UPPSALA
UNIVERSITET

Lämmelårets uppgång och fall

Faktorer som påverkar fjällämmelpopulationers cyklicitet

Tor Hansson Frank

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2016
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Lämmelårets uppgång och fall – faktorer som påverkar fjällämmelpopulationers cyklicitet

Tor Hansson Frank

Självständigt arbete i biologi 2016

Sammandrag

Arktiska och alpina ekosystems sammansättning styrs i hög grad av cyklisk populationsdynamik hos flera av de däggdjur som ingår. Lämmelpopulationerna uppvisar starkast fluktuationer av dessa. Lämlarnas abundans inducerar cyklicitet hos flera rovdjur och rovfåglar då flera av dessa är direkt beroende av lämlar som bytesdjur. I Fennoskandien är fjällämmelcyklerna ungefär fyra år och under toppåren ökar fjällekosystemets biomassa och mångfald markant. Under de senaste decennierna har flera fjällämmeltoppar uteblivit vilket påverkar flera predatorer. Även växtsammansättningen förändras som en följd av förändrat betningstryck från fjällämmel.

Det är inte fastställt vad som orsakar cyklicitet hos lämmelpopulationer världen över, men fenomenet är likartat i alla cirkumpolära områden. De teorier som främst diskuteras är att predationstryck eller överbetning av lämlar orsakar cykliciteten. Dessa faktorer skulle kunna inducera en plötslig krasch i lämmelpopulationerna och hålla dem nere under några år. När predatorpopulationerna minskar till följd av färre bytesdjur, eller när växtligheten återhämtat sig, kan lämlarna växa mot en ny topp. Växttoxiner och sociala interaktioner kan potentiellt också spela en roll. Isbildning närmast marken, vilket hindrar lämlarna att hitta bete under vintern, är en möjlig förklaring till att lämmelcyklerna minskat med det varmare klimatet. Att förstå vad som orsakar cyklicitet hos fjällämmel skulle underlätta bevarandearbetet av flera rovdjur och rovfåglar i Fennoskandien och ge en djupare insikt och förståelse för hur arktiska ekosystem påverkas av klimatförändringarna.

Inledning

Cyklicitet hos arktiska gnagare är ett fenomen som har fascinerat människor och forskare under lång tid. Ärkebiskop Olaus Magnus i Uppsala noterade redan under mitten av 1500-talet stora förekomster av lämlar ungefär vart tredje år. Redan då antog han att predation från vesslor och hermeliner bidrog till att skapa cykliciteten, vilket är en teori som diskuteras än i dag. Många myter har uppstått kring lämlarnas vandringar och explosionsartade populationstillväxter. Linné var exempelvis den förste som förkastade idén om att lämlar regnar från himlen (Stenseth & Ims 1993a). En annan långlivad myt är att solfläckar driver gnagarcyklerna (Elton 1924). Än i dag finns ingen konsensus om vad som orsakar kraftiga fluktuationer i gnagarpopulationer, men nu diskuteras främst predation, herbivori och sociala interaktioner som möjliga orsaker (Krebs 2011).

Cyklicitet finns hos många däggdjursarter i olika delar av världen, men är som starkast och mest påtagligt i nordliga ekosystem. I norr varierar flera arters populationstäthet cykliskt och detta påverkar ekosystemens sammansättning i större utsträckning än på sydligare breddgrader. Under vissa år är det gott om djur i fjällvärlden och under andra år till synes tomt. Skillnader i biomassa mellan den låga

fasen och toppår är som störst hos fjällämmeln och detta påverkar även andra arters abundans (Ims & Fuglei 2005).

Här redovisas och diskuteras vilka faktorer som kan påverka cyklicitet hos den enda fennoskandiska tundralämmelarten, fjällämmel (*Lemmus lemmus*). Teorierna kommer delvis redovisas med studier på andra arktiska gnagare som grund, eftersom cyklicitet som fenomen är likartat bland alla arktiska gnagare. Cyklicitet kan också synkroniseras interspecifikt om det finns flera arter i samma område, vilket tyder på att de bakomliggande processerna är liknande för flera gnagararter (Stenseth & Ims 1993b). Cyklernas toppar är viktiga för många av fjällens och tundrans rovdjur då de är specialiserade på att utnyttja åren av överflöd (Gilg *et al.* 2009). Detta gynnar också fåglar eftersom flera rovdjur byter från att plundra fågelbon till att jaga lämlar under toppåren (Ims *et al*. 2013). Även växtsammansättningen formas till stor del av fjällämlarnas bete (Virtanen *et al.* 1997). Lämlarnas cykler ger kaskadeffekter på hela ekosystem som påverkar växter och inducerar cyklicitet hos flera andra djur (Elton 1924, Ims *et al*. 2013).

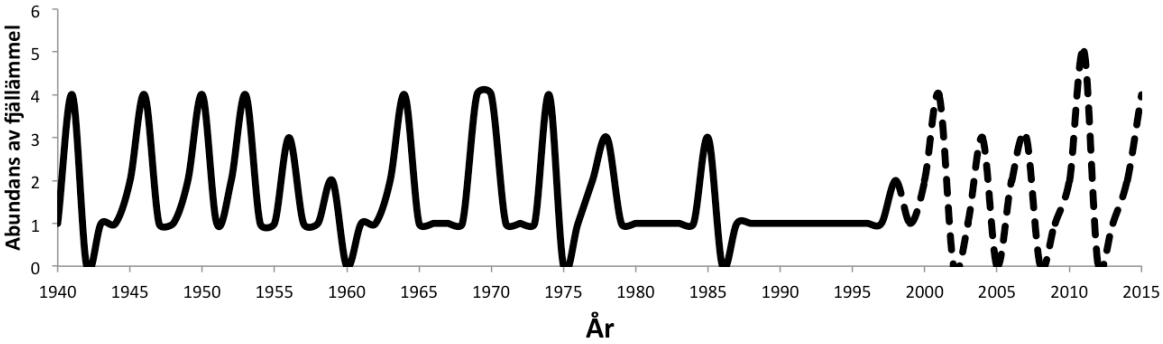
På senare tid har cykliciteten minskat eller försvunnit i vissa områden vilket kan vara en effekt av ett varmare klimat (Kausrud *et al.* 2008). Detta påverkar både fjällämmelns och fjälltundrans ekologi. För att kunna bedriva ett effektivt bevarandearbete av hotade rovdjur och unika ekosystem på den alpina och arktiska tundran krävs kunskaper om vad som styr populationsdynamiken hos en av dessa områdens viktigaste nyckelarter; fjällämmeln.

Fjällämmelns ekologi

Fjällämmeln finns på alpin- och arktisk tundra i Fennoskandien (Sverige, Norge, Finland, Karelen och Kolahalvön). Fjällämmelns päls är svart, gul och brun (Figur 1) och varierar med ålder och mellan individer (Stenseth & Ims 1993c). Under vintern lever fjällämmeln under snön där den gräver tunnlar och bohålor. Tunnlarnas väggar täcks av gräs vilket antagligen ger isolering och de olika hålorna har olika användningsområden. Vissa delar används för att lagra mat samt äta och andra för att föda ungar. Särskilda utrymmen tjänar som latrin (Knaust 2014). Fjällämmeln föredrar områden med mycket snö på vintern, men under sommaren flyttar de till våtmarker där de nästan är semiakvatiska. Under hösten kan de flytta långa distanser, upp till 200 km, speciellt under år när populationstätheten är hög. Ungefär vart trettionde år lyckas vissa individer sprida sig ner i barrskogen där de etablerar nya populationer, men dessa dör så småningom ofta ut. Dessa ”lämmeltåg” är ett unikt beteende hos fjällämmel då sådana förflyttningar inte förekommer hos någon annan lämmelart (Hentonen & Kaikusalo 1993).

Figur 1. Fjällämmel i våtmarkshabitat. Samtliga lämmelarter har kompakt kropp, öronen gömda inne i pälsen och kort svans. Pälsfärgen skiftar mellan arterna. Fjällämmeln är svart, gul och brun medan andra lämmelarter är mer enfärgade i brunt och grått. Foto: Tor Hansson Frank.

Gemensamt hos alla lämmelarter är att populationstätheten följer regelbundna cykler. Gnagarcyklerna karakteriseras av ett toppår då populationerna är stora, samt en låg fas då det är ont om lämlar (Figur 2). Populationernas storlekar är svåra att uppskatta, men kan vara mellan 25 till 200 gånger större under ett toppår jämfört med den låga fasen. Det finns rapporter som anger upp till 1000 gånger större populationer (Krebs 1993). Den låga fasens längd varierar, men den är minst två år. Någon gång under toppåret kraschar lämmelpopulationen och antalet lämlar minskar drastiskt. Detta är den period i lämmelcykeln då populationstätheten förändras som snabbast, men när det sker och hur kraftig kraschen är varierar. Nedgången kan äga rum under vintern men även under sommaren när lämlarna parar sig som mest (Stenseth & Ims 1993b).



Figur 2. Abundans av fjällämmel i Jämtland mellan 1940-2015 i en sexgradig skala. 0 = krasch, 1 = låg, 2 = uppgång, 3 = låg/lokal topp, 4 = topp, 5 = hög topp. Fjällämmelcyklerna i Fennoskandien är cirka fyra år men flera toppar har uteblivit eller minskat de senaste decennierna. Heldragen linje: Fritt omritad från Angerbjörn et al. (2001). Streckad linje: Anders Angerbjörn, muntligen.

Alla lämmelarter är väl anpassade för ett kallt klimat. Släktena *Lemmus* och *Dicrostonyx* kan reproducera sig under snön och de finns cirkumpolärt i Arktis och subarktis, men också i bergsområden i den norra tempererade zonen. Vissa arter, som skogslämmel (*Myopus schistocolor*), finns i barrskogen. Arter ur släktet *Dicrostonyx* samt andra *Lemmus*-arter än fjällämmel finns i Nordamerika, Grönland och Sibirien. Det finns många likheter mellan arterna, men det finns alltid bara en art ur samma släkte i ett visst område (Stenseth & Ims 1993c). Fjällämmeln finns främst i den subarktiska zonen samt mellan- och lågalpina zonen i Fennoskandien (Stenseth & Ims 1993c, Ims & Fuglei 2005).

I en studie gjord i Hessdalen i mellersta Norge fann man att fjällämlar uppehåller sig i myrar med mycket örter och videsnår, men sprider sig även till fjällhedar med mycket lav under år när populationerna är stora. Åkersorkar (*Microtus agrestis*) förekommer i samma habitat, men födokonkurrensen mellan arterna är låg. Fjällämlarna i studien åt mest monokotyledoner som starr, medan åkersorkar åt en stor andel dikotyledoner (Saetnan *et al.* 2009). I en studie gjord i Finnmark i norra Norge visades istället att fjällämlarnas diet varierade mellan olika habitat. På fjällhedar dominerades dieten av mossor och gräs, främst vanlig kruståtel (*Avenella flexuosa*) som utgjorde ungefär en tredjedel av fröväxterna i födan. Vanlig kruståtel förekom även i de undersökta områdena i mellersta Norge, men var inte ett lika vanligt födoval. I Finnmark var dieten i våtmarkshabitaten mer varierad. Följaktligen finns en regional skillnad i diet hos fjällämmel samt en skillnad i diet mellan olika habitat (Soininen *et al*. 2013a).

Lämlar har låg matsmältningsförmåga. Släktet *Dicrostonyx* kan smälta ungefär 50 procent av den intagna födan medan *Lemmus* klarar 30 procent. Lämlar har även en hög ämnesomsättning och är aktiva året runt vilket gör att de behöver inta mycket föda. Fjällämmeln kan under en dag beta upp till åtta gånger sin egen kroppsvikt (Ims & Fuglei 2005). De kan också reproducera sig snabbt. Fjällämmelhonor blir könsmogna strax efter att de slutar dia, vilket sker vid ungefär två veckors ålder. De är sedan fertila livet ut. Honorna är dräktiga i ungefär 20 dagar och så fort de fött en kull, som normalt består av fem till sju ungar, kan de para sig igen (Semb-Johansson *et al.* 1993). Parningssäsongen sträcker sig från mitten av vintern in på hösten, vilket gör att honorna hinner föda många kullar om förutsättningarna är goda (Ims & Fuglei 2005). Det höga intaget av föda samt den snabba populationstillväxten gör att fjällämmeln orsakar ett högt betestryck (Figur 3). Detta påverkar både flora och fauna i dess omgivning.

Lämlar påverkar växtsammansättningen på tundran

Betande är viktigt för växtbiodiversiteten i ett oproduktivt ekosystem som den arktiska/alpina tundran och lämlar kan påverka växtsammansättning markant, även under år när de är fåtaliga. Virtanen *et al.* (1997) testade detta i finska Kilpisjärvi genom att stängsla av områden under vintern för att hålla lämlarna ute. De områden som skyddades mot betning av fjällämlar hade ett tre gånger tjockare lager mossa och totalt elva växtarter. Betade områden hade 19 växtarter, vilket antagligen beror på att obetade mossor tar upp så mycket yta att de konkurrerar ut andra arter (Figur 3). Lämlar påverkar och formar landskapet runt omkring dem i allra högsta grad.

Den förändrade växtsammansättningen till följd av fjällämlars bete gynnar andra herbivorer. Fjällämlar betar i områden med djup snö på vintern vilka blir till snölegor på sommaren. Renar föredrar att beta vid snölegor eftersom växterna där är yngre och

mer näringsrika (Ims *et al.* 2007). Lämlarnas vinterbetande minskar mängden mossa vid dessa snölegor, vilket ger plats åt växter som renarna föredrar (Virtanen 2000). I Skandinavien har lämlarnas cyklicitet minskat och det har argumenterats att det beror på en för stor population tamren som konkurrerar ut lämlar och sorkar genom överbete. Detta är inte fallet, snarare tvärtom. Där det finns mycket ren finns det ofta mycket lämlar, trots att de betar samma marker (Ims *et al.* 2007). Flera växtarter och herbivorer gynnas av en kraftig lämmelpopulation, vilket flera rovdjursarter också gör.

Figur 3. Fjällämlars bete orsakar ett högt betestryck och minskar mängden mossa. Detta ger plats åt andra växtarter. Bilden reproducerad med tillstånd från E.M. Soininen.

Fjällämmelns predatorer

Fjällrävar (*Vulpes lagopus*) i tundrans inland lever huvudsakligen av lämlar, och dessa fjällrävspopulationer varierar cykliskt med lämmeltopparna (Elton 1924, Angerbjörn *et al.* 1999, Elmhagen *et al.* 2011). De föder bara ungar under lämmelåren och kullarna är stora. Fjällrävar som lever vid kusten och på arktiska öar varierar inte cykliskt med lämmeltopparna eftersom de äter fåglar och as av marina däggdjur under år med få lämlar. Dessa kust- och ölevande fjällrävar får mindre kullar än de i inlandet, men föder istället mer frekvent. Populationer av hermeliner (*Mustela erminea*) och vesslor (*Mustela nivalis*) i arktiska och subarktiska områden varierar också cykliskt i takt med lämlarna. Vesslor och hermeliner är tillräckligt små och tar sig in i lämlarnas gångar vilket gör dem till effektiva predatorer (Ims & Fuglei 2005).

Det är inte bara däggdjur som jagar gnagare. Flera fågelarter har lämlar som sin stapelföda under sommarmånaderna. Fjällabb (*Stercorarius longicaudus*), kustlabb (*Stercorarius parasiticus*) och bredstjärtad labb (*Stercorarius pomarinus*) spenderar vintrarna på sydligare breddgrader men söker sig norrut under våren för att häcka. Fjälluggla (*Bubo scandiacus*) och jorduggla (*Asio flammeus*) förflyttar sig till områden med gnagartoppar och kan utebli helt under år med få lämlar. Fjällvråkar (*Buteo lagopus*) är också beroende av gnagare för att lyckas med häckningen och kan likt ugglorna utebli om tillgången på gnagare är liten (Ims & Fuglei 2005). Fjällvråkar har ofta en högre andel lämlar än sorkar i sin diet. Detta kan bero på lämlarnas försvarsstrategi. Till skillnad från sorkarna, som flyr när de blir attackerade, försöker lämlarna skrämma iväg rovdjuren. Fjällämmelns pälsfärg (Figur 1) gör dessutom att den syns bättre än sorkar som är mer enfärgade i brunt och grått. Fjällvråkar jagar på marker med få buskar, där även fjällämlarna uppehåller sig under sommarmånaderna. Sorkar håller ofta till i marker med buskar och stenblock vilket ger ett bättre skydd. Fjällämlarna är också större och långsammare än sorkar vilket gör dem enklare att fånga (Hellström *et al*. 2014).

Under lämmelår har dessa rovdjur gott om byte, vilket lättar predationstrycket på andra djur. Fågelbon plundras i mindre utsträckning under fjällämmelns toppår eftersom rovdjuren byter till att jaga lämlar. Detta genererar även cyklicitet hos flera fågelarter som häckar på tundran. Äggplundrarna är främst kråkfåglar, men likt fjällvråken föredrar de lämlar eftersom lämlarna är långsamma och lättjagade (Ims *et al*. 2013). I norra Sverige har jaktfalken (*Falco rusticolus*) det också lättare under lämmelår. Den är specialiserad på ripor (*Lagopus spp.*) och äter nästan ingenting annat. Eftersom predationstrycket från andra rovdjur minskar på ripor när det är gott om fjällämmel finns mer tillgängligt byte för jaktfalkarna (Nyström *et al.* 2005). Lämlar är därmed en nyckelart för flera rovdjur och rovfåglar, och lämmeltopparna ger en kaskadeffekt på hela tundrans ekosystem.

Teorier kring cyklicitet hos arktiska gnagare

I Fennoskandien är gnagarcyklerna ungefär fyra år (Angerbjörn *et al.* 2001, Figur 2) men under 1980- och 1990-talen uteblev stora toppar helt i den svenska fjällkedjan. Dessutom verkar trenden vara att cykliciteten minskar (Elmhagen *et al.* 2011). Detta skulle kunna bero på ett varmare klimat (Kausrud *et al.* 2008). Topparna hos den skogslevande gråsidingen (*Myodes rufocanus*) har också minskat, men tros till största del bero på habitatförlust orsakat av intensivt skogsbruk (Magnusson *et al.* 2015). Däremot uppvisar gråsiding fortfarande regelbundna cykler (Turchin *et* al. 2000). Fenomenet är komplext, och det finns än så länge ingen konsensus över vilka faktorer som styr populationsdynamiken hos arktiska gnagare (Krebs 2011).

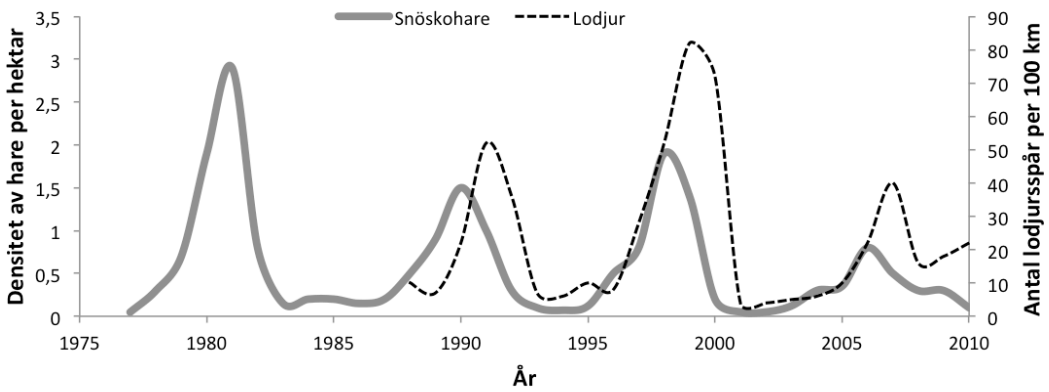
En grundläggande förutsättning för att utreda vad som generar gnagarcyklerna är att förstå hur de trofiska kaskaderna regleras. Näringskedjor kan i huvudsak vara organiserade på två sätt. Antingen kontrollerar rovdjuren mängden herbivorer genom predation, eller så kontrolleras herbivorerna av mängden bete. Båda systemen påverkar både växtlighet och predatorer, fast från olika håll. Predation påverkar växtsammansättningen eftersom år med färre rovdjur resulterar i en högre andel herbivorer. Växtätarna kan då beta en större del av växtligheten. Detta system kallas top-down, det vill säga att den trofiska kaskaden regleras uppifrån och ner. Om betet är den begränsande faktorn finns det bara plats för ett begränsat antal herbivorer. Då regleras näringskedjan nerifrån och upp. Detta kallas bottom-up. Under år med låg växtlighet minskar antalet herbivorer, och i förlängningen också antalet rovdjur eftersom rovdjurens framgång är direkt beroende av tillgången på bytesdjur. Det har länge debatterats hur näringskedjorna på tundran är sammansatta och hur detta påverkar lämlarnas cyklicitet (Ims & Fuglei 2005).

Det finns flera möjliga faktorer som skulle kunna inducera cyklicitet i lämmelpopulationerna. Predationstryck (top-down), betestillgång (bottom-up) och sociala interaktioner är de tre huvudsakliga teorierna som diskuteras (Krebs 2011), men abiotiska faktorer som klimat, väder och snödjup kan också spela en stor roll (Angerbjörn *et al.* 2001, Kausrud *et al.* 2008, Gilg *et al.* 2009). Nedan följer en redogörelse över de mest vedertagna teorierna om vilka faktorer som orsakar lämlars cyklicitet, med huvudsaklig fokus på fjällämmel.

Predationstryck

Både fjällrävens och vesslors (musteliders) cyklicitet följer av lämlars cyklicitet. Frågan är om lämlarnas cyklicitet i sin tur skapas av rovdjuren, det vill säga top-

down-kontroll. Bytesdjuren kan öka snabbt när det finns få rovdjur. Om rovdjuren är fåtaliga kan bytesdjuren öka över systemets bärkraft eftersom bytestillväxten inte bromsas av rovdjuren. När det finns gott om bytesdjur ökar rovdjuren i antal vilket höjer predationstrycket. När trycket blir tillräckligt starkt når bytesdjurens populationstillväxt en topp och minskar därefter. Predatorerna har ofta längre generationstid än bytesdjuren och ungarna föds inte med en gång. Detta medför att predatorernas tillväxttopp förskjuts i förhållande till bytesdjurens toppar. Det blir då ont om bytesdjur när majoriteten av rovdjurens ungar föds och rovdjurstätheten är hög under bytesdjurens nedgångsfas. Resultatet blir att bytesdjurens nedgångsfas förlängs eftersom det höga antalet rovdjur håller den låga bytesdjurspopulationen nere. Tillväxtfasen kan inte börja förrän predatorerna minskat i antal, vilket slutligen blir resultatet av låg födotillgång och hög konkurrens (Ricklefs & Relyea 2014). Detta har visats gälla till viss del för lodjur (*Lynx canadiensis)* och snöskohare (*Lepus americanus*) i norra Kanada (Figur 4) och cykliciteten minskar inte hos snöskohare trots stödutfodring (Elton & Nicholson 1942, Krebs *et al.* 1986). 90 procent av dödsfallen hos snöskohararna beror på predation (Hodges *et al.* 2001).



Figur 4. Populationsdynamik hos lodjur (streckad linje) och snöskohare (heldragen linje), Kluane Lake, Yukon, Kanada. Lodjuren ökar när tillgången på betesdjur (snöskoharar) ökar. På grund av försenad respons i lodjurens tillväxt når lodjuren sin topp efter snöskohararna. Fritt omritad efter Krebs (2010).

Även om predation inte skulle vara den huvudsakliga begränsande faktorn i lämmelcyklen kan den vara begränsande i vissa faser. Indikationer på detta har setts i ett försök på halsbandslämlar (*Dicrostonyx groenlandicus*) i Kanada. Predatorer stängdes ute med ett nät som täckte elva hektar mark. De lämmelpopulationer som skyddades från predation minskade mindre än kontrollerna, både under topparna och i nedgångsfasen. Författarna drog slutsatsen att predatorer minskar antalet lämlar under toppår, men att de främst förlänger nedgångsperioden (Wilson *et al* 1999). Reid *et al.* (1995) fick likartat resultat i en liknande studie. Predation skulle därför kunna vara den främsta orsaken till cyklicitet hos halsbandslämlar (Ims & Fuglei 2005).

Det finns flera studier som pekar på att ekosystem i arktiska Kanada kan var kontrollerade genom top-down kaskader. Predatorer utgör ett starkt tryck på bytesdjuren och primärproduktionen är tillräckligt hög för att det ska finnas ett överskott av föda för herbivorer. Detta medför att predatortätheten kan vara den begränsande faktorn för lämmeltoppar (Legagneux *et al.* 2012). Ett tillräckligt högt rovdjurstryck skulle alltså kunna hålla gnagartopparna nere, trots gnagarnas explosiva reproduktion.

Therrien *et al.* (2014) har visat att det kombinerade predationstrycket av flera arter av rovfåglar möjligen kan hålla populationer av brun lämmel (*Lemmus trimucronatus*) och halsbandslämmel nere. Rovfåglarna har till skillnad från rovdäggdjuren en mycket större möjlighet att förflytta sig till områden där lämmeldensiteten är högre. En kombination av lokala rovdäggdjur, främst fjällräv och hermelin, och rörliga rovfåglar skulle alltså kunna var nog för att orsaka en krasch i en lämmelpopulation under sommarmånaderna.

Det argumenteras att om lämmelpopulationerna är begränsade av tillgång på mat borde nedgången ske mellan vinter och tidig vår, då tillgången på mat är som lägst. Om rovdjur är begränsande faktor borde nedgången ske mellan sommar och vinter. På Bylot Island i norra Kanada sker nedgången främst under sommarmånaderna, vilket antagligen betyder att predation är den huvudsakliga faktorn (Fauteux *et al.* 2015). Uppgången beror på hög fekunditet under våren när snön ligger kvar eftersom snötäcket skyddar lämlarna mot rovdjur. I området växer tillräckligt mycket vide för att födotillgången inte ska vara en begränsande faktor även under toppår (Fauteux *et al.* 2015). Många studier från arktiska Kanada pekar på att lämlarnas cyklicitet beror på rovdjurens populationstäthet.

Frågan är om predation är en viktig faktor när det gäller fjällämmel i Fennoskandien. Fjällrävar specialiserar sig på lämlar och kan möjligen påverka cykliciteten hos fjällämmel, i alla fall på Kolahalvön (Angerbjörn *et al.* 1999), och mustelider verkar kunna skapa cyklicitet hos fennoskandiska sorkar (Hanski *et al.* 2001). Fjällrävarna är dock starkt utrotningshotade i Skandinavien (Angerbjörn *et al*. 2013) och för tillfället verkar det som att bottom-up-teorier är den dominerande förklaringsmodellen för Fennoskandien.

Tillgång på bete

Teoretiskt skulle bottom-up-system kunna påverka lämmelpopulationer på tre olika sätt. Antingen är växterna cykliska, vilket gör att gnagarnas populationstäthet följer dessa cykler. Det finns dock inga studier som tyder på detta. En andra möjlig faktor är att växternas kvalitet påverkas av herbivori, antingen genom att näringsinnehållet skiftar från år till år, eller att växternas försvarssubstanser påverkar lämlarna negativt. Skillnader i födomängd mellan olika år är en tredje möjlighet (Ims & Fuglei 2005). En förutsättning för att cyklicitet ska genereras är att det finns en fördröjning i respons i beteskvaliteten. Initialt ska det finnas god tillgång på föda som sedan tar slut. Därefter måste det bli ”dåliga år” efter en topp. Om växtligheten återhämtar sig på en gång påverkas inte mängden lämlar från år till år (Batzli & Turchin 2001). Denna fördröjning liknar fördröjningen i respons från rovdjurstryck till följd av rovdjurens längre generationstid.

Oksanen *et al.* (2008) menar att lämmeltopparna kontrolleras genom tillgång på bete. De argumenterar att endoterma rovdjur hade svårt att överleva när de Eurasiska och Nordamerikanska kontinenterna flyttades norrut eftersom den lägre primärproduktionen gjorde att sorkpopulationerna minskade kraftigt. Detta medförde att ekosystemen ändrades från predationskontrollerade till resurskontrollerade, vilket gynnade arter som kunde utnyttja oproduktiva och uttömda resurser. Arktiska lämlar är experter på detta.

Oksanen *et al*. (2008) argumenterar vidare att om lämlarnas bete inte är begränsande borde det maximala antalet predatorer som systemet kan tolerera vara konstant. Detta borde ge jämna toppar i lämlarnas cyklicitet. Eftersom mängden bete beror på föregående års bete och är väderberoende är tillgången på mat inte densamma från ett år till ett annat. Om betet är begränsande faktor borde lämmeldensiteten skilja sig åt från topp till topp, vilket den gör. Det finns flera studier som stärker teorin om att ett bottom-up system bidrar till att skapa cyklicitet hos arktiska lämlar (Jensen & Doncaster 1999, Turchin *et al*. 2000, Turchin & Batzli 2001, Soininen *et al.* 2013b, Hoset *et al*. 2014).

En studie på skogssork (*Myodes rutilus*), vanlig hjortråtta (*Peromyscus maniculatus*) och åkersork (*Microtus oeconomicus* och *Microtus pennsylvanicus*) i barrskog i Yukon i norra Kanada visar ett exempel på hur mängd tillgängligt bete påverkar populationernas storlek från år till år. Den årliga tillgången på bär och svamp kunde förklara den största delen av populationsfluktuationerna hos dessa arter. Detta är dock ett borealt ekosystem och det finns få rovdjur som jagar gnagare i området (Krebs *et al.* 2010). Studien ger trots detta indicier på att gnagares abundans kan påverkas av skillnader i växtlighet från år till år.

Liknande resultat på växtligheten i områden med få rovdjur erhölls även i Finnmark i Nordnorge. Olika områden med populationer av sorkar och fjällämlar undersöktes. Fjällämlarna fanns högre upp på fjället där få rovdjur var närvarande och påverkade där vegetationen i hög grad. Sorkarna befann sig längre ned i ett område med mycket predatorer och hade mycket liten påverkan på vegetationen, antagligen eftersom sorkarna blev uppätna innan de hann överbeta växtligheten. Detta tyder på att hela näringskedjan i grunden är top-down-kontrollerad, eftersom närvaro av predatorer påverkar växtligheten genom trofiska kaskader. Dock skiljer näringskedjorna sig åt markant mellan olika områden, eftersom predatorerna inte utövar denna påverkan överallt (Hoset *et al*. 2014). Få eller inga predatorer medför alltså en starkare påverkan på växtligheten.

Vissa växter återhämtar sig inte efter kraftigt bete från ett år till nästa. Fjällämmel har en hög andel mossa i sin diet (Soininen *et al*. 2013a). Mossa växer långsamt, och därför kan cyklicitet hos mossätande lämlar bero på överbete. Under år med hög abundans av lämlar betas mycket mossa vilket gör att det dröjer några år innan den växer tillbaka. Lämlar kan också beta merparten av allt tillgängligt gräs under vintern och för att hitta föda under sommaren tvingas de gräva upp jordstammar och rötter. Detta gör att även gräsåterväxten under kommande år blir mager. Resultatet för lämlarna blir svält under åren efter överbete och tillsammans med predation kan detta resultera i en krasch i lämmelpopulationerna (Turchin & Batzli 2001).

Frågan är om fjällämlar är funktionella predatorer istället för byten, eftersom det finns få rovdjur högre upp på tundran. Även om ekosystemen i grunden är top-down-kontrollerade innebär definitionen ”funktionell predator” att lämlarna begränsas av sitt ”byte”, vilket bland annat är långsamt växande mossor. Sorkar är bladätare vilket gör att deras födokälla genereras snabbare, medan mossors återväxt kan ta flera år. Eftersom sorkar dessutom befinner sig i mer högproduktiva områden med fler rovdjur än fjällämlar skulle det kunna vara så att dessa två gnagargrupper kontrolleras på olika sätt (Turchin *et al.* 2000).

Turchin *et al.* (2000) testade denna teori genom en matematisk modell. Byten som har snabbare generationstid än sina predatorer ska uppvisa negativ skevhet i sina populationskurvor; populationen ökar gradvis för att snabbt minska efter att ha nått sin topp. Detta beror på att det blir en fördröjning i systemet. Det tar längre tid för rovdjuren att öka i antal, och när de väl har gjort det kommer predationstrycket bli mycket högt. Detta resulterar i en kraftig nedgång i bytespopulationen. Rovdjur och funktionella rovdjur (fjällämmel i det här fallet) som lever av cykliska byten ska däremot inte uppvisa någon skevhet i sina populationskurvor. Rovdjurspopulationen ökar snabbt vid god tillgång på byten och minskar snabbt när bytespopulationen kraschar. Resultatet blir en skarp topp. Om rovdjuren skulle begränsa sig själva stabiliseras systemet och cykliciteten försvinner.

Fjällämlar uppvisar skarpa populationstoppar som tyder på att de är funktionella predatorer, medan sorkarna har skeva populationstoppar som indikerar att de är funktionella bytesdjur, det vill säga att de kontrolleras av rovdjur. Detta kan förklara de så kallade lämmeltågen. När lämlarna når en topp vandrar de långa sträckor för att nå områden där mossan inte blivit överbetad. Sorkarna har inte ett sådant beteende vid populationstoppar, vilket skulle kunna förklaras med att deras födokällor inte sinar, och att en massförflyttning endast skulle medföra att de exponerar sig själva för rovdjur. Detta tyder på att det inte behövs en universell förklaring för cyklicitet hos alla arktiska gnagare. Både top-down och bottom-up-system skulle kunna existera sida vid sida på fjälltundran (Turchin *et al.* 2000).

Växtförsvar

En utveckling av resurs-herbivoriteorin innefattar toxiner producerade av växter som försvar mot bete. Jensen och Doncaster (1999) formulerade Periodic Lethal Toxin Production (PLTP)-hypotesen som en förklaring till cyklicitet hos arktiska gnagare. Teorin är att arktiska gnagare överbetar sina vanliga växtresurser under ett toppår och tvingas därefter byta födoväxter. Dessa alternativa växter är inte lika goda födokällor eftersom de enligt teorin börjar producera toxiner efter betesskador. Intag av dessa toxiner minskar reproduktionen och leder slutligen till gnagarnas död och får populationen att krascha. Efter några år har växtligheten återhämtat sig igen och populationen kan efter emigration och reproduktion börja växa mot en ny topp.

Gnagarpopulationerna utvecklar inte resistens eftersom arterna har väldigt kort generationstid, max två år, och kan föda fem till tio kullar per år. Det kan gå flera generationer innan en ny gnagartopp vilket gör att toxinresistens inte selekteras under mellanperioden. Jensen och Doncaster antog att kråkbär (*Empetrum nigrum nigrum*), nordkråkbär (*Empetrum nigrum hermaphroditum*) och odon (*Vaccinium uliginosum*) skulle kunna vara tre av dessa toxinproducerande växter. Det har senare visats att växttoxinet katekin produceras i odon efter betesskador (Berg 2003). Matematiska modeller tyder på att en föredragen och en alternativ födokälla (där växterna producerar toxiner efter betning) är nog för att skapa cyklicitet hos en gnagarpopulation (Kent *et al.* 2005).

Cykliciteten hos åkersorkar försvinner inte trots att dess huvudsakliga predator, vesslan, inte är närvarande (Graham & Lambin 2002). Detta kan tyda på att växtförsvar skapar nedgången i populationen. Kiseldioxid (SiO_2) är en substans som tas upp ur marken av vissa gräsarter som svar på herbivori. I en studie genomförd i skogsmark i England visades detta hos tuvtåtel (*Deschampsia cespitosa)* efter en viss

grad av betning och med en viss tidsförskjutning. Tidsförskjutningen är en förutsättning för att skapa cyklicitet, annars skulle sorkpopulationen inte kunna växa sig stor. Kiseldioxid stannar i växten upp till ett år vilket skulle kunna bidra till att den låga fasen förlängs. Författarna drog slutsatsen att kiseldioxid i gräs kan orsaka populationscykler hos sorkar efter en viss grad av betning (Reynolds *et al.* 2012).

Som tidigare diskuteras är vanlig kruståtel en viktig födokälla för fjällämlar i vissa områden (Soininen *et al.* 2013a) och förhöjda nivåer av kiseldioxid efter betning har också påvisats för gräsarten i en studie gjord i Finnmark, där bland annat fjällämmel betar. Nivåerna varierade mellan olika genotyper av vanlig kruståtel, vilket indikerar att kiseldioxidförsvar mot herbivori kan variera mellan olika gräspopulationer och olika områden. Mängden gnagare i Finnmark är bara en fjärdedel gentemot gnagare i England under toppår. Kiseldioxidförsvar kan alltså vara viktigare när betestrycket är mycket högt (Soininen *et al.* 2013b).

Växtgenotyper med sämre upptagningsförmåga av kiseldioxid gynnas under år med få lämlar och sorkar eftersom upptagningsförmågan bara blir en kostnad om graden av herbivori är låg. Dessutom beror kiseldioxidförsvar i växter på hur mycket kiselsyra ($Si(OH)_4$), vilket är den lösliga formen av kiseldioxid, som finns tillgängligt i jorden för växterna att ta upp. Detta varierar mellan områden och lösligheten beror även på markens pH-värde. Surare marker binder kiselsyra hårdare vilket försvårar upptag. Detta kan vara en förklaring till varför kiseldioxidnivåerna var låga i vanlig kruståtel i vissa sura torvmarker i Finnmark (Soininen *et al.* 2013b). Soininen *et al.* (2013b) menar att kiseldioxidförsvar kan spela en roll för att generera cyklicitet hos bland annat fjällämmel, men att fenomenet är komplext och inte bara beror på graden av herbivori.

Sociala interaktioner

Vissa forskargrupper menar att lämlarnas sociala interaktioner styr cyklerna, antingen utan eller tillsammans med externa bottom-up- eller top-down-faktorer. Fjällämmeltopparna har minskat eller uteblivit i stora delar av Fennoskandien, men gråsiding har fortfarande regelbundna cykler. Mellan 2006 och 2007 blev det dock en lämmeltopp i Finnmark och Ims *et al.* (2010) analyserade denna. Fjällämmeln hade en brantare tillväxtkurva än sorkarna, precis som i studien av Turchin *et al.* (2000). Detta beror på att lämlar kan reproducera sig under snön, vilket gråsidingar inte gör. Författarna menar att cyklicitet hos alla lämmelarter beror på den gemensamma egenskapen att kunna reproducera sig under snön, inte på trofiska interaktioner. En lång och kall vinter är därför viktigt för att reproduktionen ska lyckas. Vidare argumenterar författarna att fjällämmeln gynnas av stora mängder sorkar, så som gråsiding, eftersom detta lättar predationstrycket på fjällämmeln. Eftersom klimatet har blivit varmare och sorktopparna lägre sammanfaller dessa två faktorer inte lika regelbundet. Därför är fjällämmeltopparna mer sällsynta (Ims *et al*. 2010).

Det finns även idéer om att interaktioner mellan individer (så kallad självreglering), tillsammans med mer övergripande faktorer på samhällsnivå, skulle kunna vara förklaringen till cyklicitet (Stenseth *et al.* 1996). Andreassen *et al.* (2013) presenterar en studie som kopplar interna faktorer; honornas socialitet och spridning, med externa faktorer; habitatens utbredning och predation. De menar att de externa faktorerna är grunden till cykliciteten men att interna faktorer förstärker den, vilket skulle kunna förklara varför cykliciteten är synkroniserad, men olika stark hos olika arter.

En extern faktor är födotillgång. Den samspelar med honornas samarbetsförmåga som är en intern faktor. Andreassen *et al.* (2013) argumenterar att vintern är den mest kritiska perioden för lämlar då tillgången på föda är låg. Vissa områden har mer tillgänglig mat än andra, och därför gynnas sociala honor under uppgångsfasen som kan samsas om dessa områden. Populationen är fortfarande liten under uppgångsfasen, vilket gör att fördelarna med att leva flera tillsammans överväger nackdelarna. Att leva i grupp genererar värme och honorna kan hjälpas åt med att skydda och ta hand om ungarna. Under uppgångsfasen finns fortfarande ledig yta att kolonisera och eftersom individerna ökar i de sociala kolonierna letar sig några ut för att hitta nya bosättningar. Dessa individer hindrar ytterligare migration till sina nyetablerade revir. Detta gör att nyfödda ungar stannar där de föds och reproduktionen avtar då det finns lite plats. Konkurrensen om födan ökar också. Andreassen *et al.* (2013) menar att denna beteendeskillnad mellan individer är en förutsättning för att population ska växa under vintern för att sedan stanna av. De sociala honorna möjliggör en snabb tillväxt under snön, medan de koloniserande individerna bromsar tillväxten genom att vara territoriella.

När gnagarna når toppen av cykeln har även rovdjuren ökat. Gnagarhanarna är generellt mer aktiva och rör sig över öppna ytor för att skydda en grupp honor eller för att nå en annan grupp honor för att para sig. Detta gör att hanarna är utsatta för predation i högre utsträckning än honorna. Om en dominant hane försvinner från en koloni kommer nya hanar till kolonin. De nya hanarna dödar ofta ungar för att öka sin egen chans till fortplantning, vilket minskar populationstillväxten (Andreassen & Gundersen 2006, Korpela *et al*. 2011). Honor vars ungar dör tenderar att röra sig mer. Detta ökar risken för att bli uppäten och upplösta grupper blir utsatta för predation i högre grad. De sociala honorna är mest sårbara om hanen försvinner. Tillsammans med ytterligare predation kraschar gnagarpopulationen. Andreassen *et al.* (2013) menar således att externa faktorer (predation) även samverkar med sociala faktorer (aggressiva hanar) till att förstärka cykelns nedgångsfas.

Under den låga fasen finns få individer och dessa har svårt att hitta varandra, eftersom områden med bra habitat är utspridda. Detta gör att den låga fasen förlängs. För att kolonisera nya områden måste gnagarna röra sig mer, vilket ökar risken för predation. Rovdjuren är inledningsvis många innan de också kraschar på grund av brist på mat. Denna fas är dock svårstuderad eftersom lämlarna är svåra att finna. Ett socialt beteende hos honorna blir återigen en viktig faktor och cykeln börjar om (Andreassen *et al.* 2013).

Beteendeskillnader spelar en viktig roll i den här teorin. Ett fogligt beteende gynnas under uppgångsfasen när honorna måste samsas om de tillgängliga habitaten. Aggressivitet av invaderande hanar induceras av att den tidigare dominanta hanen försvinner på grund av predation. Spridning är också en viktig faktor för att cyklicitet ska uppstå. Detta är kostsamt efter en populationskrasch eftersom det finns mycket rovdjur, men en förutsättning för att återkolonisera habitat under den låga fasen och uppgångsfasen. Andreassen *et al.* (2013) anför sammanfattningsvis att denna modell passar fjällämmeln eftersom förutsättningarna för teorin är ett varierat beteende och förmåga att sprida sig över stora områden. Detta stämmer in på fjällämmeln. Vidare menar de att aggressiva hanar och sociala honor borde skapa cykler med skarpa och höga toppar, vilket stämmer in på fjällämmel enligt Turchin *et al.* (2000).

Snödjup och klimatförändringar
De senaste decennierna har klimatets påverkan på lämmelcykler studerats av flera forskargrupper. Angerbjörn *et al.* (2001) analyserade 137 års populationsdata på fjällämmel i Fennoskandien (Figur 2). Synkroniseringen var hög mellan olika områden, men det var vanligare att lämmeltopparna uteblev i de norra delarna. De drog slutsatsen att topparna troligen styrs av variationer i klimat istället för interna faktorer så som spridning. Frånvaro av topparna i de norra delarna skulle kunna bero på variationer i väder. Vädret styr primärproduktionen och snöns beskaffenhet är viktig för att lämlarna ska kunna lyckas med reproduktionen och hitta mat.

Stora mängder regn under våren kan leda till ökad dödlighet och populationskrascher eftersom snön, som skyddar mot rovdjur, smälter tidigare än vanligt. Dessutom översvämmas lämlarnas hålor av regn- och smältvatten (Fauteux *et al.* 2015). Snödjup spelar troligen en stor roll för lämlarnas överlevnad under vintermånaderna, och det har visats att lämlar (*Lemmus* spp. och *Dicrostonyx* spp.) föredrar att bygga vinterbon i djupare snö (Reid *et al.* 2012). En vinter med mycket snö gör att fler lämlar överlever till sommaren, bland annat eftersom snön isolerar mot kyla (Bilodeau *et al.* 2012). Snödjup kan inte som enda faktor skapa cyklicitet i lämmelpopulationerna, men det kan påverka hur stor en topp blir (Gilg *et al.* 2009).

Förutom snödjup verkar snöns beskaffenhet närmast marken vara en faktor av betydelse. Tillgängligt bete är viktigt under vintern och regn kan skapa isformationer som hindrar lämlarna från att gräva gångar och hitta mat. En norsk studie visade att mer tillgänglig yta under snön ökar betet och överlevnaden under vintermånaderna. En positiv effekt på honornas tillväxt noterades också. För att åstadkomma mer tillgängligt bete lades aluminiumplåtar på marken under hösten för att skapa mer yta under snön (Korslund & Steen 2006). En koppling mellan snöns hårdhet, orsakat av humiditet, och fjällämmelabundans har också påvisats. Eftersom klimatförändringarna kommer innebära fuktigare väder i Skandinavien kommer antagligen cykliciteten att fortsätta minska (Kausrud *et al.* 2008).

Matematiska modeller visar att ett varmare klimat förlänger lämmelcykeln och förminskar topparna. Detta kan ha en negativ effekt på lämmelns predatorer, främst fjälluggla, fjällabb, fjällräv och hermelin eftersom dessa är specialiserade på att utnyttja åren med överflöd av lämmel. Fjällräven har försvunnit från flera områden på Grönland där cykliciteten gått ned. Fjällugglan häckar dessutom allt mer sällan i dessa områden (Gilg *et al.* 2009). På Bylot Island i norra Kanada har vintrarna inte blivit varmare än, vilket gör att det inte bildas is längst ner vid marken. Där observeras fortfarande regelbunden lämmelcyklicitet med höga toppar, kanske eftersom lämlarna lätt kan gräva i den lösa, isfria snön och hitta mat under vintermånaderna (Bilodeau *et al.* 2012). Enligt dessa teorier är både top-down och bottom-up modellerna tillämpliga. Isen som bildas i ett varmare klimat hindrar lämlarna från att söka föda vilket gör att resurserna blir begränsande faktor under vintermånaderna (bottom-up), medan en kortare snösäsong ger lämlarna mindre skydd från rovdjur (top-down). Snödjup och klimatförändringar kan främst förklara varför lämmeltopparna uteblir, inte hur de uppkommer.

Diskussion

Fjällämmel- och sorkcyklerna är till stor del synkroniserade. Detta tyder på att de övergripande styrande faktorerna i ekosystemen bör vara desamma, oberoende av art (Elmhagen *et al.* 2011). Studien av Andreassen *et al.* (2013) kopplar beteende och spridning inom populationen med externa faktorer och erbjuder ett sådant svar, men teorin omfattar inte på ett tydligt sätt de herbivor-resurskontrollerade system som enligt Oksanen *et al.* (2008) och Turchin *et al.* (2000) gäller för fjällämmel i Fennoskandien.

Teorierna om herbivori-resurskontrollerade ekosystem har fått en del kritik. Gauthier *et al.* (2009) menar att Oksanen *et al.* (2008) drar förenklade och förhastade slutsatser när de anför att alla lämmelpopulationer är bottom-up-kontrollerade. Gauthier *et al.* (2009) menar att långsamt växande mossa, som antas vara orsaken till populationscyklerna, har en återväxtperiod på tio år. De anser att en återväxtperiod på tio år omöjligt kan skapa en cyklicitet hos gnagare på tre till fem år. *Dicrostonyx* äter inte heller mycket mossa och *Lemmus* äter mest gräs under sommaren. Därför borde *Lemmus*-arternas tuffaste period vara på vårvintern när mossan börjar bli överbetad, men det är under denna period som populationstillväxten är som störst. Vidare argumenterar Gauthier *et al.* (2009) att inga studier gjorda i Nordamerika pekar på överbete av lämlar som en faktor. Detta skulle i så fall bara vara ett fenomen som gäller Fennoskandien där Oksanens forskargrupp genomfört sina studier.

Oksanen *et al.* (2009) svarar att alla populationer i studien utom en kraschade under vintern, vilket är i linje med herbivori-resursteorin. Dessutom argumenterar de att ett predationskontrollerat system bara klarar en fyra gånger högre gnagarpopulation för att rovdjuren ska kunna orsaka en krasch. I deras studier ökade populationerna av *Lemmus* 67 gånger och *Dicrostonyx* 37 gånger mot den låga fasen, vilket gör att populationerna blir för stora för att rovdjuren ska kunna decimera dem i någon större utsträckning. Effekten av överbete blir tydligare i Fennoskandien eftersom flera lämmeltoppar uteblivit. Då hinner växtligheten återhämta sig ordentligt. De menar att detta inte är lika tydligt i Nordamerika där lämmelcyklerna fortfarande är frekventa. Vidare menar de att de finns bevis på överbete på både Grönland och i Alaska. Slutligen argumenterar Oksanen *et al.* (2009) att deras modell ger tre till fem år långa cykler, det enda som krävs är att lämlarna betar växtresurser som förnyas varje år samt sådana som töms ut.

Teorierna är många och i vissa fall motstridiga vilket gör det enklare att tro att olika faktorer är dominanta i olika system. Studierna är ofta väl underbyggda förklaringsmodeller som passar det ekosystem där de är utförda. Detta gör det svårt att argumentera att teorierna är felaktiga. Flera faktorer kan således generera cyklicitet och kan vara olika i olika delar av världen. Likheterna mellan teorierna är därför mer intressanta än skillnaderna.

Det krävs fler studier på växtförsvar, då denna teori inte motsäger någon annan utan snarare bidrar med en förstärkande effekt. I arktiska Kanada verkar de flesta forskargrupperna överens om att predation är den huvudsakliga faktorn som genererar gnagarcyklerna, men enligt Oksanen *et al*. (2009) är detta inte nog eftersom lämlarna är för många. I kombination med växtförsvar skulle detta kanske vara mer realistiskt, precis som Reynolds *et al.* (2012) menar är fallet med sorkar. Gauthier *et al*. (2004) har visat att cykliciteten hos snögäss beror både på tillgång på bete och på

predationstryck. Mot bakgrund av detta borde både top-down och bottom-up interaktioner kunna samverka för att generera cyklicitet även hos fjällämmel.

Fler studier liknande Andreassen *et al*. (2013), som kopplar sociala interaktioner med biotiska faktorer (predation, herbivori, växtförsvar) och abiotiska faktorer (klimat, snödjup, väder), behövs för att utröna om flera teorier samverkar. Som tidigare argumenteras är ett generellt svar för alla gnagarcykler mest troligt eftersom de uppvisar en hög grad av synkronisering och liknande egenskaper. Detta behöver däremot inte utesluta att flera faktorer styr systemen samtidigt. Däremot verkar lämmelcyklerna vara känsligare mot klimatförändringar än vad sorkcyklerna är, även om amplituden på sorkcyklerna också minskat. Detta betyder nödvändigtvis inte att de inte är sammankopplade. Som tidigare redovisats menar Ims *et al*. (2010) att lämmelcyklerna är beroende av sorkarnas abundans för att predationstrycket under lämlarnas uppgångsfas ska lätta. De trofiska detaljerna kanske skiljer sig mellan olika arktiska gnagare och kontinenter, men kedjorna och kaskaderna torde vara sammanlänkade på liknande sätt för att generera samma resultat. Därför bör den generella frågeställningen flytta upp en nivå för att utröna vilka drag som är gemensamma för alla ekosystem där cyklicitet finns. Det behövs även storskaliga predationsstudier i Fennoskandien för att kunna avgöra huruvida rovdjuren spelar en roll för att generera cyklicitet hos fjällämmel.

Tack

Tack till Matilda Karlsson, Madeleine Hjärner, Agnes Grönvall och min handledare Ingrid Ahnesjö för återkoppling och stöd. Tack till Anders Angerbjörn för hjälp med populationsdata på fjällämmel.

Referenser

Andreassen HP, Glorvigen P, Rémy A, Ims RA. 2013. New views on how population-intrinsic and community-extrinsic processes interact during the vole population cycles. Oikos **122**: 507–515.

Andreassen HP, Gundersen G. 2006. Male turnover reduces population growth: an enclosure experiment on voles. Ecology **87**: 88–94.

Angerbjörn A, Eide NE, Dalén L, Elmhagen B, Hellström P, Ims RA, Killengreen S, Landa A, Meijer T, Mela M, Niemimaa J, Norén K, Tannerfeldt M, Yoccoz NG, Henttonen H. 2013. Carnivore conservation in practice: replicated management actions on a large spatial scale. Journal of Applied Ecology **50**: 59–67.

Angerbjörn A, Tannerfeldt M, Erlinge S. 1999. Predator-prey relationships: arctic foxes and lemmings. Journal of Animal Ecology **68**: 34–49.

Angerbjörn A, Tannerfeldt M, Lundberg H. 2001. Geographical and temporal patterns of lemming population dynamics in Fennoscandia. Ecography **24**: 298–308.

Berg TB. 2003. Catechin content and consumption ratio of the collared lemming. Oecologia **135**: 242–249.

Bilodeau F, Gauthier G, Berteaux D. 2013. The effect of snow cover on lemming population cycles in the Canadian High Arctic. Oecologia **172**: 1007–1016.

Elmhagen B, Hellström P, Angerbjörn A, Kindberg J. 2011. Changes in Vole and Lemming Fluctuations in Northern Sweden 1960–2008 Revealed by Fox Dynamics. Annales Zoologici Fennici **48**: 167–179.

Elton C, Nicholson M. 1942. The Ten-Year Cycle in Numbers of the Lynx in Canada. The Journal of Animal Ecology **11**: 215.
Elton C. 1924. Periodic fluctuations in the numbers of animals: Their causes and effects. British Journal of Experimental Biology **2**: 119-163.
Gilg O, Sittler B, Hanski I. 2009. Climate change and cyclic predator–prey population dynamics in the high Arctic: climate change and lemming cycles. Global Change Biology **15**: 2634–2652.
Graham IM, Lambin X. 2002. The impact of weasel predation on cyclic field-vole survival: the specialist predator hypothesis contradicted. Journal of Animal Ecology **71**: 946–956.
Gauthier G, Berteaux D, Krebs CJ, Reid D. 2009. Arctic lemmings are not simply food limited – a comment on Oksanen *et al*. Evolutionary Ecology Research **11**: 483-484.
Gauthier G. 2004. Trophic Interactions in a High Arctic Snow Goose Colony. Integrative and Comparative Biology 44: 119–129.
Hanski I, Henttonen H, Korpimäki E, Oksanen L, Turchin P. 2001. Small-rodent dynamics and predation. Ecology **82**: 1505–1520.
Hellström P, Nyström J, Angerbjörn A. 2014. Functional responses of the rough-legged buzzard in a multi-prey system. Oecologia **174**: 1241–1254.
Henttonen H, Kaikusalo A. 1993. Lemming movements. Stenseth NC, Ims RA (red.). The Biology of Lemmings, ss. 157-186. Academic Press, London.
Hodges KE, Krebs CJ, Hik DS, Stefan CI, Gillis EA, Doyle CE. 2001. Snowshoe hare demography. Krebs CJ, Boutin S, Boonstra R (red.). Ecosystem dynamics of the boreal forest: the Kluane project, ss. 141–178. Oxford University Press, New York.
Hoset KS, Kyrö K, Oksanen T, Oksanen L, Olofsson J. 2014. Spatial variation in vegetation damage relative to primary productivity, small rodent abundance and predation. Ecography **37**: 894–901.
Ims RA, Fuglei E. 2005. Trophic Interaction Cycles in Tundra Ecosystems and the Impact of Climate Change. BioScience **55**: 311.
Ims RA, Henden J-A, Thingnes AV, Killengreen ST. 2013. Indirect food web interactions mediated by predator-rodent dynamics: relative roles of lemmings and voles. Biology Letters **9**: 20130802.
Ims RA, Yoccoz NB, Bråthen KA, Fauchald P, Tveraa T, Hausner V. 2007. Can Reindeer Overabundance Cause a Trophic Cascade?. Ecosystems **10**: 607–622.
Ims RA, Yoccoz NG, Killengreen ST. 2011. Determinants of lemming outbreaks. Proceedings of the National Academy of Sciences **108**: 1970–1974.
Jensen SP, Doncaster CP. 1999. Lethal Toxins in Non-preferred Foods: How Plant Chemical Defences Can Drive Microtine Cycles. Journal of Theoretical Biology **199**: 63–85.
Kausrud KL, Mysterud A, Steen H, Vik JO, Østbye E, Cazelles B, Framstad E, Eikeset AM, Mysterud I, Solhøy T, Stenseth NC. 2008. Linking climate change to lemming cycles. Nature **456**: 93–97.
Kent A, Plesner Jensen S, Doncaster CP. 2005. Model of microtine cycles caused by lethal toxins in non-preferred food plants. Journal of Theoretical Biology **234**: 593–604.
Knaust D. 2014. Burrows and related traces in snow and vegetation produced by the norwegian lemming (*Lemmus lemmus*). Topics in geobiology **41**: 395-404.
Korpela K, Sundell J, Ylönen H. 2011. Does personality in small rodents vary depending on population density? Oecologia **165**: 67–77.

Korslund L, Steen H. 2006. Small rodent winter survival: snow conditions limit access to food resources. Journal of Animal Ecology **75**: 156–166.
Krebs CJ. 1993. Are lemmings large *Microtus* or small reindeer? A review of lemming cycles after 25 years and recommendation for future work. Stenseth NC, Ims RA (red.). The Biology of Lemmings, ss. 247-260. Academic Press, London.
Krebs CJ, Boutin S, Gilbert BS. 1986. A natural feeding experiment on a declining snowshoe hare population. Oecologia **70**: 194–197.
Krebs CJ. 2011. Of lemmings and snowshoe hares: the ecology of northern Canada. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **278**: 481–489.
Magnusson M, Hörnfeldt B, Ecke F. 2015. Evidence for different drivers behind long-term decline and depression of density in cyclic voles. Population Ecology **57**: 569–580.
Nyström J, Ekenstedt J, Engström J, Angerbjörn A. 2005. Gyr Falcons, ptarmigan and microtine rodents in northern Sweden: Gyr Falcons, ptarmigan and microtine rodents in Northern Sweden. Ibis **147**: 587–597.
Oksanen T, Oksanen L, Dahlgren, J, Olofsson J. 2008. Arctic lemmings, *Lemmus* spp. and *Dicrostonyx* spp.: integrating ecological end evolutionary perspectives. Evolutionary ecology research **10**: 415-434.
Oksanen T, Oksanen L, Dahlgren J, Olofsson J, Kyrö K. 2009. On the implications of currently available data on population fluctuations of arctic lemmings – reply to Gauthier *et al*.. Evolutionary Ecology Research: **11**: 485-487.
Reid DG, Krebs CJ, Kenney A. 1995. Limitation of Collared Lemming Population Growth at Low Densities by Predation Mortality. Oikos **73**: 387.
Reid DG, Bilodeau F, Krebs CJ, Gauthier G, Kenney AJ, Gilbert BS, Leung MC-Y, Duchesne D, Hofer E. 2012. Lemming winter habitat choice: a snow-fencing experiment. Oecologia **168**: 935–946.
Reynolds JJH, Lambin X, Massey FP, Reidinger S, Sherratt JA, Smith MJ, White A, Hartley SE. 2012. Delayed induced kiseldioxid defences in grasses and their potential for destabilising herbivore population dynamics. Oecologia **170**: 445–456.
Ricklefs RE, Relyea R. 2014. Ecology: the economy of nature. 7:e uppl. W. H. Freeman and Company. New York.
Saetnan ER, Gjershaug JO, Batzli GO. 2009. Habitat Use and Diet Composition of Norwegian Lemmings and Field Voles in Central Norway. Journal of Mammalogy **90**: 183–188.
Schneider MF. 2001. Habitat loss, fragmentation and predator impact: spatial implications for prey conservation. Journal of Applied Ecology **38**: 720–735.
Semb-Johansson A, Engh CE, Østbye E. 1993. Reproduction, litter size and survival in a laboratory strain of the Norwegian lemming (*Lemmus lemmus*). Linnean Society Symposium Series **15**: 329-337.
Soininen EM, Zinger L, Gielly L, Bellemain E, Bråthen KA, Brochmann C, Epp LS, Gussarova G, Hassel K, Henden J-A, Killengreen ST, Rämä T, Stenøien HK, Yoccoz NG, Ims RA. 2013. Shedding new light on the diet of Norwegian lemmings: DNA metabarcoding of stomach content. Polar Biology **36**: 1069–1076.
Soininen EM, Bråthen KA, Jusdado JGH, Reidinger S, Hartley SE. 2013. More than herbivory: levels of silica-based defences in grasses vary with plant species, genotype and location. Oikos **122**: 30–41.
Stenseth NC, Ims RA. 1993. The history of lemming research: from the Nordic Sagas to The Biology of Lemmings. Stenseth NC, Ims RA (red.). The Biology of Lemmings, ss. 4-34. Academic Press, London.

Stenseth NC, Ims RA. 1993. Population dynamics of lemmings: temporal and spatial variation – an introduction. Stenseth NC, Ims RA (red.). The Biology of Lemmings, ss. 61-96. Academic Press, London.
Stenseth NC, Ims RA. 1993. The evolutionary history and distribution of lemmings – an introduction. Stenseth NC, Ims RA (red.). The Biology of Lemmings, ss. 37-43. Academic Press, London.
Stenseth NC, Bjornstad ON, Falck W. 1996. Is Spacing Behaviour Coupled with Predation Causing the Microtine Density Cycle? A Synthesis of Current Process-Oriented and Pattern-Oriented Studies. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **263**: 1423–1435.
Therrien J-F, Gauthier G, Korpimäki E, Bêty J. 2014. Predation pressure by avian predators suggests summer limitation of small-mammal populations in the Canadian Arctic. Ecology **95**: 56–67.
Turchin P, Oksanen L, Ekerholm P, Oksanen T, Henttonen H. 2000. Are lemmings prey or predators? Nature **405**: 562–565.
Turchin P, Batzli GO. 2001. Availability of food and the population dynamics of arvicoline rodents. Ecology **82**: 1521–1534.
Virtanen R, Henttonen H, Laine K. 1997. Lemming Grazing and Structure of a Snowbed Plant Community: A Long-Term Experiment at Kilpisjärvi, Finnish Lapland. Oikos **79**: 155.
Virtanen R. 2000. Effects of grazing on above-ground biomass on a mountain snowbed, NW Finland. Oikos **90**: 295–300.
Wilson DJ, Krebs CJ, Sinclair T. 1999. Limitation of Collared Lemming Populations during a Population Cycle. Oikos **87**: 382.

Lämmelårets uppgång och fall – faktorer som påverkar fjällämmelpopulationers cyklicitet: etisk bilaga

Tor Hansson Frank

Självständigt arbete i biologi 2016

Etiska aspekter på gnagarforskning

Att göra populationsestimat på gnagare innebär ofta att djuren måste fångas. I vissa studier används fällor där djuren fångas levande för att sedan släppas ut (ex. Therrien *et al*. 2014, Fateaux *et al.* 2015). Detta är antagligen en väldigt stressig situation för gnagarna och jag vet av egen erfarenhet att näbbmöss ofta dör av stressen. Ibland fångas gnagarna med musfällor med bygel som dödar djuret (ex Sætnan 2009). Jag har varit med och fångat gnagare i forskningssyfte på detta sätt och bifångst är vanligt. Fällorna gillras med mat vilket även lockar till sig fåglar. Sådana studier kräver tillstånd och räknas som djurförsök vilket jag anser vara rimligt. Populationsdata på fjällämlar är viktigt av flera skäl. Lämmelcyklerna har minskat i takt med klimatförändringarna och för att förstå hur nordliga ekosystem påverkas av ett varmare klimat krävs fångstrapporter. Det är också viktigt för bevarandearbete av rovdjur och rovfåglar som specialiserar sig på fjällämmel (Ims & Fuglei 2005). Därför anser jag att gnagarfångst är nödvändigt, om inte alternativa metoder utvecklas.

Semb-Johansson *et al.* (1993) studerade reproduktion hos fjällämmel i laboratorium. Individerna fångades i det vilda och parades ihop i burar där de fick para sig. Syftet var att undersöka reproduktion, kullstorlek och överlevnad. Ungefär 30 % av ungarna dog innan de slutade dia och vissa blev till och med dödade av honorna. Ungarna märktes genom att tårna klipptes. Här finns det många metoder som medför lidande för djuren. Detta är grundforskning och jag har inte hittat några liknande studier. Många artiklar verkar referera till just det här försöket och det är därför kanske inte aktuellt att göra liknande studier igen.

Alternativa metoder

Data i studien utförd av Semb-Johansson *et al.* (1993) samlades in på sextiotalet och sedan dess har nya tekniker utvecklats. Jag antar att man skulle kunna få liknande resultat genom att sekvensera avföring ur bon istället. Det finns även andra metoder. Elmhagen *et al.* (2010) använde sig av populationsdata på fjällräv för att uppskatta lämmelabundansen (fjällrävpopulationer fluktuerar med fjällämmelcyklerna). Vinterbon ger en uppskattning av vinterpopulationens storlek, men det är inte tillräckligt tillförlitligt för mer exakta siffror (Krebs *et al*. 2012). Det går alltså att dra många slutsatser utan att fånga nya individer.

Det kommer behövas mer data på lämmelpopulationernas storlekar framöver eftersom mönstren förändras på grund av det varmare klimatet (Kausrud *et al*. 2008). Förhoppningsvis kan detta göras genom mer indirekta metoder som inte involverar att individer fångas. Om det trots allt krävs att individerna fångas anser jag att musfällor med bygel bör undvikas.

Forskningsetik

Jag har endast använt granskade källor från tidskrifter. Alla källor har redovisats tydligt i texten och mina egna reflektioner blandas inte med andra källor. Förhoppningsvis omfattar min uppsats de mest vedertagna teorierna. Tyvärr kommer

många av studierna från samma område. De flesta är från Fennoskandien eller Bylot Island i Kanada. Forskningsområdet är ganska smalt och forskargrupperna verkar inte vara många.

Referenser

Elmhagen B, Hellström P, Angerbjörn A, Kindberg J. 2011. Changes in Vole and Lemming Fluctuations in Northern Sweden 1960–2008 Revealed by Fox Dynamics. Annales Zoologici Fennici **48**: 167–179.

Fauteux D, Gauthier G, Berteaux D. 2015. Seasonal demography of a cyclic lemming population in the Canadian Arctic. Journal of Animal Ecology **84**: 1412–1422.

Kausrud KL, Mysterud A, Steen H, Vik JO, Østbye E, Cazelles B, Framstad E, Eikeset AM, Mysterud I, Solhøy T, Stenseth NC. 2008. Linking climate change to lemming cycles. Nature **456**: 93–97.

Krebs, CJ, Bilodeau F, Reid D, Gauthier G, Kenney AJ, Gilbert S, Duchesne D, Wilson DJ. 2012. Are lemming winter nest counts a good index of population density?. Journal of Mammology **93**: 87-92.

Saetnan ER, Gjershaug JO, Batzli GO. 2009. Habitat Use and Diet Composition of Norwegian Lemmings and Field Voles in Central Norway. Journal of Mammalogy **90**: 183–188.

Therrien J-F, Gauthier G, Korpimäki E, Bêty J. 2014. Predation pressure by avian predators suggests summer limitation of small-mammal populations in the Canadian Arctic. Ecology **95**: 56–67.