



UPPSALA  
UNIVERSITET

# Herbivoriförsvar hos växter och deras koppling till herbivorerens populationsdynamik

Robert Kullman

---

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

# Herbivoriförsvar hos växter och deras koppling till herbivorerers populationsdynamik

Robert Kullman

Självständigt arbete i biologi 2016

## Sammandrag

Många växter i både akvatiska och terrestra ekosystem har genom evolutionens gång utvecklat försvarsanpassningar mot herbivori som ökat deras överlevnadsförmåga och reproduktionsframgång. Dessa försvarssystem varierar kraftigt i utformning och funktion och kan vara konstant aktiva eller aktiveras vid angrepp, med direkt eller indirekt verkan på herbivoren.

Intresset för dessa försvarssystemens potential att stabilisera eller destabilisera herbivoreernas populationsdynamik ökar, delvis på grund av möjligheten att applicera sådan kunskap inom exempelvis jordbruk för att på ett naturligt sätt kunna kontrollera skadedjurspopulationer. Studier på försvarssystemens förmåga att påverka populationsdynamik är fortfarande relativt sällsynta, men tillräckligt med material finns tillgängligt för att dra vissa slutsatser inom ämnet. Bland de tillgängliga studierna finns både terrestra och akvatiska ekosystem representerade.

Både stabiliserande och destabiliserande verkan på herbivoreernas populationsdynamik har observerats. Viktiga faktorer som kan vara potentiellt avgörande för vilken effekt som observeras har identifierats genom empiriska undersökningar och simuleringar i matematiska modeller. Exempel på sådana faktorer är fördröjningstid för inducerbart försvar och hur starkt försvaret uttrycks. Det påpekas dock återkommande att dessa interaktioner i många fall utgör ett mycket komplext system, således bör tanken finnas på att många kringliggande faktorer som ännu inte tagits i beaktning kan ha relevanta roller i denna interaktion. Det kan även vara problematiskt att veta om en förändring i populationsdynamiken är kopplad till just herbivoriförsvaret eller någon av de andra faktorerna. Studier som i tillägg till försvaret tar tillgång på exempelvis primära näringsämnen i beaktning visar tydliga förändringar i försvarssystemens effektivitet kopplat till detta. Kväve och fosfor är exempel på ämnen vars tillgång visats förändra vissa försvarssystemens inverkan på herbivorerers populationsdynamik.

Det faktum att närvaron av herbivoriförsvar har visats vara en drivande kraft bakom populationsdynamiska förändringar tyder på att sådana system spelar en viktig roll för dynamiken i många ekosystem på många trofnivåer. Syftet med denna artikel är beskriva hur växters herbivoriförsvar kan påverka herbivorerers populationsdynamik. Faktorer som kan vara avgörande för herbivoriförsvarens karaktär kommer också att tas upp.

## Inledning

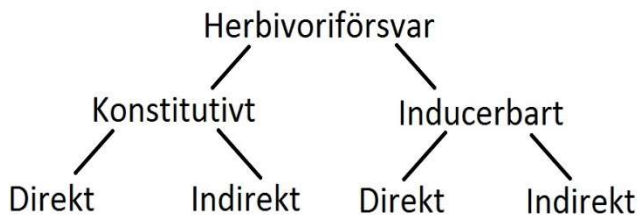
Herbivori är en av de biotiska stressfaktorer som begränsar växtpopulationers spridning och överlevnad. Växter är organismer med mycket begränsad rörelseförmåga och kan således inte förlita sig på rörelse som skyddsåtgärd. Många växter står trots detta faktum inte helt passiva inför herbivoriangrepp, de har istället under evolutionens gång utvecklat andra typer av anpassningar som ökar deras överlevnad och reproduktionsförmåga trots närvaro av herbivorer (Roda & Baldwin 2003, Mithoefer & Boland 2012). Försvarsanpassningar av denna typ återfinns

bland såväl akvatiska växter som landväxter (Verschoor *et al.* 2004, Rasmann *et al.* 2011, Reynolds *et al.* 2012). Det finns många exempel på både mekaniska och kemiska försvarsanpassningar som i olika hög grad kan vara beroende både av ämnen som växten själv producerar eller av ämnen som tas upp från växtens omgivning (Reynolds *et al.* 2012). Ett exempel på det senare är tuvtåtel (*Deschampsia caespitosa*), en gräsart som vid angrepp ökar sitt upptag av kisel som lagras i bladen och gör dem mindre smakliga och mer svårsmälta för herbivoren (Rasmann *et al.* 2011).

## Herbivoriförsvarens funktion

### *Konstitutiva och inducerbara försvar med direkt eller indirekt verkan*

Växters försvarssystem mot herbivori delas vanligen in i direkta och indirekta försvar som kan vara av konstitutiv (ständigt aktiv) eller inducerbar typ (aktiveras vid angrepp) (figur 1). Mekanismerna bakom dessa kategorier skiljer sig åt vad gäller typ av verksamma ämnen samt vilken effekt de utövar på herbivoren (Ballhorn *et al.* 2008, Moreira *et al.* 2014, Rasmann *et al.* 2015). De indirekta försvarssystemen har som namnet antyder ingen direkt verkan på herbivoren, de utövar istället sin effekt genom mutualistiska förhållanden med andra organismer. En vanlig typ av sådan mutualism innebär att växten lockar till sig predatorer som livnär sig på de hotande herbivoreerna (Llusia & Penuelas 2001, Rasmann *et al.* 2011, Koricheva & Romero 2012, Oliveira & Pareja 2014).



Figur 1. Schematisk bild över herbivoriförsvarens indelning.

### *Sekundära metaboliter och flyktiga organiska föreningar*

Förutom de primära produkter som växter producerar genom sin metabolism produceras också ett stort antal så kallade sekundära växtmetaboliter. Dessa sekundära metaboliter utgörs av ett stort antal ämnen från ämnesgrupper som exempelvis terpenoider, kardenolider, alkaloider och fenoler. Dessa ämnen kan begränsa herbivoren på ett antal olika sätt beroende på vilken metabolit det rör sig om. Det kan ske genom att exempelvis försämra födokvaliteten eller att sänka effektiviteten i herbivorens metabolism (Ballhorn *et al.* 2008, Reynolds *et al.* 2012, Ren *et al.* 2013). Många av dessa ämnen är inte enbart giftiga för herbivorer utan även för växten själv. Detta kräver att växten har särskilda anpassningar för lagring och transport av dessa giftiga ämnen för att inte själv drabbas negativt av sitt försvar (Mithoefer & Boland 2012). Dessa sekundära metaboliter är karaktäristiska för direkta försvarssystem. De indirekta försvarssystemen är istället beroende av signalering via produktion av flyktiga organiska föreningar (VOC) (Kost & Heil 2006). VOC kan ha olika försvarsrelaterade funktioner. Exempelvis finns studier som visar att paprika lockar till sig nyckelpigor när den betas av bladlöss (Oliveira & Pareja 2014) och sidenört lockar till sig nematoder som livnär sig på på

herbivora skalbaggsarter (Rasmann *et al.* 2011). VOC kan även signalera herbivornärvaro till omgivande växter och på så sätt fungera som ett slags varningssystem. Detta möjliggör aktivering av ett inducerbart försvar redan innan växten faktiskt angripits (Kost & Heil 2006).

### *Konstitutiva och inducerbara försvar*

Det är inte ovanligt att ett konstitutivt och ett inducerbart försvar samtidigt finns närvarande i en och samma växt. Förutsatt att ett aktivt försvarssystem innebär en betydande resursåtgång kan det beroende på omständigheter vara mer eller mindre fördelaktigt att ha ett försvar som är ständigt aktivt (konstitutivt) eller ett försvar som endast aktiveras vid ett herbivoriangrepp (inducerbart) (Ballhorn *et al.* 2008, Rasmann *et al.* 2015). På grund av detta råder ofta ett trade-off-förhållande mellan dessa då de som regel beror av tillgång till samma ämnen (Rasmann *et al.* 2011). De konstitutiva och inducerbara försvaren har en negativ korrelation sinsemellan i hur starkt de uttrycks (Rasmann *et al.* 2011), de existerar alltså antingen enskilt eller i någon balans mellan de två i olika genotyper. Detta styrker påståendet att de egenskaper som utgör försvaret är kostsamma och därför begränsas under vissa omständigheter då det inte finns någon nytta med ett försvar om inte herbivoriintensiteten överstiger ett visst tröskelvärde. I dessa fall kan det därför vara mer fördelaktigt att istället prioritera tillväxt och reproduktion (Ballhorn *et al.* 2008, Sletvold *et al.* 2010).

### **Syfte och frågeställning**

Det har bland ekologer länge funnits ett stort intresse för både konstitutiva och inducerbara försvar och deras bakomliggande mekanismer, och med tiden har det även skett en ökning i intresset för hur närvaron av sådana försvarssystem potentiellt kan påverka herbivoreernas populationsdynamik (Morris & Dwyer 1997). Även om det idag går att hitta ett antal studier på kopplingen mellan herbivoriförsvar och populationsdynamik är studier rörande detta fortfarande relativt sällsynta. Ökad kunskap inom detta område kan hjälpa oss att bättre förstå populationsdynamiska förändringar hos exempelvis herbivora insekter och gnagare, kunskap som i sin tur kan vara oss till stor nytta inom jordbruk.

Denna rapport syftar till att besvara två huvudfrågor. (1) Vilka faktorer avgör herbivoriförsvarets karaktär? (2) Hur kan dessa försvarssystem påverka herbivoreernas populationsdynamik? För att besvara dessa frågor innehåller rapporten en översiktlig beskrivning av olika grupper av försvar och deras mekanismer, samt beskrivningar och diskussion av studier rörande sådana försvarssystemens koppling till populationsdynamiska förändringar hos herbivorer. Faktorer som avgör vilken typ av försvarssystem som finns närvarande och prioriteras kommer också att tas upp.

## **Försvarssystemens karaktär och deras effekter på herbivorerers populationsdynamik**

Även om detta är ett till stor del utforskat område finns det både empiriska (van der Stap *et al.* 2006, Rasmann *et al.* 2011) och teoretiska (van der Stap *et al.* 2009, Underwood 1999) studier som pekar på en i många fall stark koppling mellan närvaron av herbivoriförsvar och förändringar herbivorerers populationsdynamik. Fenotypisk plasticitet i faktorer som styrka, fördröjning och typ av försvarssystem kan ha både stabiliserande och destabiliserande verkan på herbivoreernas populationsdynamik i såväl terrestra som akvatiska ekosystem. I och med att

herbivoriförsvar potentiellt är en drivande kraft bakom förändringar i populationsdynamiken innebär detta även att det i längden kan påverka sannolikheten för stokastiska utdöenden (Underwood 1999, van der Stap *et al.* 2009, Sun *et al.* 2015). Denna rapport tar upp relevanta exempel på studier som visat signifikanta resultat gällande både stabiliserande och destabiliserande interaktioner, detta för att kunna dra paralleller mellan dem och se gemensamma trender och skillnader.

### **Avgörande faktorer för försvarssystemens karaktär och utveckling**

Enligt en ny studie av Rasmann *et al.* (2015) finns det flera faktorer som inverkar på balansen mellan konstitutiva försvarsnivåer och inducerbarhet i växters försvarssystem. Uppfattningen har länge varit att genotypen är det enda som avgör balansen mellan konstitutivt och inducerbart försvar. Rasmann *et al.* (2015) visar dock resultat som tyder på att det i tillägg till genotypen finns ett komplext nätverk av interaktioner som också spelar en stor roll för hur denna balans formas. Påverkande faktorer kan exempelvis vara den direkta herbivoriintensiteten, näringstillgång eller geografiska och klimatrelaterade förändringar (Massey *et al.* 2007, Garbuzov *et al.* 2011, Reynolds *et al.* 2013, Rasmann *et al.* 2015, Calandra *et al.* 2016).

Det är till viss del möjligt att förutse vilken försvarstyp som prioriteras utifrån vilka förhållanden växten är anpassad till (Endara & Coley 2011, Moreira *et al.* 2014). Till exempel förutses växter anpassade till miljöer med hög abiotisk och biotisk stressnivå att ha högre nivåer av konstitutivt försvar. Detta är mer kostsamt för växten, men på grund av de höga stressnivåerna lönar det sig att investera mycket i försvar. Detta eftersom att en eventuell förlust av tillväxt till följd av herbivori under dessa förhållanden är ännu mer kostsam (Endara & Coley 2011).

Huruvida trade-off mellan direkta och indirekta försvar sker råder det delade meningar om bland ekologer. Det finns studier vars resultat talar både för (Gols 2014, Rasmann *et al.* 2011) och emot (Ballhorn *et al.* 2008) detta. Det faktum att låga nivåer av herbivori-resistens ofta sammanfaller med att växten i högre grad attraherar predatorer är ett bra skäl att misstänka möjlig trade-off däremellan (Gols 2014). Å andra sidan kan direkta och indirekta försvar skilja sig åt vad gäller begränsande resurser, något som, så länge systemen inte är redundanta, kan tala för att en trade-off inte är nödvändig. En studie av Rasmann *et al.* (2011) visade ingen negativ korrelation mellan de direkta och indirekta försvar som finns i sidenört (*Asclepias syriaca*), ett resultat som talar mot ett trade-off-förhållande mellan systemen. Detta tyder på att de dels inte har en gemensam begränsande resurs, och dels att växten har vinning av att båda systemen närvarar och alltså inte är redundanta (Rasmann *et al.* 2011). En studie av Ballhorn *et al.* (2008) där man hos limaböna (*Phaseolus lunatus*) kvantifierade frisläppning av vätecyanid (HCN) (direkt försvarsåtgärd) samt frisläppning av VOC för att locka till sig predatorer (indirekt försvarsåtgärd) visade på motsatt förhållande dessa ämnen emellan, det vill säga en tydlig negativ korrelation mellan direkt och indirekt försvar.

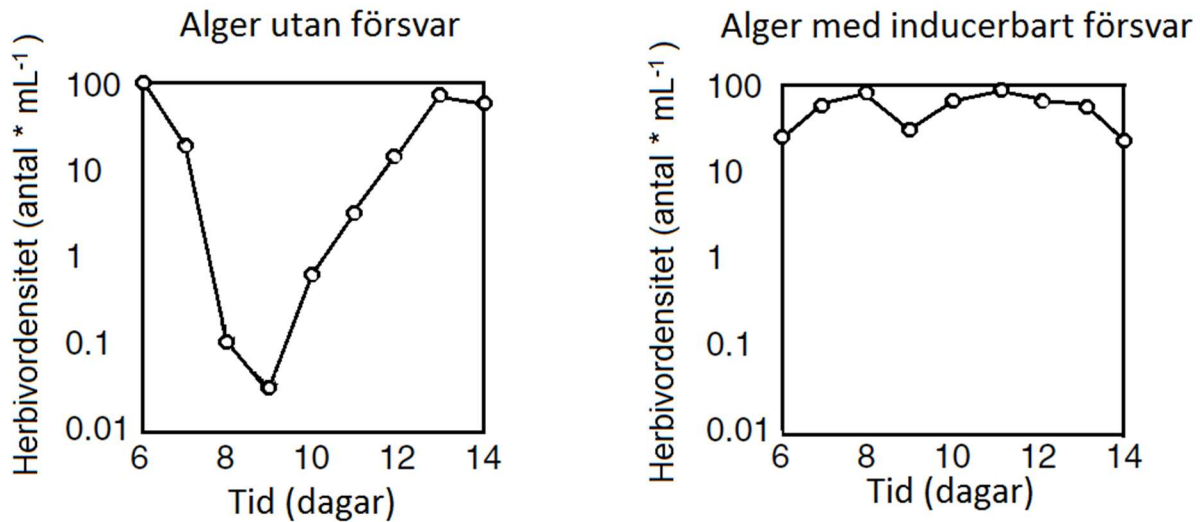
### **Stabiliserande effekter**

*Stabiliserande effekt möjlig vid kort induceringstid*

Kraftiga fluktuationer i populationsstorlek till följd av mycket hög näringstillgång kan i vissa fall

leda till stokastiska utdöenden, ett fenomen som är känt som anrikningsparadoxen (eng. the paradox of enrichment) (Vos *et al.* 2004, Verschoor *et al.* 2004). Det har förutsetts att inducerbara försvar har förmågan att minska denna typ av fluktuationer och därigenom motverka dessa effekter (Vos *et al.* 2004).

En studie där van der Stap *et al.* (2006) analyserar populationsdynamiska förändringar hos en hjuldjursart (*Brachionus calyciflorus*) som i experimentet fått livnära sig på fyra olika stammar av närbesläktade alger som visar olika respons på hjuldjurens närvaro. Algstammarna skiljde sig åt i försvarstyp; inducerat försvar, konstitutivt försvar och helt oförsvarade alger fanns representerade. Man såg i experimentet en signifikant skillnad ( $P < 0.001$ ) i mönstret av populationsdynamik mellan alger med herbivoriförsvar och alger utan herbivoriförsvar. Helt oförsvarade alger resulterade i mer frekventa fluktuationer, men aldrig i att hjuldjuren dog ut. Både konstitutivt och inducerbart försvar hos algerna resulterade i en initial ökning i hjuldjurspopulationen följt av en minskning, dock med skillnaden att minskningen kom betydligt tidigare vid konstitutivt försvar. Man observerade även en signifikant skillnad mellan konstitutivt och inducerbart försvar vad gäller utdöenderisken, som var hög (2/3 försökspopulationer dog ut) vid konstitutivt försvar men endast medelhög (1/3 försökspopulationer dog ut) vid inducerbart försvar. Detta kan betyda att inducerbara försvar har större stabiliserande verkan än konstitutiva försvar i denna bitrofiska näringskedja. Förutsättningen är att förändringen är försvarsrelaterad och inte en effekt av andra ej observerade faktorer (van der Stap *et al.* 2006). Liknande interaktioner mellan herbivora och karnivora hjuldjur och alger studeras av Verschoor *et al.* (2004). Här undersöks bi- och tritrofiska näringskedjor med hög tillgång på föda för att se om inducerbart herbivoriförsvar kan åstadkomma jämvikt i de starkt fluktuerande hjuldjurspopulationer som observeras i närvaro av alger utan herbivoriförsvar (Vos *et al.* 2004). Försöken med tritrofiska näringskedjor undersökte även inducerat predatorförsvar hos de herbivora hjuldjuren för att se om även det var en potentiell bidragande faktor till förändrad populationsdynamik. Närvaro av predatorförsvar hos de herbivora hjuldjuren fann man dock, i enighet med en modell av Vos *et al.* (2004), inte ha någon signifikant effekt på de prederande hjuldjurens populationsdynamik i denna näringskedja. Vad gäller inducerbart försvar hos algerna är resultatet det motsatta. Algernas inducerbara försvar resulterar i att jämvikt uppnås snabbt och utan nämnvärda variationer både hos de herbivora eller karnivora hjuldjuren. Med oförsvarade alger nådde herbivorpopulationerna betydligt lägre populationsdensiteter och hade även fluktuationer med betydligt högre amplitud (figur 2). Resultatet var detsamma i såväl bitrofiska som tritrofiska näringskedjor vilket tyder på att näringskedjans längd inte påverkar några av dessa variabler (Verschoor *et al.* 2004).



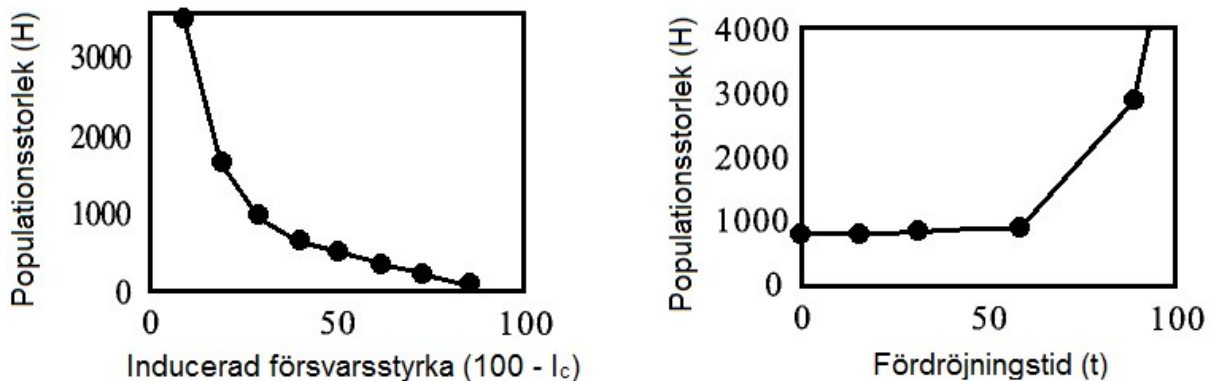
Figur 2. Här visas skillnader i hur hjuldjurs populationsstorlek kan fluktuer beroende på om algerna de livnär sig på saknar försvar eller har ett inducerbart försvar. Omritad och modifierad efter Verschoor *et al.* (2004).

Liknande stabiliserande effekter observerades i en senare studie (van der Stap *et al.* 2008). Denna studie undersökte huruvida närvaron av en predator tillåter samexistens mellan två hjuldjursarter varav den ena saknar predatorförsvar. Hjuldjuren fick livnära sig på alger som antingen saknade försvar eller hade ett inducerbart herbivoriförsvar. Även om denna studie fokuserar på interaktioner mellan herbivorer och predatorer observerades även populationsdynamiska förändringar i förhållande till herbivoriförsvar hos alger. Närvaron av ett inducerbart försvar förlängde tiden till utdöende för de oförsvarade herbivorererna och minskade även dess populationsfluktuationer signifikant (medelamplituden i antal individer var 774 vid inducerat försvar jämfört med 2 029 vid oförsvarade alger,  $P < 0.01$ ) (van der Stap *et al.* 2008).

#### *Matematiska modeller som visar stabiliserande verkan av inducerbara försvar*

Tidigare nämnda empiriska resultat har stöd i flera matematiska modeller (Underwood 1999, van der Stap *et al.* 2009) som simulerar denna typ av interaktioner i akvatiska ekosystem. Ovan nämnda modeller pekar på att en stabiliserande effekt endast kan uppnås om vissa avgörande faktorer finns närvarande och dessutom ligger inom vissa värdespann. Värden utanför dessa span kan ha helt andra effekter såsom svaga svängningar, höga och låga oregelbundna fluktuationer eller att populationen växer okontrollerat (Underwood 1999). Både styrkan av det inducerade försvaret och tidsfördröjningen för induktion är faktorer som är nära knutna till en potentiell stabilisering (Underwood 1999, Verschoor *et al.* 2004, van der Stap *et al.* 2006, van der Stap *et al.* 2009, Sun *et al.* 2015). För att en stabiliserande effekt ska kunna uppnås måste först och främst styrkan av det inducerbara försvaret vara tillräcklig för att kunna minska tillväxthastigheten hos herbivorpopulationen till 0. Det bör samtidigt nämnas att mycket starka inducerade försvar kraftigt ökar risken för utdöende (Underwood 1999). När det gäller tidsfördröjningen gäller generellt att ju längre tidsfördröjningen är, desto större är utdöenderisken, och den stabiliserande effekten på populationsdynamiken är endast närvarande när fördröjningen är kort eller obefintlig (Underwood 1999, Verschoor *et al.* 2004, Sun *et al.* 2015).

I korthet ger simuleringar i dessa modeller ytterligare stöd åt teorier om herbivoriförsvars förmåga att orsaka populationsdynamiska förändringar hos herbivorer. Medelhöga nivåer av inducerat försvar och kortare tidsfördröjning (figur 3) ger det mest stabiliserande utfallet med avseende på herbivorens populationsdynamik (Underwood 1999). Underwood (1999) påpekar även det faktum att huruvida inducerbart försvar resulterar i stabilitet eller instabilitet också påverkas av ett stort antal andra faktorer såsom herbivorens generationstid och hur många herbivorgenerationer det går på en växtgeneration.



Figur 3. Simulerade exempel på hur populationsstorleken kan påverkas av styrkan hos det inducerbara försvaret och dess fördröjningstid.  $I_c$  = Den nivå av inducerbart försvar som krävs för att reducera herbivorens tillväxthastighet till 0). Omritad efter Underwood (1999).

### Destabiliserande effekter

#### *Ökat kiselupptag hos många gräsarter destabiliserar herbivorerens populationsdynamik*

Det finns ett stort antal gräsarter vars inducerbara upptag av kisel från marken potentiellt kan ha en destabiliserande effekt på herbivorerens populationsdynamik (Massey *et al.* 2007, Garbuzov *et al.* 2011, Reynolds *et al.* 2012, Calandra *et al.* 2016). Ett exempel är *D. caespitosa* som, när ett visst tröskelvärde för herbivoriintensitet uppnås, inducerar ett sådant upptag som leder till ett mekaniskt försvar. Det inducerbara försvaret gör att kisel lagras som sträva korn i växtens blad vilket försämrar födokvaliteten för den angripande herbivoren (Reynolds *et al.* 2012). I denna studie där man i växthusmiljö låtit sorkar beta på *D. caespitosa* i olika utsträckning presenteras empiriska bevis för att upptaget av kisel hos denna gräsart uppvisar ett icke-linjärt förhållande som avgörs av hur intensivt plantan blir betad, och att upptaget resulterar i en tydlig förändring i herbivorerens populationsdynamik (kvantifiering). Följande fyra faktorer som potentiellt kan avgöra hur stark den destabiliserande effekten blir presenteras:

Tidsfördröjningen mellan initial skada och inducerad respons (denna faktor tas även upp i ett antal andra studier (Underwood 1999, Sun *et al.* 2015)), det icke-linjära förhållande som råder mellan betesintensitet och kiselupptag, den relativt långsamma återgången till lägre kiselnivåer i frånvaro av bete, den generella magnituden på kiselupptag och den förutsedda relativa responsen hos herbivoren. Man såg i detta experiment en signifikant korrelation mellan kiselupptag och instabilitet i herbivorerens populationsdynamik (högre kiselupptag resulterade i högre amplitud). Man fann även från modellering att de fyra ovan nämnda faktorerna separat kan påverka graden av denna effekt. Detta pekar på att inducerade försvar kan vara tillräckligt för att driva populationscykler hos gräsätande herbivorer förutsatt att populationsdensiteten är tillräckligt hög



för att nå tröskelvärdet för inducering. En liknande studie (Calandra *et al.* 2016) där man undersökte sambandet mellan kiselinnehåll i blad hos *D. caespitosa* som en konsekvens av inducerat försvar och tandslitage på herbivorer stödjer den korrelation som observerades av Reynolds *et al.* (2012). Noteras bör dock att den populationsdynamiska förändringen troligtvis inte var en effekt av tandslitage, snarare en effekt av skador i tarmsystemet som ledde till viktförlust och försämrad metabolism till följd av kostens ökade kiselinnehåll (Wieczorek *et al.* 2015, Calandra *et al.* 2016).

Studier på försvarssystem baserade på inducerat kiselupptag verkar således överens om att aktivering av denna försvarstyp kan leda till populationsdynamiska förändringar som inte kan förklaras av andra faktorer än ett ökat kiselinnehåll. Samtidigt påpekas återkommande att försvarssystemets faktiska effekt endast är en del i ett komplext nätverk av interaktioner där en mängd faktorer såsom kvävetillgång, fosfortillgång, vattennivå och temperatur också är delaktiga i att driva populationsdynamiska förändringar hos herbivorer (Massey *et al.* 2007, Garbuzov *et al.* 2011, Reynolds *et al.* 2012, Calandra *et al.* 2016).

#### *Matematiska modeller som identifierar destabiliserande faktorer*

Ett exempel på en studie där man med hjälp av en matematisk modell analyserat destabiliserande faktorer är Sun *et al.* (2015). I denna studie har man fokuserat på inducerbart försvar och dess koppling till kraftiga öknings i populationsstorlek hos herbivorer. Man fann från denna enkla matematiska modell att den fördröjning som kan observeras i många inducerbara försvarssystem (Underwood 1999, Reynolds *et al.* 2012, Sun *et al.* 2015) under vissa förhållanden kan leda till sådana öknings av populationsstorleken. Enligt denna matematiska analys är det möjligt att hitta ett kritiskt fördröjningsvärde för när en kraftig ökning kommer att kunna ske. Resultaten visar i korthet att ju längre fördröjningen är, desto större är risken för att herbivoren ska öka kraftigt för att sedan dö ut pga att försvaret aktiveras, och vid medellång fördröjning har herbivoren till synes störst möjlighet att stå emot, det vill säga fluktuationerna blir som minst. Detta pekar på att inducerbart försvar av olika intensiteter kan påverka utfallet av ökad tillgång på föda och således minska de effekter som anrikningssparadoxen annars kan medföra (Sun *et al.* 2015).

Vos *et al.* (2004) visar resultat som säger att inducerbara försvar kan ha stabiliserande effekter på populationsdynamiken hos herbivorer likaväl som att öka risken för utdöende. Resultaten i Sun *et al.* (2015) visar att dessa påståenden fortfarande kan anses stämma när man tar spatiala effekter i beaktning. I en modell som presenteras i Stieha *et al.* (2016) finner man liknande resultat. Denna modell visar dels skillnader i födobegränsning och inducerat försvar samverkande kan påverka populationsdynamiken, men även hur de enskilt kan göra det. Om både begränsad tillgång till föda och inducerat försvar är närvarande kan detta leda till kraftiga öknings i populationsstorlek, även om dessa två faktorer enskilt inte har denna effekt. När herbivoreernas tillväxthastighet ökar så ökar också spännet för vilka nivåer av födobegränsning och inducerat försvar som kan leda till kraftiga öknings i populationsstorlek. Ökningen sker enligt denna modell som oftast vid medelhög tillgång till föda och hög nivå av inducerat försvar (Stieha *et al.* 2016).

#### *Samverkande direkt och indirekt försvar hos sidenört och svartsenap*

En studie av Rasmann *et al.* (2011) undersöker ett tritrofiskt förhållande mellan sidenört (*Asclepias syriaca*), en rotätande skalbaggsart (*Tetraopes tetraophthalmus*) och entomopatogena nematoder (*Heterorhabditis bacteriophora*). Här analyseras både ett direkt försvar där av växten

syntetiserade kardenolider påverkar överlevnaden hos *T. tetraophthalmus* och ett indirekt försvar där flyktiga ämnen vars produktion induceras av *T. tetraophthalmus* larver attraherar *H. bacteriophora*. Resultaten visar en signifikant skillnad i attraktion av *H. bacteriophora* till betade växter. Predatornärvaron till följd av aktivt inducerbart försvar har signifikant effekt; överlevnaden hos herbivoreernas larver minskade med hela 80 % ( $P < 0.0001$ ) (Rasmann *et al.* 2011). Studien visar även att det indirekta och det direkta försvaret har en positiv genetisk korrelation vilket dels tyder på att trade-off mellan dem inte är trolig och dels, med de observerade effekterna i åtanke, att de i förhållande till varandra inte är redundanta. En ytterligare intressant följd av det indirekta försvaret är den positiva effekt som närvaron av nematoder har på tillväxten ovan marknivå. Närvaron av rotätande larver (*T. tetraophthalmus*) ledde till en minskning med 40% i tillväxt ovan jord, men när *H. bacteriophora* fanns närvarande observerades ingen minskning i tillväxt. Detta torde vara en effekt av minskad prestanda hos herbivoreerna då ingen direkt positiv effekt på växten observerats från närvaro av dessa nematoder (Rasmann *et al.* 2011). En ytterligare studie där synergi mellan direkt och indirekt försvar har visats är Fatouros *et al.* (2014) som studerar svartsenap (*Brassica nigra*). *B. nigra* kan försvara sig mot äggläggande insekter dels genom inducerad nekros som torkar ut äggen och dels genom VOC-medierad attraktion av parasitoider som angriper äggen. Denna studie bestod av både fältobservationer och experiment i växthusmiljö. Fältobservationerna visade att inducerad nekros signifikant minskade äggens överlevnad ( $P < 0.001$ ) i två av tre fall. Antalet parasiterade ägg var även det signifikant högre ( $P < 0.001$  och  $P = 0.02$ ) i två av tre fall. Den positiva korrelation mellan direkt och indirekt försvar som observerades i denna studie tyder på att dessa två i synergi erbjuder växten en bättre möjlighet att bekämpa herbivoriangrepp. Analysen som utfördes i växthusmiljö testade endast äggens överlevnad med avseende på närvaro av direkt försvar. Även här observerades en signifikant lägre överlevnad ( $P = 0.004$ ) hos ägg på de växter som uttryckte det inducerbara försvaret. Resultatet visade även att färre ägg överlevde (22% överlevnad) med ökande nekros-area ( $P = 0.014$ ) (Fatouros *et al.* 2014).

### **Resurstillgång kan kraftigt förändra herbivoriförsvarets populationsdynamiska konsekvenser**

Som tidigare nämnt tyder forskningen på att ett försvarssystem inverkan på populationsdynamik hos herbivorer inte enbart är enskild utan snarare ingår i ett komplext system av interaktioner. Till vilken grad ett herbivoriförsvar kan påverka populationsdynamiken kan enligt flera studier variera med såväl tillgång till primära näringsämnen som tillgång till ämnen som är direkt nödvändiga för försvarssystemet (Verschoor *et al.* 2004, Reynolds *et al.* 2012, Ren *et al.* 2013). Försvarssystem som förlitar sig på tillgång till ett ämne som växten inte kan producera själv blir i högre grad beroende av omgivande faktorer för dess potential att stabilisera eller destabilisera herbivorens populationsdynamik (Reynolds *et al.* 2012). Tillgång till primära näringsämnen har visat sig kunna förändra till vilken grad försvarssystemets uttryck prioriteras, därför kan även det vara en avgörande faktor för den slutgiltiga effekten (Ren *et al.* 2013). Det tidigare nämnda mekaniska försvaret hos *D. caespitosa* är ett exempel på hur ett sådant system kan påverkas av resurstillgång. I det fallet är det kiseltillgång som är den direkt begränsande faktorn för själva försvarssystemet. Koncentrationsskillnader så stora som tio ggr har uppmätts i växtens blad till

följd av skiftande kiselnivåer i marken (Handreck & Jones 1968). Dock har även kvävetillgång en stor betydelse för interaktioner mellan olika gräsarter och herbivorer. En ökad tillgång till kväve leder till högre näringsinnehåll i växten och därmed förändrad preferens hos herbivorer. Olika tillgång till både kväve och kisel har visat sig påverka hur starkt gräsarter som *D. caespitosa*, *Poa annua* och *Lolium perenne* kan uttrycka sitt inducerbara försvar och påverkar således även herbivorens populationsdynamik (Garbuzov *et al.* 2011, Reynolds *et al.* 2012).

Det konstitutiva försvar som finns hos majs (*Zea mays*) är ytterligare ett exempel på hur näringstillgång bidrar till herbivoriförsvarets påverkan på herbivorens populationsdynamik. Majs producerar fenoler som har en begränsande effekt på herbivorer. Hur starkt detta försvarssystem uttrycks påverkas inte bara av herbivoriintensitet, utan även av kvävetillgång (Ren *et al.* 2013). Studien visar att en ökad kvävetillgång resulterar i ökad tillväxt och en relativ minskning av fenolnivåer. Växten prioriterar till synes tillväxt högre än försvar. De minskade konstitutiva fenolnivåerna i kombination med ökat näringsinnehåll till följd av ökad tillväxt gör växten mer mottaglig för herbivori. Intressant är dock att en minskning av det konstitutiva försvaret här samtidigt ger växten högre plasticitet rörande möjligheten att bekämpa ett eventuellt angrepp med hjälp av sitt inducerbara försvar. I motsats till vid hög kvävetillgång har majs med låg kvävetillgång ett överskott av kol (C) som kan investeras i konstitutivt försvar. Det innebär mindre plasticitet vad gäller inducerat försvar och förmågan att vid behov öka fenolnivåerna, men samtidigt lägre mottaglighet för herbivori till följd av högre nivåer av konstitutivt försvar (Ren *et al.* 2013).

Sambandet mellan näringstillgång och herbivoriförsvars verkningsgrad kan även observeras i akvatiska ekosystem. Tillgång till fosfor (P) har visat sig ha relevant inverkan på interaktioner mellan hjuldjur och de alger som utgör föda för dem (Verschoor *et al.* 2004). I Verschoor *et al.* (2004) visas att hög fosfortillgång i kombination med oförsvarade alger resulterar i höga amplituder i hjuldjurens populationsstorlek. När algerna har inducerbara försvar är däremot amplituderna betydligt lägre och sträcker sig bara över en ordning. Detta i jämförelse med låg fosfortillgång som resulterar i utdöende både med och utan inducerbara försvar. Med inducerbara försvar skedde dock utdöendet mer gradvis och, till skillnad från näringskedjan med oförsvarade alger, utan en tydlig oscillatorisk tendens. Den stabiliserande effekt som kunde observeras vid hög fosfortillgång var därmed närvarande även vid låg fosfortillgång, dock inte lika kraftig.

Samtliga ovan nämnda studiers resultat tyder på förändrad effekt av herbivoriförsvar till följd av varierande tillgång till exempelvis kväve (Garbuzov *et al.* 2011, Reynolds *et al.* 2012), kol (Ren *et al.* 2013), fosfor (Verschoor *et al.* 2004) och kisel (Garbuzov *et al.* 2011, Reynolds *et al.* 2012) hos flera olika arter. Av dessa resultat att döma är det troligt att dessa typer av tillgångsberoenden i allmänhet kan vara betydande faktorer i det nätverk av interaktioner som inverkar på populationsdynamiken.

## Diskussion

Den forskning som sker på herbivoriförsvar och dess roll i växt-herbivorinteraktioner ger en

tydlig bild av den enorma mångfald och plasticitet som finns inom denna typ av evolutionära anpassningar. Av de studier som tas upp i denna rapport att döma kan närvaron av ett herbivoriförsvar ha en rad olika konsekvenser på herbivorerers populationsdynamik. Stabiliserande effekter förekommer i flera av de näringskedjor som analyserats (Underwood 1999, Verschoor *et al.* 2004, van der Stap *et al.* 2006, van der Stap *et al.* 2009), men är till synes starkt beroende av att vissa förhållanden uppnås. Detta framförallt rörande fördröjningstid och försvarets styrka. Studierna verkar överens om att närvaron av herbivoriförsvar oftare har en tendens att destabilisera herbivorerernas populationsdynamik (Rasmann *et al.* 2011, Reynolds *et al.* 2012, Sun *et al.* 2015, Stieha *et al.* 2016).

Det inducerade kiselupptag som analyserats i *D. caespitosa* är en försvarstyp som observeras i många gräsarter. Det är, av antalet tillgängliga artiklar om ämnet att döma, ett väl undersökt mekaniskt försvarssystem vars destabiliserande effekt på herbivorerers populationsdynamik är väl dokumenterad. En sak som dock bör nämnas är att många studier som analyserat detta försvarssystem utförts i växthusmiljö (exempelvis (Massey *et al.* 2007, Garbuzov *et al.* 2011, Reynolds *et al.* 2012)). Liksom vid användandet av matematiska modeller bör man ha i åtanke att det i sådana kontrollerade miljöer är svårt att helt efterlikna vilda förhållanden där troligen finns många fler faktorer som påverkar det man undersöker, något som också Reynolds *et al.* (2012) påpekar. Detta antagande styrks ytterligare av att skiftande tillgång på både primära näringsämnen (Verschoor *et al.* 2004, Ren *et al.* 2013) och direkt försvarsrelaterade ämnen såsom kisel (Garbuzov *et al.* 2011, Reynolds *et al.* 2012) har visats påverka försvarssystemens verkningsgrad.

Samtliga analyser av interaktioner mellan herbivora hjuldjur och alger som inkluderats i denna rapport visar liknande resultat (Verschoor *et al.* 2004, van der Stap *et al.* 2006, van der Stap *et al.* 2009). Inducerbara herbivoriförsvar visar sig i detta fall minska amplituden i populationens fluktuationer vilket leder till slutsatsen att denna försvarstyp har störst potential att stabilisera hjuldjurens populationsdynamik. Fluktuationerna i populationsstorlek var förvisso störst i frånvaro av försvar, men utdöenderisken vid inducerbart försvar ökar också i förhållande till frånvaro av försvar. Detta faktum gör att den stabiliserande effekten kan ifrågasättas beroende på från vilket tidsperspektiv man angriper frågan. På kort sikt har det inducerbara försvaret en klar stabiliserande effekt i och med fluktuationernas lägre amplitud, å andra sidan leder det på lång sikt också till en successiv minskning i populationsstorlek som oftare leder till att herbivorererna dör ut. Detta kan då istället tolkas som en destabiliserande effekt.

Interaktioner som studerats i näringskedjor där *A. syriaca* har ett tritrofiskt förhållande med rotätande insekter och nematoder som prederar på dessa (Rasmann *et al.* 2011) utgör ett relevant exempel på samverkan mellan direkt och indirekt försvar. Detta tyder på att trade-off i detta fall inte sker försvarssystemen emellan. Det faktum att det finns en positiv genetisk korrelation i uttrycket av dessa pekar på att fördelarna av att ha simultant aktiva direkta och indirekta försvar i vissa fall kan väga tyngre än den resursåtgång som detta innebär. Även Fatouros *et al.* (2014) visar resultat som tyder på liknande synergi mellan direkt och indirekt försvar hos svartsenap. Utifrån detta kan man misstänka att detta förhållande inte är helt ovanligt, även om det också

finns studier som talar för att trade-off sker även mellan direkta och indirekta försvar (Ballhorn *et al.* 2008).

### *Problematik rörande tolkning av resultat*

Många studier använder sig av matematiska modeller för att visualisera interaktioner som påverkar populationsdynamik. Sådana modeller kan vara ett mycket kraftfullt verktyg för att förstå olika faktorer potentiella påverkan i ett system. Det finns samtidigt problem med att dra slutsatser utifrån matematiska modeller i syfte att försöka beskriva förhållanden som råder i verkligheten. Exempelvis använder Stieha *et al.* (2016) en matematisk modell för att simulera kompenserande återväxt som en respons på insekts herbivori. I denna modell är det en förutsättning att herbivorererna i fråga faktiskt begränsas av just den växt som ingår i experimentet för att utfallet ska representera ett realistiskt scenario, något som även påpekas i denna artikel. Detta är problematiskt i och med det faktum att herbivoren ofta inte är begränsad till enbart en växt, något som avsevärt minskar en sådan modells användbarhet. Vidare är det mycket svårt att fastställa denna typ av begränsning utanför laboratoriemiljö, även om så är fallet. Många studier är också överens om att växt-herbivorinteraktioner som regel utgör mycket komplexa system, att det bortsett från de uppenbara faktorerna också finns en stor mängd kringliggande faktorer som även de har en roll i interaktionen (Massey *et al.* 2007, Garbuzov *et al.* 2011, Reynolds *et al.* 2012, Calandra *et al.* 2016). En matematisk modell blir därför troligtvis än mer känslig vad gäller oavsiktligt utelämnande av faktorer såsom näringstillgång eller temperatur.

Tillgång till primära näringsämnen och andra ämnen nödvändiga för syntes av försvarsprodukter har visats ha stor inverkan på försvarssystemens effektivitet (Verschoor *et al.* 2004, Reynolds *et al.* 2012, Ren *et al.* 2013). En ytterligare faktor som kan inverka på hur herbivorförsvar påverkar populationsdynamiken är huruvida herbivoren i fråga är specialist eller generalist. Det har visats att specialistherbivorer är betydligt mycket mer motståndskraftiga än generalistherbivorer (Rasmann *et al.* 2015). Dessa exempel ger en bild av den komplexitet som troligtvis råder i detta nätverk av interaktioner. Alla kringliggande faktorer av denna typ problematiserar utpekande av enskilda påverkande faktorer då de kan vara kopplade till många andra faktorer som lätt förbigås. Detta kan troligtvis särskilt gälla i växthusmiljö då det dels kan vara svårt att efterlikna de förhållanden som råder i vilt tillstånd, och dels det faktum att det är näst intill omöjligt att inkludera alla faktorer som möjligtvis kan påverka resultatet. De studier som tas upp i denna rapport är näst intill uteslutande utförda i växthusmiljö eller under laboratorieförhållanden. Ett undantag är dock Fatouros *et al.* (2014) där man utfört både fältobservationer och växthusexperiment för att undersöka samma system. I båda fallen hade det inducerade försvaret en signifikant inverkan på herbivorerernas överlevnad. Detta är ett argument för att experiment i växthusmiljö trots tidigare nämnda tillkortakommanden kan vara ett användbart verktyg för att bättre förstå denna typ av interaktioner. Det skulle dock behövas fler studier i fält för att bekräfta detta, även om studier i fält medför en viss problematik vad gäller uteslutande av kringliggande faktorer.

Vidare kan man, trots till synes tydliga resultat i många studier, ifrågasätta huruvida

försvarssystemen faktiskt är betydande i förhållande till andra faktorer som inverkar på herbivorerens populationsdynamik. Det faktum att det finns ett mkt stort antal sådana faktorer försvårar möjligheten att säkert fastslå att en förändring beror på just ett herbivoriförsvar. Det finns även en problematik i att dra generella slutsatser utifrån studier som endast rör interaktioner mellan två arter.

### *Slutsatser*

Både genotyp och omgivande faktorer såsom herbivoriintensitet och näringstillgång är tillsynes avgörande för försvarens karaktär. Huruvida trade-off mellan olika försvar sker tycks till stor del bero på om de kräver samma resurser. Då detta ofta är fallet med konstitutiva och inducerbara försvar är trade-off dem emellan som regel att vänta. Direkta och indirekta försvar förlitar sig i motsats till detta ofta på olika resurser. I tillägg till detta kan dessa även verka i synergi med varandra, således behöver trade-off mellan direkta och indirekta försvar inte nödvändigtvis ske, åtminstone inte i lika stor utsträckning.

Utifrån de studier som analyserats i denna rapport kan vissa slutsatser rörande herbivoriförsvarens karaktär och dess koppling till populationsdynamiska förändringar dras. Risken för att destabiliserande effekter ska uppnås korrelerar tillsynes positivt med försvarets induceringstid och styrka. Hög styrka och lång induceringstid ser ut att vanligtvis resultera i högre amplituder i populationers storleksförändring. Utdöenderisken ser även den ut att korrelera positivt med dessa faktorer. Stabiliserande effekter verkar således vara vanligare i de fall försvaret är konstitutivt eller har kort induceringstid. Att dessa effekter ska uppnås förutsätter att vissa kriterier gällande exempelvis näringstillgång uppfylls.

Konstitutiva och inducerbara försvar av både direkt och indirekt typ återfinns i ett stort antal växtarter. Att denna typ av anpassning är så pass vanlig tyder på att sådana system har en potentiellt mycket viktig roll i många ekosystems dynamik. Växter befinner sig som regel på botten av näringskedjan, således har deras försvarssystem ännu större potential att påverka dynamiken i ett ekosystem. Detta på grund av att förändringar på en låg nivå inte bara påverkar de organismer som har ett direkt förhållande till växten, utan även indirekt kan påverka högre trofinivåer (Verschoor *et al.* 2004). Att konstitutiva och inducerbara försvar kan vara en drivande faktor bakom populationsdynamiska förändringar är enligt många studier ett faktum. Detta ger stöd åt teorier om att växter med lämpliga försvarsanpassningar skulle kunna användas i syfte att kontrollera herbivorpopulationer. Att använda växter med starkt inducerat försvar för att kontrollera skadedjur i odlad miljö skulle således kunna vara ett mycket användbart verktyg inom jordbruket vilket även påpekas av Underwood (1999).

## **Referenser**

Ballhorn DJ, Kautz S, Lion U, Heil M. 2008. Trade-offs between direct and indirect defences of lima bean (*Phaseolus lunatus*). *Journal of Ecology* **96**: 971–980.

- Calandra I, Zub K, Szafranska PA, Zalewski A, Merceron G. 2016. Silicon-based plant defences, tooth wear and voles. *Journal of Experimental Biology* **219**: 501–507.
- Edelsteinkeshet L, Rausher M. 1989. The Effects of Inducible Plant Defenses on Herbivore Populations .1. Mobile Herbivores in Continuous-Time. *American Naturalist* **133**: 787–810.
- Endara M-J, Coley PD. 2011. The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology* **25**: 389–398.
- Fatouros NE, Pineda A, Huigens ME, Broekgaarden C, Shimwela MM, Figueroa Candia IA, Verbaarschot P, Bukovinszky T. 2014. Synergistic effects of direct and indirect defences on herbivore egg survival in a wild crucifer. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **281**: 20141254.
- Garbuzov M, Reidinger S, Hartley SE. 2011. Interactive effects of plant-available soil silicon and herbivory on competition between two grass species. *Annals of Botany* **108**: 1355–1363.
- Gols R. 2014. Direct and indirect chemical defences against insects in a multitrophic framework. *Plant Cell and Environment* **37**: 1741–1752.
- Handreck K, Jones L. 1968. Studies of Silica in Oat Plant .4. Silica Content of Plant Parts in Relation to Stage of Growth Supply of Silica and Transpiration. *Plant and Soil* **29**: 449–&.
- Koricheva J, Romero GQ. 2012. You get what you pay for: reward-specific trade-offs among direct and ant-mediated defences in plants. *Biology Letters* **8**: 628–630.
- Kost C, Heil M. 2006. Herbivore-induced plant volatiles induce an indirect defence in neighbouring plants. *Journal of Ecology* **94**: 619–628.
- Llusia J, Penuelas J. 2001. Emission of volatile organic compounds by apple trees under spider mite attack and attraction of predatory mites. *Experimental and Applied Acarology* **25**: 65–77.
- Massey FP, Ennos AR, Hartley SE. 2007. Herbivore specific induction of silica-based plant defences. *Oecologia* **152**: 677–683.
- Mithoefer A, Boland W. 2012. Plant Defense Against Herbivores: Chemical Aspects. I: Merchant SS (red.). *Annual Review of Plant Biology*, **63**: 431–450.
- Moreira X, Mooney KA, Rasmann S, Petry WK, Carrillo-Gavilan A, Zas R, Sampedro L. 2014. Trade-offs between constitutive and induced defences drive geographical and climatic clines in pine chemical defences. *Ecology Letters* **17**: 537–546.
- Morris WF, Dwyer G. 1997. Population consequences of constitutive and inducible plant resistance: Herbivore spatial spread. *American Naturalist* **149**: 1071–1090.

- Oliveira MS, Pareja M. 2014. Attraction of a ladybird to sweet pepper damaged by two aphid species simultaneously or sequentially. *Arthropod-Plant Interactions* **8**: 547–555.
- Rasmann S, Chassin E, Bilat J, Glauser G, Reymond P. 2015. Trade-off between constitutive and inducible resistance against herbivores is only partially explained by gene expression and glucosinolate production. *Journal of Experimental Botany* **66**: 2527–2534.
- Rasmann S, Erwin AC, Halitschke R, Agrawal AA. 2011. Direct and indirect root defences of milkweed (*Asclepias syriaca*): trophic cascades, trade-offs and novel methods for studying subterranean herbivory. *Journal of Ecology* **99**: 16–25.
- Ren L-L, Hardy G, Liu Z-D, Wei W, Dai H-G. 2013. Corn Defense Responses to Nitrogen Availability and Subsequent Performance and Feeding Preferences of Beet Armyworm (*Lepidoptera: Noctuidae*). *Journal of Economic Entomology* **106**: 1240–1249.
- Reynolds JJH, Lambin X, Massey FP, Reidinger S, Sherratt JA, Smith MJ, White A, Hartley SE. 2012. Delayed induced silica defences in grasses and their potential for destabilising herbivore population dynamics. *Oecologia* **170**: 445–456.
- Reynolds JJH, Sherratt JA, White A, Lambin X. 2013. A comparison of the dynamical impact of seasonal mechanisms in a herbivore-plant defence system. *Theoretical Ecology* **6**: 225–239.
- Roda AL, Baldwin IT. 2003. Molecular technology reveals how the induced direct defenses of plants work. *Basic and Applied Ecology* **4**: 15–26.
- Sletvold N, Huttunen P, Handley R, Karkkainen K, Agren J. 2010. Cost of trichome production and resistance to a specialist insect herbivore in *Arabidopsis lyrata*. *Evolutionary Ecology* **24**: 1307–1319.
- Stieha CR, Abbott KC, Poveda K. 2016. The Effects of Plant Compensatory Regrowth and Induced Resistance on Herbivore Population Dynamics. *American Naturalist* **187**: 167–181.
- Sun G-Q, Wang S-L, Ren Q, Jin Z, Wu Y-P. 2015. Effects of time delay and space on herbivore dynamics: linking inducible defenses of plants to herbivore outbreak. *Scientific Reports* **5**: 11246.
- Underwood N. 1999. The influence of plant and herbivore characteristics on the interaction between induced resistance and herbivore population dynamics. *American Naturalist* **153**: 282–294.
- van der Stap I, Vos M, Kooi BW, Mulling BTM, van Donk E, Mooij WM. 2009. Algal defenses, population stability, and the risk of herbivore extinctions: a chemostat model and experiment. *Ecological Research* **24**: 1145–1153.
- van der Stap I, Vos M, Mooij WM. 2006. Linking herbivore-induced defences to population dynamics. *Freshwater Biology* **51**: 424–434.



- van der Stap I, Vos M, Tollrian R, Mooij WM. 2008. Inducible defenses, competition and shared predation in planktonic food chains. *Oecologia* **157**: 697–705.
- Verschoor AM, Vos M, van der Stap I. 2004. Inducible defences prevent strong population fluctuations in bi- and tritrophic food chains. *Ecology Letters* **7**: 1143–1148.
- Vos M, Kooi BW, DeAngelis DL, Mooij WM. 2004. Inducible defences and the paradox of enrichment. *Oikos* **105**: 471–480.
- Wieczorek M, Zub K, Szafranska PA, Ksiazek A, Konarzewski M. 2015. Plant-herbivore interactions: silicon concentration in tussock sedges and population dynamics of root voles. *Functional Ecology* **29**: 187–194.

# Herbivoriförsvar hos växter och deras koppling till herbivorers populationsdynamik: Etisk bilaga

Robert Kullman

Självständigt arbete i biologi 2016

## Etiska aspekter på ämnet

Uppsatsen rör växters försvar mot herbivori och de effekter dessa system potentiellt kan utöva på populationsdynamiken hos herbivorer. Resultat från ett antal tidigare publicerade forskningsstudier har analyserats för att slutsatser rörande ämnet ska kunna dras. Inga analyser har alltså utförts specifikt för denna uppsats.

## Etiska synpunkter på studiernas tillvägagångssätt

De studier vars resultat ligger till grund för denna rapport har uteslutande utförts under konstgjorda förhållanden. För att undersöka interaktioner mellan växter och landlevande djur som gnagare och insekter har man gjort försök i växthusmiljö där djuren i olika grad tillåtits beta på växten i fråga. De studier som rör akvatiska ekosystem utgjordes av konstgjorda näringskedjor av alger och herbivora hjuldjur som livnärt sig på dessa.

De studier som analyserats för denna rapport anses inte ha resulterat i lidande som nämnvärt överskrider det som de inblandade arterna skulle uppleva i vilt tillstånd. De insekter och gnagare som ingått i experimenten har inte av de beskrivna metoderna att döma utsatts för någon direkt skada. Huruvida de djur som ingått i de inkluderade studierna faktiskt behandlats på ett sätt som minimerat skada och onödigt lidande kan dock självklart inte garanteras av författaren till denna rapport. Detta på grund av att det inte framgår tydligt i de studier som analyserats (exempelvis Reynolds *et al.* (2012)). Man kan såklart alltid diskutera vilken rätt man som forskare har att fånga in eller föda upp djur och låta dem leva i växthusmiljö i syfte att utföra experiment. Samtidigt är ökad förståelse av växters herbivoriförsvar och herbivorers populationsdynamik mycket användbart för oss människor, exempelvis för skadedjursbekämpning. Ur en rent utilitaristisk synvinkel borde därför just dessa experiment kunna ses som acceptabla då lidandet till synes är litet och nyttan som resultaten kan bringa är stor. Dock bör man i det fall kunskapen används för att exempelvis kontrollera skadedjurspopulationer även ha potentiella effekter på naturliga ekosystem i åtanke. Det faktum att sådana åtgärder kan resultera i oönskade följder för ett ekosystem utgör ett etiskt argument värt att väga mot åtgärdens potentiella nytta.

## Forskningsetik

I sökandet av information till denna uppsats har vikt lagts vid att endast inkludera studier som redovisar tydliga resultat rörande populationsdynamiska förändringar. De utvalda studiernas förutsättningar anses vara relevanta för att besvara frågeställningen. Att inkludera flera studier rörande samma art och liknande försvarsanpassningar har även det eftersträfvats, detta i syfte att kunna jämföra resultat och ge en mer trovärdig grund för den information och de slutsatser som presenteras i uppsatsen.

Stor vikt har lagts vid att presentera resultat på ett sådant sätt att källan varifrån informationen är hämtad framgår tydligt. Tydlighet i vad som är egna resonemang och vad som är slutsatser från tidigare arbeten har prioriterats i denna rapport.

## **Referenser**

Reynolds JJH, Lambin X, Massey FP, Reidinger S, Sherratt JA, Smith MJ, White A, Hartley SE. 2012. Delayed induced silica defences in grasses and their potential for destabilising herbivore population dynamics. *Oecologia* **170**: 445–456.