
<i>Sorbus aucuparia</i>	1	17
<i>Rubus idaeus</i>	9	21
<i>Rubus saxatilis</i>	2	9
<i>Rubus chamaemorus</i>	4	11
<i>Fragaria vesca</i>	2	12
<i>Potentilla palustris</i>	11	13
<i>Potentilla argentea</i> ssp. <i>argentea</i>	4	11
<i>Potentilla erecta</i>	1	5
<i>Potentilla anserina</i> ssp. <i>anserina</i>	10	19
<i>Filipendula ulmaria</i>	6	17
<i>Filipendula vulgare</i>	1	3
<i>Rosa majalis</i>	1	5
<i>Rosa glauca</i>	1	5
<i>Rosa virens</i>	0	2
<i>Melilotus albus</i>	1	1
<i>Trifolium repens</i>	3	3
<i>Trifolium hybridum</i>	1	1
<i>Trifolium arvense</i>	1	3
<i>Trifolium pratense</i>	2	3
<i>Trifolium medium</i>	1	2
<i>Lotus corniculatus</i>	0	1
<i>Vicia hirsuta</i>	1	2
<i>Vicia tetrasperma</i>	0	1
<i>Vicia cracca</i>	10	18
<i>Lathyrus sylvestris</i>	0	1
<i>Lathyrus palustris</i>	0	3
<i>Lathyrus japonicus</i> var. <i>maritimus</i>	0	2
<i>Lathyrus pratensis</i>	1	4
<i>Geranium sanguineum</i>	1	0
<i>Geranium pusillum</i>	1	0
<i>Geranium robertianum</i>	1	3
<i>Linum catharticum</i>	1	1
<i>Callitriche palustris</i>	10	2

<i>Acer platanoides</i>	0	2
<i>Rhamnus frangula</i>	0	1
<i>Hypericum maculatum</i>	0	1
<i>Hypericum perforatum</i>	1	12
<i>Viola pseudoepipsila</i>	3	2
<i>Viola palustris</i>	9	10
<i>Viola canina</i>	3	10
<i>Viola canina</i> ssp. <i>montana</i>	1	2
<i>Viola tricolor</i>	13	22
<i>Lythrum salicaria</i>	13	20
<i>Epilobium collinum</i>	2	1
<i>Epilobium ciliatum</i>	0	2
<i>Epilobium adenocaulon</i>	0	2
<i>Epilobium palustre</i>	9	5
<i>Epilobium angustifolium</i>	3	15
<i>Hippuris vulgaris</i>	6	7
<i>Anthriscus sylvestris</i>	5	17
<i>Carum carvi</i>	1	1
<i>Pimpinella saxifraga</i>	1	2
<i>Angelica sylvestris</i>	0	16
<i>Angelica archangelica</i> ssp. <i>litoralis</i>	12	20
<i>Peucedanum palustre</i>	5	10
<i>Cornus suecica</i>	11	12
<i>Empetrum nigrum</i> (coll)	12	17
<i>Vaccinium oxycoccus</i>	5	10
<i>Vaccinium vitis idaea</i>	1	2
<i>Vaccinium uliginosum</i>	9	11
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0	1
<i>Calluna vulgaris</i>	4	11
<i>Lysimachia vulgaris</i>	9	7
<i>Lysimachia thyrsofolia</i>	1	2
<i>Trientalis europaea</i>	12	11
<i>Glaux maritima</i>	5	21
<i>Fraxinus excelsior</i> (enskilda)	0	4
<i>Centaurium pulchellum</i>	2	2
<i>Menyanthes trifoliata</i>	2	2
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	4	13
<i>Cuscuta europaea</i> ssp. <i>halophyta</i>	1	5
<i>Convolvulus sepium</i>	0	4
<i>Lappula squarrosa</i>	1	0
<i>Asperugo procumbens</i>	2	0
<i>Myosotis laxa</i> ssp. <i>caespitosa</i>	2	3
<i>Myosotis laxa</i> ssp. <i>baltica</i>	5	4
<i>Myosotis arvensis</i>	4	4
<i>Myosotis ramosissima</i>	7	5
<i>Myosotis stricta</i>	1	0
<i>Scutellaria galericulata</i>	10	17

<i>Scutellaria hastifolia</i>	0	2
<i>Prunella vulgaris</i>	1	0
<i>Galeopsis bifida</i>	12	9
<i>Galeopsis speciosa</i>	1	2
<i>Lamium purpureum</i>	1	0
<i>Lamium hybridum</i>	1	0
<i>Stachys palustris</i>	0	1
<i>Origanum vulgare</i>	0	1
<i>Thymus serpyllum</i>	0	1
<i>Lycopus europaeus</i>	5	14
<i>Mentha gentilis</i>	1	0
<i>Solanum dulcamara</i>	0	2
<i>Solanum nigrum</i>	1	0
<i>Linaria vulgaris</i>	1	6
<i>Scrophularia nodosa</i>	2	10
<i>Veronica longifolia</i>	4	18
<i>Veronica serpyllifolia</i>	1	0
<i>Veronica arvensis</i>	3	0
<i>Veronica verna</i>	1	0
<i>Veronica scutellata</i>	1	0
<i>Veronica chamaedrys</i>	1	3
<i>Veronica officinalis</i>	3	10
<i>Odontites litoralis</i>	2	11
<i>Euphrasia nemorosa</i>	1	1
<i>Rhinanthus serotinus</i>	1	5
<i>Rhinanthus minor</i>	2	3
<i>Plantago major</i> ssp. <i>major</i>	1	2
<i>Plantago major</i> ssp. <i>intermedia</i>	5	16
<i>Plantago lanceolata</i>	0	1
<i>Plantago maritima</i>	1	2
<i>Galium aparine</i>	0	1
<i>Galium Vaillantii</i>	1	0
<i>Galium uliginosum</i>	1	2
<i>Galium palustre</i>	13	17
<i>Galium trifidum</i>	0	1
<i>Galium boreale</i>	1	2
<i>Galium verum</i>	6	14
<i>Valeriana officinalis</i>	4	8
<i>Valeriana salina</i>	5	16
<i>Campanula rotundifolia</i>	1	3
<i>Aster tripolium</i>	0	6
<i>Erigeron acer</i>	2	8
<i>Conyza canadensis</i>	0	1
<i>Filago arvensis</i>	0	1
<i>Antennaria dioeca</i>	3	4
<i>Bidens tripartita</i>	1	1
<i>Achillea ptarmica</i>	1	2

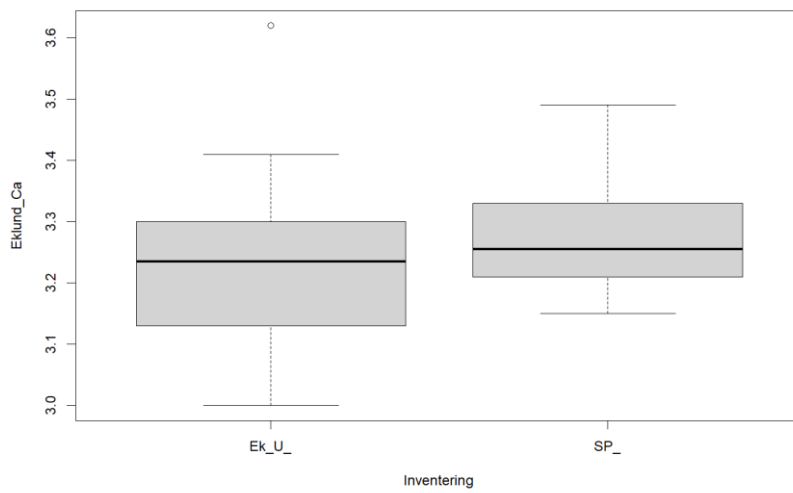
<i>Achillea millefolium</i>	5	10
<i>Matricaria perforata</i>	1	6
<i>Matricaria maritima</i> ssp. <i>maritima</i>	13	20
<i>Chamomilla suaveolens</i>	1	3
<i>Leucanthemum vulgare</i>	0	1
<i>Tanacetum vulgare</i>	12	22
<i>Artemisia absinthium</i>	1	11
<i>Artemisia campestris</i>	2	9
<i>Artemisia vulgaris</i> var. <i>vulgaris</i>	1	7
<i>Artemisia vulgaris</i> var. <i>coarctata</i>	4	17
<i>Tussilago farfara</i>	0	1
<i>Senecio vulgaris</i>	1	5
<i>Senecio sylvaticus</i>	12	14
<i>Senecio viscosus</i>	0	8
<i>Cirsium vulgare</i>	5	11
<i>Cirsium palustre</i>	0	2
<i>Cirsium arvense</i>	2	7
<i>Centaurea cyanus</i>	2	0
<i>Centaurea jacea</i>	0	1
<i>Lapsana communis</i>	0	1
<i>Leontodon autumnalis</i>	3	10
<i>Tragopogon pratensis</i>	0	2
<i>Crepis tectorum</i>	5	8
<i>Sonchus arvensis</i> var. <i>maritimus</i>	12	19
<i>Hieracium pilosella</i>	3	8
<i>Hieracium umbellatum</i>	1	2
<i>Rosa rugosa</i>	0	12
<i>Taraxacum officinale</i>	2	13
<i>Ligusticum scothicum</i>	0	2
<i>Lactuca serriola</i>	0	1

Bilaga 2. Alla arter som inkluderades i logistisk regressionsanalys.

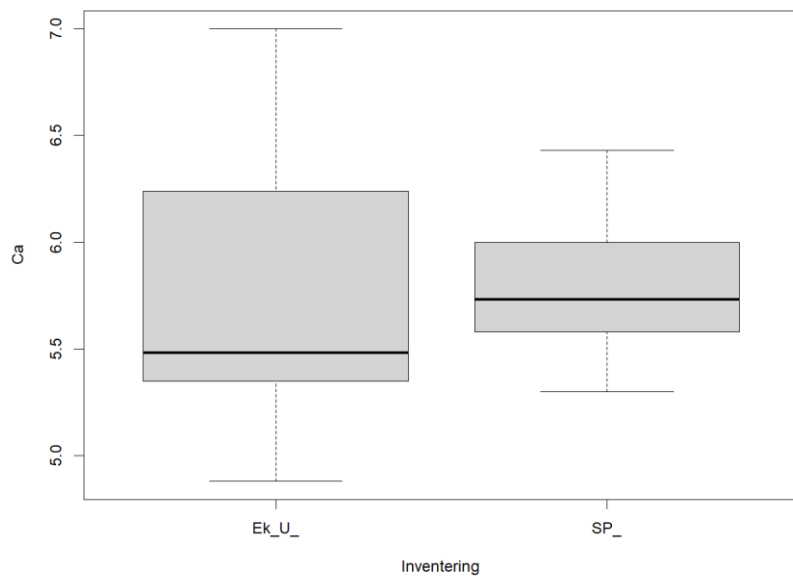
Arter som förekom på ≥ 50 % av holmarna och ökat med ≥ 30 %	Arter som förekom på ≥ 30 % av holmarna och ökat med ≥ 50 %	Arter som minskat med ≥ 50 %.	Arter som koloniserat ≥ 30 % av lokalerna	Arter som tidigare funnits på mer än en holme men idag försvunnit helt.
<i>Polypodium vulgare</i>	<i>Elytrigia repens</i> ssp. <i>repens</i>	<i>Cystopteris fragilis</i>	<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Phegopteris connectilis</i>
<i>Festuca ovina</i>	<i>Juncus gerardi</i>	<i>Sparganium angustifolium</i>	<i>Rosa rugosas</i>	<i>Carex norvegica</i>
<i>Rumex crispus</i>	<i>Atriplex longipes</i> ssp. <i>praecox</i>	<i>Polygonum minor</i>	<i>Angelica sylvestris</i>	<i>Juncus bufonius</i>
<i>Rumex acetosella</i>	<i>Rubus idaeus</i>	<i>Sagina maritima</i>	<i>Senecio viscosus</i>	<i>Montia fontana</i>
<i>Sedum acre</i>		<i>Barbarea stricta</i>		<i>Myosurus minimus</i>
<i>Lythrum salicaria</i>		<i>Rorippa palustris</i>		<i>Asperugo procumbens</i>
<i>Angelica archangelica</i> ssp. <i>litoralis</i>		<i>Erophila verna</i>		<i>Veronica arvensis</i>
<i>Matricaria maritima</i> ssp. <i>maritima</i>		<i>Callitriche palustris</i>		<i>Centaurea cyanus</i>
<i>Sonchus arvensis</i> var. <i>maritimus</i>		<i>Sparganium angustifolium</i>		

Bilaga 3. Boxplots över vägda medelvärden för a) Eklunds värde för kalk, och Ellenbergs indikatorvärde för b) kalk, c) salt, d) temperatur, e) kväve och f) ljus.

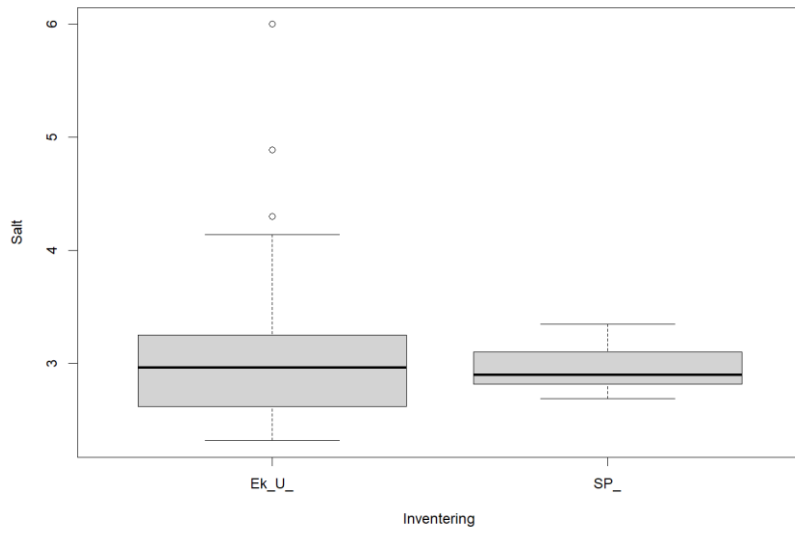
a)



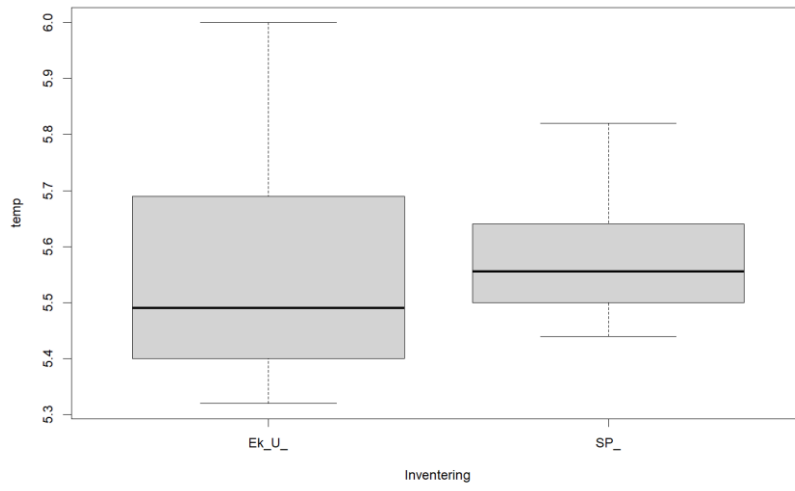
b)



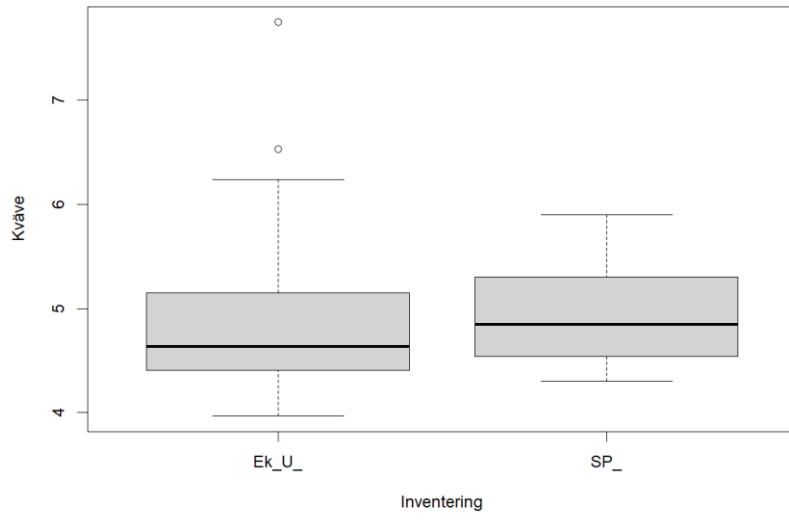
c)



d)



e)



f)

