UPPSALA
UNIVERSITET

Kan cykliska fluktuationer hos lämmel-populationer drivas av växtinteraktioner i enlighet med EEH-modellen?

Marie Bengtsson

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, höstterminen 2014
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Sammandrag
Lämmelpopulationers storlekar fluktuerar cykliskt med ökande styrka på desto högre latitud. EEH-modellen erbjuder en möjlig förklaring till vad som driver dessa cykler, där graden av primärproduktion i ett ekosystem avgör om cykliskt fluktuerande populationsstorlekar drivs av predatorer eller växt-herbivorinteraktioner. Sorkar är nära släkt med lämlar men finns ofta på sydligare breddgrader med mer primärproduktion. Även sorkpopulationer fluktuerar cykliskt och deras cykler drivs av predation. Lämmelpopulationer finns på nordligare breddgrader än sorkar med mindre primärproduktion. De tycks i större utsträckning istället drivas av växt-herbivorinteraktioner, vilket stämmer bra överens med EEH-modellen. Dessa skillnader mellan sorkar och lämlar beror troligen av skilda dietpreferenser, där lämlar äter mossor i större utsträckning än sorkar, som är mer känsliga för betning. Dock skiljer sig drivkrafter bakom lämmelpopulationers cykliska fluktuationer mellan olika områden, där lämlar i Fennoskandien påverkas av växt-herbivorinteraktioner medan lämlar i Kanada istället påverkas av predatorer. Detta beror på hur geografiskt nära lämlars ekosystem ligger marina ekosystem där marina rovfåglar kan börja predatera på lämlar under toppår och på så vis göra att lämmelpopulationer påverkas mer av predation. EEH-modellen är alltså en möjlig förklaring till lämmelpopulationers cykliska fluktuationer, men skillnader verkar finnas mellan olika områden och nya metoder för att göra förutsägelser kring lämlars diet och deras populationstillväxt behövs för att säkert fastställa vad som orsakar de cykliska fluktuationerna hos lämmelpopulationer.

Inledning
Lämlar (Tribus Lemmini) är nyckelarter i arktiska näringsvävar och många hotade rovdjursarter i såsom fjällräv (*Vulpes lagopus*) och fjälluggla (*Bubo scandiacus*) är beroende av så kallade lämmelår, det fenomen då de cykliska fluktuationerna hos lämmelpopulationer når sin höjdpunkt. Smågnagarpopulationer från underfamiljen Arvicolinae, såsom exempelvis sorkar och lämlar, uppvisar ofta cykliskt fluktuerande populationsstorlekar (Krebs 2011).

Liksom smågnagarpopulationer växlar ofta storleken på andra naturliga populationer med tiden, beroende av hur många individer i populationen som föds, dör, emigrerar och immigrerar. En population kan dock endast växa till en storlek som habitatets bärkraft tillåter. När storleken närmar sig denna punkt kommer därmed populationens tillväxthastighet att begränsas av mängden individer relativt de resurser som finns tillgängliga. Populationsstorleken begränsas därmed av populationens egen densitet och tillväxten avstannar vid habitatets bärkraft. Populationsstorleken behöver dock inte nödvändigtvis påverkas av något som sker i nutid. Istället kan en populations tillväxthastighet vara fördröjt påverkad av dess densitet, varvid tillväxthastigheten inte påverkas av något som sker nu utan något som hände tidigare. Till följd av detta kan cykliska fluktuationer av en populations storlek uppstå, där den växlar mellan ett värde över och under habitatets bärkraft (Royama 1992).

Nära polerna fluktuerar smågnagarpopulationer cykliskt med ökande styrka ju närmare polerna populationerna utbreder sig (Stenseth 1999). Vilka drivkrafterna bakom det fördröjda densitetberoendet är och varför det tycks öka i styrka på högre breddgrader är något som man bedrivit forskning på under många år men ännu inte funnit något enhetligt svar på (Krebs 2011). En teori är att herbivorpopulationer, som exempelvis sorkar och lämlar, regleras av predation (Hairston *et al.* 1960). Eftersom predatorer befinner sig högre upp i näringskedjan än herbivorer brukar denna form av reglering refereras till som uppifrån och ner (”top down”). En annan teori är att herbivorpopulationer begränsas av sina resurser, i form av tillgången på

växter (exempelvis White 2013). Eftersom växter befinner sig längre ner i näringskedjan än herbivorer kallas denna form av reglering nerifrån och upp (”bottom up”).

I ett ekosystem behöver dock inte alla trofiska nivåer begränsas av samma sak, och det är vad som förutsägs i den s.k. HSS-modellen (kort för Hairston, Smith och Slobodkin) eller världen-är-grönhypotesen (”the green world hypothesis”; Hairston *et al.* 1960). Enligt HSS-modellen begränsas primärproducenter, karnivorer och nedbrytare av sina respektive resurser, medan herbivorer begränsas av predatorer. Med utgångspunkt från denna modell skulle både lämmel- och sorkpopulationer, som består av herbivorer, begränsas av sina predatorer med en fördröjd effekt som orsakar cykliska fluktuationer.

En vidareutveckling av HSS-modellen, som alltså förutsäger att herbivorer begränsas av predatorer, är den s.k. EEH-modellen (”exploitation ecosystem hypothesis”) som förutsäger att graden av primärproduktion i ett ekosystem avgör vilken form av trofisk interaktion som begränsar herbivorer (Oksanen *et al.* 1981). Oksanen *et al*. (1981) menar att primärproduktionen minskar på högre breddgrader och i takt med detta minskar även energin som finns att tillgå. Vid ett visst gränsvärde av primärproduktion borde därmed så lite energi finnas i omlopp i ekosystemen att bara ett begränsat antal organismer kan uppehålla sig där. Det medför att predatorer inte kan ackumulera till en sådan mängd att de påverkar herbivorpopulationerna. I ett sådant system skulle därmed herbivoritrycket på växtpopulationen vara som högst, eftersom herbivorerna inte begränsas av predatorer. Vi får då ett ekosystem med huvudsakligen två trofiska nivåer bestående av herbivorer och växter, där herbivorpopulationernas storlek begränsas nerifrån och upp av tillgången på växter. Längs en gradient av ökande primärproduktion söderut, med mer energi i omlopp i ekosystemen, förutsäger EEH-modellen sedan att reglering av herbivori i form av predation blir viktigare, allt eftersom predatorpopulationerna kan växa sig större. Så småningom uppstår därmed ett ekosystem med tre trofiska nivåer: predatorer, herbivorer och växter. I ett sådant system begränsas herbivorer istället uppifrån och ner av predatorer. Vid mycket hög primärproduktion kan ekosystem med fyra trofiska nivåer också uppstå, åtminstone i akvatiska system. Enligt EEH-modellen bestäms därmed vilken typ av trofisk interaktion som uppstår i ett ekosystem av graden av potentiell primärproduktion i detsamma.

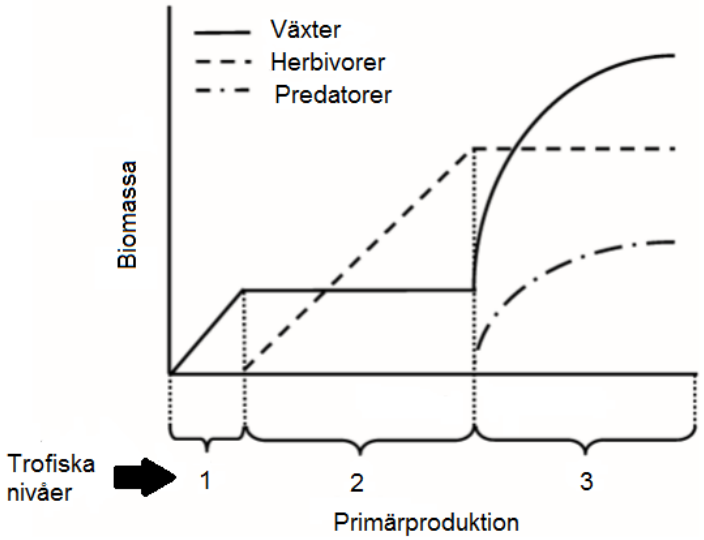
Eftersom sorkar i större utsträckning än lämlar finns på sydliga breddgrader kan man i enlighet med både HSS-modellen och EEH-modellen dra slutsatsen att sorkpopulationers cykliska fluktuationer styrs av predator-bytesinteraktioner (exempelvis Hoset *et al.* 2014, Turchin *et al.* 2000 m.fl.). Lämmelpopulationer är däremot vanligare på högre breddgrader med lägre grad av primärproduktion, så lämmelpopulationers cykliska fluktuationer skulle enligt EEH-modellen i större utsträckning styras av växt-herbivorinteraktioner. Är det därmed troligt att drivkrafterna bakom cykliska fluktuationer hos sork- och lämmelpopulationer skiljer sig åt? Kan lämmelpopulationer begränsas av växt-herbivorinteraktioner snarare än predator-bytesinteraktioner? Vad jag ämnar göra här är att utvärdera EEH-modellens betydelse för lämmelpopulationer, särskilt i relation till sorkar. Finns stöd för EEH-modellen och är detta stöd generellt för alla lämmelarter i olika regioner av den arktiska tundran?

Teorin bakom EEH-modellen

EEH-modellen behandlar huruvida skillnader i primärproduktion på olika breddgrader, och därmed även tillgången på energi i ett ekosystem, kan styra graden av påverkan som arter på olika trofiska nivåer har på varandra (Oksanen *et al*. 1981). Enligt EEH-modellen följer att det vid extremt låga värden av primärproduktion finns så pass lite energi i ekosystemet att varken

herbivorer eller predatorer kan uppehållas i systemet (figur 1, trofisk nivå 1). Alltså kan primärproducenterna (d.v.s. växterna) utnyttja all den energi som utvinns ur fotosyntesen för tillväxt och därmed utgöra den enda trofiska nivån.

Vid en viss mängd av växtbiomassa förutsäger EEH-modellen dock att det finns tillräckligt mycket energi i omlopp i ekosystemet för att upprätthålla en population av herbivorer (Oksanen *et al.* 1981). Energi kan då överföras från primärproducenternas trofiska nivå till nästa trofiska nivå, som utgörs av herbivorer (figur 1, trofisk nivå 2). Detta medför att herbivorbiomassan, det vill säga mängden herbivorer, kan öka. Samtidigt fixeras växtbiomassan vid ett jämviktsläge till följd av att herbivorer betar av växterna, varvid energi som tidigare utnyttjades för att växtpopulationen skulle öka i storlek nu istället utnyttjas för tillväxt av herbivorpopulationen. Det innebär alltså att växtpopulationen fortsätter öka graden av primärproduktion och på så vis tillför mer energi till ekosystemet. Därmed fortsätter växtpopulationen i någon mån att tillväxa. Dock resulterar inte denna tillväxt i att växtpopulationen ökar i biomassa, eftersom herbivorpopulationen istället ökar i storlek på bekostnad av växtpopulationen. Vid detta jämviktsläge uppstår därmed ett ekosystem med två trofiska nivåer bestående av primärproducenter i form av växter samt herbivorer, där endast herbivorbiomassan ökar i takt med ökande primärproduktion.



Figur 1. EEH-modellen förutsäger en förändring i biomassa med avseende på växter, herbivorer och predatorer längs en gradient av ökande primärproduktion. Resultatet blir en skillnad i antal huvudsakliga trofiska nivåer som förändras vid vissa tröskelvärden av primärproduktion. Från Gaunthier *et al.* (2004), med tillstånd från upphovsrättsinnehavaren.

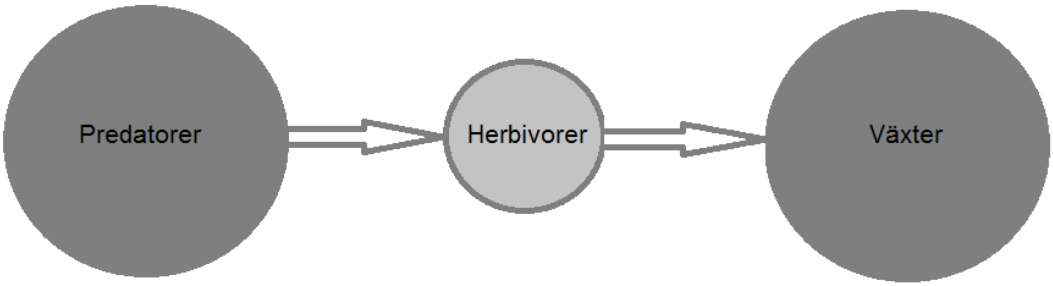
EHH-modellen förutsäger vidare att det vid ett visst tröskelvärde av primärproduktion nu finns så mycket energi i omlopp i ekosystemet att predatorpopulationer kan tillväxa så pass mycket att de får en inverkan på herbivorbiomassan (Oksanen *et al.* 1981). Energi börjar därmed överföras från herbivorernas till predatorernas trofiska nivå, varvid herbivorpopulationens storleksökning avtar medan predatorpopulationen istället börjar tillväxa (figur 1, trofisk nivå 3). De innebär alltså att herbivorpopulationen nu fortsätter att tillväxa men utan att öka i storlek, eftersom predatorpopulationen tillväxer och ökar i storlek på bekostnad av herbivorpopulationen. Vid detta tröskelvärde blir herbivorpopulationen så begränsad av predatorpopulationen att dess inverkan på växtbiomassan minskar. Detta medför att växt- och predatorbiomassan ökar i takt med ökande primärproduktion medan

herbivorbiomassan fixeras vid ett jämviktsläge, till följd av att energin som går från växternas till herbivorernas trofiska nivå inte används för storleksökning av herbivorpopulationen. Istället förs energin vidare till predatorernas trofiska nivå och utnyttjas för deras tillväxt och storleksökning. En övergång sker då från ett ekosystem med två trofiska nivåer till ett ekosystem med tre trofiska nivåer.

Vad EEH modellen sammanfattningsvis förutsäger är att det längs en gradient av ökande primärproduktion, som till exempel från högre breddgrader i arktiska miljöer till lägre breddgrader söderut genom boreal skog, finns ett tröskelvärde där en övergång sker från ekosystem med i huvudsak två trofiska nivåer till ekosystem med tre trofiska nivåer (Oksanen *et al* 1981). I ett ekosystem med låg primärproduktion finns inte tillräckligt med energi i omlopp för att en så väsentlig mängd predatorer ska ackumulera att dessa kan ha en inverkan på herbivorbiomassan. Ekosystemet kan därmed inte regleras uppifrån och ner som ett system med tre trofiska nivåer. Istället uppstår reglering nerifrån och upp, där mängden herbivorer regleras av mängden växtbiomassa som finns tillgänglig.

Bakgrund till EEH-modellen

EEH-modellen är huvudsakligen en vidareutveckling av HSS-modellen. Enligt den senare begränsas växter generellt av sina resurser snarare än av herbivorer eller katastrofer till följd av att världen till stor del bebos av växter och därmed är grön vilket inte tyder på betydande begränsning av herbivorer (Hairston *et al.* 1960). Hairston *et al.* (1960) resonerar att växter endast i undantagsfall är överexploaterade av herbivorer och därmed följer att herbivorpopulationer inte begränsas av sina resurser, utan snarare regleras av sina predatorer. Därmed hålls herbivorpopulationers storlek på en konstant nivå av predatorpopulationer (figur 2). Predatorpopulationer kan därmed tillväxa på bekostnad av herbivorpopulationens tillväxt, genom att energi flödar från herbivorernas trofiska nivå till predatorernas trofiska nivå. Enligt Hairston *et al.* (1960) har därmed predatorpopulationen en indirekt effekt på växtpopulationen, eftersom predatorernas reglering av herbivorpopulationen minskar herbivoritrycket på vegetationen och medför att även växtpopulationen tillväxa.



Figur 2. Enligt HSS-modellen begränsas växter och predatorer av sina respektive resurser, medan herbivorer begränsas av sina predatorer, eftersom herbivorpopulationens påverkan på växtpopulationen begränsas av predatorer. Detta medför att herbivorpopulationens storlek hålls konstant medan predator- och växtpopulationer kan tillväxa och öka i storlek.

För att HSS-modellen ska hålla krävs starka interaktioner på samhällsnivå i ekosystemet, så

att energi kan flöda från en trofisk nivå till nästa, vilket exempelvis demonstrerats av Paine (1980). På senare år har dock HSS-modellen ifrågasatts utifrån insikten att många näringsvävar är mycket komplexa (Strong 1992). Uppdelningen av arter i trofiska nivåer med likvärdiga arter på varje nivå är därmed en otillräcklig modell för komplexa näringsvävar. En teori som därför står i motsats till HHS-modellen är att ekologiska samhällen i huvudsak begränsas av sina resurser på alla trofiska nivåer (White 2013). Näringsvävar i arktiska miljöer är dock ofta mycket enkla eftersom de består av mycket få arter, varför både HSS- och EEH-modellen fortfarande utvärderas i dessa områden.

Antaganden baserat på EEH

Utifrån EEH-modellen kan tre testbara förutsägelser göras (Aunapuu *et al.* 2008). Den första förutsägelsen är att om herbivorer utesluts från ett ekosystem med tillräcklig primärproduktion för att upprätthålla huvudsakligen två trofiska nivåer så borde mängden växtbiomassa öka. Detta eftersom det är herbivori som bibehåller mängden växter i ett jämviktsläge. Uteslutning av herbivorer borde alltså resultera i att ekosystemet beter sig som ett ekosystem med endast en trofisk nivå trots att det finns tillräckligt med energi i omlopp för att upprätthålla en herbivorpopulation.

Den andra förutsägelsen behandlar vad som händer om predatorer utesluts ur ett ekosystem med tillräcklig primärproduktion för att upprätthålla huvudsakligen tre trofiska nivåer. Då tillåts herbivorpopulationen att påverka växtbiomassan på samma sätt som i ett system med två trofiska nivåer (Aunapuu *et al.* 2008). Sålunda borde växtbiomassan åter minska till samma nivå som i ett ekosystem med två trofiska nivåer. Samtidigt borde herbivorbiomassan öka på samma sätt som i ett ekosystem med två trofiska nivåer. Ekosystemet växlar därmed från att ha tre till två trofiska nivåer, med resultatet att herbivorpopulationernas cykliska fluktuationer börjar bero av växtinteraktioner istället för interaktioner med predatorer.

Den tredje förutsägelsen utgår från vad som händer om näring tillsätts i ett ekosystem med två trofiska nivåer (Aunapuu *et al.* 2008). Ökad näring ger utrymme för ökad primärproduktion och därmed borde växtbiomassan öka. Om EEH-modellen gäller borde en tillsats av näring dock resultera i att växtbiomassan bibehålls på samma nivå medan herbivorbiomassan ökar, till följd av att energi som förs in i den första trofiska nivån flödar upp till nästa trofiska nivå eftersom herbivorpopulationens inverkan på växtpopulationen är stark i ett ekosystem med två trofiska nivåer.

Vad som följer nedan är en utvärdering av vilket stöd som finns för EEH-modellen i anslutning till lämmelpopulationer. Detta genom att redovisa resultat från teoretiska modelleringar samt test av de förutsägelser som tagits upp här.

Skillnader mellan olika lämmelarter

Lämlar utgör en parafyletisk tribus inom underfamiljen Arvicolinae bestående av 16 olika arter i anslutning till norra halvklotets tundra och taiga. Lämlar kan delas in i fyra släkten: äkta lämlar (*Lemmus*), halsbandslämlar (*Dicrostonyx*), myrlämlar (*Synaptomys*) och *Myopus*. Äkta lämlar finns i alla arktiska områden på det norra halvklotet och är uppdelade i fem olika arter. De vanligaste äkta lämlarna är fjällämmel (*Lemmus lemmus*) som främst finns i Fennoskandien (Norge, Sverige, Finland, Karelen och Kolahalvön), sibirisk lämmel (*Lemmus sibiricus*) som finns på den sibiriska tundran, samt brun lämmel (*Lemmus trimucronatus*) som finns i Nordamerika. Halsbandslämlar är ett mycket diverst släkte med åtta arter som skiljer sig en del från de övriga lämlarna. Exempelvis får halsbandslämlar vit päls under vintern. De

flesta arter av halsbandslämmel finns utspridda över ytterst små områden och endast två arter är vanliga: arktisk halsbandslämmel (*Dicrostonyx troquatus*) som finns på den sibiriska tundran och *Dicrostonyx groenlandicus* som finns på den nordamerikanska tundran samt på norra Grönland. Myrlämlar består av två arter som är endemiska från Nordamerika: nordlig myrlämmel samt den sydligare myrlämmeln (*Synaptomys borealis* respektive *S. cooperi*). Släktet *Myopus* innehåller endast en art, skogslämmeln (*Myopus schisticolor*), som finns utbredd över hela den Euro-asiatiska tundran, främst i boreal skog (Jarrell & Fredga 1993, Stenseth & Ims 1993)

Vad lämlar äter beror på i vilket typ av habitat de lever och dieten växlar även mellan säsongerna. Exempelvis äter de flesta lämmelarter mer mossa under vinterhalvåret, när annan föda i större utsträckning vissnar och blir oätlig. Dock kan man se generella skillnader mellan halsbandslämlar och äkta lämlar. Halsbandslämlar äter huvudsaklig buskar och örter (främst arter av vide respektive fjällsippor) och deras kost består av dikotyledoner i större utsträckning än hos äkta lämlar. Äkta lämlar äter istället huvudsakligen mossor och monokotyledoner, såsom gräs och halvgräs. Denna skillnad beror troligtvis på att halsbandslämlar funnits i tundraregionen längre än äkta lämlar, vilket gör att halsbandslämlar utvecklat en större tålighet för den ökade mängd giftiga ämnen som finns i dikotyledoner jämfört med monokotyledoner. Detta medför i sin tur att halsbandslämlar kan äta en mer varierad kost än äkta lämlar, som måste äta större mängder mat eftersom monokotyledoner innehåller en mindre mängd nedbrytbara ämnen än dikotyledoner (Batzil 1993).

Frågan är om dessa skillnader mellan olika arter av lämlar kan leda till olika drivkrafter vad gäller deras cykliska fluktuationer, där lämmelpopulationer i vissa områden påverkas mer av växtinteraktioner medan lämmelpopulationer i andra områden snarare påverkas av interaktioner med predatorer?

Lämlars interaktioner med växter i Fennoskandien

Fjällämmel är den vanligaste lämmelarten i Fennoskandien varför undersökningar oftast görs på denna art i detta område. Fjällämmeln äter huvudsakligen olika typer av mossor och gräs, där proportionerna av dessa kan skilja sig mellan olika typer av habitat (Moen *et al.* 1993, Soinien *et al.* 2013b).

Ett sätt att göra förutsägelser utifrån EEH-modellen kan vara att utestänga smågnagare från vissa områden och jämföra hur dessa herbivorifria områdens växtlighet påverkas i jämförelse med områden där herbivori tillåts. Om EEH-modellen stämmer borde uteslutningsförsök resultera i starka interaktioner mellan herbivorer och växter, där uteslutning av smågnagare leder till en ökning av växtbiomassan. På norra Fennoskandiens arktiska tundra har sådana uteslutningsförsök resulterat i uppvisande av starka interaktioner mellan lämlar och växtligheten (Moen *et al.* 1993). I områdena där lämlar betade minskade gräs med 33 % och mossor med 66 % jämfört med området utan herbivori. Studien genomfördes under en cykeltopp för lämmelpopulationen då man undersökte förändringar både under vinter- och sommarhalvåret.

I en studie där man kombinerat uteslutningsförsök med uppskattningar av fotosyntetiserande vegetation med hjälp av satelliter, kunde man visa att växtbiomassan fluktuerar med gnagarpopulationerna i norra Skandinavien (Olofsson *et al.* 2012). Växtbiomassan uppvisade då en signifikant nedgång i samband med toppår hos lämmelpopulationer, vilket tyder på starka interaktioner mellan lämlar och växter. En annan studie visar också att uteslutning av lämlar resulterar i att växtbiomassan av både ätliga och oätliga växtarter påverkas positivt i

Fennoskandien (Olofsson *et al.* 2014).

Vid jämförelse mellan uteslutning av lämlar under en kortare period (5 år) och en längre period (15 år) kunde Virtanen (2000) dessutom konstatera att herbivori av lämmel har en stark effekt på sammansättningen och mängden växter i mycket oproduktiva områden. Exempelvis ökade biomassan av mossor kraftigt efter en kortare period av uteslutning, medan gräs efter en längre period ökade i biomassa på bekostnad av mossorna. Detta tyder på att betning av lämmel inhiberar mellanartskonkurrens i växtsamhället.

Utifrån dessa studier kan man konstatera att lämlar, åtminstone i Fennoskandien, uppvisar starka interaktioner med växter, vilket är vad vi förväntar oss utifrån EEH-modellen. Dessa resultat stämmer dock inte nödvändigtvis överens med resultat från andra områden av den arktiska tundran.

Drivkrafter bakom fluktuationer i Kanada och på Grönland

Uteslutningsförsök av lämlar i Kanadas arktiska högland i en studie tyder på att de har liten effekt på växtligheten, speciellt under vintern. Det är motsägelsefullt om EEH-modellen stämmer eftersom lämmelpopulationer tillväxer under vintern och intensifierar betningen under denna period. Överexploatering av växtbiomassa samt starka interaktioner mellan lämmelpopulationer och vegetationen borde därmed speciellt kunna observeras vid snösmältningen under toppår för lämmelcykler, eftersom lämlar huvudsakligen fortplantar sig under vinterhalvåret. Att sådana resultat inte kan uppvisas i denna studie tyder på att lämmelcykler i Kanada inte styrs av växtinteraktioner (Bilodeau *et al.* 2014).

På Bylot Island i Kanada har man kunnat visa att predation var den dominerande drivkraften bakom cykliskt fluktuerande lämmelpopulationer, till följd av att en större andel herbivorer konsumerades av predatorer jämfört med andelen växter som konsumerades av herbivorer (Legagneux *et al.* 2012). Framför allt kontrolleras populationer av brunlämmel här av predatorer. Under vissa år tycks brunlämmelpopulationen dock undkomma predatorernas kontroll och kan därmed tillväxa kraftigt, vilket förklarar de cykliskt fluktuerande populationsstorlekarna hos brunlämmeln. De starka interaktionerna mellan lämlar och predatorer i detta område förstärks av att predatorer såsom fjällräv även kan växla till att predatera på andra arter, såsom snögås (*Anser caerulescens*), under de år då lämmelpopulationen är liten (Gaunthier *et al.* 2004). Det medför att fjällrävspopulationen aldrig blir så liten att den förlorar kontroll över lämmelpopulationen, vilket skulle kunna hända i andra områden.

Även på nordvästra Grönland har man kunnat visa att halsbandslämlars cykliskt fluktuerande populationsstorlekar drivs av predatorer, genom att uppskatta densiteten av lämlar och deras predatorer för att sedan använda dessa parametrar vid modellering. Enbart predatorinteraktioner och inte växtinteraktioner användes som en parameter i modellen och cykliska fluktuationer hos lämmelpopulationen kunde ändå uppvisas, vilket tyder på att växtinteraktionerna inte är nödvändiga för att fluktuationer ska uppstå här (Gilg *et al.* 2003).

Med dessa studier som bakgrund kan man konstatera att i Kanada och på Grönland tycks cykliskt fluktuerande lämmelpopulationer drivas av predator- snarare än växtinteraktioner, vilket står i motsats till resultaten från Fennoskandien. Den arktiska tundran i Sibirien och Alaska ligger mellan dessa båda områden och frågan är nu vad studier där visat?

Drivkrafter i andra områden

På Wrangel Island, en ö i norra ishavet mellan Sibirien och Alaska, finns Sibirisk lämmel och halsbandslämmel men med en sammansättning av predatorer som skiljer sig från Kanada och Fennoskandien (Menyushina *et al.* 2012). Exempelvis saknas här mårddjur (tillhörande familjen Mustelidae), såsom hermeliner och småvessla. Ändå tyder en sammanställning av studier i detta område på att lämlars cykliska fluktuationer här styrs av predation snarare än växtinteraktioner, och därmed kontrolleras uppifrån och ner snarare än nerifrån och upp.

Detta stärker hypotesen att drivkrafterna bakom cykliska fluktuationer hos lämmelpopulationer kan skilja sig mellan olika arter av lämlar, beroende av i vilket område de uppehåller sig och hur sammansättningen av predatorer ser ut.

Marina rovfåglars inverkan på olika regioner
Fåglar predaterar på lämlar och kan ha en stark inverkan på lämmelpopulationer, där fåglar i kombination med andra däggdjurspredatorer kan driva cykler hos lämmelpopulationer åtminstone i Kanada (Therrien *et al.* 2014).

Hur nära ett arktiskt ekosystem ligger ett marint ekosystem kan avgöra till vilken grad en smågnagarpopulations cykliska fluktuationer drivs av predatorer respektive växtinteraktioner (Oksanen *et al*. 2013). Det beror på att marina predatorer i form av havsfåglar kan öka predationstrycket på smågnagare. Enligt Oksanen *et al*. (2013) kan därmed närhet till marina ekosystem samt näringstillgång i olika geografiska områden medföra att den arktiska tundran delas in i fyra olika områden. På så sätt bildar Fennoskandien ett område som huvudsakligen består av hedar med låg näringstillgång och få marina fågelpredatorer på de nordligaste breddgraderna, vilket ger starka växtinteraktioner och kraftiga fluktuationer som dock avtar söderut. Oksanen *et al.* (2013) hävdar vidare att tundran i europeiska Ryssland till stor del liknar Fennoskandien men med något fler marina predatorer, medan Sibirien och Alaskaområdet primärt består av ängar och grässlätter med högre näringstillgång än den europeiska tundran. Detta i samspel med en ytterligare större pool av marina predatorer resulterar i mindre kraftiga fluktuationer här. Vidare representerar Kanada och Grönland det fjärde och sista området där resultaten tycks vara mycket blandade och vissa lämmelpopulationer tycks drivna av växt och predatorinteraktioner, medan andra för de mesta av tiden hålls i ett stadigt jämviktsläge av predatorer. Dessa rön öppnar upp för möjligheten att de cykliska fluktuationerna hos lämmelpopulationer i olika regioner av den arktiska tundran kan påverkas av olika drivkrafter, eller åtminstone i mer eller mindre grad påverkas av predatorer och växtinteraktioner.

Sammanfattningsvis så finns det resultat från försök i Fennoskandien som tyder på att ökande primärproduktion kan avgöra om ett ekosystem har tre trofiska nivåer och regleras av predatorer uppifrån och ner, eller om ett ekosystem har två trofiska nivåer och regleras av resurstillgång nerifrån och upp (Aunapuu *et al.* 2008). Här har man observerat att predatorreglerade ekosystem är vanligare på sydliga breddgrader där sorkpopulationer dominerar, medan resursdrivna system är vanligare på nordligare breddgrader där lämmelpopulationer dominerar, vilket talar för EEH-modellen. Dock finns stöd för att predatorer även påverkar lämmelpopulationer, speciellt i Kanada och på Grönland, och svårigheten ligger i att förutsäga om endast en faktor driver de cykliska fluktuationerna hos smågnagarpopulationerna eller om flera faktorer samtidigt kan påverka dem (Krebs 2011).

Skillnader mellan sorkar och lämlar

Lämlar som grupp är parafyletiska, på så sätt att vissa arter av lämlar är närmare släkt med

sorkar än med andra lämlar (Stenseth & Ims 1993). Eftersom även sorkpopulationer fluktuerar cykliskt (Hanski *et al*. 2001) är det intressant att behandla skillnader mellan sorkar och lämlar i relation till EEH-modellen.

De flesta smågnagare är i mer eller mindre utsträckning generalister, vilket innebär att de varierar sin diet utifrån vad som finns tillgängligt för tillfället. Vad gäller sorkar finns studier som visar att de är mycket flexibla vad gäller födoval, som varierar över året. Dock kan man se generella skillnader mellan olika arter, där exempelvis gråsidingar (*Myodes rufocanus*) huvudsakligen lever på olika buskar och örtväxter medan mellansorkens (*Myodes oeconomus*) diet i större utsträckning domineras av örter (Soinien *et al.* 2013a).

Födopreferenser orsakar skillnader mellan sorkar och lämlar

Ett argument som tas upp till fördel för EEH-modellen är att skillnader i diet mellan sorkar och lämlar skulle kunna resultera i olika drivkrafter vad gäller deras fluktuerande populationsstorlekar (Turchin *et al.* 2000). Lämlar äter som tidigare nämnts i huvudsak mossor men även gräs (Moen et al. 1993), åtminstone om man beaktar äkta lämlar. Sorkar äter visserligen också gräs men i större utsträckning även olika örtväxter (Soinien *et al*. 2013b), vilket påminner mer om halsbandslämlars kost. Gräs har det mesta av sin biomassa i sina rötter, som inte är tillgängliga för betning (Turchin & Batzil 2001). Gräset kan därmed använda denna lagrade energi för att återväxa med maximal hastighet initialt, vilket påskyndar återhämtningen efter betning. Mossor däremot har det mesta av sin biomassa ovan jord tillgänglig för betning. Därmed saknar mossor initialt den näring som krävs för återväxt med maximal tillväxthastighet efter betning. Det medför att mossor tar längre tid på sig att återväxa än gräs.

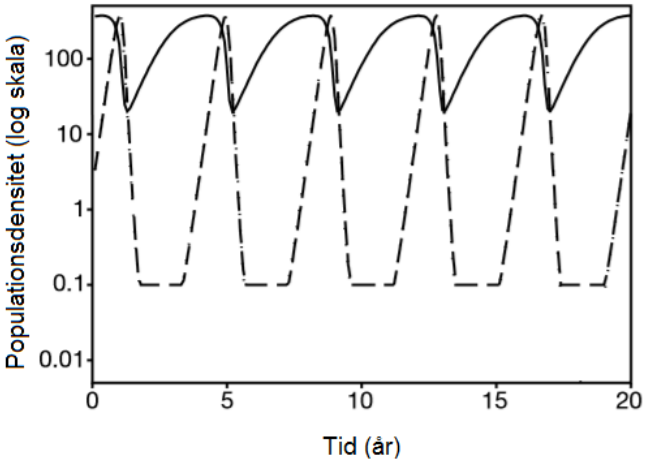
Vid modellering av interaktionen mellan cykliskt fluktuerande gnagarpopulationer och deras föda har det visat sig att dietskillnader mellan sorkar och lämlar kan utgöra en viktig faktor. Eftersom lämlar äter mossor i större utsträckning än sorkar (Moen *et al.* 1993, Soinien *et al.* 2013b) baseras modelleringar av lämmel- respektive sorkpopulationer på olika typer av variabler, då arternas föda beter sig olika efter betning (Turchin & Batzil 2001). Modellering av cykliska fluktuationer i populationer syftar till att undersöka vilka faktorer som är viktiga för att åstadkomma dessa och resultaten av modelleringar med avseende på sork- och lämmelpopulationer är att man i teorin kan förvänta sig olika typer av cykler i olika ekosystem. Rent teoretiskt skulle därmed lämmelpopulationers cykler kunna drivas av födotillgång i ett fördröjt densitetberoende, medan sorkpopulationers cykler skulle kunna drivas av något annat, såsom predatorer.

Dock ska tilläggas att lämlars diet kan skilja sig mycket mellan olika typer av habitat (Soinien *et al.* 2013a). Det är därmed svårt att dra generella slutsatser om lämmelpopulationer eftersom deras cykler kan skilja sig mellan olika områden (Oksanen *et al.* 2008). Slutsatsen är dock att skillnader rent teoretiskt skulle kunna uppstå både mellan lämlar och sorkar, men också mellan olika arter av lämmel till följd av skilda födopreferenser.

Cykeltoppars utseende skiljer sig mellan sorkar och lämlar

Lämmelpopulationers cykeltoppar liknar de sågtandade toppar som man ser hos predatorpopulationer, snarare än de rundade toppar som är typiskt för bytesdjur (figur 3) (Turchin *et al.* 2000). Bytesdjur uppvisar en rundad kurva vid sin cykeltopp eftersom de begränsas av sin egen densitet, varvid deras tillväxt långsamt avtar när de närmar sig habitatets bärkraft (figur 3, heldragen linje). Predatorer däremot reagerar på ökningen av bytesdjur och tillväxer därmed hastigt sedan populationen av bytesdjur nått en viss kritisk

storlek. När predatorerna sedan blir tillräckligt många börjar bytesdjuren att minska, varvid predatorerna också hastigt minskar igen och resultatet blir en cykeltopp med ett sågtandat utseende (figur 3, streckad linje).



Figur 3. Form av populationsstorlekars cykliska fluktuationer hos predatorer (streckad linje) och byten (heldragen linje) enligt en teoretisk modell. Predatorernas cykeltoppar har ett sågtandat utseende medan bytesdjurens cykeltoppar snarare är rundade. Från Turchin et al. (2000), med tillstånd från upphovsrättsinnehavaren.

Cykliskt fluktuerande lämmelpopulationer har ofta cykeltoppar på ungefär ett år medan sorkpopulationer snarare fluktuerar med cykeltoppar på ett par år eller mer (Oksanen *et al.* 2008). Därmed kan antas att sorkar fungerar som bytesdjur vars populationscykler styrs av predatorer, medan lämlar fungerar som ”predatorer” som predaterar på växter och därmed drivs lämmelcykler av resurstillgång snarare än predatorer (Turchin *et al.* 2000). Också dessa skillnader mellan lämmel- och sorkpopulationers cykler kan vara en följd av ovan nämnda skillnader i födopreferenser, eftersom betestrycket är som högst under olika delar av växternas livscykel, beroende på om lämlar eller sorkar betar av dem (Ims *et al* 2011). Lämlar förökar sig nämligen huvudsakligen under vinterhalvåret, då de lever under snön, medan sorkar däremot reproducerar sig under våren efter snösmältningen. Det medför att betestrycket är som högst under olika delar av växternas livscykel, beroende på om lämlar eller sorkar betar av dem. Detta representerar en tydlig skillnad mellan sorkar och lämlar som förstärker antagandet att dessa båda släkten inom underfamiljen Arvicolinae kan påverkas olika mycket av predatorer-bytesinteraktioner respektive växt-herbivorinteraktioner.

Skillnader i predatorinteraktioner på olika breddgrader

Mellan nordliga och sydliga breddgrader finns en övergång från högfluktuerande cykler hos smågnagarpopulationer i norr till allt mer dämpade fluktuationer i söder, speciellt om man betraktar sorkpopulationer (Hanski *et al.* 2001). Generellt kan detta förklaras av en ökning av generalistiska predatorer från norr till söder, där sorkpopulationer på nordligare breddgrader främst predateras av specialister på sorkar. Detta resulterar i att specialistpredatorer tycks driva de cykliska fluktuationerna hos sorkpopulationer i norr. På sydligare breddgrader predateras sorkpopulationer däremot av både predatorer specialiserade på sork och generalister som äter sorkar då det finns många sorkar tillgängliga, vilket resulterar i dämpade eller helt upphävda fluktuationer hos smågnagarpopulationer. Detta förklarar det generella mönstret av ökande amplituder av cyklicitet norrut men andra faktorer skulle också kunna påverka cyklerna. Det finns exempelvis en sammanställning av studier som visar att det vid de

nordligaste breddgraderna av den arktiska tundran, där lämlar finns i större utsträckning än sorkar, finns för få rovdjur för att kunna påverka smågnagarpopulationer (Oksanen *et al.* 2008). Enligt Oksanen *et al*. (2008) är den höga per capita tillväxthastighet som lämmelpopulationer kan uppvisa under toppår för hög för att predatorpopulationer ska kunna uppnå storlekar där de påverkar lämmelpopulationerna.

Generellt gäller dock att predation påverkar graden av överlevnad hos smågnagarpopulationer, vilket har visat sig kunna ge utslag i form av höga fluktuationer speciellt hos sorkpopulationer (Korpimäki *et al.* 2004). Reproduktionshastighet, som påverkas av födotillgång, kan dock också ha en viss effekt på fluktuationerna hos smågnagarpopulationer. Vad gäller lämmelpopulationer är det oklart hur viktig födotillgången är i förhållande till predationstrycket. Svårigheten ligger i att dra generella slutsatser då flera faktorer kan tänkas påverka. Dock finns ett försök som tyder på att det åtminstone i Fennoskandien finns starka rovdjursinteraktioner på sydligare breddgrader, där sorkar i huvudsak utbreder sig (Hoset *et al.* 2014). Samtidigt som det på nordligare breddgrader, där lämlar utgör den huvudsakliga smågnagarpopulationen, finns färre predatorer och starkare växt-herbivorinteraktioner.

En slutsats som kan dras angående skillnader mellan sork och lämmelpopulationer är därmed att medan cykliska fluktuationer hos sorkpopulationer verkar kunna drivas av predatorer är osäkerheten större vad gäller lämmelpopulationer.

Diskussion

EEH-modellen ifrågasätter generaliteten hos HSS-modellen och behandlar huruvida låg primärproduktion kan resultera i att andra drivkrafter påverkar ett ekosystem mer än predation (Oksanen *et al*. 1981). De senaste rönen tyder på att det finns belägg för EEH-modellen, vilket exempelvis kan ses tydligt i Fennoskandien (Hoset *et al*. 2014) där sorkpopulationers cykliska fluktuationer på sydligare breddgrader med mer primärproduktion drivs av predatorer (Hanski *et al*. 2001, Korpimäki *et al*. 2004) medan lämmelpopulationers cykliska fluktuationer på nordligare breddgrader med mindre primärproduktion drivs av växt-herbivorinteraktioner (Aunapuu *et al*. 2008, Moen *et al*. 1993, Olofsson *et al.* 2012, Olofson *et al.* 2014, Virtanen 2000). Dock verkar det finnas skillnader mellan lämmelpopulationer i olika regioner, där exempelvis närhet till marina ekosystem i Kanada resulterar i att lämmelpopulationers cykliska fluktuationer här drivs av predatorer (Oksanen *et al*. 2013).

Till följd av skilda födopreferenser och betningsbeteenden verkar cykliska fluktuationer hos lämmel och sork drivas av olika saker. Sorkpopulationer drivs av predation (Hanski *et al*. 2001, Korpimäki *et al*. 2004), som en följd av att sorkar finns på sydligare breddgrader än lämlar och därmed kan påverkas av fler predatorer men också i större utsträckning lever på gräs och örter (Soinien *et al.* 2013b) som snabbt kan återväxa efter betning (Turchin & Batzil 2001). Lämlar äter i större utsträckning mossa (Stenseth & Ims 1993) som återväxer långsammare efter betning och det medför att rent teoretiskt skulle lämmelpopulationers cykliska fluktuationer istället kunna drivas av växt-herbivorinteraktioner (Oksanen *et al*. 2008, Turchin *et al.* 2000, Turchin & Batzil 2001).

Det är möjligt att cykliska fluktuationer hos lämmelpopulationer i olika regioner påverkas av olika drivkrafter. Det finns belägg för EEH-modellen åtminstone i Fennoskandien och Alaska men det är osäkrare i Kanada och på Grönland (Hoset *et al.* 2014). Utifrån de studier som presenterats här kan man konstatera att i Fennoskandien uppvisar lämlar starka interaktioner

med växter (Moen *et al*. 1993, Olofsson *et al.* 2012, Olofson *et al.* 2014, Virtanen 2000), men svagare interaktioner med sina predatorer (Aunapuu *et al*. 2008, Hoset *et al*. 2014). I Kanada däremot tycks lämlar istället ha svag påverkan på växtpopulationen (Bilodeau *et al.* 2014, Legagneux *et al.* 2012) medan predatorer i allra högsta grad uppvisar starka interaktioner med lämmelpopulationer (Gilg *et al.* 2003, Krebs 2011, Legagneux *et al.* 2012).

Dessa skillnader mellan områden skulle kunna förklaras av skillnader i närhet till marina ekosystem (Oksanen *et al*. 2013) eller predatorers tillgång till alternativa byten (Gaunthier *et al*. 2004). Närhet till marina ekosystem resulterar i att fler predatorer, såsom marina rovfåglar, kan predatera på lämmelpopulationer, vilket medför att de senare påverkas mer av predatorer (Oksanen *et al* 2013). Tillgång till alternativa byten för predatorer som i vanliga fall främst predaterar på lämmel medför att predatorpopulationen kan bibehålla en stor storlek även då få lämlar finns tillgängliga, vilket resulterar i att de snabbare kan påverka lämmelpopulationen då denna tillväxer igen. Snögås är ett exempel på ett sådant alternativt byte (Gaunthier *et al.* 2004). Sammansättningen av predatorer och alternativa byten påverkar alltså hur och till vilken grad lämmelpopulationer påverkas av predatorer (Menyushina *et al.* 2012, Oksanen *et al.* 2013, Therrien *et al.* 2014).

EEH-modellen verkar alltså vara en möjlig förklaring till lämlars cykliska fluktuationer i vissa områden. Det finns dock stora problem med att testa hypoteser kring EEH-modellen vars resultat säkert skulle kunna fastställa hur viktig graden av primärproduktion är i ett ekosystem. Svårigheten ligger i att de antaganden som följer av EEH-modellen förutsätter att uppskattningar kan göras av primärproduktion och lämmelpopulationers samt predatorpopulationers storlek och tillväxthastighet, vilket inte är helt lätt att göra. Exempelvis saknas studier på lämlar under vinterhalvåret, då parametrar såsom överlevnad, rörelsemönster och graden av fortplantning under snön är svåra att förutsäga. Även uppskattningar av predatorer, såsom vesslor, är mycket svåra att göra. Dessutom finns stora svårigheter med att uppskatta primärproduktionen i ett ekosystem (Krebs 2011).

Utöver dessa svårigheter med att uppskatta de parametrar som krävs för att göra förutsägelser kring EEH-modellen finns också en stor osäkerhet angående vad lämlar egentligen äter och hur detta skiljer sig mellan olika regioner och arter av lämlar, vilket försvårar slutsatser angående dietskillnaders betydelse för EEH-hypotesen (Soinien *et al.* 2013a). Det stora problemet är att metoder för att göra de uppskattningar som krävs saknas eller är mycket nya. I relation till detta är de cykler som studeras flera år långa, vilket kräver studier som sträcker sig över decennier, så även om metoder för att göra de uppskattningar som krävs utvecklas kommer det att ta mycket lång tid att nå resultat.

Så sammanfattningsvis kan man konstatera att EEH-modellen är en möjlig förklaring till lämmelpopulationers cykliska fluktuationer rent teoretiskt. För att säkert kunna avgöra dess förklaringsvärde krävs dock utveckling av metoder för att uppskatta de parametrar som krävs för att göra förutsägelser. Dessutom kommer det att krävas tid och resurser för att kunna göra studier med dessa metoder. Det är dock troligt att en förklaring på lämmelpopulationers cykliska fluktuationer kommer att finnas om detta genomförs och EEH-modellen skulle kunna vara en möjlig sådan.

Tack

Jag vill tacka min handledare Anders Ödeen samt mina medstudenter Anneli Svanholm och Oliva Orback för konstruktiv och värdefull återkoppling. Dessutom vill jag tacka Nature

publishing group och Oxford university press för att de låter mig använda deras originalfigurer samt Paal Hermansen som tagit fotot på framsidan.

Referenser

Aunapuu M, Dahlgren J, Oksanen T, Grellmann D, Oksanen L, Olofsson J, Rammul U, Schneider M, Johansen B, Hygen HO. 2008. Spatial patterns and dynamic responses of arctic food webs corroborate the exploitation ecosystems hypothesis (EEH). The American Naturalist **171**: 249–262.

Batzil GO. 1993. Food selection by lemmings. Stenseth NC, Ims RA (red.). The biology of lemmings, ss 281-301. Published for the Linnean Society of London by Academic press, London.

Bilodeau F, Gauthier G, Fauteux D, Berteaux D. 2014. Does lemming winter grazing impact vegetation in the Canadian Arctic? Polar Biology **37**: 845–857.

Gaunthier G, Bêty J, Giroux J, Rochefort L. 2004. Trophic interactions in a high artic snow goose colony. Integrative and Comparative Biology **44**: 119-129.

Gilg O, Hanski I, Sittler B. 2003. Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community. Science **302**: 866-868.

Hairston NG, Smith FE, Slobodkin LB. 1960. Community structure, population control, and competition. American Naturalist **94**: 421–425.

Hanski I, Henttonen H, Korpimäki E, Oksanen L, Turchin P. 2001. Small rodent dynamics and predation. Ecology **82**:1505– 1520.

Hoset KS, Kyrö K, Oksanen T, Oksanen L, Olofsson J. 2014. Spatial variation in vegetation damage relative to primary productivity, small rodent abundance and predation. Ecography **37**: 894–901.

Korpimäki E, Brown PR, Jacob J, Pech RP. 2004. The Puzzles of Population Cycles and Outbreaks of Small Mammals Solved. BioScience **54**:1071-1079.

Krebs C. 2011. Of lemmings and snowshoe hares: the ecology of northern Canada. Proceedings of the Royal Society **278**: 481–489.

Ims RA, Yoccoz NG, Killengreen ST. 2011. Determinants of lemming outbreaks. Proceedings of the National Academy of Sciences USA **108**: 1970–1974.

Jarrell GH, Fredga K. 1993. How many kinds of lemmings? A taxonomic overview. Stenseth NC, Ims RA (red.). The biology of lemmings, ss 45-57. Published for the Linnean Society of London by Academic press, London.

Legagneux P, Gaunthier G, Berteaux D, , Bêty J, Cadieux M, Bilodeau F, Bolduc E, McKinnon L, Tarroux A, Therrien JF, Morissette L, Krebs CJ. 2012. Disentangling trophic relationships in a high arctic tundra ecosystem through food web modelling. Ecology 93: 1707–1716.

Meyushina IE, Ehrich D, Henden J, Ims RA, Ovsyanikov NG. 2012. Nature of lemming cycles on Wrangel: an island without small mustelids. Oecologia **170**: 363–371.

Moen J, Lundberg PA, Oksanen L. 1993. Lemming grazing on snowbed vegetation during a population peak, northern Norway. Arctic and Alpine Research **25**: 130–135.

Oksanen L, Fretwell SD, Arruda J, Niemelä P. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. American Naturalist **118**: 240–261.

Oksanen T, Oksanen L, Dahlgren J, Olofsson J. 2008. Arcticlemmings, *Lemmus* spp. and *Dicrostonyx* spp.: integrating ecological and evolutionary perspectives. Evolutionary Ecology Research **10**: 415–434.

Oksanen T, Oksanen L, Söderbacka G, Hoset KS, Ruffino L, Tuomi M. 2013. Impact of marine-subsidized predators on lemming-plant oscillations. Evolutionary Ecology Research **15**: 1-24.

Olofsson J, Oksanen L, Oksanen T, Tuomi M, Hoset KS, Virtanen R, Kyrö K. 2014. Long-Term Experiments Reveal Strong Interactions Between Lemmings and Plants in the Fennoscandian Highland Tundra. Ecosystems **17**: 606–615.
Olofsson J, Tømmervik H, Callagha TV. 2012. Vole and lemming activity observed from space. Nature Climate Change **2**: 880-883.
Paine RT. 1980. Food Webs: Linkage, Interaction Strength and Community Infrastructure. Journal of Animal Ecology **49**: 666-685.
Royama T. 1992. Analytical population dynamics. Chapman and Hall, London.
Soininen EM, Zinger L, Gielly L, Bellemain E, Bråthen KA, Brochmann C, Epp LS, Gussarova G, Hassel K, Henden J, Killengreen ST, Rämä T, Stenøien HK, Yoccoz NG, Ims RA. 2013a. Shedding new light on the diet of Norwegian lemmings: DNA metabarcoding of stomach content. Polar Biology **36**:1069–1076.
Soininen EM, Ravolainen VT, Bråthen KA, Yoccoz NG, Gielly L, Ims RA. 2013b. Arctic Small Rodents Have Diverse Diets and Flexible Food Selection. PLoS ONE **8**: e68128. doi:10.1371/journal.pone.0068128.
Stenseth NC, Ims RA. 1993. The evolutionary history and distribution of lemmings – an introduction. Stenseth NC, Ims RA (red.). The biology of lemmings, ss 37-43. Published for the Linnean Society of London by Academic press, London.
Stenseth NC. 1999. Population cycles in voles and lemmings: Density dependence and phase dependence in a stochastic world. Oikos **87**: 427–461.
Strong DR. 1992. Are Trophic Cascades All Wet? Differentiation and Donor-Control in Speciose Ecosystems. Ecology **73**: 747-754.
Therrien JF, Gauthier G, Korpimäki E, Bêty J. 2014. Predation pressure by avian predators suggests summer limitation of small-mammal populations in the Canadian Arctic. Ecology **95**: 56–67.
Turchin P, Oksanen L, Ekerholm P, Oksanen T, Henttonen H. 2000. Are lemmings prey or predators? Nature **405**: 562–565.
Turchin, P, Batzli GO. 2001. Availability of food and the population dynamics of arvicoline rodents. Ecology **82**: 1521–1534.
Virtanen R. 2000. Effects of grazing on above-ground biomass on a mountain snowbed, NW Finland. Oikos **90**: 295-300.
White TCR. 2011. What has stopped the cycles of sub-Artic animal populations? Predators of food? Basic and Applied Ecology **12**: 481-487.
White TCR. 2013. Experimental and observational evidence reveals that predators in natural environments do not regulate their prey: They are passengers, not drivers. Acta Oecologica **53**: 73-87.

Kan cykliska fluktuationer hos lämmelpopulationer drivas av växtinteraktioner i enlighet med EEH-modellen?: etisk bilaga

Marie Bengtsson

Självständigt arbete i biologi 2014

Människans ansvar gentemot andra arter

Kan ekosystem och de arter som lever i dem ha en nytta och ett egenvärde, trots att detta inte involverar någon nytta för oss människor? Har vi ett ansvar gentemot de arter som påverkas negativt av vår moderna livsstil? Jag anser att så är fallet och att det är människans ansvar att bevara de arter som vi påverkar negativt.

De arktiska ekosystemen hotas av den globala uppvärmningen, som är ett resultat av människans moderna livsstil. Dock finns ingen egentlig vinst eller nytta för oss människor med att bevara de arktiska ekosystemen, eftersom vi ändå inte kan leva där och dra nytta av dem. Frågan är därför vad vi människor har för slags ansvar gentemot andra arter än oss själva som vi, direkt eller indirekt, påverkar men inte själva vinner något på att bevara. Är de arktiska ekosystemens överlevnad mindre värdefull för att människan inte kan dra nytta av dem?

Som nämnts i uppsatsen är lämlar nyckelarter i de ekosystem som finns på den arktiska tundran. De utgör ofta den viktigaste födokällan för många predatorer såsom fjällräv och fjälluggla, som båda är arter som hotas av utrotning. En relevant fråga i sammanhanget är därmed vad som kan tänkas hända med dessa arter om lämlar förvinner eller minskar kraftigt i antal. Forskning som den som tas upp i den här uppsatsen är därför viktig, eftersom den kan komma att bli essentiell i arbetet för att bevara de arktiska ekosystemen.

Om det är vårt ansvar att bevara de arter som vi, med vår livsstil, påverkar negativt blir det också vårt samhälles ansvar att finansiera den forskning som behövs för att vi ska kunna bevara exempelvis de arktiska ekosystemen. Därmed är det viktigt att fortsätta att lägga resurser på forskning angående lämmelcykler, trots att resultaten ännu är oklara och den direkta nyttan för oss människor är svår att se. Nytta ligger i att ta ansvar för de arter som vi påverkar, oavsett om dessa arter är fördelaktiga för människan.

Forskningsetik

I den här uppsatsen har jag valt källor som inte kommer från alltför små och oansenliga tidskrifter samt huvudsakligen använt källor som andra refererat till angående detta ämne, för att ge en så sanningsenlig bild som möjligt av ämnet. Dessutom har källor tydligt angetts i texten för att skilja mellan andras och mina egna slutsatser.

Jag har huvudsakligen utformat uppsatsen som en utvärdering av EEH-modellen i relation till de senaste rönen, vilket begränsar det utrymmet som kunde ges för att samtidigt presentera och utvärdera andra modeller angående lämlars cykliska fluktuationer. Ämnet lämlars fluktuerande populationscykler är dock mycket stort och det finns många olika teorier som utvärderas inom forskarvärlden. I så stor utsträckning som möjligt har jag därför redovisat olika perspektiv och motargument kring EEH-modellen.