



Arters forsvinden fra Danmark i nyere tid

Peter Wiberg-Larsen¹ & Kaj Sand-Jensen²

I geologisk tid fra Ordovicium til Kridttiden over ca. 380 mio. år har Jordens plante- og dyreverden været udsat for i alt fem dramatiske hændelser. Disse perioder med masseuddøen udryddede mange af de tilstedeværende arter. Efterfølgende opstod der gradvist mange arter, som udnyttede de nye levemuligheder. Den seneste masseuddøen, der primært skyldtes et stort meteornedslag i Mexico, fandt sted for 65,5 mio. år siden og bl.a. udryddede dinosaurerne (Senel m.fl. 2023). Skønsmæssigt uddøde halvdelen af samtlige Jordens arter. Det gav plads til bl.a. fugle og pattedyr, længe før det moderne menneske og dets

nære forfædre indtog "scenen". Det moderne menneske har i løbet af de seneste ca. 200.000 år etableret sig i konkurrence med andre nærtstående arter. Succesen målt som befolkningsantallet er så omfattende, at vores fælles aktiviteter nu påvirker ikke bare landskaberne, og det liv som hører til her, men også det globale klima. Af den grund kan den seneste tidsalder beskrives som menneskets tidsalder, Antropocæn.

Den amerikanske journalist, Elizabeth Kolbert, gjorde med sin bog, *The Sixth Extinction: an Unnatural History*, i 2014 begrebet masseuddøen nærværende. Men

den sjette masseuddøen blev allerede erkendt i 1980'erne. Og der er fremlagt dokumentation for en forsvinden af arter i et tempo, som berettiger til den karakteristiske Truslerne mod biodiversiteten er mange og omfattende og når jævnlige medierne. Alligevel har der været skeptikere i debatten. Alt dette er grundigt beskrevet af Cowie m.fl. (2022).

Menneskets utallige påvirkninger af arterne, og ikke mindst deres levesteder, har markant øget tempoet for arters uddøen fra kontinenter og Kloden som helhed. Inden for de seneste ca. 100 år er 0,12% af

Summary

Species extinction in Denmark during recent time

Over centuries, mankind has made global environmental impacts affecting biodiversity and climate. One effect of the present Anthropocene era is referred to as the sixth mass extinction. We examined the extinction of species in Denmark and compared with the situation in Europe and globally. From the most recent red lists, we extracted regional extinct species (RE) from 20 terrestrial and 17 freshwater groups of organisms. For each group we calculated the speed of extinction, D , as % RE species/total number of species per 100 years. Further, we extracted their occupancy before going extinct, preferred habitats, and for animals their food.

D was significantly higher for groups living on land (3.6%) than in freshwater (2.7%). This was due to 90% of land groups having extinct species compared with only 30% in freshwater. Overall, three-fourths of the extinct species were very rare (< 5 occupied sites) before the disappearance. On land, D was high for insects (6.8%), particularly butterflies (23%), grasshoppers, shield bugs, scarabs, longhorn beetles and bumblebees (7.4-8.9%). Many of these insects require vascular plants as food sources in open habitats that have experienced reduced areas, high eutrophication and pesticide impact. D was low for ground beetles, weevils and moths (1.5-2.8%), almost of the same magnitude as fungi, mosses, vascular plants, spiders, birds and mammals (0.3-2.2%). Lichens had high D (7.6%), probably due to air pollution with sulphur dioxide and nitrogen. No RE species was found among the few species of amphibians and reptiles.

In freshwater, D was high for dragonflies and EPT-groups, i.e.

Ephemeroptera. Plecoptera and Trichoptera (6.2-6.9%), vascular plants and fish (4.9-5.4%). More than half of RE species inhabited middle-sized to large rivers, the rest large lakes and ponds. They disappeared for various reasons (e.g., drainage of lakes and ponds, stream regulation and pollution). No RE species were found among environmentally relatively tolerant groups (e.g., flatworms, leeches, snails, water bugs, and mosquitoes).

The rarity of RE species combined with specific requirements of habitats, food and nutrients as well as competition from other more tolerant species was probably responsible for their disappearance as the landscape changed. Farms went from being many and small, with large grazing animals and limited fertilization to fewer large, specialized farms with increased use of fertilizers and pesticides, cattle kept in stables and removal of hedges and semi-natural spots. Although cover of forests has increased, they are managed intensively using uniform cultures of trees, removal of dead wood, and ditching. Finally, cover of urban areas and infrastructure has increased extensively. Therefore, there is an urgent need for more protected nature and reduced agricultural impact from nutrients and pesticides in Denmark.

The extinction rate of vascular plants, butterflies, birds and mammals is 2-33 times higher in Denmark than in the rest Europe. This is expected as species that have disappeared from Denmark may still live and thrive beyond the Danish border. Freshwater snails are an exception (i.e., D = 1.4% in Europe, 0% in Denmark) mainly due to a high degree of endemism in southern Europe.

Keywords: Extinction rates, fungi, plants, animals, regional – global scale, freshwater – terrestrial habitats

¹ Institut for Ecoscience, Aarhus Universitet, C.F. Møllers Allé 4-8, DK-8000 Aarhus, E-mail: pwl@ecos.au.dk

² Biologisk Institut, København Universitet, Universitetsparken 4, 2100 København Ø, E-mail: ksandjensen@bio.ku.dk

kendte frøplanter uddøde (Thorne 2002, Humphreys et al. 2019), mens 0,3-1,5% af padder, krybdyr, fugle og pattedyr regnes for uddøde (Bishop et al. 2012, Szabo et al. 2012, Burgin et al. 2018, Cox et al. 2022). Det er beregnet, at frøplanter og hvirveldyr typisk uddøde globalt i et 100-200 gange højere tempo i 1900-tallet i forhold til baggrunden under rolige perioder i fortiden (fx Humphreys m.fl. 2019). Nordamerikanske og europæiske ferskvandsfisk uddøde endnu hurtigere (Freyhof & Brooks 2011, Burkhead 2012).

Med sådanne tempi vil 50% af arterne inden for de nævnte grupper, svarende til deres gennemsnitlige levetid, forsvinde på nogle hundrede eller tusinde år. Til sammenligning er pattedyrarters og invertebrat-arters gennemsnitlige eksistensperiode hhv. 1 og 11 mio. år i rolige perioder i fortiden (May m.fl. 1995), mens plantearternes gennemsnitlige eksistensperiode er omkring 5-10 mio. år (Humphreys m.fl. 2019).

Men hvor højt er tempoet i grunden for arters forsvinden fra Danmark gennem de seneste 60-300 år for de forskellige typer af organismer, og hvilke er de mest eller mindst udsatte? For at kunne besvare det spørgsmål, har vi set nærmere på tempoet for arters forsvinden fra Danmark centreret om de seneste 100 år, og sammenlignet med værdier for Europa og hele verden.

Tempoet for arters forsvinden (syn. regional uddøen) i Danmark er naturligvis ikke et mål for arters globale uddøen, da forsvundne arter fra Danmark forsats (og i langt de fleste tilfælde) vil eksistere uden for Danmarks grænser. En arts forsvinden fra Danmark vil kun indebære global uddøen, hvis arten kun findes hos os. Sådanne arter, der globalt kun findes i et meget begrænset geografisk område, kaldes endemer. Der findes kun få sådanne i Danmark, eksempelvis frøplanterne dansk rundbælg, nordisk øjentrøst og klit-øjentrøst (Landt m.fl. 2010). Men tempoet for arters forsvinden fra Danmark giver

imidlertid et klart billede af, hvilke grupper af arter, som enten er mest eller mindst truede herhjemme.

METODE OG MATERIALER

Vi benyttede data fra Den danske Rødliste, dels for grupper i 2019-udgaven (Moeslund m.fl. 2019), dels for nye grupper vurderet af førsteforfatteren (PWL) i 2023-udgaven (Moeslund m.fl. 2023). For enkelte arter konsulterede vi supplerende vurderinger fra 2010. Vi inddrog ikke data for andre nye grupper i Moeslund m.fl. (2023), fordi data for disse først var tilgængelige umiddelbart før publiceringen af denne artikel.

Vi udtrak data for arter med status RE (regionalt forsvundne). For hver af de pågældende arter er angivet året for seneste dokumenterede fund. Ligeledes er det angivet, hvilke fund der repræsenterer levedygtige populationer, og hvilke som blot er udtryk for indvandring, der ikke resulterer i sådanne. Derfra vurderede vi for hver art, hvornår arten sandsynligvis var forsvundet. I nogle tilfælde kunne det vurderes præcist med viden om den faktor, som var ansvarlig for artens uddøen. I resten af tilfældene fastsatte vi generelt tidspunktet for forsvinden til 20-30 år efter seneste fund, hvis dette repræsenterede en reproducerende bestand (sædvanligvis angivet under rødlistevurderingerne).

Der findes andre og tidligere udgaver af Den danske Rødliste, men vi valgte alene at fokusere på de nyeste (efter 2004), som bygger på et ensartet grundlag efter IUCN's retningslinjer, og senest ved brug af et "objektivt" elektronisk system, som sikrer mod menneskelige fejl i kategoriseringen i de forskellige statusgrupper. Ligeledes bygger vurderingerne på "hårde" data, og i mindre grad på "skøn". Og vigtigst, de nye vurderinger er foretaget på et langt mere omfattende og fyldestgørende datagrundlag end tidligere. Derved undgår vi alvorlige fejlslutninger om uddøen og genkomst (indvandring), som i Buchwald (2022), der anvendte samtlige danske

rødlistesiden 1980 til at fastlægge de to parametre.

For RE-arterne udtrak vi også data om (i) antallet af kendte forekomster (bestande) før deres forsvinden, (ii) habitatvalg og (iii) føde for dyrenes vedkommende. I mange tilfælde var der relativt præcise oplysninger, men for antallet af forekomster var der i flere tilfælde ingen tal, men tekstlige beskrivelser (fx "sjældne", "flere", "almindelig" og lign.). De sidste omsatte vi til talmæssige intervaller, hvorefter vi kategoriserede arternes forekomst på en simpel hyppighedsskala: 1 = 1 forekomst, 2 = 2-4 forekomster, 3 = 5-9 forekomster, 4 = 10-25 forekomster, og 5 = > 25 forekomster. For enkelte grupper var der ingen oplysninger om hverken forekomster eller føde (fx fugle). For karplanter var der næsten ingen oplysninger om habitat. Vi vurderede derfor karplanternes habitat fra andre troværdige kilder. Oplysningerne omsatte vi til i alt 21 habitatyper i ferskvand og på land (fx vandløb, skov, skovlysninger, græsland, hede, agerland, byer mv.). For hver art med habitatdata beregnede vi andelen af de angivne habitater, så summen af habitatandelen blev lig 1 (fx hvis en art både forekom i skov og græsland, var andelen i hver 0,5). Derefter beregnede vi for hver af de 21 habitatyper en samlet score for arterne.

Vi forsøgte endelig at udtrække data for arternes udbredelse for at fastslå, om de danske populationer befandt sig i udkanten af deres "globale" udbredelse. Eftersom sådanne data stort set ikke fandtes i rødlisten, anvendte vi i stedet data fra GBIF (Global Biodiversity Information Facility, <https://www.gbif.org/search?q=>). Dette var muligt for mere ca. 95% af arterne; for resten lykkedes ved søgning på internettet at finde alternative og troværdige kilder.

I alt anvendte vi data for regional uddøen for 20 artsgrupper, som langt overvejende er terrestriske (fx edderkopper, flere grupper af biller) eller udelukkende/størstedelen af deres liv forekommer på land (fx padder), samt 17 artsgrupper,

som udelukkende/størstedelen af deres liv lever i ferskvand (fx igler, slørvinger, guldsmede, klobiller). Selvom flere arter af stikmyg reelt lever længere på land end i vandhuller, er de som gruppe medtaget for ferskvand. Karplantearterne opdelte vi i de to kategorier, land- og vandlevende.

Ud over antallet af RE-arter (n) inden for hver taksonomisk gruppe, antallet af år siden den første art ”forsvandt” (T), beregnede vi desuden det samlede antal observerede arter med reproducerende bestande (N) inden for hver gruppe; vi udelod arter klassificeret som NE (ikke vurderet – fx fordi de ikke er kendt fra Danmark) og NA (ikke relevant, omfatter fx indførte arter, arter under etablering, strejfende arter).

Herudfra beregnede vi tempoet for arternes forsvinden (D) i procent af det observerede antal arter per 100 år: $D \text{ i } \% \text{ per } 100 \text{ år} = n/N * 100 * 100/T = n * 10.000 / (N * T)$.

Vi testede forskellen i forsvinden mellem artsgrupperne på land og i ferskvand ved hjælp af Mann-Whitney U-test, fordi data ikke var normalfordelte. Der kunne heller ikke opnås normalitet ved $\log_{10}(D+1)$ transformering af data. Test for forskel i hyppighed mellem artsgrupperne på land og i ferskvand blev ligeledes testet med Mann-Whitney U-test, efter at vi havde beregnet hhv. median og gennemsnit for hver gruppe. Vi anvendte signifikansniveau $P < 0,05$.

Videre testede vi for sammenhæng mellem hyppighed og forsvinden på gruppeniveau, efter først at have beregnet hyppighed som hhv. median og gennemsnit for hver gruppe. Vi anvendte Spearman Rank korrelation, r_s , og signifikansniveau $P < 0,05$.

Endelig testede vi på gruppeniveau for sammenhæng mellem hyppighed (median) og andel af arter, hvis populationer i Danmark befandt på grænsen for arternes ”globale” udbredelse. Vi anvendte Spearman Rank korrelation, r_s , og signifikansniveau $P < 0,05$. Ligeledes på gruppeniveau testede

vi for forskel i andel af arter tilhørende hhv. leddyr og laver/svampe/mosser/karplanter, hvis populationer befandt på grænsen for arternes ”globale” udbredelse. Vi anvendte Mann-Whitney U-test og signifikansniveau $P < 0,05$.

RESULTATER

Vi benyttede som nævnt data for i alt 37 rødlistevurderede større og mindre taksonomiske grupper. Der var nogenlunde lige mange grupper inden for det terrestriske (20) og ferske miljø (17). Til gengæld var artsantallet blandt de landlevende grupper samlet set 14 gange højere end for ferskvandsgrupperne (tabel 1).

Det er derfor ikke overraskende, at antallet af forsvundne arter også var markant større (20 gange) hos de landlevende grupper sammenlignet med ferskvandsarterne. Andelen af forsvundne arter i løbet af 100 år var også noget større på land (3,6%) end i ferskvand (2,7%). Forskellen (som median) var statistisk signifikant (Mann-Whitney U-test, $P = 0,009$).

Det skal dog fremhæves, at eftersom grupperne på land omfatter markant flere arter end grupperne i ferskvand, betyder det mere usikre beregninger for sidstnævnte. Således er der kun 5% af de landlevende grupper, hvor artsantallet er ≤ 10 , mens det er 41% for grupperne i ferskvand.

Tempoet for arters forsvinden var højt for de terrestriske insekter (i gennemsnit $D = 6,8\%/100 \text{ år}$). Det var især højt for dagsommerfugle (22,9%/100 år), men også højt blandt græshopper, bred- og randtæger, torbister, træbukke og humlebier (7,4-8,9%/100 år). Til gengæld var værdien lav (1,5-2,8%/100 år) hos løbebiller, snudebiller og natsommerfugle. Hos edderkopper var den endnu lavere (0,3%/100 år).

På land har mosser, karplanter og hvirveldyr oplevet nogenlunde samme tempo for arters forsvinden (1,3-2,2%/100 år),

hvilket er markant lavere end for insekterne samlet set. Også svampene havde lave værdier (0,5%/100 år). Til gengæld havde laverne et tempo for forsvinden (7,6%/100 år) på linje med insekternes. Og endelig var der blandt padder og krybdyr ingen regionalt uddøde arter blandt Danmarks få arter.

I ferskvand, søer og vandløb, har en række relativt artsrige grupper, guldsmede og de såkaldte EPT-grupper (Ephemeroptera = døgnfluer, Plecoptera = slørvinger og Trichoptera = vårfluer), som er markante indikatorer for høj miljøkvalitet, oplevet et højt tempo af artsforsvinden (6,2-6,9%/100) helt på linje med gennemsnittet for de landlevende insekter. Også ferskvandsplanter og ferskvandsfisk har haft en relativt høj artsforsvinden (4,9-5,4%/100 år). Til gengæld forsvandt der ikke arter blandt en lang række grupper af hvirvelløse dyr (fladorme, igler, stormuslinger, snegle, vandtæger, klobiller, stikmyg, glansmyg og kvægmyg).

I det overordnede billede var ”topscorerne” i artsforsvinden altså grupper som dagsommerfugle, græshopper, bred- og randtæger, torbister, humlebier og laver.

Arterne (70-80%) inden for de fleste grupper forekom med lav hyppighed før de forsvandt (kategori 1-2, svarende til under 5 kendte forekomster), hvad enten denne blev beregnet som median eller gennemsnit (tabel 1). Der var ingen statistisk signifikant sammenhæng mellem hyppighed (udtrykt som hhv. median og gennemsnit) og tempoet for arters forsvinden ($r_s = 0,20$, $P = 0,36$).

Blandt grupperne med uddøde arter befandt 23% af disse populationer sig på grænsen for arternes ”globale” udbredelse. I alt befandt 18% af arterne sig på deres nordgrænse. Hos gruppen af leddyr (edderkopper og insekter) var der en signifikant ($P = 0,047$) større andel af arter (median = 33%), som befandt sig på grænsen for deres ”globale” udbredelse,

Table 1. Oversigt over regionalt forsvundne arter (RE) i Den danske Rødliste (2010/2019/2023), inden for en række grupper af organismer på land (grøn baggrund) og i ferskvand (blå baggrund). Der er angivet antal forsvundne arter i Danmark, perioden inden for hvilken de forsvandt, total antal arter i gruppen, forsvinden (D) i % over 100 år, samt hyppighed før forsvinden. ND – ingen data, # – ingen forsvundne arter.

List of regionally extinct species from the Danish Red List (2010/2019/2023), for a suite of organism groups on land (green background) and in freshwater (blue background). Given the number of extinct species, the period in which they disappeared, total number of species of the group, extinction (D) in % per 100 years, and abundance before extinction. ND – no data available, # – no extinct species.

Taksonomisk gruppe (<i>Taxonomic group</i>)	Antal forsvundne arter (n) <i>No. extinct species (n)</i>	Periode, år (T) <i>Period, years (T)</i>	Total antal arter (N) <i>Total no. species (N)</i>	D i % per 100 år <i>Extinction in % per 100 years</i>	Hyppighed før forsvinden (median/middel) <i>Occurrence before extinction, (median/mean)</i>
Laver (Lichenes)	128	170	992	7,6	1/1,5
Svampe (Fungi)	15	100	3091	0,5	1/1,5
Mosser (Bryophyta)	15	150	447	2,2	2/1,9
Karplanter (Tracheophyta)	27	150	1066	1,7	2/1,8
Edderkopper (Araneae)	2	120	538	0,3	1/1,0
Bred- og randtæger (Pentatomoidea)	4	60	75	8,9	3,5/3,0
Græshopper (Orthoptera)	2	70	32	8,9	4/4,0
Bladbiller (Chrysomelidae)	15	100	266	5,6	ND
Løbebiller (Carabidae)	10	200	315	1,6	1,5/1,9
Torbister (Scarabaeidae)	11	140	92	8,5	2/2,4
Træbukke (Cerambycidae)	6	110	74	7,4	1/1,0
Snudebiller (Curculionidae)	15	170	580	1,5	1/1,3
Natsommerfugle (Heterocera)	37	140	955	2,8	2/1,9
Dagsommerfugle (Rhopalocera)	12	70	75	22,9	3,5/3,3
Svirrefluer (Syrphidae)	10	150	289	2,3	1/1,5
Bier (Apiformes)	19	170	244	4,6	2/2,1
(Humlebier (Apidae)*)	4	170	29	8,1	
Krybdyr (Reptilia)	0	0	8	0	#
Padder (Amphibia)	0	0	15	0	#
Fugle (Aves)	11	200	280	2,0	ND
Pattedyr (Mammalia)	1	110	55	1,7	5/5,0
Karplanter (Tracheophyta)	1	15	123	5,4	1/1,0
Fladorme (Tricladida)	0	0	11	0	#
Igler (Hirudinea)	0	0	13	0	#
Tanglopper (Amphipoda)	1	60	5	33,3	1/1,0
Vandbænkebidere (Isopoda)	0	0	1	0	#
Krebs (Decapoda)	0	0	1	0	#
Stormuslinger ("large" Bivalvia)	0	0	7	0	#
Snegle (Gastropoda)	0	0	39	0	#
Døgnfluer, slørvinger, vårflyer (EPT: Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera)	10	68	239	6,2	1/1,5
Guldsmede (Odonata)	4	100	58	6,9	1,5/1,5
Vandtæger (Heteroptera)	0	0	60	0	#
Dovenfluer (Sialidae)	0	0	3	0	#
Klobiller (Elmidae)	0	0	6	0	#
Stikmyg (Culicidae)	0	0	35	0	#
Glansmyg (Ptychopteridae)	0	0	7	0	#
Kvægmyg (Simuliidae)	0	0	22	0	#
Fisk (Pisces)	1	60	35	4,8	1/1,0

*Humlebier er indregnet i gruppen af bier. *Apidae are included among Apiformes.*

end hos laver/svampe/mosser og karplanter (median =7%). Til gengæld var der på tværs af alle grupper ingen signifikant sammenhæng mellem hyppigheden for forsvinden og andelen af arter på grænsen for deres ”globale” udbredelse ($r_s = 0,34$, $P = 0,17$).

Det var via rødlisten kun muligt at finde habitatdata for godt halvdelen af arterne. Artsgrupper uden angivelser var visse biller, natsommerfugle, svirrefluger og svampe. I ferskvand var 55% af forsvundne arter knyttet til strømmende vand (langt overvejende middelstore til store vandløb), resten af arterne var tilknyttet enten store søer eller mindre søer og vandhuller. På land var 60,5% af arterne knyttet til lysåbne habitater som græsland, agerland, enge, moser/kær, klitter m.fl., mens 36,5% hørte til i skov, skovlysninger og egekrat (figur 1). Endelig var 3% knyttet til byer (bl.a. haver, parker).

Det var ligeledes via rødlisten kun muligt at finde data om føde for 43% af dyrene. Føden var i alle tilfælde planter, enten som kilde til nektar og pollen for de voksne og deres opfodring af larverne, eller som direkte foder for larverne. Dagsommerfuglenes larver har endda specifikke værtsplanter.

DISKUSSION

Regional uddøen (Danmark)

Data til belysning af arters regionale uddøen i Danmark, synonymt med forsvinden, blev hentet fra Den danske Rødliste. Vurderingerne som grundlag for listen beror med en enkelt undtagelse på frivillig (dvs. uden forbindelse til en ansættelse) indsats af eksperter. Så selvom rødlisten bliver flittigt brugt af diverse myndigheder og er finansieret af Miljøministeriet, er ingen eksperter forpligtet til at revurdere allerede rødlistevurderede grupper eller vurdere ny grupper.

Rødlistevurderingerne er for de sjældne og truede arter helt afhængige af ”hårde”

data; rene skøn kan kun anvendes for arter, som indiskutabelt er vidt udbredte og almindelige (kategorien LC). Via NOVA-NA, det nationale overvågningsprogram, indsamles der i vandløb relativt mange data for invertebrater, fisk og vandplanter. Noget lignende er tilfældet for større søer, mens der for visse terrestriske naturtyper i begrænset omfang indsamles plantedata, men ikke data for andre grupper. Så for flertallet af allerede rødlistevurderede artsgrupper beror tilgang af nye data alene på frivilliges indsats. Det betyder også, at det er usikkert, om det vil være muligt at udføre sammenlignelige vurderinger om fx 10 år, 20 år eller længere ud i fremtiden.

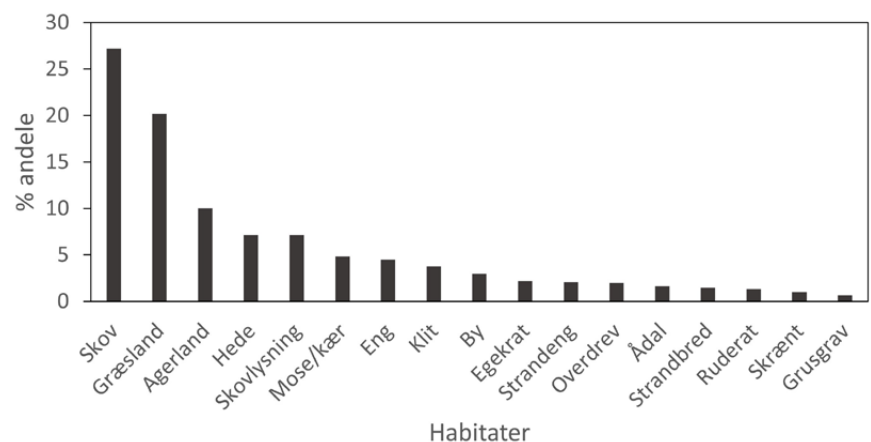
Trods de nævnte forudsætninger for rødlisten var det muligt at analysere udviklingen for et bredt udvalg af artsgrupper. Blandt dyrene var der dog kvantitativt kun tale om en lille del af den samlede danske artsrigdom. Der manglede således data for meget artsrige grupper som mider, små krebsdyr, mejere, biller, hvepse, og ikke mindst tovinger (”myg og fluer”). Vi vurderer imidlertid, at udvalget af tilgængelige

data trods alt er rimelig repræsentativt for Danmarks artsrigdom.

Helt overordnet udviste de landlevende artsgrupper et højere tempo af arters forsvinden og dermed nationale uddøen end artsgrupperne knyttet til ferskvand. Det skyldes bl.a., at 90% af de landlevende grupper indeholdt forsvundne arter, mens det kun var tilfældet for 30% af grupperne i ferskvand. Ser man alene på insektgrupper med forsvundne arter, var tempoet i de to miljøer i gennemsnit af samme størrelse (6-7%/100 år). Tempoet for arters forsvinden var væsentlig mindre for svampe, mosser og karplanter henregnet til landmiljøet, mens det for laver var marginalt højere end gennemsnitligt hos insekterne. Det er dog vigtigt at påpege, at værdierne for relativt artsfattige grupper kan være tilfældigt høje eller lave. Det mest oplagte eksempel er ferskvandstanglopper med kun fem arter, hvoraf *Monoporeia affinis* er forsvundet fra dens eneste kendte lokalitet i Furesøen.

Figur 1. Regionalt forsvundne (RE) terrestriske arters levesteder (angivet i %).

Figure 1. Habitats (in %) of regionally extinct (RE) terrestrial species. Explanation of Danish habitat terms: Skov – forest, græsland – grass land, Agerland – farmed land, Hede – heath, Skovlysning – clearing, Mose/kær – wetland, Eng – meadow, Klit – dune, By – city/built up area, Egekrat – oak-bark forest, Strandeng – salt-meadow, Overdrev – pasture, Ådal – river valley, Strandbred – beach, Ruderat – ruderal, Skrænt – slope, Grusgrav – gravel pit.



Såvel i ferskvand som på land var artsgruppernes regionalt uddøde arter som udgangspunkt meget sjældne, før de efterfølgende forsvandt; kun ganske få var relativt almindelige inden. Det er derfor forventeligt, at de havde stor risiko for at forsvinde pga. de store ændringer, der er sket mht. intensiv arealudnyttelse, landbrugsdrift, skovdyrkning og byudvikling (Levin & Normander 2008, Sand-Jensen & Schou 2019).

I ferskvand var tempoet for forsvinden især højt for artsgrupper (EPT-taxa og fisk) knyttet til vandløb, især de større (med en bredde over 10 m), og for guldsmede primært knyttet til næringsfattige, uforurenede småsøer og vandhuller. Store vandløb er få i Danmark, og seks EPT-arter er hver især alene kendt fra ét sådant vandløb. Deres forsvinden ved reguleringen af Gudenå (fx vårfluen *Micrasema setiferum*, figur 2) og nedre Skjern Å (figur 3) har derfor været uundgåelig. Forurening med spildevand eller dambrugsdrift har ligeledes elimineret

tre andre af arterne fra deres eneste kendte levested.

Blandt en lang række grupper af hvirvelløse dyr forekom ingen forsvundne arter i Danmark. Det kan have flere forklaringer. Fladorme, igler, snegle, vandtæger, stikmyg og glansmyg er generelt mere modstandsdygtige over for dårlige iltforhold (en del tager fx luft fra vandoverfladen) end mange EPT-arter. Flere af dem er også gode til at spredes (via vandfugle; fx Figuerola & Green 2002, Green & Figuerola 2005), og kan let indvandre til nye egnede lokaliteter. Stikmyg og mange vandtæger spredes desuden ved egen drift (flyvning), ofte meget effektivt.

Populationerne af en relativt stor andel ($\frac{1}{4}$) af de forsvundne arter forekom på grænsen for deres globale udbredelse. Sådanne arter må formodes at være særligt følsomme over for ændringer i deres omgivelser (især klimatiske forhold, se fx Kosanic m.fl. 2018), og dermed være i særlig risiko for

at forsvinde. Dette kombineret med få populationer, dvs. hyppighed, før forsvinden vil forventeligt øge risikoen. Vores analyser kunne imidlertid ikke påvise en sådan sammenhæng.

Vi fandt en signifikant større andel af arter på grænsen af deres udbredelse hos leddyr end hos laver/svampe/mosser og karplanter. Dette skyldes muligvis forskelle i spredningsevne, som indebærer relativt større udbredelser hos sidstnævnte. Laver, svampe og mosser producerer små sporer, som let spredes med vinden, ligesom mange karplanter også benytter sig af vindspredning af deres frø. Modsat er spredning hos mange insekter mere begrænset trods deres evne til at flyve.

På land var tempoet for forsvinden især højt for arter (og grupper) tilknyttet lysåbne naturtyper, hvortil også en del lysåbne skove kan henregnes (figur 1). Det kan ikke overraske. Gennem 1900-tallet er der således sket omfattende ændringer i land-

Figur 2. Vårfluen *Micrasema setiferum* (tv.: larve – hoved, forkrop og forende af hus; th.: voksen) er kun kendt fra to danske vandløb, Gudenå og Funder Å. Her forsvandt arten for 80-100 år siden pga. anlæg af Vestbirk Kraftværk og etablering af stærkt forurenende dambrug. Larverne lever på mosdækkede sten i hurtig strøm. Fotos: Aki Rinne.

*The caddisfly *Micrasema setiferum* (Left: larva – head, thorax, and front of case; right: adult) was known only from two Danish streams, where it disappeared 80-100 years ago due to establishment of a small power plant and organic pollution from fishponds, respectively. Larvae inhabit moss-covered stones in fast current. Photos: Aki Rinne.*





Figur 3. Nedre del af Skjern Å var det eneste danske levested for to mikrovårfluer, *Oxyethira frici* og *O. tristella*. Ingen af dem er trods grundige eftersøgninger fundet siden reguleringen 1963-1969. Strækningen er siden restaureret, men det har ikke bragt arterne tilbage. Foto: Annette Sode.

*The downstream part of the River Skjern was the only Danish habitat for two micro-caddisflies *Oxyethira frici* and *O. tristella* that disappeared due to regulation and channelization during 1963-1969. The reaches were later restored, but the species have not returned.*
Photo: Annette Sode.

brug, fra en meget varieret ekstensiv drift fordelt på mange relativt små brug, og hvor enge, græsland og moser typisk blev afgræsset, frem mod store, effektivt og intensivt drevne, specialiserede brug i de seneste årtier (Miljøministeriet 2005, Vestergaard & Sand-Jensen 2007, Sand-Jensen & Schou 2019). Desuden er landbrugsarealerne nu overvejende drænede, stærkt gødskede, og der anvendes rutinemæssigt et meget stort antal og et bredt spektrum af pesticider (Hansen 2023). Brugen af husdyrgødning og pesticider påvirker ikke kun de egentlig dyrkede arealer, men også omgivende enge, moser/kær, heder, overdrev og skovnatur via atmosfærisk nedfald (Brühl m.fl. 2021, Ellermann m.fl. 2023). Samtidig udgør landbrugsdrift ca. 60% af arealudnyttelsen i Danmark. Dertil kommer, at husdyrene nu langt sjældnere kommer "på græs". Endelig er der fra midten af 1800' tallet foretaget en omfattende opdyrkning eller tilplantning af de førhen så udbredte jyske heder (Schmidt m.fl. 2007, Sand-Jensen & Schou 2019).

Tempoet for forsvinden af arter er også højt i dansk skovnatur (figur 1). Skovarealet er siden begyndelsen af 1800-tallet

(hvor det omfattede 4% af Danmarks areal) øget ved tilplantning, ofte med ikke-hjemmehørende arter (Miljøministeriet 2005, Møller m.fl. 2010). Desuden er de "nye" skove udgrøftet, er typisk blevet renafdrevet, ligesom dødt ved som levested for insekter og svampe kun i begrænset omfang har fået lov at ligge urørte tilbage (Møller m.fl. 2010).

På den baggrund er det forventeligt, at landlevende insekter med tilknytning til såvel lysåben natur og skovnatur, og samtidig afhængige af planter – i flere tilfælde ganske bestemte arter – er trængte og udviser et højt tempo af forsvinden i Danmark. Dagsommerfuglene er i den forbindelse særligt hårdt ramte. De forsvundne arter er (eller rettere var) således især knyttet til lysninger i gamle skove, egekrat, moser og kær. Lignende resultat ses i Storbritannien (Thomas m.fl. 2002). Vores analyse flugter i øvrigt med en meget grundig beskrivelse af danske insekters tilbagegang (Kjær m.fl. 2020).

Laverne udviser som nævnt et relativt højt tempo af forsvinden. De er typisk knyttet

til faste overflader som træers stammer og grene, men også sten/klipper og jord. De udnytter desuden vand og næringsstoffer fra luften. Det er velkendt, at nedfald af svovldioxid har truet mange arter for årtier siden (Søchting & Ramkær 1982). Men det høje nedfald af kvælstof er også en trussel for flere arter tilknyttet jordoverfladen, fordi der opstår øget konkurrence fra større og hurtigere voksende planter i sandklitter og på heder (Schmidt m.fl. 2007, Søchting 2017, Sand-Jensen & Schou 2022).

Vi har her præsenteret resultater for national uddøen af arter. Danmark er imidlertid ikke en "isoleret ø" hverken på europæisk plan eller globalt. Det betyder, at når arter forsvinder fra landet, forsvinder de ikke nødvendigvis uden for landets grænser, som jo ikke er økologisk definerede. Arterne uddør kun globalt for endemiske arter, dvs. arter, der "in casu" kun findes her i landet. Og det gælder kun en lille håndfuld arter (fx Landt et al 2010). Derfor har nationalt uddøde arter ofte mulighed for at indvandre igen, hvis levede mulighederne for dem forbedres, og hvis de selv genindvandrer eller genudsættes. Genindvandring

er imidlertid ikke nødvendigvis nogen enkel sag. Uddøde arter fra ferskvand (fx vårfluerne *Oxyethira frici*, *O. tristella* og *Micrasema setiferum*) skal kunne overvinde meget store afstande, og typisk over ugæstfri havområder. Og selvom guldsmede generelt er dygtige flyvere, skal andre "flyvedygtige" arter (fx døgnfluer, slørvinger og vårfluer) have gunstige vinde til at hjælpe med spredningen (Corkum 1987, Wiberg-Larsen & Nørum 2009). Dertil skal arterne være heldige, både med at ramme det rigtige levested og kunne præstere en æglægning, som ultimativt fører til udvikling af en bestand. Arter fra flere grupper på land har uden tvivl samme udfordringer. Der er i forbindelse med rødlistevurderingerne angivet adskillige "spontane" genindvandring, som ikke førte til nye bestande. Enkelte grupper, primært fugle, er særligt gode "spredere og indvandrere", rovfuglene især hjulpet af jagtfredninger. Kongeørn, havørn, skestork, skægmejsje og sølvhejre er glimrende eksempler (Meltofte m.fl. 2021).

Artsforsvinden i Europa og globalt

Det er oplagt at sammenligne størrelsesordenen af artsforsvinden i Danmark med tilsvarende i Europa (her defineret biogeografisk, se fx Neu m.fl. 2018) og endda Kloden som helhed. Forsvinden fra Europa er som udgangspunkt regional, ligesom i Danmark, blot på en større skala. For endemiske arter vil der dog også være tale om global uddøen. Desværre er det vanskeligt at finde brugbare – og sammenlignelige – tal for alle de grupper, som vi har behandlet for Danmark. De mest anvendelige data er samlet i Figur 4.

For karplanter, hvirveldyr og dagsommerfugle er tempoet for artsforsvinden i Danmark 2-33 gange højere (1,7-23%/100 år) end i Europa (0,1-2,5%/100 år). Dette er forventet, da arter, som er forsvundet fra Danmark, fortsat lever – og endda måske trives fint – andre steder i Europa.

Der er imidlertid en undtagelse, nemlig for ferskvandssnegle, hvor direkte artsforsvin-

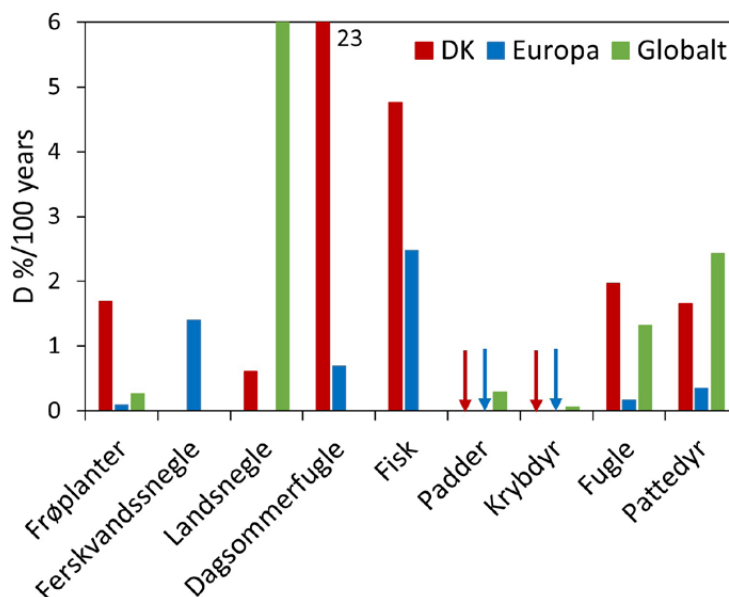
den i Europa, som i dette tilfælde endvidere gælder globalt, var 1,4%/100 år (IUCN 2023). Neubauer m.fl. (2021) har endvidere beregnet, at hastigheden af denne forsvinden overstiger masseuddøen under sen Kridttid. I Danmark er ingen arter inden for denne gruppe (med sikkerhed) forsvundet. En oplagt forklaring er, at gruppen med i alt 808 kendte europæiske arter har en usædvanlig stor andel af endemer (92%), som pga. det ret begrænsede areal, inden for hvilket de lever (Georgopoulou m.fl. 2016, Dmitrovic m.fl. 2023), er særligt sårbare. Imidlertid kan 3-4 arter, som i Den danske Rødliste 2023 vurderedes

som DD (dvs. med utilstrækkelige data), muligvis være forsvundet fra Danmark (Moeslund m.fl. 2023). Er det tilfældet, vil der være tale om artsforsvinden i Danmark på 11-15%/100 år, som er 10 gange højere end den europæiske.

Graden af endemisme (80%) er også stor hos europæiske ferskvandssnegle, ligesom det er tilfældet for gruppen i Nordamerika. I begge tilfælde medvirker det til et relativt højt og sammenligneligt tempo af forsvinden på hhv. 2,7 og 4,3%/100 år i Europa og Nordamerika (Freyhof & Brookes 2011, Burkhead 2012). Samtidig repræsente-

Figur 4. Forsvinden af arter fra forskellige grupper af organismer tilknyttet land eller ferskvand opgjort som procent af alle arter i pågældende gruppe i løbet af de seneste 100 år (D i %/100 år). For hver gruppe er angivet forsvinden fra Danmark (DK), og hvor muligt for Europa og globalt. Pile angiver nulværdier. Bemærk at søjlerne for landsnegle og dagsommerfugle går ud over skalaen, og de faktiske værdier er derfor angivet ved siden af søjlerne. Data fra/from: Burkhead 2012, Cox m.fl. 2022, Cowie m.fl. 2017, Freyhof & Brookes 2011, Humphreys m.fl. 2019, IUCN, Luedtke m.fl. 2023, Régnier m.fl. 2015, Stuart m.fl. 2008, Temple & Terry 2007, Warren m.fl. 2021, Szabo m.fl. 2012.

Extinction rates (D) of species from different taxonomic groups, for each group calculated as % of all species per 100 years. For each group given values for Denmark (DK) and if possible, Europe and globally. Note that columns for land snails and butterflies exceed scale and actual values are given beside columns. Arrows indicate zero values. Legends: Frøplanter - seed plants, ferskvandssnegle - freshwater snails, landsnegle - terrestrial snails, dagsommerfugle - butterflies, fisk - fish, krybdyr - reptiles, fugle - birds, pattedyr - mammals.



rer værdierne global forsvinden, fordi arterne ikke lever andre steder i verden. De endemiske ferskvandsfisk i Europa er især knyttet til et bælte, som strækker sig fra Spanien over Tyrkiet til Kaukasus. De er især truede af global opvarmning og udtørring af deres vigtigste levesteder, nemlig isolerede vandløb. De nordamerikanske ferskvandsfisk er forsvundet af de samme grunde og især er isolerede, endemiske bestande forsvundet fra højt beliggende søer og de øvre grene af vandløb, som er blevet udtørret i varme, sydlige områder pga. vandindtag til landbrug eller vandløbene er blevet kanaliserede og forurenede pga. intensivt landbrug (Burkhead 2012). Selv om flest nordamerikanske ferskvandsfisk er forsvundet i Mexico, er andre uddøde i USA og Canada. Kommercielt vigtige arter er endog forsvundet pga. intensivt fiskeri i de store søer på grænsen mellem USA og Canada.

Tempoet for den globale forsvinden over de seneste 100 år for karplanter (0,26%/100 år), padder, krybdyr, fugle og pattedyr (0,06-2,43%/100 år) er højere (op til 8 gange) end tempoet for arternes forsvinden fra Europa. De højere globale tal skyldes bl.a., at der i den globale opgørelse indgår en del arter fra oceaniske øer med mange endemiske arter, som først for nylig har oplevet voldsom indflydelse fra mennesker med udstrakt artsforsvinden til følge (Régnier m.fl. 2015, Humphreys m.fl. 2019). Lignende omfattende forsvinden af endemiske landsnegle fra oceaniske øer er ligeledes angivet af Cowie m.fl. (2017).

Europa har i tidligere årtusinder været udsat for stor human påvirkning næsten overalt. Det kan allerede for 12.000 – 15.000 år siden have bidraget til forsvinden af de mest følsomme store jagtbare pattedyrarter som uldhåret næsehorn (*Coelodontha antiquitatis*), mammut (*Mammuthus primigenius*), steppebison (*Bison priscus*) og kæmpebjort (*Megaloceros giganteus*) (Aaris-Sørensen 1998). For 2000 år siden blev den sidste europæiske løve (*Panthera leo europaea*) udryddet på Balkan og i 1627

blev den sidste urokse (*Bos primigenius*) skudt i Polen. Blandt fuglene blev den meget store alkefugl, gejrfuglen (*Pinguinus impennis*), udryddet ved Island i 1844. Denne tidligere og omfattende artsforsvinden betød, at mere robuste, og overvejende mindre arter med mindre risiko for forsvinden blev tilbage.

Den sjette masseuddøen

Det er oplagt at spørge, om vi netop nu oplever den sjette masseuddøen. Undersøgelser af fossiler og avancerede beregninger viser, at karplanter i rolige perioder mellem de tidligere tilfælde af masseuddøen forsvandt med en hastighed på 0,001-0,002%/100 år (May m.fl. 1995, Ceballos m.fl. 2015, Humphreys m.fl. 2019). For fugle og pattedyr er de tilsvarende værdier 10 gange højere. Så samlet set er de tre organismegrupper i nutiden forsvundet med en hastighed, der er omkring 100 gange højere end fortidens ”baggrundsuddøen”. For europæiske ferskvandssnegle er beregnet endnu højere hastighed, 10.000 gange, af forsvinden i løbet af 1900-tallet i forhold til ”baggrundsuddøen” (Ceballos m.fl. 2021).

Plantearter eksisterer gennemgående ti gange længere end dyrearter, og de forsvinder også i mindre grad under katastrofer. Planternes større robusthed skyldes, at de har overlevelseshastier i form af frø og sporer, stængler og knolde i jorden, eller forvedede stammer. De kan endvidere formere sig vegetativt eller uden fremmedbestøvning. Og de kan ændre sig og blive mere robuste ved kromosomfordobling. Dobbelt så mange gener øger tilpasningsevnen til klimaændringer og mindsker risikoen for, at et vigtigt gen tilfældigvis helt forsvinder med tiden. De fleste hvirveldyr mangler robuste overlevelseshastier og må opretholde kønnet formering med samme antal kromosomer. Alligevel er der sket markante skift i vegetationen, fx fra dominans af nåletræer (dækfrøede) til blomsterplanter i troperne efter Kridttiden (Condamine m.fl. 2020).

Træer og vedplanter er forsvundet i højere tempo end urter i de seneste århundreder (McDowell & Allen 2015). Urterne overlever sandsynligvis bedre, fordi de gennemgående har bestande med mange flere individer og en kort livscyklus, som muliggør bedre tilpasning til et miljø under forandring.

Den nuværende forsvinden af arter er alvorlig, men vi er endnu ikke der, hvor man reelt kan tale om masseuddøen. Denne defineres nemlig typisk som et artstab på 75%. Vores egne modelberegninger viser, at med det nuværende tempo af artsartsforsvinden vil masseuddøen først nås om i størrelsesordenen 5.000-15.000 år (Sand-Jensen & Wiberg-Larsen 2023). Det lyder ikke umiddelbart alvorligt. Imidlertid er det i starten af processen, at de sjældne arter forsvinder. I Danmark er det arter, som kan være svære at få tilbage, selvom vi forbedrer deres levevilkår. Og globalt er de sjældne arter naturligvis borte for altid.

Fokus i vores artikel er skæbnen for regionalt og globalt forsvundne arter. Det er imidlertid ikke nødvendigvis repræsentativt for nutidens ændringer i artsrigdom og dermed biodiversitet generelt. Arter kan udmærket have fremgang i udbredelse og hyppighed, mens andre oplever tilbagegang. Der kan også ske betydelig indvandring af ny arter. For eksempel lever der nu fast flere frøplanter og fugle i Danmark end for 100 år siden (Finderup Nielsen m.fl. 2019, Meltofte m.fl. 2019). Nogle af de nye plantearter er endda tilpasningsdygtige og har fremgang på bekostning af hjemmehørende arter, der stiller større krav til deres voksesteder. Det er også karakteristisk, at de nyligt indvandrede arter er mere tålsomme for næringsrige forhold, mens nøjsomme, hjemmehørende danske arter forsvinder (Finderup Nielsen m.fl. 2019, Sand-Jensen & Schou 2022).

Hvad med fremtiden?

Mennesket har udløst begyndelsen til en masseuddøen af arter. De viste beregninger støtter denne vurdering, idet det

dokumenterede antal forsvundne arter i nutiden langt fra har nået et omfang på 75% (der som nævnt er definitionen på masseuddøen). Men læg til, at langt de fleste arter falder i hyppighed og udbredelse, så de på rødlistes fra kategorierne næsten truede og sårbare forskydes mod de mest truede kategorier: truede, kritisk truede og ultimativt globalt uddøde. Endvidere indskrænkes naturarealet mere og mere, og meget få procent af landjorden og havet er upåvirkede af mennesker. Mange studier dokumenterer, at fortsat indskrænkning af naturareal endegyldigt vil reducere artstallet meget voldsomt. Der er ”røde tal på bundlinjen”.

Langt de fleste insektarter lever i tropiske skove, og mange af dem risikerer at forsvinde og ende i de ukendtes grav, når primær tropeskov fældes og omdannes til sekundær ny trævækst og skovrester, eller bliver til plantager og marker (Alroy 2017, Giam 2017). Med stigende global opvarmning risikerer træerne endog at visne, så der opstår savanne. Hvis indskrænkningen af uforstyrret primær skov fortsætter med uændret hastighed, vil den omdannes til sekundær skov eller skovrester i løbet af de kommende 225 år (Giam 2017).

Med industrilandbrugets stadigt mere intensive drift i form af kæmpemarker, fjernelse af levende hegn og smådamme, intensiv brug af gødning og kemiske giftstoffer (pesticider) er der sket en sterilisering af det åbne land for planter, insekter og insektspisende småfugle. I det intensivt dyrkede England gik bladlus, sommerfugle og natsværmere markant tilbage, mens ændringerne var ubetydelige i det mindre påvirkede Skotland (Brereton m.fl. 2011, Bell m.fl. 2020). En tysk undersøgelse påviste over 24 år et 75% fald i biomasse af flyvende insekter i fælder anbragt i 63 naturreservater (Hallmann m.fl. 2017). En nærliggende forklaring er, at næringsstoffer spredes til reservaterne sammen med pesticider. Der er således påvist betydelige koncentrationer af pesticider i naturreservater og i flyvende insekter i disse (Brühl

m.fl. 2021). Imidlertid re-analyserede Müller m.fl. (2023) data i Hallmann m.fl. (2017) og påviste, at insektbiomassen overvejende blev drevet af komplekse vejrforhold. Müller m.fl. (2023) påpeger imidlertid også, at negative virkninger af klimaforandringer vil slå kraftigere igennem i troperne end i den tempererede zone, samt at nye kombinationer af ugunstige vejrforhold vil true insektpopulationer i fremtiden. Uanset klimaets betydning tegner der sig det samme billede overalt i lande med intensivt landbrug (fx Nilsson m.fl. 2013, Warren m.fl. 2021): Indskrænkning af levesteder, færre blomster som foder- og nektarkilde samt pesticidpåvirkning, der direkte eller indirekte udrydder insekterne.

Hvad kan vi gøre herhjemme? Jo vi kan tilbyde arterne bedre muligheder ved at give mere plads til natur ved at nedlægge dyrkede arealer og reducere den betydelige tilførsel af næringsstoffer og pesticider fra landbruget, en tilførsel som har indflydelse overalt. Ligeledes kan vi i de mest værdifulde skove tilbyde bedre levemuligheder ved at stoppe den hidtidige drift med bl.a. udgrøftning og fjernelse af dødt ved. Effektive initiativer forudsætter naturligvis vilje og vedholdenhed fra politisk hold. Virksomheder og private haveejere kan hjælpe lidt til ved at nedlægge artsfattige græs- og flisearealer til fordel for nye og mere artsrige levesteder. Enkelte private fonde hjælper allerede naturen på vej via opkøb af arealer til naturformål.

Med det fremtidige varmere klima i Danmark, bør vi således kunne tilbyde plads og overlevelse til en del af de arter, som er truet af klimaforandringerne i Middelhavslandene (Guiot & Cramer 2016). Det vil gavne nogle arter, men de mange endemiske arter i det sydlige Europa har næppe en chance for selv at etablere sig nordpå (fx Wiberg-Larsen 2008). Alene deres spredningsevne og –muligheder er nemlig begrænsede. Det er netop baggrunden for, at de er endemer; i mange tilfælde knyttet til en bestemt dal i bjergrige områder (Neu

m.fl. 2018). De kan meget vel forsvinde for altid i løbet af få årtier.

TAK

Denne artikel kunne ikke være skrevet uden den uvurderlige indsats fra de mange frivillige, som har bidraget til de nationale rødlistevurderinger. Tak til Aki Rinne, Annette Sode og Jens Christian Schou for lån af fotos. Også tak for forslag til væsentlige forbedringer af manuskriptet fra to fagfællebedømmere og redaktionen.

CITERET LITTERATUR

- Alroy J (2017) Effects of habitat disturbance on tropical forest biodiversity. PNAS 114:6056-6061. [https://doi: 10.1073/pnas.1611855114](https://doi.org/10.1073/pnas.1611855114).
- Bell JR, Blumgart D, Shortall CR (2020) Are insects declining and at what rate? An analysis of standardized, systematic catches of aphid and moth abundances across Great Britain. Insect Conservation and Diversity 13:115-126. [https://doi: 10.1111/icad.12412](https://doi.org/10.1111/icad.12412).
- Bishop PJ, Angulo A, Lewis JP, Moore RD, Rabb GB & Garcia Moreno J (2012) The amphibian extinction crisis—what will it take to put the action into the Amphibian Conservation Action Plan? SAPIENS 5.2. <http://sapiens.revues.org/1406>
- Brereton T, Roy DB, Middlebrook I, Botham M & Warren M (2011) The development of butterfly indicators in the United Kingdom and assessments in 2010. Journal of Insect Conservation 15: 139–151. <https://doi.org/10.1007/s10841-010-9333-z>
- Brühl CA, Kahanov N, Köthe S, Eichler L, Sorg M, Hörren T, Mühlethaler R, Meinel G & Lehmann GUC (2021) Direct pesticide exposure of insects in nature conservation areas in Germany. Scientific Reports 11: 24144.
- Buchwald, E (2022) Genopstandelse fra de døde – hvad skal der til? Flora og Fauna 127: 37-56.
- Burgin CJ, Colella JP, Kahn PL & Upham NS (2018) How many species of mam-

- mals are there? *Journal of Mammalogy* 99: 1–14. DOI:10.1093/jmammal/gyx147
- Burkhead NM (2012) Extinction rates in North American freshwater fishes, 1900–2010. *BioScience* 62: 798–808. <https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.9.5>.
- Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, Garcia A, Pringle RM, Palmer TM (2015) Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*. 1(5): e1400253.
- Condamine FL, Silvestro D, Koppelhus EB & Antonelli A (2020) The rise of angiosperms pushed conifers to decline during global cooling. *PNAS* 17:28867–28875. <https://doi.org/10.1073/pnas.2005571117>.
- Corkum LD (1987) Patterns in mayfly (Ephemeroptera) wing length: adaptation to dispersal? *Canadian Entomologist* 119: 783–790.
- Cowie RH, Régnier C, Fontaine B & Bouchet P (2017) Measuring the Sixth Extinction: what do mollusks tell us? *The Nautilus* 131: 3–41.
- Cowie RH, Bouchet P & Fontaine B (2022) The sixth mass extinction: fact, fiction or speculation. *Biological Reviews* 97: 640–663. <https://doi.org/10.1111/brv.12816>.
- Cox N, Young BE, Bowles P, Fernandez M m.fl. (2022) A global reptile assessment highlights shared conservation needs of tetrapods. *Nature* 605: 285–290.
- Dmitrović D, Savić A, Šukalo G & Pešić V (2023) An Updated Checklist of Freshwater Gastropods (Mollusca: Gastropoda) of Bosnia and Herzegovina, with Emphasis on Crenobiotic Species. *Diversity* 15, 357. <https://doi.org/10.3390/d15030357>
- Ellermann T, Bossi R, Sørensen MOB, Christensen J, Lansø AS, Geels C & Poulsen MB (2023) Atmosfærisk deposition 2021, NOVANA. Aarhus Universitet, DCE – Nationalt Center for Miljø og Energi, Videnskabelig rapport nr. 525. <http://dce2.au.dk/pub/SR525.pdf>
- Figuerola J & Green AJ (2002) Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biology* 47: 483–494.
- Finderup Nielsen T, Sand-Jensen K, Dornelas M, & Bruun HH (2019). More is less: Net gain in species richness, but biotic homogenization over 140 years. *Ecology Letters* 22: 1650– 1657.
- Freyhof J and Brooks E (2011) *European Red List of Freshwater Fishes*. Luxembourg: Publications Office of the European Union.
- Georgopoulou E, Neubauer TA, Strona G, Kroh A, Mandic O & Harzhauser M (2016) Beginning of a new age: How did freshwater gastropods respond to the Quaternary climate change in Europe? *Quaternary Science Reviews* 149: 269–278. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.07.034>.
- Giam X (2017) Global biodiversity loss from tropical deforestation. *PNAS* 114: 5775–5777. <https://doi.org/10.1073/pnas.1706264114>.
- Green AJ & Figuerola J (2005) Recent advances in the study of longdistance dispersal of aquatic invertebrates via birds. *Diversity and Distributions* 11: 149–156.
- Guiot J & Cramer W (2016) Climate change: The 2015 Paris Agreement thresholds and Mediterranean basin ecosystems. *Science* 354: 465–468.
- Hallmann CA, Sorg M, Jongejans E, Siepel H, Hofland N, Schwan H, Stenmans W, Müller A, Sumser H, Hörrn T, Goulson D & de Kroon H (2017) More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE* 12 (10): e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>.
- Hansen K (2023) Se her, hvad landbrugets virksomheder sprøjter med. <https://gylle.dk/se-her-hvad-landbrugets-virksomheder-sproejter-med/>
- Humphreys AM, Govaerts R, Ficinski SZ, Lughadna EN & Vorontsova MS (2019) Global dataset shows geography and life form predict modern plant extinction and rediscovery. *Nature Ecology and Evolution* 3: 1043–1047. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0906-2>.
- IUCN (2023) *The IUCN Red List Threatened Species*. Version 2022-2. <https://www.iucnredlist.org>.
- Kjær C, Ehlers B, Bruus M, Hansen MDD, Hansen RR, Holmstrup M, Høye TT, Jensen J, Offenbergs J, Strandberg B, Strandberg M & Wiberg-Larsen P (2020) Insekters tilbagegang. Hvilke insekter går tilbage, hvorfor og hvad kan der gøres? Aarhus Universitet, DCE – Nationalt Center for Miljø og Energi Videnskabelig rapport nr. 388. <http://dce2.au.dk/pub/SR388.pdf>
- Kosanic A, Anderson K, Harrison S, Turkington T & Bennie J (2018) Changes in the geographical distribution of plant species and climatic variables on the West Cornwall peninsula (Southwest UK). *PLoS One* 13(2): e0191021. doi: 10.1371/journal.pone.0191021.
- Landt, M, Larsen SN & Goldberg I (2010) Hvordan går det med Danmarks vilde planter? – I: Meltofte (red.) Danmarks natur 2010 - om tabet af biologisk mangfoldighed, Danmarks Naturfredningsforening: 62–68.
- Levin G & Normander B (2008) Arealanvendelse i Danmark siden slutningen af 1800-tallet. Faglig rapport fra DMU nr. 682. Danmarks Miljøundersøgelser, Aarhus Universitet, 46 s.
- Luedtke JA, Chanson J, Neam K, Hobin L, Maciel AO (2023) Ongoing declines for the world's amphibians in the face of emerging threats. *Nature* 622: 308–314. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06578-4>.
- May RM, Lawton JH & Stork NE (1995) Assessing extinction rates. - I: Lawton JH & May RM (red.). *Extinction Rates*. Oxford University Press, Oxford: 13–14.
- McDowell NG & Allen CD (2015) Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming. *Nature Climate Change* 5: 669–672.
- Meltofte H, Dinesen L, Boertmann D & Hald-Mortensen P (2021) Danmarks fugle gennem to århundreder. *Biofolia*, 184 s.

- Miljøministeriet (2005) Natur og Miljø 2004 - Danmarks Natur. <https://www2.mst.dk/udgiv/publikationer/2005/87-7614-725-8/pdf/87-7614-726-6.pdf>
- Moeslund JE, Nygaard B, Ejrnæs R, Bell N, Bruun LD, Bygebjerg R, Carl H, Damgaard J, Dylmer E, Elmeros M, Flensted K, Fog K, Goldberg I, Gøngt H, Helsing F, Holmen M, Jørum P, Lissner J, Læssøe T, Madsen HB, Misser J, Møller PR, Nielsen OF, Olsen K, Sterup J, Søchting U, Wiberg-Larsen P & Wind P (2019) Den danske Rødliste. Aarhus Universitet, DCE – Nationalt Center for Miljø og Energi. www.redlist.au.dk.
- Moeslund JE, Nygaard B, Ejrnæs R, Alstrup V, Baagøe HJ, Bell N, Bruun LD, Bygebjerg R, Carl H, Christensen M, Damgaard J, Dylmer E, Elmeros M, Flensted K, Fog K, Goldberg I, Gøngt H, Heilmann-Clausen J, Helsing F, Holm MF, Holmen M, Jørgensen GP, Jørum P, Karsholt O, Larsen MN, Lissner J, Læssøe T, Madsen HB, Martin O, Misser J, Møller PR, Nielsen OF, Olsen K, Sterup J, Schmidt HT, Søchting U, Teilmann J, Thomsen PF, Tolsgaard S, Vedel-Smith C, Vesterholt J, Wiberg-Larsen P og Wind P (2023) Den Danske Rødliste. Aarhus Universitet, DCE – Nationalt Center for Miljø og Energi. www.redlist.au.dk.
- Müller J, Hothorn T, Tuan Y, Siebold S, Mitesser O, Rothacher J, Freund J, Wild C, Wolz M & Menzel A (2023) Weather explains the decline and rise of insect biomass over 34 years. *Nature*, sept. 2023. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06402-z>
- Møller PF, Emborg J, Kristensen KH, Larsen JB, Buttenschøn RM & Staun H (2010) Driftsbetingede skovtyper. I: Møller PF & Sand-Jensen (red.) *Naturen i Danmark*. Gyldendal: 311-334.
- Neu PJ, Malicky H, Graf W & Schmidt-Kloiber A (2018) *Distribution Atlas of European Trichoptera*. Die Tierwelt Deutschlands, Teil 84, Harxheim, ConchBooks, 891 pp.
- Neubauer TA, Hauffe T, Silvestro D, Schauer J, Kadolsky D, Wesselingh FP, Harzhauser M & Wilke T (2021) Current extinction rate in European freshwater gastropods greatly exceeds that of the late Cretaceous mass extinction. *Communications Earth & Environment* 2, 97. <https://doi.org/10.1038/s43247-021-00167-x>.
- Nilsson SG, Franzen M & Pettersson LB (2013) Land-use changes, farm management and the decline of butterflies associated with semi-natural grasslands in southern Sweden. *Nature Conservation* 6:31–48. <https://doi.org/10.3897/natureconservation.6.5205>.
- Régnier C, Achaz G, Lambert A, Cowie RH, Bouchet P & Fontaine B (2015) Mass extinction in poorly known taxa. *PNAS* 112: 7761–7166. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502350112>.
- Sand-Jensen K & Schou JC (2019) Så forandret. Danmarks natur gennem 200 år. BFN's Forlag, 273 s.
- Sand-Jensen K & Schou JC (2022) *Danmarks Biodiversitet – før, nu og i morgen*. Gads Forlag, 239 s.
- Sand-Jensen K & Wiberg-Larsen P (2023) Oplever vi en menneskeskabt sjette masseuddøen? *Aktuel Naturvidenskab* 6: 669-672.
- Schmidt IK, Nielsen BO & Tiis-Nielsen T (2007) *Lynghederne. I: Vestergaard P & Sand-Jensen K (red.) Naturen i Danmark*. Det åbne land. Gyldendal: 213-246.
- Senel CB, Kaskes P, Temel O, Vellekoop J, Goderis S, DePalma R, Prins MA, Claeys P & Karatekin Ö (2023) Chicxulub impact winter sustained by fine silicate dust. *Nature Geoscience* 16: 1033–1040. <https://doi.org/10.1038/s41561-023-01290-4>
- Stuart SN, Hoffmann M, Chanson JS, Cox NA, Berridge RJ, Ramani P & Young BE (2008) *Threatened Amphibians of the World*. Lynx Editions, Barcelona, Spain; IUCN, Gland, Switzerland; and Conservation International, Arlington, Virginia, USA.
- Szabo JK, Khwaja N, Garnett ST, Butchart SHM (2012) *Global Patterns and Drivers of Avian Extinctions at the Species and Subspecies Level*. PLoS ONE 7(10): e47080. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047080>.
- Søchting U (2017). *Lav i Klit og Hede*, BFNs forlag.
- Søchting U & Ramkær K (1982) The epiphytic lichen zones in rural Denmark and Schleswig-Holstein. *Nordic Journal of Botany* 2: 171-181. <https://doi.org/10.1111/1756-1081.1982.tb01178.x>
- Temple HJ & Terry A (2007) *The Status and Distribution of European Mammals*. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities. viii + 48pp.
- Thomas JA, Telfer MG, Roy DB, Preston CD, Greenwood JJ, Asher J, Fox R, Clarke RT & Lawton JH (2002) Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science* 303 (5665):1879-81. <https://doi.org/10.1126/science.1095046>. PMID: 15031508.
- Thorne RF (2002) How many species of seed plants are there? *Taxon* 51: 511-512.
- Vestergaard P & Sand-Jensen K (red.) (2007) *Det åbne land, bind 2. Naturen i Danmark*. Gyldendal.
- Warren MS, Maes D, van Swaay CAM, Goffart P, Van Dyck H, Bourn NAD, Wynhoff I, Hoare D & Ellis S (2021) The decline of butterflies in Europe: Problems, significance, and possible solutions. *PNAS* 2021 Vol. 118 No. 2 e2002551117.
- Wiberg-Larsen P (2008) Overall distributional patterns of European Trichoptera. I: Meyer M & Neu P (red.) *Proceedings of the first conference on faunistics and zoogeography of European Trichoptera*. Ferrantia 55, Luxembourg: 143-154.
- Wiberg-Larsen P & Nørum U (2009) Effekter af pyrethroidet lambda-cyhalothrin på biologisk struktur, funktion og rekolonisering i vandløb. *Bekæmpelsesmiddelforskning fra Miljøstyrelsen* 126, 165 s.
- Aaris-Sørensen K (1998) *Danmarks forhistoriske dyreverden*. Gyldendal, 232 s.