

ARBETSRAPPORT 1200-2024

# Samband mellan klimat, biologisk mångfald & skoglig produktion

Emelie Fredriksson & Jon Ahlinder



Bild: Mostphotos.

# Innehåll

<b>Förord</b> .....	<b>4</b>
<b>Summary</b> .....	<b>5</b>
<b>Sammanfattning</b> .....	<b>6</b>
<b>Inledning</b> .....	<b>7</b>
Bakgrund .....	7
Syfte.....	7
<b>Metod</b> .....	<b>8</b>
Data .....	8
Produktion .....	8
Klimat .....	8
Biodiversitet .....	8
Taxonomi.....	9
Övrigt.....	9
Analys .....	10
Datahantering .....	10
Modellering med gemensam kovarians mellan arter.....	10
<b>Resultat och diskussion</b> .....	<b>11</b>
Öppna data.....	11
Metodjämförelser .....	11
Explorativ analys.....	12
Samband mellan produktion, biodiversitet och klimat.....	16
Klimat effekter.....	23
<b>Slutsats</b> .....	<b>24</b>



Uppsala Science Park, 751 83 Uppsala  
skogforsk@skogforsk.se  
skogforsk.se

---

Kvalitetsgranskning (Intern peer review) har genomförts i mars 2024 av Line Djupström, bitr.  
Programchef Skogsskötsel. Därefter har Magnus Thor, Forskningschef,  
granskat och godkänt publikationen för publicering 20 september 2024.

Redaktör: Anna Franck, anna@annafranck.se  
©Skogforsk 2024 ISSN 1404-305X

# Förord

Tack till KLSA för att ha finansierat projektet tillsammans med Skogforsk och till Magnus Thor och Line Djupström för kommentarer på tidigare versioner av rapporten.

Uppsala 2024

Jon Ahlinder

# Summary

Large public databases have transformed our ability to examine changes in biodiversity at a national scale, considering forest composition, stand characteristics, and climate change. In this study, we demonstrate how these databases can be used to investigate and map the impact on biodiversity across climate and forest production gradients. Specifically, we employed a joint species distribution model (JSDM) to analyse bird assemblages, with 105 different species, observed in Sweden during 2020. Our approach allowed us to explicitly model biotic interactions within bird communities, providing valuable insights for ecosystem analysis and conservation efforts.

Key findings from our project include:

- Diversity gradient: we observed significant variation within and among bird assemblages, showing a clear diversity gradient from south to north in Sweden.
- Habitat preferences: we identified bird populations across Sweden with similar habitat preferences (niches) and explored potential biotic interactions between species.
- Environmental filtering: we addressed the effects of environmental filtering (including production, climate, and diversity variables) on bird assemblages, and assessed their positive or negative impact on individual species.
- Climate scenario: We simulated a future climate scenario with a 2-degree temperature increase and exemplified its effect on the predicted distribution changes of two bird species with distinct habitat preferences.

The results of our study serve as a practical guide for using publicly available data to investigate environmental filtering and biotic interactions, contributing to a broader understanding of biodiversity on a geographical scale and resolution. This type of exploitative study can be used to generate more detailed hypotheses for future research.

# Sammanfattning

Öppna rikstäckande databaser finns idag tillgängliga för att undersöka frågor rörande förändringar i biodiversitet längs gradienter av avstånds-, klimat- och produktionsfaktorer. Syftet med det här projektet var att upptäcka eventuella rumsliga trender i biologisk mångfald, samt att identifiera associationer till dessa faktorer. Detta genomfördes med en ny metod inom multivariat modellering (joint species distribution model) som gemensamt kan analysera hela artsamhällen inklusive interaktioner mellan arter. Vi illustrerade hur metoderna kan tillämpas genom att studera 105 fågelarters observerade utbredning under år 2020 på 487 ytor fördelade över hela Sverige.

Här är projektets viktigaste insikter:

- **Diversitetsgradient:** En stor variation mellan och inom fågelsamhällen observerades, med en tydlig diversitetsgradient från söder till norr i Sverige.
- **Habitatpreferenser:** Grupper av fåglar med liknande preferenser (nischer) identifierades samt potentiella biotiska interaktioner mellan fågelarter.
- **Miljöpåverkan:** Effekter av produktion, klimat och diversitet på fågelsamhällena skattades och dess positiva eller negativa association till specifika arter.
- **Klimatscenario:** Ett framtida klimatscenario med en tvågradig temperaturökning modellerades och dess effekt exemplifierades på två fågelarters predikterade förändring i utbredning.

Denna typ av explorativ analys kan ha potential att identifiera områden med potentiellt hög biologisk mångfald och generera hypoteser för mer detaljerade studier. En sådan studie som bygger på nationella data kan ligga till grund för beslutsfattande inom bevarandebiologi.

# Inledning

## Bakgrund

Biologisk mångfald är en central fråga, globalt såväl som nationellt. Diskussion och debatt är intensiv och ofta polariserad. Svenskt skogsbruk har en viktig uppgift att utveckla och tillämpa skötselsystem som ger en hög och värdefull virkesproduktion, samtidigt som biologisk mångfald skyddas och utvecklas och synergier med skogens övriga ekosystemtjänster utnyttjas. Idag implementeras åtgärder för miljöhänsyn inom skogsbruket i alla steg från förnyring till avverkning för att återskapa strukturer som det är brist på i landskapet, exempelvis genom att skapa död ved eller gynna löv (Skogsstyrelsen 2022b). Trots att dessa strukturer fortfarande är långt under de mängder som förväntas i en naturlig barrskog (Siitonen 2001), syns positiva trender för hård död ved och andel lövinslag jämfört med 1990-talet (Sveriges officiella statistik 2020). Fler och fler skogliga arter klassas dock som rödlistade, där dess livsmiljöer försvinner, fragmenteras och förändras (Eide, W. m.fl. (red.) 2020). De arter som framför allt missgynnas är de med kort spridningsförmåga eller de som kräver äldre, intakt skog. Behovet av ny kunskap och nya hjälpmedel att mäta, hantera och utvärdera biologisk mångfald i det praktiska skogsbruket är stort.

Att mäta och utvärdera biodiversitet är emellertid en svår och nyanserad uppgift som kräver väldefinierade mål och bra underlag. Biologisk mångfald är ett mångfasetterat begrepp som innefattar långt mer än bara antalet arter inom ett visst område. Ändå är artantal det som framför allt nyttjas för att utvärdera trender i biodiversitet, både i tid och rum (temporära och spatiala). Tyvärr går mycket information förlorad, då hela artsammansättningar görs om till ett enskilt mått. Inom begreppet biodiversitet innefattas genetisk variation, balansen mellan arter och populationer samt variation av strukturer och livsmiljöer. Med moderna analysmetoder kan hela artsamhällen och dess sammansättning jämföras i förhållande till dess egenskaper, dess miljö och deras släktskap. Med multivariat modellering kan flera arter studeras tillsammans i stället för enbart enskilda arter som i en klassisk regressionsmodellering. Det går då att undersöka hur arternas egenskaper är kopplade till gradienter i deras livsmiljö. För att kunna anpassa framtida skogliga skötsel- och hänsynsrekommendationer krävs god förståelse för vilka miljöer som kan behöva extra hänsyn.

Områden med hög bonitet har stor potential, både ekonomiskt och ekologiskt, genom att såväl ge hög avkastning och ha potential för höga naturvärden (species-energy theory (Wright 1983)). På så sätt är nationella produktionsgradienter intressanta ur fler än en ekonomisk aspekt. Förutom biodiversitet står skogsbruket inför ännu en utmaning, nämligen anpassningar till ett föränderligt klimat. Enligt aktuella klimatscenarion för Sverige (Sjökvist m.fl. 2015) kommer både temperaturen och nederbörden att öka vilket kommer att leda till längre vegetationsperioder och förändrade livsmiljöer för många arter. En längre vegetationsperiod innebär troligen större avkastning för virkesproduktion men även risk för svamp och insektsangrepp, medan förändrade livsmiljöer riskerar lokalt utdöende för känsliga arter (Anderegg m.fl. 2022).

## Syfte

Syftet med projektet var att upptäcka eventuella rumsliga trender i biologisk mångfald, samt att identifiera associationer till dessa faktorer med hjälp av en ny metod inom



multivariat modellering (joint species distribution model). Denna skulle kunna gemensamt analysera hela artsamhällen inklusive interaktioner mellan arter.

Vår förhoppning är att resultaten från detta projekt ska ge uppslag för mer riktade frågeställningar för hur öppna data kan användas för att bidra till ökad kunskap om kopplingar mellan biodiversitet, skogliga produktionsgradienter och klimatfaktorer.

## Metod

### Data

En av målsättningarna i projektet var att nyttja öppna databaser för att svara på nationellt intressanta frågeställningar angående biodiversitet och klimatförändringar. Vi kunde i stor utsträckning använda de databaser vi planerat, men med en rad anpassningar beroende på typ och kvalitet av data samt hur användarvänliga sortering och nedladdning var.

### Produktion

Riksskogstaxeringens öppna databas har en lång rad variabler att välja bland, allt från kärlväxter, död ved och övergripande ståndortsvariabler. Till detta projekt valdes enbart variabler kopplade till skoglig produktion, närmare bestämt: Beståndsålder, Medelhöjd, Stamantal och Ståndortsindex (SIS). Data från de senaste fem åren plockades ut för att få nationell täckning (2017–2021). Efter att ha sorterat ut de ytor som klassificerats med ”Skogsmark” som ägoslag blev antalet provytor totalt 134 536 (Figur 1).

Riksskogstaxeringens inventeringsdesign har tätare mellan provtagningspunkterna i södra Sverige jämfört med norra. Detta beror på att de norra delarna av landet generellt har längre heterogenitet, vilket gör att behovet av täta provtagningspunkter är lägre för att ändå få en representativ bild av skogen. Även om Riksskogstaxeringen tekniskt sätt är öppet för allmänheten tar de ut en hanteringskostnad för nedladdning av data, till skillnad mot övriga databaser som nyttjats i detta projekt.

### Klimat

SMHI har många klimatrelaterade variabler på sin hemsida som öppet kan laddas hem. Data finns tillgängliga för specifika mätstationer spridda över landet men även interpolerade data utifrån mätstationerna som då går att få på specifika latituder och longituder. I det här projektet valdes att ladda hem interpolerade värden för nederbörd och temperatur (medel per dygn) för provpunkter med samma GPS-koordinater som Riksskogstaxeringens provytor för 2020 (Figur 1).

### Biodiversitet

En begränsning i Artdatabankens öppna data var att det saknades möjlighet att ladda ned större datamängder på något enkelt sätt (> 10 000 observationer). När möjligheten att kombinera olika organismgrupper undersöktes upptäcktes också en varierande osäkerhet av identifiering och spridning på observationerna spatialt och temporärt. Detta ledde oss till att begränsa oss enbart till fåglar, specifikt från Fågeltaxeringens standardrutter. På detta sätt minskade rumsliga felaktigheter, eftersom inventeringen är standardiserad och utspridd nationellt samt att tiden spenderad för inventeringen är likartad (så kallad



sampling effort). Standardrutterna är inventerade med nationell täckning, där främsta syftet är att följa temporala trender hos enskilda arter (för mer detaljer: <https://www.artdatabanken.se/>). Totalt laddades 17 271 artobservationer ned med ett totalt artantal på 105 st under 2020 (Figur 1).



**Figur 1.** Datapunkter för de olika typerna av data. Grönt = Produktion (Rikstaxeringen: Beståndsålder, Medelhöjd, Stamantal, Ståndortsindex (SIS)), Röd = Klimat (SMHI: Temperatur, Nederbörd), Gul = Arter (Fågeltaxeringens standardrutt: förekomst fåglar).

## Taxonomi

Taxonomisk information laddades enkelt ned från SLUs Dyntaxa (<https://www.artdatabanken.se/tjanster-och-miljodata/dyntaxa/>) efter att en lista med arter med vetenskapliga namn var fastställd utifrån artobservationerna från Artdatabanken. Nivåerna släkte, familj och ordning sorterades ut som relevanta för analyserna.

## Övrigt

Skogsstyrelsens statistikdatabas nyttjades inte i modellerna eftersom den geografiska upplösningen inte var lika detaljerad som de övriga variablerna, och detta skulle bidra till svårtolkade resultat. Många av aspekterna i den databasen har fångats indirekt eller direkt med de ovan nämnda databaserna.

## Analyser

### Datahantering

Alla analyser utfördes med hjälp av R Studio (RStudio and Team 2020). Varje observation av arter, produktion och klimat delades in i ett nationellt rutnät så att varje observation tilldelades ett geografiskt område. För att göra det hanterbart behöver det vara ett visst överlapp mellan observationer tilldelade till en specifik yta från de olika dataseten, och helst inga tomma ytor, även om detta till viss del kunde hanteras i modellanalysen. Ett gridsystem sattes upp som täckte hela Sveriges yta med paketet sf (Pebesma, 2018) där varje yta hade formen av en hexagon med area 1261 km<sup>2</sup>. Sedan överfördes observationerna i dataseten till gridsystemet där alla data slogs ihop. Om flera observationer per dataset och yta erhöles, togs medelvärdet för den ytan. Totalt erhöles ett gridsystem med 487 olika ytor. För de variabler där upplösningen inte räckte till imputerades datapunkter med paketet missForest (Stekhoven & Buehlmann 2012). Detta gällde framför allt för nederbörd och temperatur. Totalt saknades 3,6 procents data i produktions- och klimatvariablerna.

### Modellering med gemensam kovarians mellan arter

Tidigare har ofta analyser av artsamhällen ignorerat kopplingar mellan arter, det vill säga arter har analyserats oberoende av varandra. Dock har en typ av modell, *joint species distribution model* (eller kort JSMD) blivit mycket populär i litteraturen. För att modellera produktions-, klimat- och diversitetsvariablers påverkan på fågeldiversiteten användes paketet Hmsc (Ovaskainen m.fl. 2017, Tikhonov m.fl. 2020) som är en JSMD-implementation som använder latent variabler för att förenkla kovariansstrukturen i modellen, vilket drastiskt reducerar antalet variabler och därmed analys tiden. I det här fallet var det viktigt att kunna ta hänsyn till den spatiaala effekten på arter när geografiskt närliggande observationer är korrelerade. Utöver Hmsc diskuteras fler metoder i resultatet nedan (Tabell 1).

Prediktorerna i modellen (ingående variabler) valdes ut baserat på biologisk relevans för frågeställningen i första hand. För att ta bort vissa prediktorer med stor korrelation användes en principalkomponentanalys (PCA). Alla prediktorer i modellen normaliserades genom att skalas om till medelvärde noll ( $\mu = 0$ ) och variation ett ( $\sigma^2 = 1$ ). Detta gjordes för att förbättra modellanalysen så att alla variabler skulle viktas lika mycket. För att modellera den spatiaala effekten på artsamhällena överfördes geografiska distanser till en kovariansstruktur med hjälp av en exponentiell funktion. Om avstånden mellan två ytor är stor kommer kovariansen att bli liten mellan artsammansättningarna i ytorna och inte påverka analysen, och kovariansen kommer exponentiellt att minska med ökat avstånd mellan ytor.

Eftersom antalet observationer av varje fågelart fanns tillgänglig användes Poisson fördelningsfunktion som observationsmodell. Även binomial-funktionen för närvaro-/frånvarodata testades men där bedömdes att observationerna per art och yta bidrog positivt till modellens anpassningsförmåga och prediktiva analyser för fallstudien med framtida klimatändringar. Binomial modellering kan vara ett alternativ vid osäkra observationsdata eller om det är stora skillnader i magnituden av observationsdata så att antaganden i modellen inte håller.

All R-kod för att analysera datat med HMSC finns sparad under [https://github.com/jonhar97/Nationella\\_samband](https://github.com/jonhar97/Nationella_samband).

# Resultat och diskussion

## Öppna data

Data som samlas in av allmänheten, till exempel genom medborgarvetenskap, kan ge värdefull information för vetenskaplig forskning, men också medföra stora utmaningar när det gäller datakvalitet, tillförlitlighet och giltighet (Mair m.fl. 2017).

Artdatabanken bygger på observationer av arter insamlade av allmänheten. Denna typ av data består då oftast av observationer men saknar icke-observationer. Det betyder att en person hittar en art på en specifik plats och rapporterar in, men det finns ingen information om det förekommer arter där som ej rapporterades. Detta skapar problem vid dataanalysen eftersom vanliga regressionsmodeller till exempel kräver data som består både av förekomster och icke-förekomster (*presence - absence*).

Ett annat problem med denna typ av data är den geografiska obalans som kommer från att olika platser besöks i oproportionerlig grad. Platser närmare där människor bor, vägar eller områden som redan är rapporterade som artrika kommer oftast besökas i större utsträckning än andra (Dennis & Thomas 2000). Datainsamling av denna typ är heller inte standardiserad i skicklighet hos personerna som rapporterar in artfynden (Lahoz-Monfort m.fl. 2014).

Genom att enbart välja artobservationen från Fågeltaxeringen kunde problemet med ojämnt fördelade geografiska data undvikas samt skillnaderna bland olika inventerare och deras skicklighet minskas (Figur 1). Eftersom dessa data enbart består av observationer måste ett antagande göras att övriga positioner ej har förekomster av arten.

Det finns även många fördelar med öppna data som samlas in av allmänheten. Det är en möjlighet att samla in stora mängder data på ett relativt kostnadseffektivt sätt samt ett sätt att engagera och utbilda människor.

## Metodjämförelser

Vanligen analyseras biologisk mångfald med mått som artantal eller med olika diversitetsindex där även förhållandet mellan arterna tas med på ett förenklat sätt (Figur 4). För att få en mer detaljerad bild över mångfalden i ett område krävs mer avancerade mått som tar hänsyn till hela artsammansättningen. För denna typ av analys behövs statistisk modellering med multivariata metoder (Ovaskainen m.fl. 2017) som innefattar dels data om artsammansättning, släktskap och hur arterna interagerar med varandra, dels lokalt klimat och produktionsdata. Dessa typer av modeller, så kallade *joint species distribution models* eller kort JSDM, har många fördelar jämfört med andra tillgängliga alternativ (Caradima m.fl. 2019). En rad metoder testades inom ramen för detta projekt och resultatet är sammanställt i tabellen nedan (Tabell 1).

Valet av implementation kan variera från fall till fall beroende på exempelvis typ av data och vilken fördelning den följer. Finns det en övervikt på nollvärden kan en noll-inflationstyp av fördelningsfunktion vara att föredra (Niku m.fl. 2017). Andra viktiga faktorer att ta hänsyn till är om det finns icke-linjära samband (interaktioner mellan faktorer) eller väldigt många arter och variabler att modellera.

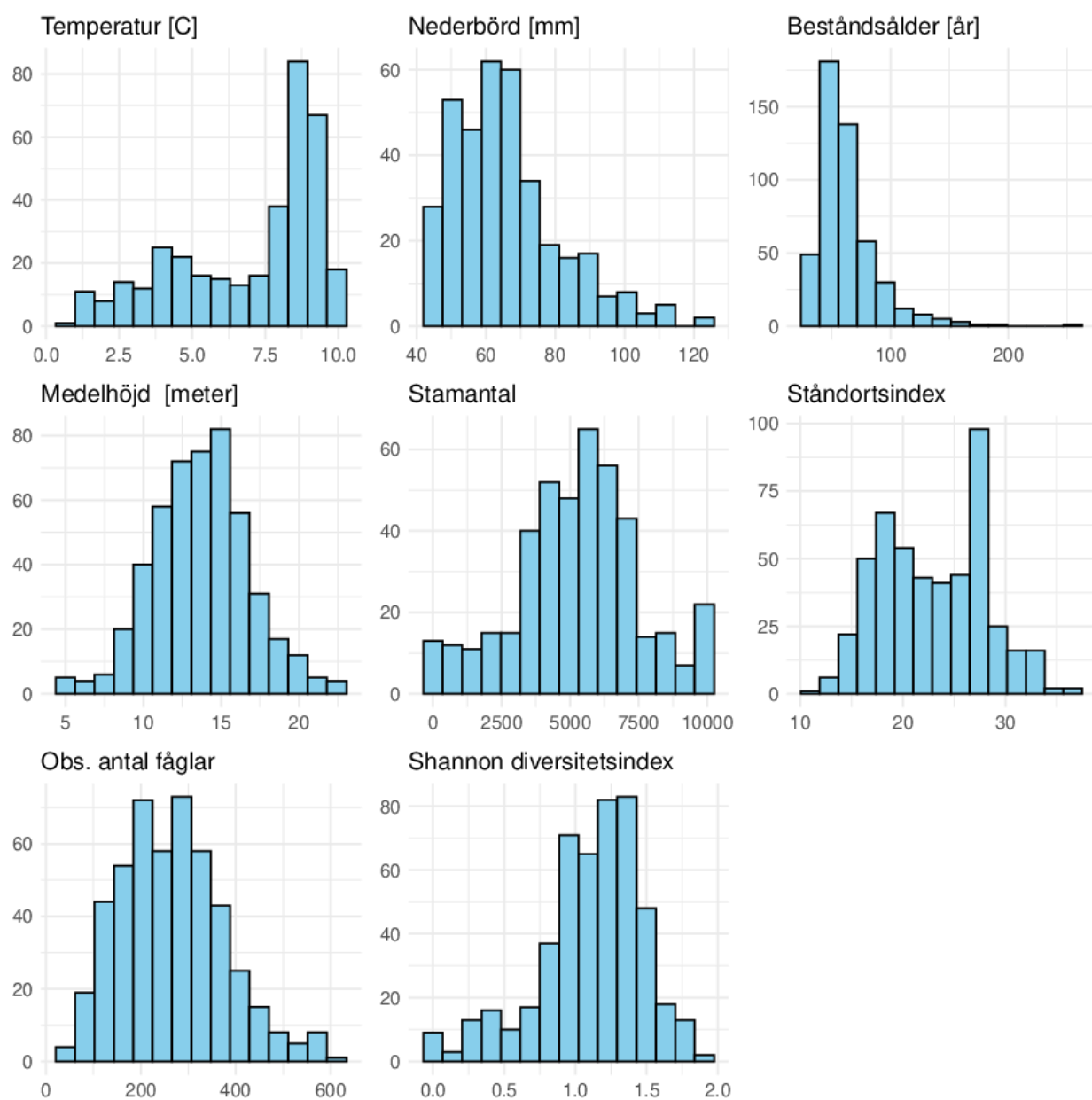
Tabell 1: Tillgängliga implementationer av JSDM. Kont. är en förkortning av kontinuerligt.

	Hmsc	Gllvm	sjSDM	jSDM	JSDM4POD
<b>Plattform</b>	R	R	Python/R	R	Python
<b>Inferensmetod</b>	Gibbs sampler	Maximum likelihood	Monte Carlo likelihood	Gibbs sampler	Hamiltonian Monte Carlo
<b>Respons</b>	Kont., binärt, räknedata	Kont., binärt, räknedata	Kont., binärt, räknedata	Kont., binärt, räknedata	Binära data
<b>Artegenskaper</b>	Ja	Ja	Nej	Ja	Nej
<b>Fylogeni</b>	Ja	Nej	Nej	Nej	Nej
<b>Spatialmodell</b>	Ja	Nej	Ja	Nej	Ja
<b>Hastighetskattning</b>	Långsam	Snabb	Snabb	Långsam	Medelsnabb
<b>Hantering av NA</b>	Nej	Nej	Nej	Nej	Ja
<b>Referens</b>	(Tikhonov m.fl. 2020)	(Niku m.fl. 2019)	(Pichler & Hartig 2021)	(Vieilledent & Clément 2023)	(Escamilla Molgora m.fl. 2022)

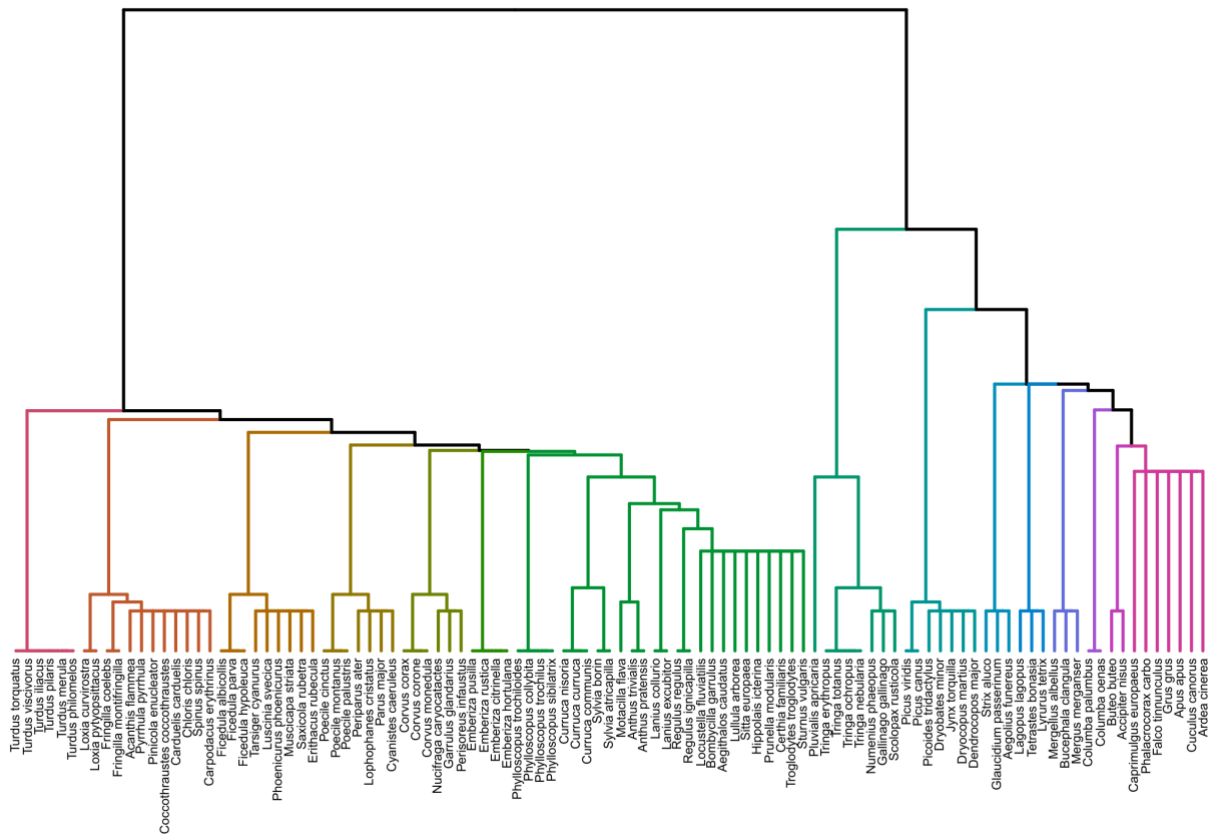
## Explorativ analys

Innan en modellanalys är det bra att inspektera fördelningen hos varje variabel som ska inkluderas. Det kan ge ledtrådar till hur de ska modelleras, exempelvis som kovariat (kontinuerliga data) eller som en faktor (diskreta data). Indata kan till exempel transformeras för att förbättra modellanalysen om fördelningen är skev eller diskontinuerlig. I den här studien valde vi att visa fördelningen hos de viktigaste variablerna som histogram (Figur 2), där alla variablerna är kontinuerliga och hyfsat normalfördelade. Eventuellt skulle exempelvis variabeln beståndsålder logaritmeras. Alla data verkar rimliga utan några uppenbara avvikelser.

Artobservationerna gick att dela upp fylogenetiskt i 15 ordningar, 36 familjer och 75 släkten (Figur 3). Strukturen i ordningarna ser olika ut med en stor variation i antal familjer. Denna fylogenetiska signal (trait) kan skattas i Hmsc-analysen för att undersöka samband mellan genetiskt släktskap och habitat-preferenser. Taxonomin (ordning, familj, släkte) användes som en prediktor i modelleringen.



Figur 2. Fördelning av variablerna i studien. Observerade antal fåglar var den enda variabel som inte ingick i modellen som prediktor, utan i stället indirekt som responsvariabel eftersom alla fågelarter ingick (det vill säga hela fågelsamhället).

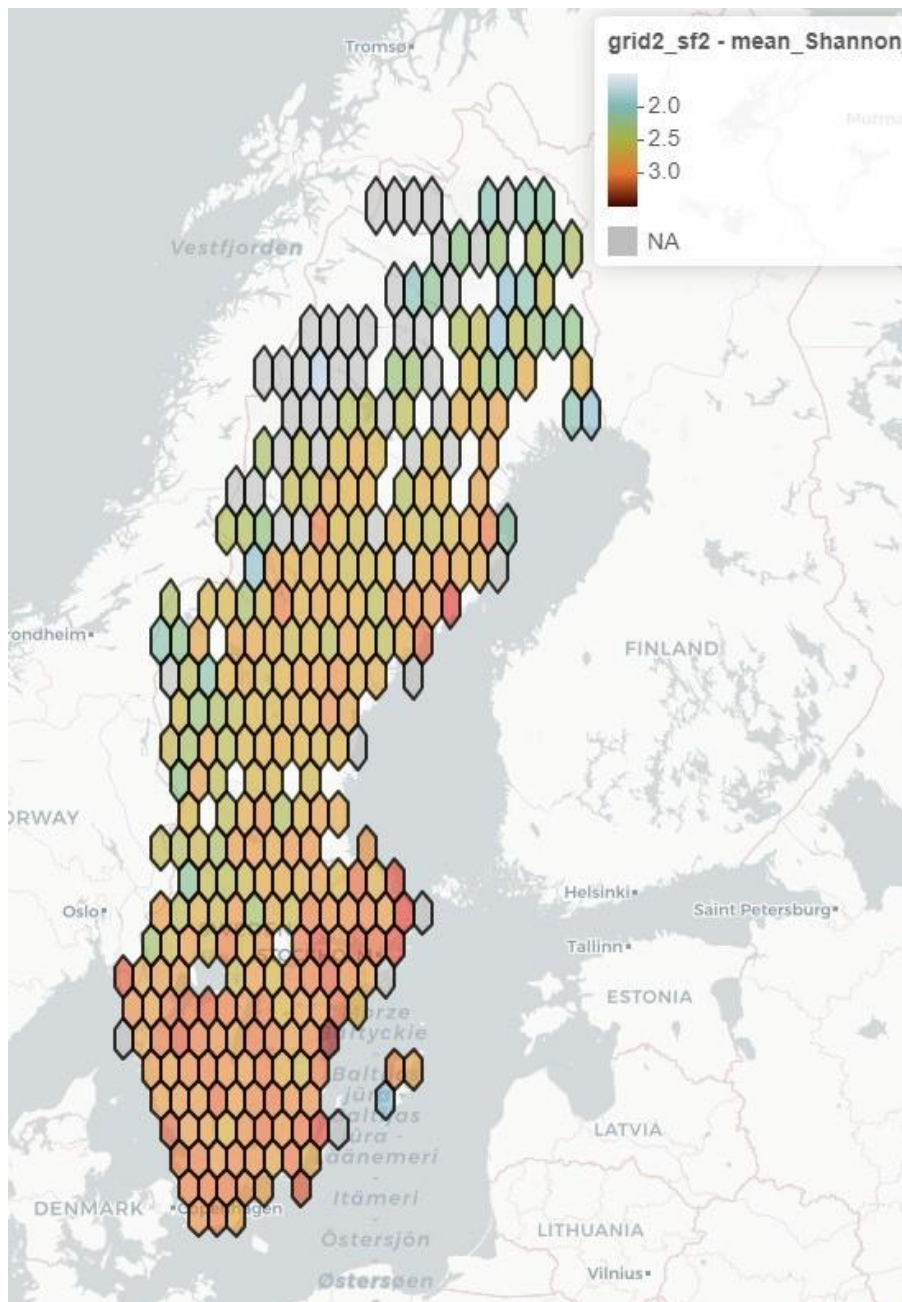


Figur 3. Fylogenetiskt släktskap hos de 105 observerade fågelarterna som ingick i studien. Grenfärgen representerar släktskapsnivåns ordning (n = 15 grupper). Grenlängden är ej ett genetiskt mått i denna visualisering utan godtycklig.

Shannon index ( $H$ ) används för att kvantifiera biodiversiteten inom ett artsamhälle. Två olika koncept ingår i indexet: antalet arter och hur jämnt fördelade de är (*evenness*). Shannon index beräknas genom att för varje art räkna ut dess proportion ( $p$ ), multiplicera med proportionens naturliga logaritm ( $\ln$ ) och summera värdena för alla arter enligt ekvationen nedan:

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \cdot \ln(p_i), \quad (1)$$

där  $S$  är antalet arter. Ett högre värde av Shannon index är ett tecken på högre diversitet. Det finns flera andra diversitetsindex men Shannon är ett av de vanligaste eftersom det tar hänsyn till hur jämnt arterna är fördelade i artsamhället. För fågelobservationerna syntes en högre diversitet både söderut och delvis österut (Figur 4). Tyvärr är upplösningen lite för låg för att identifiera geografiskt specifika hotspots, vilket varit en förhoppning i detta projekt.



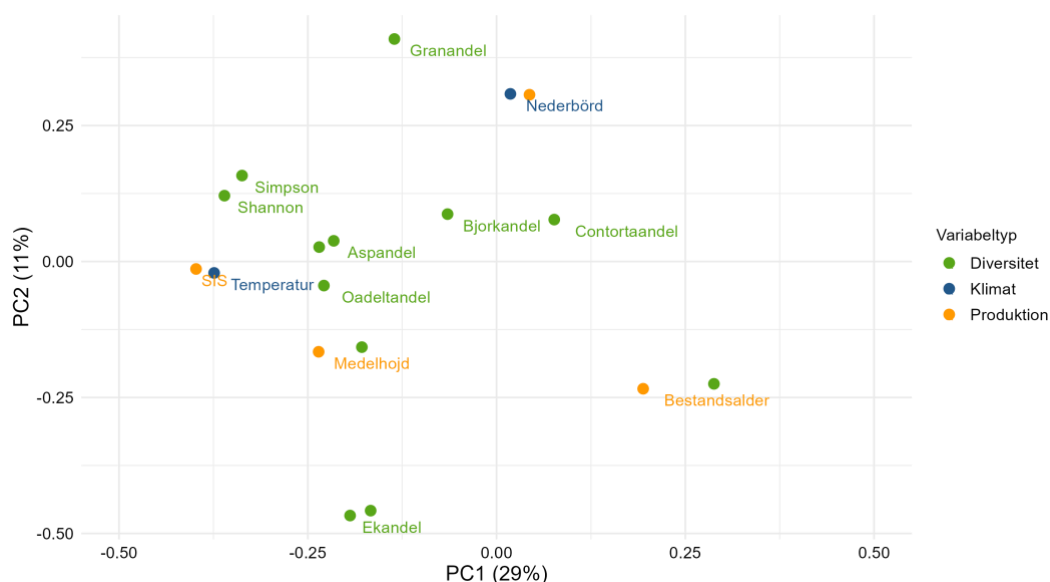
Figur 4. Shannondiversitet för de områden (hexagoner) som innefattades i studien, där ett högre Shannonvärde (rött) indikerar en större artrikedom hos fågelsamhället än ett lägre (blått). Grå hexagoner (NA) visar på saknade observationer i produktionsdatat medan avsaknad av en hexagon visar på att inga observationer från klimatdatat fanns tillgängliga inom denna yta. Ofta var dessa hexagoner väldigt otillgängliga.

För att undersöka hur variablerna samvarierar genomfördes en principalkomponentanalys (PCA) på de ingående produktions-, klimat- och diversitetsvariablerna (Figur 5). PCA användes som ett variabelselektionsverktyg till JSDM-analysen. Om två variabler befann sig nära varandra i PC1-PC2 planet valdes endast en av dessa; endast ett av diversitetsmåten valdes ut för fortsatt analys (Shannon diversitet av trädslagsandelar). Notera att andelar av olika trädslag sprider sig över PC1-



PC2 planet, vilket signalerar att de kan utgöra intressanta variabler för att studera artsamhällen mer i detalj. I denna analys viktades de olika trädslagsandelarna per yta till ett diversitetsmått som sedan ingick i Hmsc-analysen. Ju fler trädslag som observerades, desto högre diversitet. Även andelsförhållandena mellan trädslag bidrar till diversiteten, där exempelvis 5–95 procent mellan två trädslag kommer att resultera i lägre diversitet än i fallet 50–50 procent andel mellan trädslag.

Det var stor spridning mellan de enskilda variablerna inom egenskapsgrupperna klimat, diversitet och produktion, vilket tyder på att olika underliggande biologiska signaler detekteras med de variabler som ingår i modellen. Dessutom kommer kovariation mellan prediktorer inte att försvåra modellanalyserna (*multicollinearity*) eftersom de förklarar olika andelar av variationen i fågelsamhällena. Multikolinjäritet kan leda till problem som instabila koefficientskattningar och svårigheter att tolka effekter av individuella prediktorer på fågelsamhället. Variationen inom respektive grupp kan också vara ett tecken på att gruppindelningen av variabler är förenklad och kanske skulle behöva fler grupper, som exempelvis en uppdelning av diversitetsmått till två grupper med barr- och lövträddarter.



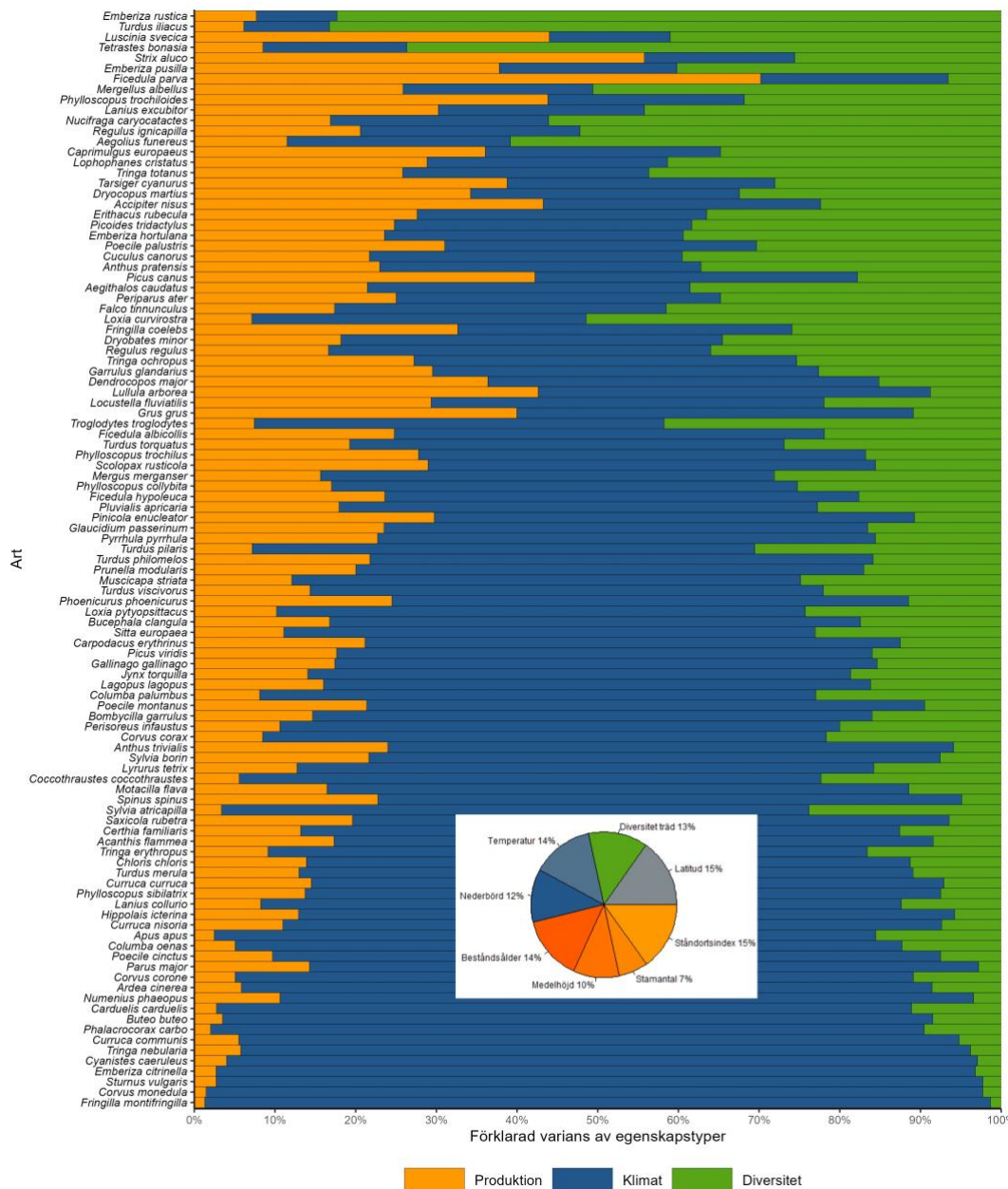
Figur 5. Visualisering av data för ingående produktions-, diversitets- och klimatvariabler i en PCA där principalkomponenter ett och två utgör x- respektive y-axlarna. Andelen av den totala variationen i de ingående variablerna är utskrivet för respektive komponent. Färgen anger variabeltyp.

## Samband mellan produktion, biodiversitet och klimat

För att undersöka hur olika variabler påverkar diversiteten hos fågelsamhällena under år 2020 så anpassades en JSMD via paketet Hmsc (Tikhonov m.fl. 2020), som tar hänsyn till spatiala samband mellan varje fågelsamhälle samt biotiska interaktioner mellan arter. Ett viktigt resultat av modellanalysen är att identifiera habitatpreferenser hos olika fågelarter. Det görs genom att titta på variansfördelningen som förklaras av de olika variabelgrupperna samt individuella koefficientskattningar, som både ger riktning och styrka hos associationer. Denna information är viktig eftersom den ger insikt i olika ekologiska processer, samt kan vara till hjälp i skogsskötselåtgärder. Det är även möjligt att undersöka hur viktiga de undersökta variablerna är för att förklara variation hos fågelarterna och rangordna dem (variable importance).

I denna analys identifierades en gradient av olika preferenser (Figur 6), där varje art har en egen stapel och andelen variation (som förklaras av de inkluderade prediktorerna) är indelad i tre kategorier: klimat (temperatur, nederbörd, latitud), produktion (beståndsålder, medelhöjd, stamantal, ståndortsindex) och diversitet (Shannon index på andelen av olika trädarter). Detta tyder på att en bra blandning av variabler (prediktorer) använts som är komplementära samt att fågelsamhället innehåller en bra sammansättning av arter. I vissa områden har en stor mängd arter observerats medan i andra väldigt få (Figur 2 och 4). Produktions- och klimatvariablerna varierar även över mindre spatiala skalor än i modelleringen. Men den jämna fördelningen av förklarad variation kan också tyda på att viktiga samband missats, som interaktioner mellan prediktorerna till exempel och komplexa, icke-linjära samband mellan fågelsamhällen och prediktorerna.

Resultaten innebär att det går att undersöka vilka arter som verkar mest kopplade till en enskild variabeltyp. Den rödlistade rödvingetrasten (*Turdus iliacus*) (NT) (Eide, W. m.fl. (red.) 2020) hade störst andel variation i observationer förklarad av Shannon diversitet på 82 procent. Bestånd med hög inblandning av lövträd har visats positiva för fåglar, där just rödvingetrasten hade stark preferens för hög andel löv (Felton m.fl. 2021). Mindre flugsnappare (*Ficedula parva*) hade störst andel förklarad av produktionsvariabler på 71 procent, där dess preferens för avverkningsmogna bestånd, gärna täta skogar med stort inslag av död ved (Svensson m.fl. 1999) bör reflekteras i de ingående produktionsvariablerna medelhöjd, beståndsålder samt stamantal. Slutligen påverkades kaja (*Corvus monedula*) nästan enbart av klimat (96 procent av variationen i observationer). Kajan förekommer främst i södra delarna av Sverige och häckar främst på och invid bebyggelse (Svensson m.fl. 1999), så temperatur bör vara den främsta anledningen till den höga förklarandegraden av klimat i modellen.

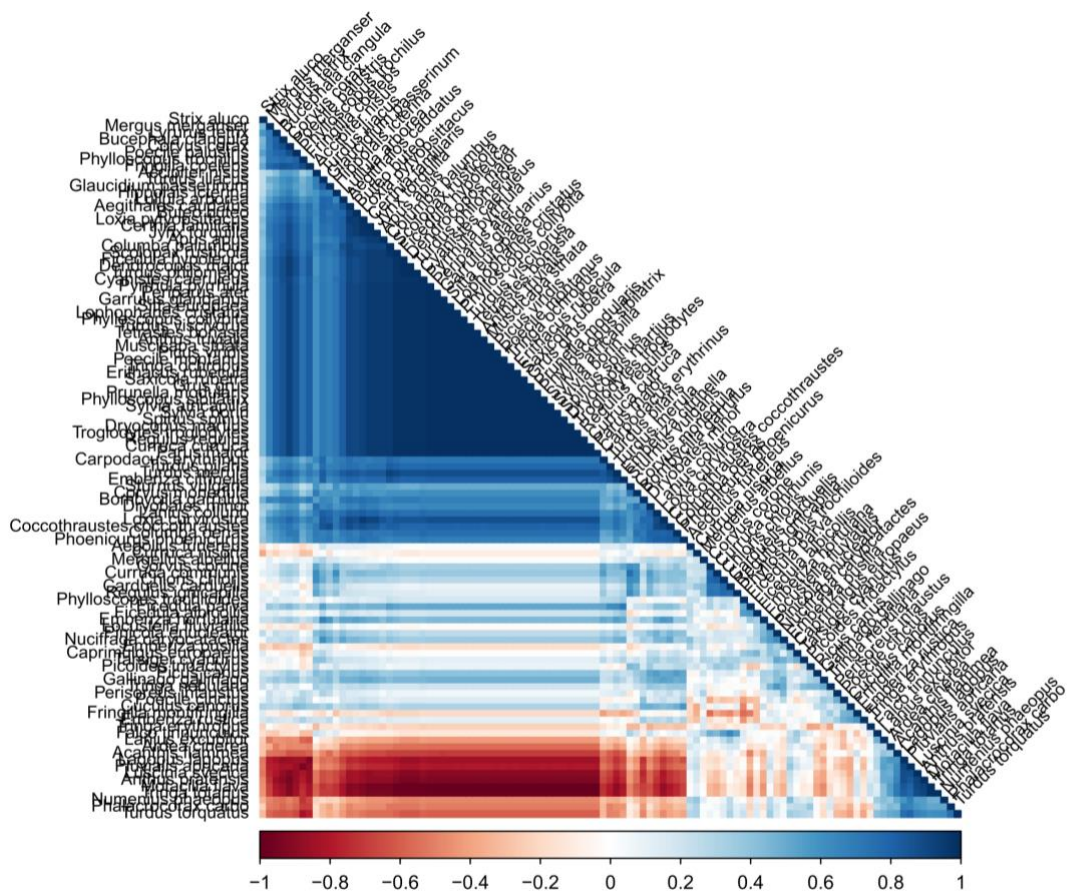


Figur 6. Variationen i fågelsamhället som förklaras av de olika prediktorerna i Hmsc-modelleringen. Andel variation hos alla arter förklaras av de tre egenskapsgrupperna där orange representerar den sammantagna effekten av egenskaper kopplade till Produktion (beståndsålder, medelhöjd, stamantal, ståndortsindex), blå representerar Klimat (temperatur, nederbörd, latitud) och grön Diversitet (Shannon index på andelen av olika trädarter). Cirkeldiagrammet visar totala andel variation för varje prediktor i modellen.

En intressant produkt av en JSDM-analys är korrelationskattningar mellan arter efter att modellen tagit hänsyn till variation som förklaras av prediktorerna och spatiala effekter. Tolkningen blir då att den variation som återstår är (åtminstone delvis) biologiskt relevant och kan troligen tolkas som biotiska interaktioner mellan arter. Här är exempel på biotiska interaktioner som skulle kunna förekomma i fåglarnas artsamhällen:

- **Mutualism.** En form av symbios där två arter gynnar varandra.
- **Predation.** En art (predatorn) äter en annan art (bytet).
- **Konkurrens.** Två eller flera arter konkurrerar om samma resurser, som mat eller boplatser.
- **Kommensalism.** En art drar nytta av en annan utan att påverka den.

För att undersöka om det går att hitta potentiella interaktioner mellan arter i fågelsamhällena visualiserades erhållna skattningar på korrelationerna (Figur 7). För vissa arter var korrelationen starkt negativ (röd färg i värmekartan), som exempelvis mellan kungsfågel (*Regulus regulus*), härmsångare (*Hippolais icterina*) och flodsångare (*Locustella fl.*), vilket kan tyda på konkurrens. Andra arter är starkt positivt associerade med varandra (mörkblått i värmekartan) och observerades ofta tillsammans. En sådan grupp av samkorrelerade arter som identifierades är småspov (*Numenius phaeopus*), halsbandsflugsnappare (*Ficedula albicollis*), kattuggla (*Strix aluco*) och varfågel (*Lanius excubitor*). Denna analys kan också ses som en hypotesgenerare, det vill säga de potentiella biotiska interaktioner som identifierats mellan arter som inte påvisats tidigare går att testa empiriskt eller mer riktat i framtida studier. Ett annat användningsområde kan vara att identifiera markörarter för till exempel rödlistade arter som gör att det bättre går att identifiera bra habitat vid planering av restaureringsåtgärder (Alves m.fl. 2023).



Figur 7. Skattade korrelationer mellan arter efter justering av produktions-, klimat- och

diversitetsvariablers effekt på artförekomsten, visualiserad som en värmekarta. Varje enskild parvis art-art korrelation färgsattes, där röd färg illustrerar en negativ korrelation, vit färg motsvarar ingen eller liten korrelation, medan blå färg motsvarar en positiv korrelation.

Ytterligare ett viktigt resultat från en JSMD-analys är prediktorernas skattade effekt på fågelsamhället, och dess osäkerheter. Dessa skattningar kan tolkas som arters preferens för motsvarande variabel. Positiva skattningar tyder på en positiv association mellan arten och variabeln, medan negativ association tyder på det motsatta. Osäkerhetsintervall är också viktiga eftersom de ger precisionen i skattningen samt indikerar om det värt att notera magnituden av effekten (Figur 8).

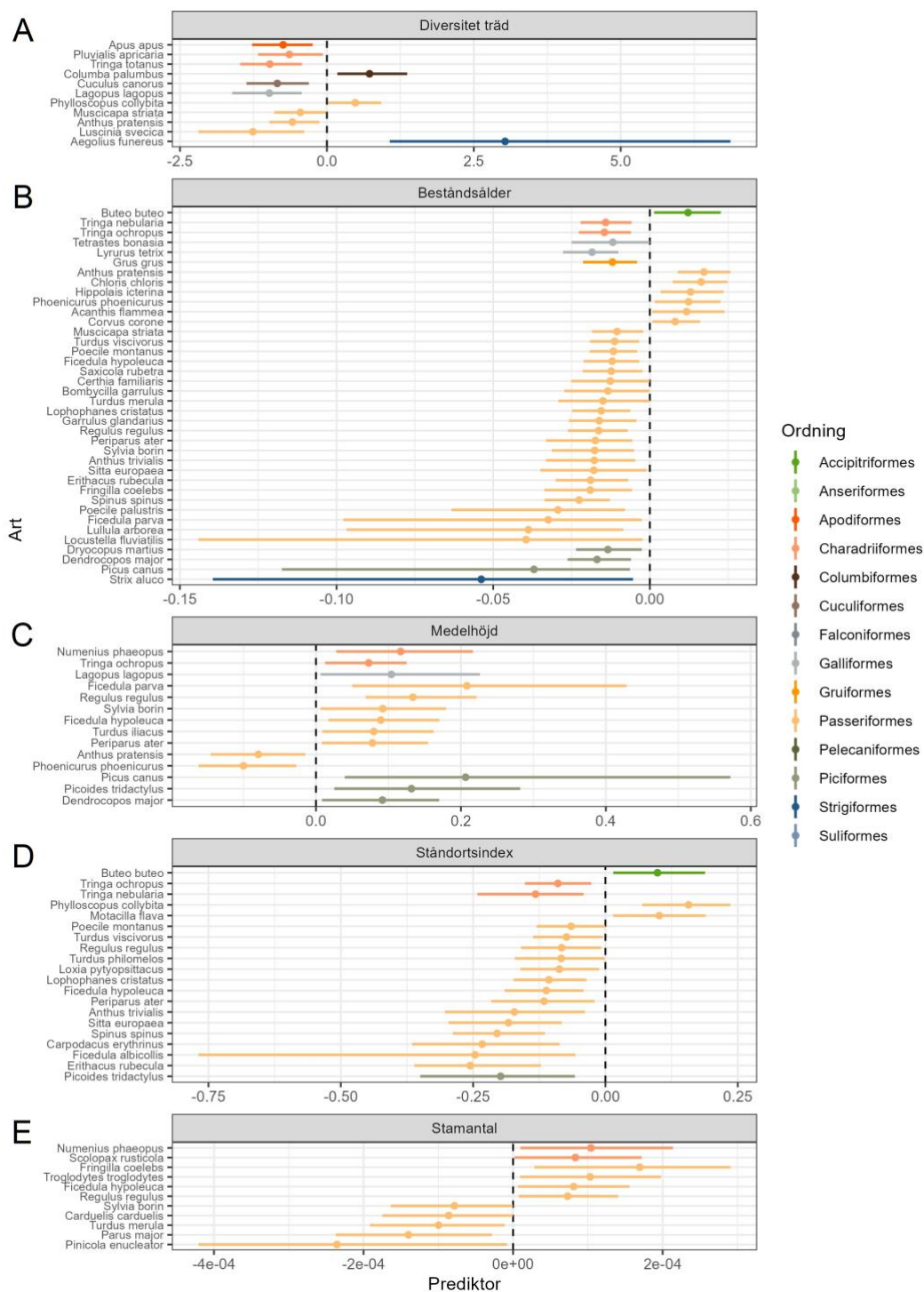
Till exempel hade pärluggla (*Aegolius funereus*) en positiv association till diversitet av träden i beståndet (Shannon index, Figur 8A). Pärlugglan återfinns vanligen i varierad blandskog med goda möjligheter att hitta håligheter i träd, vilket också kommer att reflekteras i en högre diversitet av träd (SLU Artdatabanken 2024, Svensson m.fl. 1999). Värt att notera specifikt för bland annat pärlugglan är den stora spridningen runt medianen, vilket tyder på en osäkerhet i skattningen av effekten.

För variabeln Ståndortsindex (Figur 8D) syns positiv skattad association för ormvråk (*Buteo buteo*). Ormvråken har också positiv association till Beståndsålder, Latitud och Temperatur (Figur 9AC). Den har en mer sydlig utbredning (SLU Artdatabanken 2024, Svensson m.fl. 1999) som kan vara förklaringen till dessa mönster. I kontrast till ormvråken visar de två snäpporna skogssnäppa (*Tringa ochropus*) och gluttsnäppa (*Tringa nebularia*) på en negativ association till både Ståndortsindex och Beståndsålder. Båda snäpporna häckar i regel i närheten av våtmarker, tjärnar eller sumpskogar (Svensson m.fl. 1999) men har även setts nyttja hyggen med vattenöverskott (Wahlgren 1993).

För trädens medelhöjd (Figur 8C) syns framför allt positiva associationer för exempelvis tre pelikanfåglar (Pelecaniformes), med undantag för ängpipplärka (*Anthus pratensis*) och rödstjärt (*Phoenicurus phoenicurus*). Ängspiplärkan finns framför allt i öppna och fuktiga gräsmarker eller myrar och hyggen i norra Sverige. Den överger ofta områden när det börjar växa träd. Rödstjärten däremot har stora delar av sitt utbredningsområde i avverkningsmogen tallskog (SLU Artdatabanken 2024, Svensson m.fl. 1999). Här ser det ut som att rödstjärtens skattade association i modellen inte stämmer överens med vad litteraturen säger att dess habitatpreferens är. Detta kan bero på att det saknas viktiga variabler i modellen just för denna art, alternativt att det finns mer komplexa samband som ej fångas upp linjärt eller att arten har olika utbredningsområden/associationer till olika variabler vid olika tider på året som inte fångas upp i denna modell. Fågelförekomsterna som använts i analyserna är insamlade en gång per säsong, vilket skapar en typ av begränsning som visar på att det kan vara fördelaktigt att analysera data över tid.

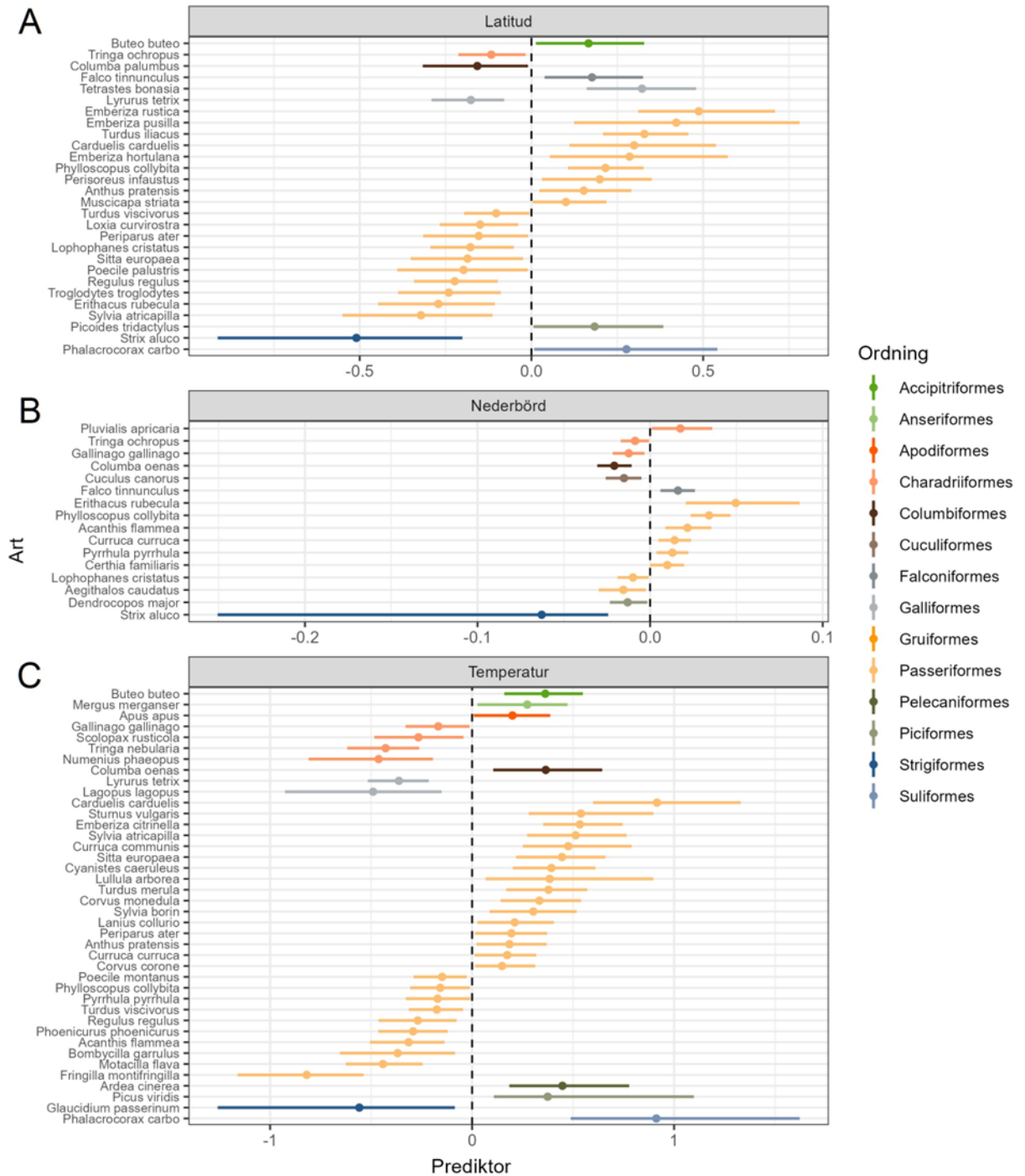
Beståndsålder (Figur 8B) visar generellt negativa associationer i de flesta fall där skattade effekten är störst på kattuggla (*Strix alco*). Kattugglan visade även på negativ association till latitud och nederbörd (Figur 9AB). Kattugglan häckar främst i södra Sverige där den föredrar rika lövskogsdominerade områden med stor variationsrikedom (Svensson m.fl. 1999). Effekten på Stamantal (Figur 8E) har en allmänt mindre effekt (magnitud) och allmänt färre signifikanta arter för denna variabel.

Det fanns inte utrymme i detta projekt att djupdyka i varje art och dess respektive associationer till de inkluderade variablerna utan syftet var främst att belysa exempel på arter med starka samband samt visa upp den typ av resultat som är möjlig att få fram ur en JSMD-analys.



Figur 8: Effekten av produktionsvariabler på fågelarterna, där medianen (det vill säga 50 procent av tätheten i respektive skattad fördelning) är markerad som en punkt, och 2,5 procent samt 97,5 procent av tätheten i skattade fördelningar är markerade med ett horisontellt streck (motsvarande 95 procents konfidensintervall). Färgen motsvarar vilken ordning varje fågelart tillhör. Nolleffekten är markerad som en vertikal svart streckad linje. I figuren visas endast skattningar, där 95 procent av tätheten inte innehåller effekten noll, och alltså anses vara signifikant skiljt ifrån noll.





Figur 9. Effekten av klimatvariabler på fågelarterna, där medianen (det vill säga 50 procent av tätheten i respektive skattad fördelning) är markerad som en punkt, och 2,5 procent samt 97,5 procent av tätheten i skattade fördelningar är markerade med ett horisontellt streck (motsvarande 95 procents konfidens). Färgen motsvarar vilken ordning varje fågelart tillhör. Nolleffekten är markerad som en vertikal svart streckad linje. I figuren visas endast skattningar, där 95 procent av tätheten inte innehåller effekten noll, och alltså anses vara signifikant skilt ifrån noll.



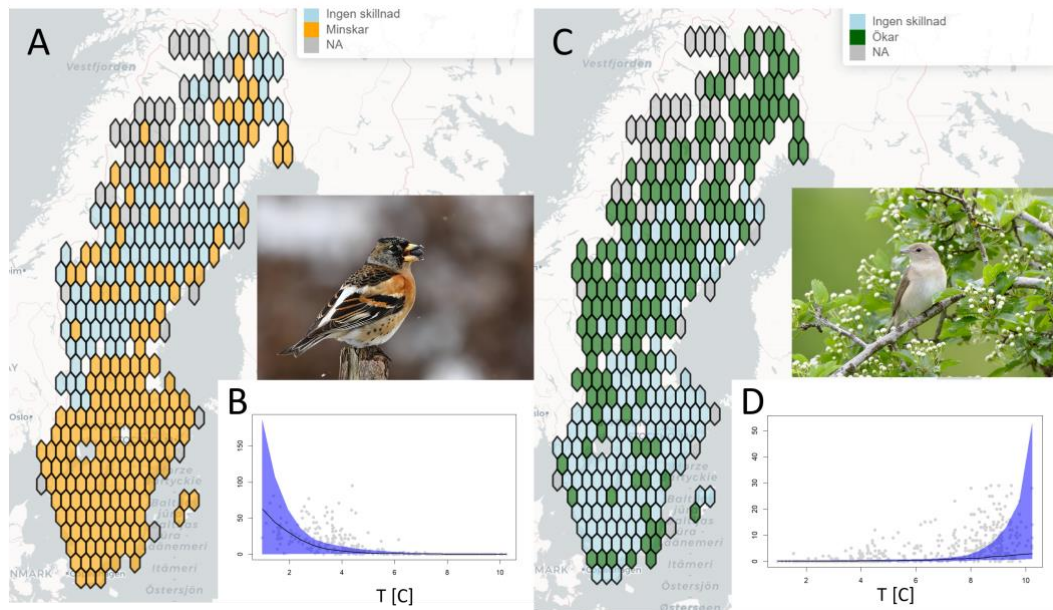
## Klimat effekter

Ett primärt mål för tillämpad ekologi är att klassificera arter med avseende på deras sårbarhet för miljöförändringar som klimatuppvärmning, habitatfragmentering och miljöföroreningar. Detta gör det möjligt att identifiera arter som kräver särskild uppmärksamhet inom bevarandekologi (Pacifiçi m.fl. 2015). I denna fallstudie var vi intresserade av att undersöka effekter av en förväntad ökad medeltemperatur. För detta ändamål användes den anpassade JSMD-modellen beskriven ovan till att prediktera fågelsamhällen. Detta genomfördes genom att använda en ny medeltemperatur på två grader Celsius mer än observerat under 2020, där alla andra variabler hölls identiska som under modellenpassningen. På det sättet var det möjligt att undersöka hur en temperaturskillnad påverkar utbredningsområden, förväntat antal observationer samt påverkan på biotiska interaktioner mellan arter. I studien undersöktes även den befintliga temperaturgradienten och hur modellen predikterar abundans för arter längs den gradienten.

Att valet föll på en tvågradig ökning av medeltemperaturen berodde på att tvågradersgränsen har visat sig fungera som en kritisk tröskel för att undvika de värsta effekterna av klimatförändringar (Nordhaus 1977, Hansen & Sato 2012, UN Climate Change 2015). Figur 10 visar förändringen i abundans som predikterades jämfört med observerat antal under år 2020. Då kommer en positiv skillnad innebära att arten förväntas öka med en ökad medeltemperatur och på motsvarande sätt med en minskning. Om en art i en yta predikterades till noll antal observationer och det observerade värdet också var noll sattes värdet till NA (grå färg i figurerna 10A och C) för att särskilja från fallet då predikterade och observerade värden blev identiska (skillnaden mellan observerat och predikterat är noll).

I studien valdes att fokusera på två arter med olika utbredningsområden och temperaturpreferenser för att visualisera effekten av temperaturökningen: bergfink (*Fringilla montifringilla*) (Figur 10A och B) som typiskt har en nordligare utbredning samt trädgårdssångare (*Sylvia borin*) (Figur 10C och D) som har en sydligare utbredning idag (Svensson m.fl. 1999). Resultaten predikterar att bergfinken kommer att minska framför allt i söder och bibehålla stora delar av dess nordligare utbredning. Bergfinken föredrar att häcka i glesare och fattigare skog, såsom fjällbjörkskogen (Svensson m.fl. 1999), och där är förväntningen att habitat på hög altitud och hög latitud kommer att förskjutnas och minska med ett varmare klimat. Redan idag syns en förskjutning av trädgränsen i Sverige men även i andra delar av den boreala skogen (Frost & Epstein 2014). Det kan leda till minskade populationer av arter likt bergfinken, eller fjällräven (*Vulpes lagopus*), som kan konkurreras ut av den sydligare rödräven (*Vulpes vulpes*). Däremot kan arter som trädgårdssångaren utöka sin utbredning med ett varmare klimat. Ingen av dessa två fåglar i vår modellering är idag klassade som rödlistade eller hotade, utan båda har status LC enligt den svenska rödlistan (Eide, W. m.fl. (red.) 2020).

Modellenpassningen gav generellt en tillfredsställande förklaringsgrad, dock underskattades det totala antalet observationer vid mitten av temperaturgradienten. En mer realistisk prediktion av fallstudien skulle kunna vara att titta på fler variabler samtidigt, som exempelvis temperatur och nederbörd, eftersom det är troligt att vid en 2°C-ökning kommer också nederbörden att påverkas (Wang m.fl. 2022). Detta går att inkorporera i prediktionerna och skulle troligen ge en tydligare bild över hur artsamhällen kan komma att påverkas utifrån olika klimatscenarion.



Figur 10. Predikterad effekt på två fågelarter med olika temperaturpreferenser där delfigur A visar predikterad skillnad i observerade antal av arten bergfink (*Fringilla montifringilla*) vid en ökad medeltemperatur på 2°C jämfört med 2020 års observationer, givet att alla andra data är samma, och delfigur B visar observationer 2020 och modellens prediktioner längs temperaturgradienten för bergfinken. Delfigur C visar predikterad skillnad i observerat antal för trädgårdssångaren (*Sylvia borin*) vid en ökad medeltemperatur på 2°C, och delfigur D visar motsvarande prediktioner och observationer längs med temperaturgradienten.

Studier som inkluderar modellering av antropogen effekt på artsamhällen genom JSDM har nyligen blivit populära inom ekologiforskning. Seoane m.fl. (2023) illustrerade hur JSDM kan användas för att dra nytta av en publik biodiversitetsatlas (<https://atlasaves.seo.org/>) för att skatta habitat- och klimateffekter på fågelsamhällen i Spanien. De visade att klimat- och habitatdriven struktur på lokal nivå hos fågelsamhällena kan generaliseras till regional nivå. I en studie av vattenflödets effekter på vadarfåglar i träskområdet Florida Everglades (D'Acunto m.fl. 2021), kunde skillnader i utbredning härledas till olika hydrologiska och geografiska förhållanden. Den anpassade modellen ger ett bra underlag till beslutsfattande om hur våtmarker kan regleras för att minska påverkan på vadarfåglars utbredning av antropogen aktivitet. För att prediktera arters respons på klimatförändringar i arktiska klimat hos leddjur visade Abrego med kollegor (Abrego m.fl. 2021) att inkludering av interaktioner mellan arter är en viktig komponent för att bättre kunna förutspå utbredningsskillnader i framtida scenario med förväntad temperaturökning. Sammanfattningsvis för att kunna studera klimatpåverkan på biodiversitet verkar biotiska interaktioner vara en viktig komponent för att förstå och förutspå artsamhällens reaktioner och en modellering av arter enskilt räcker inte för att fånga upp förändringar på artsamhällsnivå.

## Slutsats

Öppna data som samlas in av allmänheten har en enorm potential att generera stora dataset som annars aldrig hade varit möjligt inom ett vanligt forskningsprojekt. Dock

krävs en betydande mängd kunskap och medvetenhet för att kunna hantera den typen av data på ett korrekt sätt. Det är avgörande att vara medveten om och förstå hur dessa data har samlats in, validerats och bearbetats och på vilket sätt de måste hanteras i modelleringen.

När det gäller multivariat modellering av artsamhällen valde vi att använda Hmsc som är en så kallad joint species distribution model (JSDM). Det är en kraftfull metod men som samtidigt kan vara svår att använda, speciellt om man behöver ändra många inställningar som styr hur metoden ska användas. Den har dock stor potential eftersom den möjliggör en djupgående analys med många aspekter inklusive arters släktskap, egenskaper och habitatpreferenser. Att modellera korrelationer som uppkommer av artinteraktioner samt spatiala effekter är exempel på bra egenskaper hos metoden som vi kunde utnyttja i detta projekt. Användaren bör dock ha en hög kunskapsnivå för att korrekt utföra analyserna och tolka resultaten.

Resultaten i denna rapport bygger på modellering av utbredningen av 105 fågelarter på nationell nivå, där effekten av produktions- och klimatgradienter på fågelsamhällen undersökts. Här är några viktiga insikter:

- Vi observerade stor variation mellan arter när det gäller vilka variabler som styr deras utbredning, exempelvis en diversitetsgradient från söder till norr.
- Vi identifierade grupper av fåglar med liknande habitatpreferenser (nicher) samt potentiella biotiska interaktioner mellan fågelarter.
- Vi bedömde enskilda aspekter av produktion, klimat och diversitet och dess positiva eller negativa association till specifika arter.
- Slutligen kunde vi modellera ett klimatscenario med en tvågradig temperaturökning och exemplifiera dess effekt på två fågelarters predikterade förändring i utbredning.

Detta projekt har bara skrapat på ytan till alla möjligheter som denna typ av analys med stora, öppna databaser kan åstadkomma. Tyvärr var också den geografiska upplösningen något begränsad i de data som valdes i detta projekt för att identifiera geografiska biodiversitets-hotspots hos fågelsamhällena. Denna typ av analys är explorativ i sin natur eftersom data samlades in i förväg och inte baserades på en förutbestämd hypotes. Det blir då viktigt att vara medveten om problematiken kring urval av specifika data för att bekräfta en påstådd hypotes (*cherry-picking* eller *data fishing*). Detta kan snarare ses som att våra resultat har skapat hypotesgenererande underlag för framtida forskning, som exempelvis att undersöka bergfinkens preferens för temperaturförändringar.

## Referenser

- Abrego, N., Roslin, T., Huotari, T., Ji, Y., Schmidt, N. M., Wang, J., Yu, D. W., and Ovaskainen, O. 2021. Accounting for species interactions is necessary for predicting how arctic arthropod communities respond to climate change. *Ecography*, 44(6):885–896.
- Alves, F., Banks, S. C., Edworthy, M., Stojanovic, D., Langmore, N. E., and Heinsohn, R. 2023. Using conservation genetics to prioritise management options for an endangered songbird. *Heredity*, 130(5):289–301.
- Anderegg, W. R., Wu, C., Acil, N., Carvalhais, N., Pugh, T. A., Sadler, J. P., and Seidl, R. 2022. A climate risk analysis of Earth's forests in the 21st century. *Science*, 377(6610):1099–1103.
- Caradima, B., Schuwirth, N., and Reichert, P. 2019. From individual to joint species distribution models: A comparison of model complexity and predictive performance. *Journal of Biogeography*, 46(10):2260–2274.
- D'Acunto, L. E., Pearlstine, L., and Romañach, S. S. 2021. Joint species distribution models of Everglades wading birds to inform restoration planning. *PLoS ONE*, 16(1 January):1–21.
- Dennis, R. and Thomas, C. 2000. Bias in butterfly distribution maps: the influence of hot spots and recorder's home range. *Journal of Insect Conservation*, 4:73–77.
- Eide, W. m.fl. (red.). 2020. Tillstånd och trender för arter och deras livsmiljöer – rödlistade arter i sverige 2020. *SLU Artdatabanken rapporter 24. SLU Artdatabanken, Uppsala*.
- Escamilla Molgora, J. M., Sedda, L., Diggle, P. J., and Atkinson, P. M. 2022. A taxonomic-based joint species distribution model for presence-only data. *Journal of the Royal Society Interface*, 19(187).
- Felton, A., Hedwall, P.-O., Trubins, R., Lagerstedt, J., Felton, A., and Lindblad, M. 2021. From mixtures to monocultures: Bird assemblage responses along a production forest conifer-broadleaf gradient. *Forest Ecology and Management*, 494:119299.
- Frost, G. V. and Epstein, H. E. 2014. Tall shrub and tree expansion in siberian tundra ecotones since the 1960s. *Global change biology*, 20(4):1264–1277.
- Hansen, J. E. and Sato, M. 2012. Paleoclimate Implications for Human-Made Climate Change. In Berger, A., Mesinger, F., and Sijacki, D., editors, *Climate Change*, pages 21–47, Vienna. Springer Vienna.
- Lahoz-Monfort, J. J., Guillera-Arroita, G., and Wintle, B. A. 2014. Imperfect detection impacts the performance of species distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 23(4):504–515.
- Mair, L., Harrison, P. J., Jönsson, M., Löbel, S., Nordén, J., Siitonen, J., Lämås, T., Lundström, A., and Snäll, T. 2017. Evaluating citizen science data for forecasting species responses to national forest management. *Ecology and Evolution*, 7(1):368–378.
- Niku, J., Hui, F. K., Taskinen, S., and Warton, D. I. 2019. gllvm: Fast analysis of multivariate abundance data with generalized linear latent variable models in r. *Methods in Ecology and Evolution*, pages 2041–210X.13303.

- Niku, J., Warton, D. I., Hui, F. K., and Taskinen, S. 2017. Generalized Linear Latent Variable Models for Multivariate Count and Biomass Data in Ecology. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 22(4):498– 522.
- Nordhaus, W. D. 1977. Economic Growth and Climate: The Carbon Dioxide Problem. *The American Economic Review*, 67(1):341–346.
- Ovaskainen, O., Gleb Tikhonov, Norberg, A., Blanchet, F. G., Duan, L., Dunson, D., Roslin, T., and Abrego, N. 2017. How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software. *Ecology letters*, pages 1–16.
- Pacifici, M., Foden, W. B., Visconti, P., Watson, J. E., Butchart, S. H., Kovacs, K. M., Scheffers, B. R., Hole, D. G., Martin, T. G., Akçakaya, H. R., Corlett, R. T., Huntley, B., Bickford, D., Carr, J. A., Hoffmann, A. A., Midgley, G. F., Pearce-Kelly, P., Pearson, R. G., Williams, S. E., Willis, S. G., Young, B., and Rondinini, C. 2015. Assessing species vulnerability to climate change. *Nature Climate Change*, 5(3):215–225.
- Pebesma, E. 2018. Simple features for r: Standardized support for spatial vector data. *The R Journal*, 10(1):439–446.
- Pichler, M. and Hartig, F. 2021. A new joint species distribution model for faster and more accurate inference of species associations from big community data. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(11):2159–2173.
- RStudio and Team 2020. Rstudio: Integrated development environment for r. rstudio, pbc, boston, ma url <http://www.rstudio.com/>.
- Seoane, J., Estrada, A., Jones, M. M., and Ovaskainen, O. 2023. A case study on joint species distribution modelling with bird atlas data: Revealing limits to species' niches. *Ecological Informatics*, 77(June):102202.
- Siitonen, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*, (49):11–41.
- Sjökvist, E., Mårtensson, J. A., Dahné, J., Köplin, N., Björck, E., Nylén, L., Berglöv, G., Tengdelius Brunell, J., Nordborg, D., Hallberg, K., Södling, J., and Berggreen Clausen, S. 2015. Klimatscenarier för sverige - bearbetning av rcp- scenarier för meteorologiska och hydrologiska effektstudier. *SMHI, KLIMATOLOGI Nr 15*.
- Skogsstyrelsen 2022a. Levande skogar. Fördjupad utvärdering 2023. *Skogsstyrelsen*.
- Skogsstyrelsen 2022b. Skogsvårdslagstiftningen - gällande regler 1 april 2022. *Skogsstyrelsen*.
- SLU Artdatabanken. 2024. Artfakta. <https://artfakta.se>.
- Stekhoven, D. J. and Buehlmann, P. 2012. Missforest non-parametric missing value imputation for mixed-type data. *Bioinformatics*, 28(1):112–118.
- Svensson, S., Svensson, M., and Tjernberg, M. 1999. *Svensk Fågelatlas*. Vår Fågelvärld, supplement 31, Stockholm, Sverige.
- Sveriges officiella statistik 2020. Skogsdata 2022 - aktuella uppgifter om de svenska skogarna från slu riksskogstaxeringen. *Institutionen för skoglig resurshushållning, SLU*.
- Tikhonov, G., Øystein H. Opedal, Abrego, N., Lehikoinen, A., de Jonge, M. M., Oksanen, J., and Ovaskainen, O. 2020. Joint species distribution modelling with the r-package hmisc. *Methods in Ecology and Evolution*, 11:442–447.

UN Climate Change 2015. Paris agreement to the United Nations framework convention on climate change. United Nations Framework Convention on Climate Change (UNFCCC). T.I.A.S. No. 16-1104.

Vieilledent, G. and Clément, J. 2023. *jSDM: Joint Species Distribution Models*. <https://ecology.ghislainv.fr/jSDM/>, <https://github.com/ghislainv/jSDM>.

Wahlgren, T. 1993. *Kunskapen om fåglar - Alla häckande arter i Sverige*. Bokförlaget EKO, Laholm, Sverige.

Wang, X., Fan, Y., Zhao, S., Xie, Y., and Von Storch, H. 2022. Editorial: Future Climate Scenarios: Regional Climate Modelling and Data Analysis. *Frontiers in Environmental Science*, 10.

Wright, D. H. 1983. Species-energy theory: An extension of species-area theory. *Oikos*, 41:496.