



UPPSALA  
UNIVERSITET

## Alkekungen (*Alle alle*) vid Barents hav

Problem med för lite föda på grund av  
klimatförändringen?



Beke Regelin

---

Independent Project in Biology  
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2010  
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

## **Alkekungen (*Alle alle*) vid Barents hav**

*Problem med för lite föda på grund av klimatförändringen?*

**Beke Regelin**

### **Sammandrag**

Alkekungen (*Alle alle*) är en mycket talrik arktisk sjöfågel som livnär sig främst på små zooplankton av släktet *Calanus* i havet. Denna uppsats koncentrerar sig mest på alkekungarna som häckar i Barents hav, främst på Svalbard, och de problem de kan få på grund av förändringar i klimatet. Till följd av klimatförändringarna ändrar sig också förutsättningar i havet: mer av varmare atlantisk vatten når havet omkring Svalbard så att havstemperaturen stiger. Detta leder till att även artsammansättningen i havet ändrar sig, istället för de relativt stora zooplanktonen *Calanus glacialis* blir det fler och fler av de mindre zooplanktonen *Calanus finmarchicus*. Eftersom alkekungar fiskar plankton ett i taget betyder det mycket högre energikostnader för alkekungarna att fånga den mindre *Calanus*-arten. Att detta är ett så tydligt problem för denna sjöfågel hänger främst ihop med dess överlag höga metabolism: både att flyga och att dyka är förknippat med stora energikostnader för alkekungen eftersom vingarna är byggda i en kompromiss för att både kunna flyga och dyka. Om alkekungarna inte har tillräckligt med energi under sommaren för att både livnära sig själv och sin unge så får ungen mindre mat och kommer eventuellt att svälta ihjäl. Om alkekungarna kommer att kunna anpassa sig genom att till exempel ändra sin födosökstrategi eller att häcka i andra områden där det fortfarande finns bra tillgång till större zooplankton är fortfarande oklart. Om alkekungskolonierna på Svalbard minskar, har det ett stort inflytande på resten av ekosystemet eftersom alkekungarna är väldigt viktiga leverantörer av energi från hav till land. Även om arten fortfarande finns i stora antal har redan en global minskning observerats.

## Inledning

Barents hav i Arktis norr om Europa håller på att förändras. Vattnet blir allt varmare och isen smälter tidigare, vilket sätter igång den primära produktionen tidigare (Ellingsen *et al.* 2008). Att vattnet blir varmare hänger främst ihop med havsströmförändringar som innebär ett större inflöde av atlantiskt vatten som når det arktiska vattnet och blandar sig med det. Det atlantiska vattnet har mycket högre salthalter och temperaturen varierar mellan 4,5 och 6,5 °C jämfört med det arktiska vattnet där temperaturen ligger omkring 1,5 °C (Ellingsen *et al.* 2008). Dessa fysiska förändringar leder till förändringar i artsammansättning i havet som i sin tur har inflytande på sjöfåglaerna som livnär sig på plankton eller fisk från havet.

Nästan sex miljoner sjöfåglar häckar vid Barents hav. Tillsammans med alla yngre fåglar som inte häckar ännu kan det räknas om till ungefär 20 miljoner individer. 22 % av dessa individer utgörs av alkekungar. Deras byte utgör med nästan 70 000 ton årligen 13 % av alla evertebrater ätna av sjöfåglar i Barents hav (Barrett *et al.* 2002). Studier på förekomsten och antal av sjöfåglar visar inte bara hur många fåglar som finns var utan det ger också indirekt information om ekosystemet runt omkring. Eftersom antalet av och hälsan hos fåglarna återspeglar hur hög densitet av bytet det finns i omgivningen kan det återigen tolkas till fysiska förutsättningar i havet (Claude 1996).

Denna litteraturstudie belyser konsekvenserna av havstemperaturförändringar kring Svalbard: förekomsten av de större zooplankton-arterna förändras och har därmed inflytande på alkekungen som främst livnär sig på dessa och antagligen är väldigt känslig för förändringar. Alkekungen i sin tur är en viktig länk mellan hav och land, så förändringar i dess förekomst påverkar även andra delar av ekosystemet (Gabrielsen & Mehlum 1989).

## Artbeskrivning

Alkekungen (*Alle alle*) är en rent arktisk art. Den hör till familjen alkor (*Alcidiaea*) och tillhör ett helt eget släkte. Den är närmast släkt med bland annat grisslorna (*Uria sp.*) och lunnefågeln (*Fratercula arctica*). Alkekungen blir bara upp till 20 cm lång och väger upp till 200g och är därmed den minsta av alla sex alkearter (*Alcidae*) i den Atlantiska regionen (Strøm H. 2006). I sommarträkten är översidan och huvudet med den korta näbben, halsen och benen helt svarta, medan resten av fågeln är vit (Figur 1). I vinterträkten är även halsen vitfärgad (Strøm H. 2006). Alkekungarna har en svag storleksdimorfism med minimalt större hanar (Harding *et al.* 2004)



Figur 1: Alkekungar i sommarträkt på Svalbard.  
Foto: Øystein Varpe

## Utbredning

Alkekungarna finns i väldigt stora antal i Arktis (Kampp *et al.* 2000). Det finns två underarter: *Alle alle polaris*, som lever på Franz Josef Land (Ryssland) och *Alle alle alle*, som är den mycket talrikare underarten som häckar på östra Baffin Island (Canada), Grönland, Jan Mayen, Svalbard (Norge) samt Novaya Zemlya och Severnaya Zemlya (Ryssland) (Strøm H.

2006). Två tredjedelar av alkekungpopulationerna i världen finns i Thule District på nordvästra Grönland; de näst viktigaste regionerna är östra Grönland och Svalbard (Petersen & Falk 2001). Tillsammans finns ungefär 95 % av alla alkekungar i de här tre regionerna (Egevang *et al.* 2003). Det är alkekungarna som häckar på Svalbard som den här studien främst kommer att handla om.

Alkekungarna häckar i stora kolonier på klippor i Arktis (Figur 2), ofta nära havet (Kampp *et al.* 2000). På Svalbard finns det enligt Strøm (2006) 207 kolonier, de flesta av dem i sydvästra och nordvästra delen av övärlden, framförallt vid Hornsund, Bellsund och kring Magdalenafjorden.

Uppskattningsvis finns ungefär 1,3 miljoner par i Barents hav och över 40 miljoner par i världen. Det är den talrikaste fågelarten på Svalbard och antagligen även en av de talrikaste sjöfågelarterna i hela



Figur 2: Del av en alkekungkoloni. Foto: Øystein Varpe

världen (Strøm H. 2006). Uppskattningarna kring alkekungarna är dock osäkra eftersom det är svårt att räkna fåglarna på grund av deras gömda fågelbon och otillgängliga häckningsområden då de lever i stora kolonier (Kampp *et al.* 2000, Egevang *et al.* 2003). Att räkna dem under vintern, då de lever pelagiskt utspridda över havet, borde vara ännu svårare. Uppskattningen av hur många fågelpar som häckar per yta i en koloni varierar starkt mellan olika studier, den bredaste uppskattningen jag har hittat rörde sig mellan 0,2 – 1,9 par per kvadratmeter. Dessutom vet man inte riktigt hur stor andel av de individer man ser som inte häckar trots att det är sommarsäsong (Kampp *et al.* 2000). På Svalbard befinner sig alkekungarna från april till augusti då de flesta flyttar till sydvästra Grönland för övervintring. Några övervintrar även omkring Svalbard, vid Barents hav eller den norska västkusten (Strøm H. 2006).

## Ekologi

Även om populationen av alkekungar minskar i världen är den klassificerad som kategorin ”livskraftig” (least concerned, LC) eftersom det fortfarande finns stora antal av fågeln (IUCN 2010).

## Parning

Alkekungar är monogama, oftast med samma partner under hela livet (Harding *et al.* 2004, Wojczulanis-Jakubas *et al.* 2009). Detta kan förklaras med att de inte kan lyckas med att få en överlevande avkomma om inte båda parter tar del i matningen av ungen (Wojczulanis-Jakubas *et al.* 2009). Wojczulanis-Jakubas *et al.* (2009) fann dock att en del honor även parar sig enstaka gånger med andra hanar, antagligen ifall den egna partnern är infertil. Att ändå

bara 2 % av ungarna som föds är av en annan far än den som tar hand om ungen kan antagligen förklaras med det höga antalet parningar per par, som visade sig vara omkring 16-32 per säsong. Detta gör sannolikheten att spermien som befruktar ägget kommer från honans partner rätt stor (Wojczulanis-Jakubas *et al.* 2009).

### Fortplantning

Alkekungarna anländer till kolonierna i västra Svalbard under april och bygger boet i klippsprickor eller stenslutningar, oftast relativt nära havet. Men de kan även häcka långt in i landet. Kolonierna är vanligtvis 50-300 meter över havsytan på klippor där snön smälter tidigare än på andra (Steen *et al.* 2007, Strøm H. 2006). Det enda ägget, som är blekblått-vitt, läggs ungefär i mitten av juni, normalt välgömt upp till en meter ner i en spricka (Evans 1979, Strøm H. 2006). Under ruvningstiden ser man alkekungarna flyga cirklande över kolonin, oftast med mycket ropande så att de hörs väldigt långt (Evans 1979). Båda föräldrarna hjälper till med ruvningen som tar 28-31 dagar. Ungarna blir flygfärdiga efter ungefär fyra veckor (Steen *et al.* 2007, Strøm H. 2006). Redan efter ca 2 veckor kan ungen gå själv till boöppningen för att sträcka vingarna och efter ca 4 veckor är de redo för att lämna boet. Hanen följer med ungen till havet och stannar tillsammans med den i ca fyra veckor till, tills ungen klarar sig helt själv (Strøm H. 2006).

### Föda

Alkekungar har specialiserat sig på att livnära sig främst på evertebrater (Barrett *et al.* 2002); de fångar små zooplankton i havet och är därmed den enda alkearten som är specialiserad på plankton (Kampp *et al.* 2000). De väljer sitt byte via synen, byten i storleksordningen 3-6 mm verkar vara de mest lönsamma för alkekungarna (Wojczulanis *et al.* 2006). Eftersom alkekungar är dykare kan de fånga sitt byte i den öppna vattenmassan (Lønne & Gabrielsen 1992). Framförallt äter alkekungarna zooplankton av släktet *Calanus*, men de äter också dekapoder och amfipoder som *Themisto libellula* och ibland några fisklarver (Petersen & Falk 2001). De som lever på Svalbard livnär sig framförallt på den relativt stora *Calanus* arten *Calanus glacialis* (Strøm H. 2006). Harding *et al.* (2009a) fann att alkekungarna på Grönland livnär sig till 95 % på *Calanus*-arter. Även alkekungarna i Hornsund, som ligger i sydvästra Svalbard, matar sina ungar med i genomsnitt 92 % *Calanus*-arter av vilka 84 % tillhör arten *C. glacialis*. De föredrar de *Calanus*-individerna som redan har växt till sig mest (Harding *et al.* 2004). Studien visade att alkekungarna även föredrar *C. glacialis* om det finns mycket *C. finmarchicus* i närheten: I Hornsund finns det både kallare vatten via Sørkappstrømmen med många *C. glacialis* och direkt i närhet varmare atlantiskt vatten med främst *C. finmarchicus*. Alkekungarna verkar föredra att livnära sig i den förstnämnda. Framförallt mindre stadier av *C. finmarchicus*, som det finns väldigt mycket av främst i varmare vatten, verkar undvikas helt av alkekungarna (Karnovsky *et al.* 2003). Längre söderut, där havet består av varmare atlantiskt vatten, får alkekungarna livnära sig på den mindre, inte lika energirika *C. finmarchicus* som lever i varmare vatten (Strøm H. 2006). Maten till ungarna transporterar alkekungarna i en svalgficka (Figur 3) och hålls ihop



Figur 3: Två alkekungar med svalgficka full med mat åt ungen. Foto: Øvstein Varde

av slem (Petersen & Falk 2001). Svalgfickan är som ett hudveck i munnen under tungan (Claude 1996). I studien av Petersen & Falk (2001) på nordvästra Grönland såg man att alkekungen lagrar plankton efter storlek i sin svalgficka: de minsta längre ner och de större längre upp. De räknade mellan 158 och 2231 planktonindivider i alkekungarnas svalgficka per gång. Och också i studien av Karnovsky *et al.* (2003) hittades i snitt fler än 1000 bytesindivider i föräldrarnas svalgficka. Eftersom många vuxna alkekungar saknade mat i magen vid undersökningen nära boplatsen, antog man att alkekungar har en väldigt snabb matsmältningsförmåga (Petersen & Falk 2001). Båda föräldrar hjälper till med matningen av ungen. Födosöksutflykter tar i början, då ungen har nyligen kläcks, ca 150 min och detta utökas senare då ungen blir äldre. Framförallt honan är borta från boet betydligt längre under den senare tiden, ungefär 375 minuter per gång (Steen *et al.* 2007).

### **Alkekungarnas höga metabolism**

Alkekungar har en allmänt hög energiutgift, både på grund av deras flaxande flykt, på grund av de höga kostnaderna vid dykningen och också på grund av deras långa flygningar till bättre födosöksområden (Stempniewicz *et al.* 2007).

Welcker *et al.* (2009a) fann att vikten hos de adulta fåglarna var positivt korrelerad med antalet fåglar som kom tillbaka till häckningsområdet året efteråt. Detta kan betyda att fler av de fåglar som inte äter upp sig så mycket under sommaren inte överlever till nästa sommar, eller också att de överlever, men inte häckar under kommande år och alltså därför inte dyker upp vid häckningsområdet. Om det finns mindre mat eller i alla fall mindre energirik mat tillgänglig, så ökar födosökstiden för att ändå kunna få lika mycket mat. Detta leder till högre energiutgifter för födosök som åter igen leder till högre behov av mat, alltså en negativ spiral: ju mindre mat, desto mer tid- och energikrävande födosök som leder till ännu större behov av energi/mat. Denna högre energiutgift på grund av mindre bra födosöksområde kan leda till större risk att dö i förtid (Welcker *et al.* 2009a).

Alkekungarna har i relation till deras kroppsmassa den högsta energiutgiften under rörelse som hittills har publicerats för sjöfåglar (Gabrielsen *et al.* 1991, Karnovsky *et al.* 2003). Detta skulle kunna förklaras med deras höga vingbelastning under flygningen och energiförbrukningen vid dykningen (Gabrielsen *et al.* 1991, Stempniewicz *et al.* 2007). Dessutom kan man generellt säga att fåglar som häckar vid höga latituder har en högre energiutgift även när de vilar än de i tempererade eller tropiska områden, vilket beror bland annat på den lägre temperaturen som råder både i luften och i vattnet (Gabrielsen *et al.* 1991, Gabrielsen & Mehlum 1989). Just för alkekungarna, som delar av dagen är under vattnet för att fånga sitt byte, kan detta bidra till den höga metabolismen eftersom det kalla vattnet (2-4°C) ökar alkekungarnas värmeförlust (Gabrielsen *et al.* 1991). Alkekungarna har inte en så hög isolering för att undvika värmeförlust; de måste kompensera förlusten med en högre värmeproduktion (Gabrielsen & Mehlum 1989). Dessutom har det visats att högre vindhastigheter leder till högre energiutgifter hos alkekungar (Gabrielsen *et al.* 1991).

Enligt en studie från Gabrielsen *et al.* (1991) förbrukar alkekungar per dag i snitt 697 kJ under häckningsperioden, så att de behöver äta 131,3 gram plankton varje dag. Om man utgår från en genomsnittlig vikt av 163 gram per fågel innebär det att de måste äta 80 % av sin egen vikt. Dessutom äter ungen ungefär 51 gram per dag som föräldrarna behöver transportera dit tillsammans (Gabrielsen *et al.* 1991).

### *Bimodal födosöksstrategi*

I några häckningsområden verkar alkekungarna ha utvecklat en bimodal födosöksstrategi, så till exempel i Bjørndalen på västkusten av Svalbard (Steen *et al.* 2007). Detta innebär att de

delvis gör många korta födosöksutflykter till områden nära häckningsområdet men även flyger längre bort ibland, antagligen för att få tag i energirikare mat (Steen *et al.* 2007). Denna tvådelade födosöksstrategi borde finnas överallt där havet omkring häckningsområdet inte innehåller så många stora och energirika plankton som havet en bit bort.

Steen *et al.* (2007) fann också att alkekungarna lever på olika byten beroende på om de är på en lång eller kort utflykt. Eftersom de längre utflykterna sker för sällan för att de ska kunna mata ungarna bara på mat fångad längre bort, antar Steen *et al.* (2007) att de längre utflykterna framförallt görs av de adulta fåglarna för att äta själva; och att de mycket mer frekventa utflykterna närmare kolonin görs främst för att kunna mata ungen med byten som hittas där. Det antas att fler längre utflykter behöver göras under år med mindre bra byte nära häckningsområdet och att ökade födosök längre bort från kolonin leder till mindre lyckade häckningar (Steen *et al.* 2007). I en studie av födosöksstrategier hos alkekungar i fem olika häckningsområden med olika förutsättningar fann Welcker *et al.* (2009b) att alla använde sig av den bimodala födosöksstrategin, alltså att enstaka längre utflykter för att äta var kombinerade med flera kortare utflykter. Men längden och antalet av de olika utflykterna och framförallt den totala tiden för födosök varje dag varierade (Welcker *et al.* 2009b).

Welcker *et al.* (2009b) tolkar den bimodala födosöksstrategin som en kompromiss mellan att vilja mata ungen så mycket och ofta den behöver, och samtidigt själv äta tillräckligt för att höja sannolikheten att överleva och kunna reproducera sig igen. Valet att sluta med korta utflykter och göra en lång utflykt verkar hänga ihop med att föräldrarnas egen kroppsmassa hamnar under en viss tröskelvikt, så att de behöver flyga och fylla på sina egna matreserver. Till en viss del har alkekungarna alltså möjlighet att anpassa sina ansträngningar att ta hand om ungen efter förutsättningarna som råder (Harding *et al.* 2009b).

Welcker *et al.* (2009b) visade i sin studie att alkekungar på östra Grönland är i genomsnitt på långa matsökningsutflykter i 10 timmar, alkekungar på västkusten av Svalbard dock mycket längre, beroende på läge mellan 12 (Hornsund), 14 (Isfjorden) och 17 timmar (Kongsfjorden). Fåglarna som inte var borta lika länge brukade också göra fler korta födosöksutflykter än fåglarna som var borta längre. Detta korrelerar med att fåglarna som är borta längre och oftare på långdistansutflykter häckar i områden där havet omkring är mer påverkat av varmare vatten, vilket är fallet på västra Svalbard. Dessutom visade Welcker *et al.* (2009b) att alkekungar i häckningsområden med högre ytemperatur använde mer tid för födosök än alkekungarna i områden med kallare vatten. Dessa la istället mer tid på att vara i kolonierna. Ungarna i området kring östra Grönland fick till exempel 25 % mer mat av föräldrarna än ungarna vid Kongsfjorden/Svalbard. Den bimodala födosöksstrategin påvisades även hos alkekungarna i östra Grönland där födosökmöjligheten är bra direkt vid häckningsområdet, vilket kan förklaras av att fåglar där kanske inte flyger långt bort från kolonierna under de långa turerna utan stannar längre på havet för egen födosök, för att spara den extraenergi det kostar för dem att flyga med full mage (Welcker *et al.* 2009b). De korta utflykterna varade omkring två timmar i alla kolonier. Detta förklaras med matsmältningstiden som hos alkor är omkring 1-2 timmar. Det är ännu inte testat om alkekungaföräldrarna kan koordinera födosökstiden med varandra (Welcker *et al.* 2009b).

### **Skillnader mellan hanar och honor**

Även om alkekungarna bara har en liten storleks-dimorfism, då hanarna är minimalt större, så verkar det i alla fall finnas skillnader i föräldrarnas matvanor (Harding *et al.* 2008). Båda föräldrarna hjälper till med kläckningen och matningen av ungen (Wojczulanis *et al.* 2006). Hanarna levererar dock mycket oftare mat till ungarna under den senare delen av uppfödningstiden än honan och spenderar också mycket längre tid hos ungarna (Harding *et al.*

2008). Honorna tar oftare möjligheten att äta i områden längre bort från ungarna som kan vara produktivare (Harding *et al.* 2008). Wojczulanis *et al.* (2006) fann däremot att honorna levererar mer mat till ungarna per gång, åtminstone under mittersta delen av uppfödningstiden i sydvästra Svalbard. I deras studie levererade honorna 60 kJ i form av mat per dag till ungen och hanen trots det högre antalet matningar bara 44 kJ per dag. När ungarna blir flygfärdiga tar honan inte alls hand om ungen längre utan det är hanen som eskorterar ungen till havet och stannar tillsammans med den i ytterligare fyra veckor tills ungen klarar sig helt själv (Harding *et al.* 2004, Strøm H. 2006).

### **Flyg-/dykförmåga**

Alkekungarna spenderar den största delen av sitt liv på vattnet, flygande i luften eller på födosök i vattnet. Bara när de ska få ungar och ta hand om dessa, flyger de i land till boet och viloplatserna i närheten. Alkekungarna är sociala djur och flyger ofta i grupper från 5-30 individer när de beger sig ut på havet på födosök (Claude 1996). De kan dyka ner till 35 meter i havet för att få tag på de små kräftdjuren (Harding *et al.* 2008).

Eftersom alkekungar behöver både kunna flyga och dyka för att kunna nå sitt byte är deras vingar konstruerade som en kompromiss mellan möjligheten att dyka och flyga bra. Jämfört med fåglar av liknande storlek har de mindre vingar. På det sättet kan de röra sig relativt smidigt i vattnet men har högre energikostnader jämfört med andra fåglar när de flyger. Den låga vingytan leder till en extremt stor så kallad ”wing-loading” (kvoten mellan kroppsmassan och vingyta) som innebär stora energikostnader för att flyga till födosöksområden som är längre bort från häckningsplatsen. (Gabrielsen *et al.* 1991)

Harding *et al.* (2009a) fann i sin studie att alkekungarna dyker omkring 240 gånger per dag under i medeltal 52 sekunder per gång. I snitt dök de ner till omkring 10 meter. Största dykdjup och dyklängd hos de fyra fåglarna som studerades låg på 27 meter respektive 90 sekunder. Eftersom alkekungarna av Harding *et al.* (2009a) beräknades behöva fånga 59 800 hoppkräftor varje dag, så betyder det att de måste fånga 6 stycken per sekund som de är under vatten. Hur djupt alkekungarna dyker i de olika områdena bör bero på var deras främsta byte *Calanus* finns, som i sin tur hänger ihop med var fytoplankton finns.

### **Predatorer**

Vittruten (*Larus hyperboreus*) är en viktig predator på alkekungarna, både på äggen och på fåglarna. Den har anpassat sin livscykel så att de egna ungarna ska matas mest när alkekungarnas ungar börja bli flygfärdiga i augusti och därmed blir ett lätt byte. Under år då det inte finns så mycket fisk tillgänglig, alltså vanligtvis under år med mindre inflöde av varmt vatten, utökar vittruten sin jakt på alkekungar. (Stempniewicz *et al.* 2007)

Andra djur som kan livnära sig till stora delar på alkekungarna under sommaren är kustlabben (*Stercorarius parasiticus*) och fjällräven (*Alopex lagopus*) (Norderhaug 1970). Många fjällrävar har sitt bo i direkt närhet till alkekungkolonier och har också speciell nytta av detta när de unga alkekungarna blir flygfärdiga inom bara två till tre dagar i augusti och då är ett lätt byte, så att rävarna kan samla på sig ett förråd (Norderhaug 1970, Strøm H. 2006).

Om havsisen smälter tidigare under våren på grund av temperaturökningar är isbjörnen tvungen att hitta mat på land istället, då den sällan kan jaga framgångsrikt i öppet vatten. Detta har redan visats öka predation av isbjörnar på gässägg på Grönland under år med tidigare issmältning (Smith *et al.* 2010). Detta skulle eventuellt också kunna hända med alkekungarnas ägg i Barents hav om isen fortsätter att smälta tidigare. Dessa ägg brukar dock vara välgömda i klippsprickor, vilket minskar möjligheten för isbjörnar att komma åt dem.



## **Calanus- arterna**

Den arktiska marina biotopens sammansättning beror framförallt på de fysiska förutsättningar som är väldigt föränderliga i Arktis. Under våren, då solen har kommit tillbaka, kan inte så mycket ljus nå vattnet på grund av havsisen och snön; fytoplanktonblomningen följer iskanten när isen smälter (Falk-Petersen *et al.* 2007) vilket leder till väldigt produktiva områden just där. Eftersom solen skiner under hela dygnet under sommaren i Arktis kan fotosyntesen pågå konstant. En av de viktigaste delarna av den marina näringskedjan är ackumuleringen av fett högre upp i kedjan: fytoplankton innehåller ungefär 10-20% fett av torrvikten vilket ackumuleras till 50-70% fett av torrvikten i de fytoplanktonätande djurplanktonen *Calanus*. Förmågan hos *Calanus* att ackumulera så mycket fett är grunden till mycket av produktionen i Arktis. *Calanus* bildar födobasen för många sjöfåglar och planktonätande fiskar. Denna fettackumulering är anledningen till att så många fiskar och marina däggdjur kan leva i arktiska vatten. *Calanus* är alltså essentiell för biodiversiteten i Arktis då en stor del av den arktiska marina näringskedjan baseras på att det finns stora förekomster av *Calanus* (Falk-Petersen *et al.* 2007). *Calanus*-arterna är alltså nyckelarter i de arktiska marina ekosystemen (Falk-Petersen *et al.* 2007, Weydmann & Kwasniewski 2008).

Djurplankton, främst *Calanus* och krill, utgör med mer än 3000kg C/km<sup>2</sup> en väldig stor del av biomassan i Barents hav (Sakshaug *et al.*, 1994). Djurplanktonen i Barents hav domineras av tre olika *Calanus* arter (Loeng & Drinkwater 2007): *Calanus finmarchicus*, *C. hyperboreus* och *C. glacialis* (Loeng *et al.* 2005). De olika arterna är associerade med olika varma vatten i Barents hav som blir separerade av olika fronter (Loeng & Drinkwater 2007, Falk-Petersen *et al.* 2007). *C. finmarchicus* dominerar i de varmare atlantiska vattnen söderut mot Norska havet, *C. hyperboreus* existerar främst i djupa polarvatten västerut mot Grönlands hav men också norrut mot Norra ishavet där den finns tillsammans med *C. glacialis*. *C. glacialis* lever nästan uteslutande i arktiska vatten som bland annat i norra delen av Barents hav omkring Svalbard (Loeng *et al.* 2005, Weydmann & Kwasniewski 2008). Förändringar i *Calanus*-förekomsten reflekterar således förändringarna i temperatur och strömmar i det marina ekosystemet (Beaugrand *et al.* 2002). Norra ishavet har den största variationen i klimatet och har därmed de minst förutsägbara mängderna mat för dessa växtplanktonätande organismer (Falk-Petersen *et al.* 2007). För övervintring sparar *Calanus*-arter stora energi-reserver i form av lipider, för att under hösten sjunka till stora djup och överleva den arktiska mörkerperioden där nere på sina reserver i en diapaus (Petersen & Falk 2001, Falk-Petersen *et al.* 2007). *Calanus finmarchicus* övervintrar främst i Norska havet, *C. glacialis* i Barents hav och *C. hyperboreus* övervintrar i Norra ishavet och i Grönlands hav (Falk-Petersen *et al.* 2007). Enligt Beaugrand *et al.* (2002) har det redan skett en förflyttning av *Calanus*-arterna som är anpassade till varmare vatten om 10° längre norrut. Samtidigt har det skett en kvantitativ minskning av arterna anpassade till kallt vatten istället. Detta ses i anknytning till både ökning av lufttemperaturen på norra halvklotet och också till ökningen av oscillationer i Nordatlanten (Beaugrand *et al.* 2002).

### **Calanus livscyklar**

Att de tre olika *Calanus*-arterna är anpassade till olika vatten har att göra med deras olika livscykellängder och kroppsstorleken (Scott *et al.* 2000). *C. finmarchicus*, den minsta av arterna, har en livscykel över bara ett år; den övervintrar alltså högst en gång och reproducerar senast under början av nästa vår. Den är anpassad till ett habitat med en säker vårblomning varje år (Falk-Petersen *et al.* 2007). *C. glacialis* har en ett- till treårig livscykel beroende på om förutsättningarna är bra nog för att reproducera direkt under det första året

eller inte. På det sättet kan de alltså också överleva om vårblomningen inträder lite senare än vanligt eller inte är lika stor som den brukar (Falk-Petersen *et al.* 2007, Scott *et al.* 2000). *C. hyperboreus*, den art som blir störst, kan övervintra flera gånger och kan bli åtminstone 1-4 år gammal, antagligen även äldre. Därmed är den väl anpassad till kalla arktiska vattnen med korta sommarsäsonger då den inte behöver reproducera under första året och kan lagra nog med fettreserver för att överleva en lång vintersäsong (Scott *et al.* 2000). *Calanus*-arterna genomgår olika stadier som brukar kallas för stadiet I-V innan de utvecklas till honor som producerar ägg. Stadiet V och honorna är de fettrikaste stadierna i deras livscykel (Wold 2007).

Produktionen av djurplankton börjar i sydvästra delen av Barents hav i april och maj, i centrala och östra delen i juni/juli och i nordöstra delen först i augusti eller september. Exakt när detta sker beror på tidpunkten för produktion av fytoplankton, eftersom dessa äts av *Calanus*. Fytoplanktonblomningen är beroende av ljus och därmed av försvinnandet av havsisen (Loeng & Drinkwater 2007). *Calanus* livnär sig på fytoplankton. Eftersom det inte finns något ljus i havet i Arktis under vintern, både på grund av att solen inte skiner överlag i en period men också för att denna period blir förlängd för att is och snö begränsar mängden ljus som kan nå vattnet, finns det inte heller någon större primärproduktion. Därför måste *Calanus* under sommarsäsongen, då det finns en stor primärproduktion, äta en hel del för att både överleva vintersäsongen och gärna ha en del energi kvar för följande reproduktion under våren. Lipiderna de ackumulerar lagras de i oljesäckar (Scott *et al.* 2000, Steen *et al.* 2007). Scott *et al.* (2000) mätte den kvantitativa andelen av individer av de tre olika *Calanus*-arterna i augusti och september i Kongsfjorden som ligger på västsidan av Svalbard. Enligt denna studie fanns det 190-205 individer per m<sup>3</sup> av *C. finmarchicus*, omkring 20-25 individer per m<sup>3</sup> av *C. glacialis* och bara 5-12 individer per m<sup>3</sup> av *C. hyperboreus*. Av alla tre arter fanns det flest individer under slutet av försökstiden. Beroende på stadiet och kön varierar fettmängden mellan individerna. I undersökningen från Scott *et al.* (2000) hade *C. finmarchicus* omkring 0,02-0,04 mg fett per individ, *C. glacialis* omkring 0,04-0,5 mg per individ och *C. hyperboreus* 0,24-1 mg. Förutom de kvantitativa skillnaderna skiljer sig även den procentuella andelen av fetter mellan arterna då *C. finmarchicus* har en lägre andel fett än de andra två arterna. *C. finmarchicus* hade i studien 31-53 % fett av torr mängden, *C. glacialis* 56-70 % och *C. hyperboreus* 54-62 %. Även om det alltså fanns betydligt fler individer av den minsta arten, skiljer sig den totala biomassan och fettmängden inte åt lika mycket: Av *C. finmarchicus* fanns det i studien från Scott *et al.* (2000) ungefär 71 mg/m<sup>3</sup> med 5,9 mg fett/m<sup>3</sup>. För *C. glacialis* beräknades det 40 mg/m<sup>3</sup> med även 6,0 mg fett/m<sup>3</sup> och för *C. hyperboreus* beräknades det 32 mg/m<sup>3</sup> av vilka 4,8 mg/m<sup>3</sup> bestod av fett. Adulta former av *C. glacialis* och *C. hyperboreus* innehåller 10 respektive 25 gånger mer fett än *C. finmarchicus* (Falk-Petersen *et al.* 2007, Steen *et al.* 2007). Så även om det finns väldigt många *C. finmarchicus* i vattnet verkar det inte vara värt energiutgiften för alkekungarna att fånga dem på grund av deras låga energihalt (Petersen & Falk 2001). Även i andra studier kan man se att alkekungarna föredrar *C. glacialis* som är mycket mer energieffektiv att fånga än *C. finmarchicus* (Wojczulanis *et al.* 2006). Enligt beräkningar av Karnovsky *et al.* (2003) skulle det ta tre gånger så lång tid för alkekungen att leta mat i atlantiska jämfört med arktiska vatten på grund av en annan fördelning av *Calanus*-arterna där.

## Fysiska faktorer

Temperatur och salthalt i olika delar av de arktiska vattnen ändras ofta. Förändringarna i den delen av Arktis som ligger norr om Europa beror på inflödet av varmare atlantisk vatten, värmeutbyte med luften, nederbörd, mängden sötvatteninflöde och isbildning samt -smältning

(Loeng *et al.* 2005). Varmare perioder i arktiska vatten är associerade med starkare nordatlantiska klimatsvängningar (North Atlantic Oscillation= NAO) (Falk-Petersen *et al.* 2007). NAO verkar bli starkare från år till år. Hur NAOs inflytande på eventuella riktningsändringar av de kalla arktiska strömmar som Sørkappströmmen kommer att vara, vet man inte ännu (Karnovsky *et al.* 2003). Med ökande NAO-index förkortas perioden då havet är istäckt. Denna har stadigt minskat sedan år 1860, så att exempelvis istäcket i april har minskat med 33 % . Speciellt under 1990-talet observerades en ökning av temperaturen i havet på grund av ett starkare inflöde av atlantiska vatten i perioder med hög NAO-index. Om denna trend fortsätter kommer stora delar av Arktis att bli isfria under vår och sommar och därmed få nya primärproducenter som borde vara fördelaktigt för *C. finmarchicus* och samtidigt en nackdel för de två större arterna. Detta skulle ha inflytande på alkekungen (Falk-Petersen *et al.* 2007).

Under första hälften av 1900-talet blev klimatet kring Island varmare och samtidigt minskade populationen av alkekungarna på Island drastiskt. Sambandet kan ha legat i att temperaturökningen antagligen gynnade *C. finmarchicus* före *C. hyperboreus*, vilket hade katastrofalt inflytande på alkekungarna kring Island eftersom de är specialiserade på att äta större zooplankton. En förändring som leder till fler små zooplankton gynnar istället sillbestånden och därmed alla marina djur som livnär sig på denna fisk, som till exempel vikvalen (*Balaenoptera acutorostrata*) eller också lunnefågeln (*Fratercula arctica*) som hör till samma familj som alkekungarna. (Falk-Petersen *et al.* 2007)

Barents hav är ett ganska grunt hav med ett genomsnittsdjup på 230m, jämfört med Norska havet som på många ställen är djupare än 3000m (Barrett *et al.* 2002). De fysiska förhållandena i Barents hav påverkas av både arktiska vatten från norr och strömmarna från Atlanten söderifrån. Vattnet som kommer från Arktis är kallt och har låga salthalter, vattnet söderifrån däremot är varmare med högre salthalter. På grund av olika temperaturer och salthalter i vattnet bildas olika skikt. I genomsnitt kan man säga att produktionen i det varma atlantiska vattnet i Barents hav är högre än det i det istäckta kalla vattnet. Om temperaturen, och därmed primär- och sekundärproduktionen, ökar, så ökar också fiskproduktionen i området. Spekulationer om en ökande produktion av djurplankton på grund av större inströmning av varmare atlantisk vatten har framförts, men snarare motsatsen har noterats i Barents hav, nämligen att mängden djurplankton sjunker när inflytandet av varmare vatten ökar (Loeng & Drinkwater 2007).

### **Strömmar i Barents hav**

Nordatlantiska strömmen, som är den nordostliga fortsättningen av Golfströmmen, strömmar norrut längs den norska västkusten och delar sig norr om Lofoten i två huvudgrenar. En av grenarna fortsätter norrut längs Svalbards västkust och hamnar som varmare vatten under de arktiska vatten norr om ön som fortsätter mot polen (Falk-Petersen 2007). Sørkappströmmen transporterar kallt vatten med låg salthalt norrifrån från Norra ishavet till västra Svalbard istället (Stempniewicz *et al.* 2007). Båda dessa strömmar transporterar även en hel del *Calanus* med sig och är därmed grundläggande för fördelningen och förekomsten av *Calanus* som finns omkring Svalbard (Falk-Petersen 2007). Om strömriktningarna och havstemperaturen ändrar sig kommer det alltså att bli en omfördelning av zooplanktonen som påverkar alkekungarnas mattillgång (Harding *et al.* 2009a). I samband med klimatförändringen kan dessutom termohalincirkulationen (vattencirkulationen djupt i havet), i alla fall i Nordatlanten, minska och därmed ha inflytande på inflödet av atlantiska strömmar i nordligare vatten. Det skulle också ha inflytande på transporten av djurplankton från Norska havet till Barents hav och dessutom ändra fronterna i havet (Loeng & Drinkwater 2007).

Dessa fronter är barriärer för många marina organismer och är väldigt viktiga matsökningsområden för sjöfåglar och andra djur på högre trofinivåer.

## Effekter av klimatförändringar på alkekungen

Som är allmänt bekant pågår det en klimatförändring på jorden just nu. Temperaturökningen i Arktis är dubbelt så hög som den genomsnittliga temperaturökningen på jorden under de senaste hundra åren. Samtidigt får man komma ihåg att temperaturen normalt är extremt variabel från år till år i Arktis (IPCC 2007).

Eftersom alkekungarna lägger sitt ägg i klippsprickor är de beroende av att snön har smält innan de kan börja häcka (Børge *et al.* 2009). I en studie av Børge *et al.* (2009) visade det sig att lufttemperaturen på Svalbard hade ökat med nästan 1 °C per årtionde från 1963 till 2008. Under perioden 1997 till 2008 hade temperaturen till och med stigit med nästan 0,5 °C per år. Tillsammans med temperaturökningen hade mängden havsis minskat under våren och havsyte-temperaturen stigit. Dessutom ökade NAO under samma period. Kläckningen hade förskjutits i genomsnitt 4,5 dagar framåt under studietiden vilket förklarades främst av temperaturökningen. Tyvärr vet man ännu inte hur bra sjöfåglarnas val av tid för häckning är anpassad till förekomsten av bytesdjuren. Man kan därför inte heller veta om en tidsförskjutning av häckningstiden även hänger ihop med förekomsten av bytesdjur i havet (Børge *et al.* 2009). Inte bara tidpunkten för planktonblomningen utan överlag förekomsten och mängden av dessa lär förändras med klimatförändringen, vilket gör det väldigt komplext att förutspå vad som kommer att hända med alkekungarna på Svalbard.

Alkekungarna på Svalbard livnär sig främst på den större *Calanus*-arten *C. glacialis* som främst är associerad till de kalla arktiska vatten där och utgör 87 % av biomassan av zooplankton, till skillnad från varmare atlantiska vatten som också finns omkring Svalbard, där den bara utgör 26 % av zooplankton-biomassan (Jakubas *et al.* 2007, Karnovsky *et al.* 2003). Enligt framtidsbedömningen av klimatförändringen kommer inflytandet av varmare atlantiska vatten omkring Svalbard fortsätta att öka och därmed blir det också alltmer små och mindre fettrika zooplankton associerade med varmare vatten kring Svalbard. Om inflödet av varmare atlantiskt vatten vid häckningsområdena för alkekungarna på Svalbard ökar, borde det således ha negativa effekter på fåglarna: det skulle medföra högre energikostnader för att kunna mata ungarna tillräckligt och kanske även misslyckanden i fortplantningen (Jakubas *et al.* 2007). Jakubas *et al.* fann i sin studie (2007) att alkekungarna inte matar sina ungar lika mycket och lika energirik mat under år med större inflytande av varmare atlantiska vatten kring Svalbard men att det jämnade ut sig i alla fall i en del av häckningsperioden då föräldrarna oftare lämnade mat till ungarna under varmare år istället för mer och energirikare mat mer sällan som under kallare år. Under den sena häckningsperioden fick ungarna dock mindre mat under år med mer inflytande av varmare atlantiskt vatten än under år med mindre inflytande av atlantiskt vatten. Om ungarna får mindre mat blir de flygfärdiga med mindre fettreserver, vilket borde minska deras chans att överleva (Jakubas *et al.* 2007). Dock växer de ändå till en del efter de har lämnat boet, så om det finns tillräckligt med mat då, kanske det inte har några större nackdelar för dem. En studie av Welcker *et al.* (2009a) har visat att de alkekungar som inte kommer tillbaka till häckningsområdet året efteråt i genomsnitt var 5 % lättare året innan. Även Harding *et al.* (2009b) visade i sin studie att alkekungarna kan anpassa sig till en viss del till sämre förutsättningar genom att lägga mer energi på födosök till ungen. Men när en viss tröskelnivå är nådd letar de också mera mat till sig själva, så att ungen inte når samma vikt innan den blir flygfärdig. Än så länge vet man inte hur mycket inflytandet

av varmare atlantiska vatten kan öka utan att det ger en betydande negativ effekt på överlevnad och reproduktion av alkekungarna (Jakubas *et al.* 2007).

## Effekter på annan flora och fauna

Alkekungen är en betydande konsument av marina zooplankton i Svalbardregionen (Gabrielsen *et al.* 1991). Eftersom alkekungarna äter zooplankton från havet men häckar på land utgör de väldigt viktiga leverantörer av energi från hav till land, speciellt eftersom det inte finns så mycket näring annars på land i Arktis. Näringen når den terrestra miljön framförallt via deras guano (exkrement) som är väldigt näringsrik (Strøm H. 2006, Stempniewicz *et al.* 2007). Det finns exempelvis uppskattningar om att 50 000 häckande par bidrar med ungefär 100 ton av exkrement till land under häckningsperioden (Strøm H. 2006). Om det finns ungefär 1,3 miljoner häckande par i Barents hav så transporterar de ungefär 2600 ton energirikt exkrement in till land, det mesta av det på Svalbard. De är därmed en viktig länk mellan det marina och det terrestra ekosystemet (Gabrielsen & Mehlum 1989). Under stora sjöfågelkolonierna syns det på marken att det finns mycket mer näring eftersom det växer betydligt mer gräs, mossor m.m. som gör att området under fågelkolonierna är mycket färggladare av floran än den arktiska marken annars är (Egevang *et al.* 2003).

När alkekungarna blir missgynnade på grund av mer inverkan från varmare atlantiskt vatten och därmed mindre energirik mat, så missgynnas också andra delar av ekosystemet: Om alkekungarna blir färre på Svalbard så finns det inte heller lika mycket energi som transporteras i land. Även om fiskätande sjöfåglar som grisslor (*Lomvi* sp.) skulle gynnas av varmare vatten och en därmed förknippad ökning av fisktillgång i närheten, så har de ändå inte ett lika stort inflytande på näringstransporten från hav till land. Detta beror på att de brukar häcka närmare havet än alkekungarna, som oftast häckar flera hundra meter eller mer inåt landet (Stempniewicz *et al.* 2007, Norderhaug M 1970). Detta har som följd att näringen som transporteras av grisslorna från hav till land till stor del blir utsköljt i havet igen innan det kan tas upp av några växter. Dessutom utökar grisslorna snarare tätheten mellan fågelbon när populationen ökar; alkekungarna utökar istället sina kolonier till ytan när populationen ökar, vilket gynnar större delar av landområdet (Stempniewicz *et al.* 2007). Om det finns en minskning i antalet häckande alkekungar skulle detta alltså antagligen leda till en förändring i ekosystemet: Mindre näringstillgång leder till att färre växter kan växa, så att vegetationen inte kan hålla lika mycket vatten, vilket missgynnar insekterna (Norderhaug M 1970). Dessutom missgynnas växtätarna på Svalbard så som olika gäss och svalbardrener (*Rangifer tarandus platyrhynchus*) som skulle få mindre tillgång på mat (Stempniewicz *et al.* 2007). Dessutom skulle då fjällrävarna, som har specialiserat sig på att fånga alkekungar för att mata sina egna ungar, missgynnas av mindre antal alkekungar (Norderhaug M 1970).

### Alkekungar återspeglar det marina ekosystemet

Eftersom alkekungarna livnär sig nästan uteslutande på djurplankton från havet återspeglar fåglarna förekomsten och antalet av dessa plankton (Harding *et al.* 2008). I havet dominerar ofta bottom-up kontrollen, alltså att artsammansättningen och artrikedomen styrs av tillgänglig föda. Havets förutsättningar har alltså inflytande på den primära och sekundära produktionen där, som i sin tur har inflytande på djuren på de högre trofnivåerna som livnär sig på dessa, som i detta fall alkekungarna (Harding *et al.* 2008). Eftersom det finns en väldigt stark koppling mellan hydrografiska förutsättningar och förekomsten av zooplankton är det en bra möjlighet att studera fåglarna för att observera förändringar i Norra ishavet (Harding *et al.* 2008, Karnovsky *et al.* 2003). Förutsättningar i havet som temperaturen och strömriktning och -styrka ändrar sig relativt starkt just nu. Därför finns ett ökat intresse för havsfåglar som

indikatorer för marina förändringar. Det är mycket lättare att observera förändringar hos fåglar och deras matvanor än förändringar i förekomsten av små djur som lever i det arktiska havet. Här måste man även ta hänsyn till att variationen i fåglarnas bytesdjur inte bara har att göra med bytesförekomsten utan också kan bero på fåglarnas ålder och kön. Att studera vilken matsammansättning sjöfåglar matar sina ungar med är enkelt hos alkekungarna eftersom maten kan tas ur föräldrarnas svalgficka utan att fågeln skadas. De hundratals planktonen därifrån kan bli art- och ålderbestämda (stadiet) genom att storleken mäts. Svårare är det att undersöka vad de vuxna fåglarna äter själva, här undersöks själva maginnehållet. En annan möjlighet för att kunna få information om vad alkekungarna livnär sig på primärt är att mäta isotophalterna i blodet på fåglarna (Harding *et al.* 2008). Om NAO ökar mer kommer alkekungarna omkring Svalbard antagligen att tvingas att fånga sitt byte i suboptimala födosöksområden där de främst skulle hitta *C. finmarchicus*. Detta skulle kunna leda till att de blir oförmögna att framgångsrikt föda upp sina ungar (Karnovsky *et al.* 2003).

## Diskussion

Som Welcker *et al.* (2009.2) visade i sin studie så behöver alkekungar i områden med varmare vatten lägga mer tid på födosök än fåglarna i omgivning med kallare vatten. Om inflytandet av det varmare atlantiska vattnet kommer att öka på grund av klimatförändringen och havsströmändringar som leder mer arktiskt vatten till Svalbards västkust, borde det leda till problem för alkekungarna där. Både flygning och dykning innebär höga energiutgifter för alkekungen (Gabrielsen *et al.* 1991) så att det borde innebära stora problem om mindre mängd eller energifattigare mat skulle vara tillgänglig. I det första fallet skulle fåglarna behöva flyga längre sträckor bort från häckningsområdet och i det andra fallet använda mer energi och tid på att dyka och fånga fler, mindre energirika *Calanus finmarchicus*. Men speciellt med tanke på att Harding *et al.* (2009) beräknat att alkekungarna på Grönland, då det fanns god mattillgång också under studieperioden, redan behövde fånga 6 *Calanus*-individer per sekund under 240 dykningar per dag om de framgångsrikt ville både försörja sig själv och ungen, känns det tveksamt om alkekungarna kan utvidga tiden och energin de lägger på födosök så mycket mer.

Många studier görs på alkekungarna bland annat för att få veta mera om det marina ekosystemet i närheten och artsammansättningen där. Informationen om det marina ekosystemet som fås genom att se på alkekungarnas byte borde vara begränsad till den övre delen av vattenmassan: då deras dykförmåga ligger på omkring 35 meter kan deras byte inte säga mycket om artsammansättningen längre ner i havet (Petersen & Falk 2001).

Alkekungarnas fitness hänger inte bara ihop med mängden energirik mat som finns i närheten utan också med en rad andra faktorer som gör det svårt och komplext att förutspå exakt vad som kommer att hända när havet blir varmare. Exempelvis gynnar varmare år, som missgynnar alkekungar, fiskproduktionen och därmed fiskätande vittrutar så att de å ena sidan kan förökas bättre men inte behöver fånga lika många alkekungungar, så att predationen på alkekungar borde ändras.

Hanar och honor har lite olika födosöksstrategier. Innebär det att de reagerar olika på klimat- och därmed bytesförändringar? Är det en lösning för alkekungar i områden som Svalbard där förutsättningar försämrar sig att börja häcka i andra områden istället? Eller är det redan för hög konkurrens om boplatser där? Kan de mata sina ungar några dagar längre istället under varmare år då isen smälter tidigare för att jämna ut för att inte kunna mata de lika mycket varje dag?

Sammanfattande kan det konstateras att alkekungarna missgynnas av större inflytande av varmare vatten omkring Svalbard. För att kunna veta mer exakt hur konsekvenserna kommer att se ut för alkekungarna i fall inflytandet ökar ytterligare behövs ytterligare studier.

## Tack

Ett väldigt stort tack till Kim Karlsson Moritz och Erica Holmqvist och också till Camilla Zetterlund och Elin Willborg för både bra återkoppling och hjälp med den svenska grammatiken och stavningen. Dessutom vill jag tacka Sigrid Esbjörnsson liksom min handledare Anna Brunberg för både värdefulla kommentarer och framförallt för den tidskrävande kontrollen av språket. Tack också till Øystein Varpe för alla fina bilder på alkekungar på Svalbard.

## Referenser

- Barrett RT, Anker-Nilssen T, Gabrielsen GW, Chapdelaine G. 2002. Food consumption by seabirds in Norwegian waters. *ICES Journal of Marine Science* **59**:43-57
- Beaugrand G, Reid PC, Ibañez F, Lindley JA, Edwards M. 2002. Reorganization of North Atlantic marine copepod diversity and climate. *Science* **296**:1692–1694.
- Børge M, Stempniewicz L, Jakubas D, Angelier F, Chastel O, Dinessen F, Gabrielsen G, Hanssen F, Karnovsky NJ, Rønning, B, Welcker J, Wojczulanis-Jakubas K, Bech C. 2009. Climate change and phenological responses of two seabird species breeding in the high-Arctic. *Mar Ecol Prog Ser* **393**: 235–246.
- Claude RJ. 1996. At-sea distribution of seabirds and marine mammals around Svalbard summer 1991. *Polar Biology* **16**:423-429
- Egevang C, Boertmann D, Mosbech A, Tamstorg MP. 2003. Estimating colony area and population size of little auks *Alle alle* at Northumberland Island using aerial images. *Polar Biology* **26**: 8-13
- Ellingsen IH, Padmini D, Slagstad D, Loeng H. 2008. Impact of climatic change on the biological production in the Barents Sea. *Climatic change* **87**:155-75.
- Evans PGH. 1979. Ecology and behaviour of the little auk *Alle alle* in west Greenland. *The ibis* **123**: 1-17
- Falk-Petersen S, Pavlov V, Timfeev S, Sargent JR. 2007. Climate variability and possible effects on arctic food chains: The role of Calanus. I: Arctic Alpine Ecosystems and People in a Changing Environment, ss. 147-166. Springer Berlin Heidelberg.
- Gabrielsen GW & Mehlum F. 1989. Thermoregulation and energetics of Arctic seabirds. I: C. Bech and R. Reinertsen (red). *Physiology of cold adaptation in birds*, ss.137-145. Plenum Press, New York.
- Gabrielsen GW, Taylor JRE, Konarzewski M, Mehlum F. (1991) Field and laboratory metabolism and thermoregulation in Dovekies (*Alle alle*). *The Auk* **108**, 71–78.
- Gabrielsen GW. 2007 . Levels and effects of persistent organic pollutants in arctic animals. I: Arctic Alpine Ecosystems and People in a Changing Environment, ss. 377-412. Springer – förlag Berlin Heidelberg.
- Harding AMA, Van Pelt TI, Lifjeld JT, Mehlum F. 2004. Sex differences in Little Auk *Alle alle* parental care: transition from biparental to paternal-only care. *Ibis* **146**:642-651
- Harding AMA, Hobson KA, Walkusz W, Dmoch K, Karnovsky NJ, Van Pelt TI, Lifjeld JT. 2008. Can stable isotope ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) measurements of little auk (*Alle alle*) adults and chicks be used to track changes in high-Arctic marine foodwebs? *Polar Biol* **31**: 725-733.
- Harding *et al.* 2009a: Harding AMA, Egevang C, Walkusz W, Merkel F, Blanc S, Grémillet D. 2009. Estimating prey capture rates of a planktivorous seabird, the little auk (*Alle alle*), using diet, diving behaviour, and energy consumption. *Polar Biol* **32**:785-796.
- Harding *et al.* 2009b: Harding AMA, Kitaysky AS, Hall ME, Talbot SL, Hamer KC, Grémillet D. 2009. Flexibility in the parental effort of an Arctic-breeding seabird. *Functional ecology* **23**: 348- 3.
- IPCC (2007). Climate change 2007. Working group I: The physical science basis. Summary for policy makers. Cambridge University Press, Cambridge
- IUCN 2010. Red list of threatend species. WWW-dokument: <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/144278/0> Hämtad: 2010-05-03
- Jakubas D, Wojczulanis-Jakubas K, Walkusz W. 2007. Response of dovekie to changes in food availability. *Waterbirds* **30**:421–428
- Kampp K, Falk K, Petersen CE. 2000. Breeding density and poulation of little auks (*Alle alle*) in a Northwest Greenland colony. *Polar Biol* **23**:517-521



- Karnovsky NJ, Kwaśniewski S, Węśławski JM, Walkusz W, Beszczyńska-Möller A. 2003. Foraging behaviour of little auks in a heterogeneous environment. *Mar Ecol Prog Ser* **253**:289–303
- Loeng H, Brander K, Carmack E, Denisenko S, Drinkwater K, Hansen B, Kovacs K, Livingston P, McLaughlin F, Sakshaug E. 2005. Arctic Climate Impact Assessment Chapter 9 Marine systems: 451–538.
- Loeng H & Drinkwater K 2007. An overview of the ecosystems of the Barents and Norwegian Seas and their response to climate variability. *Deep-Sea Research II* **54**: 2478–2500
- Lønne OJ & Gabrielsen GW. 1992. Summer diet of seabirds feeding in sea-ice-covered waters near Svalbard. *Polar Biology* **12**:685-692
- Norderhaug M. 1970. The role of the Little Auk, *Plautus alle*, in arctic ecosystems. I: Antarctic ecology vol. 1, ss. 558-560. Acad. Press, New York.
- Petersen CE & Falk K. 2001. Chick diet of dovekies *Alle alle* in Northwest Greenland. *Polar Biol* **24**: 53-58.
- Rüppell G. 1969. Beiträge zum Verhalten des Krabbentauchers (*Plautus alle alle*). *Journal of Ornithology* **110**: 161-169.
- Sakshaug E, Bjørge A, Gulliksen B, Loeng H, Mehlum F. 1994. Structure, biomass distribution, and energetics of the pelagic ecosystem in the Barents Sea: a synopsis. *Polar Biology* **14**:405–411.
- Scott CL, Kwasniewski S, Falk-Petersen S, Sargent JR. 2000. Lipids and life strategies of *Calanus finmarchicus*, *Calanus glacialis* and *Calanus hyperboreus* in late autumn, Kongsfjorden, Svalbard. *Polar Biology* **23**:510–516.
- Smith PA, Elliott KH, Gaston AJ, Gilchrist HG. 2010. Has early ice clearance increased predation on breeding birds by polar bears? *Polar Biol*. DOI 10.1007/s00300-010-0791-2
- Steen H, Vogedes D, Broms F, Falk-Petersen S, Berge J. 2007. Little auks (*Alle alle*) breeding in a High Arctic fjord system: bimodal foraging strategies as a response to poor food quality? *Polar research* **26**:118-125.
- Stempniewicz L, Blachowiak-Samolyk K, Weslawski JM. 2007. Impact of climate change on zooplankton communities, seabird populations and arctic terrestrial ecosystem – A scenario. *Deep-Sea Research* **54**: 2934-2945.
- Strøm H. 2006. Little auk. I: Kovacs KM & Lydersen C (red.). *Birds and mammals of Svalbard*, ss. 170-173. Norwegian Polar Institute, Tromsø.
- Welcker *et al.* 2009a: Welcker J, Harding AMA, Kitaysky AS, Speakman JR, Gabrielsen GW. 2009. Daily energy expenditure increases in response to low nutritional stress in an Arctic-breeding seabird with no effect on mortality. *Functional ecology* **23**: 1081-1090
- Welcker *et al.* 2009b: Welcker J, Harding AMA, Karnovsky NJ, Steen H, Strøm H, Gabrielsen GW. 2009. Flexibility in the bimodal foraging strategy of a high Arctic alcid, the little auk *Alle alle*. *J. Avian Biol.* **40**: 388-399
- Weydmann A & Kwasniewski S. 2008. Distribution of *Calanus* populations in a glaciated fjord in the Arctic (Hornsund, Spitsbergen) – the interplay between biological and physical factors. *Polar Biol* **31**: 1023-1035
- Wojczulanis K, Jakubas D, Walkusz W, Wennerberg L. 2006. Differences in food delivered to chicks by males and females of little auks (*Alle alle*) on South Spitsbergen. *J Ornithol* **147**:543-548
- Wojczulanis-Jakubas K, Jakubas D, Øigarden T, Lifjeld JT. 2009. Extrapair copulations are frequent but unsuccessful in a highly colonial seabird, the little auk, *Alle alle*. *Animal behaviour* **77**: 433-438
- Wold A, Leu E, Walkusz W, Falk-Petersen F. 2007. Lipids in copepodite stages of *Calanus glacialis*. *Polar Biol* **30**: 655- 658.