UPPSALA
UNIVERSITET

Ekologiska effekter av ljusföroreningar

Linn Holmstedt

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2012
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Sammandrag

Artificiell utomhusbelysning är en form av miljöförändring som har rönt allt större vetenskaplig uppmärksamhet de senaste åren. Till de antropogena källor som orsakar ljusföroreningar räknas bland annat ljussken från städer, belysning av byggnader och områden, samt punktkällor som gatulampor, fyrtorn och kommunikationsmaster. Ljusföroreningar kan ha effekter på djurlivet i form av direkt attraktion till ljuskällor och störningar av orienteringsförmågan, något som bland annat orsakar massdöd hos nykläckta havssköldpaddor och migrerande fåglar. Andra effekter, som störningar av dygnsrytm, reproduktion och predationsbeteende, kan vara svårare att urskilja men ha mer långtgående konsekvenser. Resultatet kan bli förändrade konkurrenssituationer, predationsmönster och på sikt även förluster av ekosystemfunktioner och biologisk mångfald. För att undvika negativa effekter av ljusföroreningar är det viktigt att man minimerar spridningen av ljus och använder ljuskällor av den typ som ger minsta möjliga påverkan på djurlivet. De ekologiska effekterna av ljusföroreningar är ett vetenskapligt fält där mycket kvarstår att kartlägga. Med tanke på att artificiell belysning har förändrat ljusmiljön över stora delar av jordens landyta är det viktigt att utreda konsekvenserna på alla nivåer: från påverkan på individer till påverkan på populationer, organismsamhällen och hela ekosystem.

Inledning

Antropogena miljöförändringar förekommer i många former. En av de minst uppmärksammade, men mest framträdande, är förändringen av natthimlen som skett de senaste 150 – 200 åren. Det elektriska ljuset har förvandlat natten över stora delar av världen. I anslutning till mänsklig bebyggelse och vägar förgrenar sig ett lysande nätverk av artificiella ljuskällor, som brer ut sig över en växande portion av jordens landyta. Natthimlen är inte längre svart och stjärnorna blir allt svårare att urskilja. I Europa är belysningen så kraftig att över hälften av befolkningen lever i områden där Vintergatan inte alls syns nattetid (Cinzano *et al.* 2001). Problemet uppmärksammades tidigt av astronomer och nu växer insikten om att förlusten av nattmörker kan påverka människors fysiska pch psykiska hälsa (The Health Council of the Netherlands 2000), men konsekvenserna rör inte bara människor utan sträcker sig över hela ekosystem.

Man har länge känt till att djurlivet påverkas av artificiell belysning och i synnerhet att nattaktiva djur attraheras till ljuskällor. Tidiga iakttagelser rör bland annat fåglar som flockas kring fyrtorn (Clarke 1912) och grodor som lockas till trädgårdslyktor (Long 1901 citerad i Longcore & Rich 2004). Trots att man sedan många år har varit medveten om fenomenet har det sällan varit i fokus för vetenskapliga studier (Rich & Longcore 2006). Med ett ökande antal rapporter, böcker och litteraturöversikter de senaste åren (t ex Depledge *et al.* 2010; Kriska & Malik 2009; Perry *et al.* 2008; Rich & Longcore 2006; The Health Council of the Netherlands 2000) börjar området nu få allt större uppmärksamhet. Begreppet ljusförorening förknippas inte längre enbart med astronomer som flyr bebyggelsen för att kunna studera stjärnhimlen.

Till ljusföroreningar räknas inte bara den bleknande natthimlen och ljusskenet från städer, utan även belysning av områden, belysta byggnader och punktkällor som gatulampor, fyrtorn, master osv. Ljusintensitet mäts vanligtvis i lux, lumen per m^2, en enhet som beskriver uppfattningen av ljusstyrka enligt det mänskliga ögat. Andra djurgrupper ser ljus annorlunda, även i fråga om våglängder och polarisering. För att förstå konsekvenserna av ljusföroreningar är det viktigt att veta hur andra arter uppfattar ljus och att man mäter ljusintensitet på ett sätt som tar hänsyn till sådana variationer. (Longcore & Rich 2004)

Många studier gällande inverkan av ljus på beteenden utgår ifrån månljus, vilket kan skilja sig en del från artificiellt ljus ifråga om intensitet och våglängd. Effekten av månljus kan ändå vara en god indikation på de konsekvenser som nattlig belysning kan medföra (Longcore & Rich 2004).

För allmänheten är antagligen massdöden av nykläckta havssköldpaddor i Florida det mest välkända exemplet på de ödesdigra konsekvenser som ljusföroreningar kan medföra. Sköldpaddorna kläcks på stranden och navigerar efter ljuset för att komma ner till havet nattetid, men störs av antropogena ljuskällor och förlorar sin förmåga att orientera sig. Utan möjlighet att ta sig ner till havet blir de istället offer för trafik och predatorer eller dör av utmattning och uttorkning. (Witherington 1997) Havssköldpaddornas beteende är ett resultat av direkt attraktion och desorientering på grund av artificiell nattbelysning (Salmon *et al.* 1992) men ljus påverkar många beteenden utöver orienteringsförmågan. Ljusföroreningar kan störa den biologiska klockan och ge effekter på predationsbeteenden, reproduktion och konkurrensinteraktioner. Det kan i sin tur påverka hela artsamhällen och ekosystem. (Longcore & Rich 2004)

Den här litteratursammanställningen syftar till att ge en översikt av området. Jag inleder med en sammanfattning av visuell perception hos olika djurgrupper och fortsätter med en genomgång av de ekologiska effekter som ljusföroreningar kan medföra på olika nivåer: från individnivå till ekosystemnivå. Varje nivå illustreras med ett eller flera exempel. Avslutningsvis tar jag upp de åtgärder som kan genomföras för att undvika eller mildra effekterna av ljusföroreningar.

Visuell perception i olika djurgrupper

Hur olika organismer uppfattar ljus är en avgörande fråga när man utreder de ekologiska konsekvenserna av artificiella ljuskällor. Det kan ge en bättre förståelse för hur ljus av olika slag påverkar beteende och hur man ska designa ljuskällor för att undvika effekten av ljusföroreningar i möjligaste mån.

Olika ljuskällor sänder ut ljus av olika våglängder. Det mänskliga ögat klarar av att registrera elektromagnetisk strålning mellan 0,4 – 0,7 x 10^{-6} m och har tappar som är känsliga för tre olika intervall av våglängder (trikromatiskt seende), medan andra arter har synspektrum av annan räckvidd. (Kelber *et al.* 2003) En del djur har även förmågan att kunna uppfatta polariserat ljus, i synnerhet djur i akvatiska miljöer. När ljus reflekteras mot vissa typer av släta ytor, till exempel en vattenyta, en oljehinna, eller motorhuven på en bil, genomgår det delvis polarisering: de elektromagnetiska vågorna svänger i ett visst plan. Perceptionen av ljusets polarisering används av bland annat insekter, fåglar och fiskar för navigering. (Kriska & Malik 2009)

Däggdjur

Färgseende i olika däggdjursgrupper skiljer sig åt betydligt. Många däggdjur är dikromatiska, till exempel hundar och hästar, medan apor generellt har gott färgseende (Jacobs 2009). De flesta nattaktiva däggdjur har dåligt färgseende, ögon med endast ett fåtal tappar och övervägande stavar, vilket innebär att de lätt blir bländade även vid relativt svaga ljusstyrkor (Beier 2006). Flertalet gnagare har tappar som är känsliga för grönt ljus samt ultraviolett ljus (Jacobs 2009).

Fåglar

Många fåglar har tappar med känslighet i ungefär samma våglängdsintervall som människor och ett antal fågelarter kan även uppfatta våglängder i den ultravioletta delen av spektrat (Chen *et al.* 1984). Dessutom innehåller tapparna i fågelögon flera olika typer av oljedroppar, som filtrerar ljus av olika våglängder, vilket ger ytterligare känslighet för färger. Till exempel duvor verkar ha pentakromatiskt seende. En del fågelarter kan också uppfatta polariserat ljus. (Jones *et al.* 2007)

Reptiler

Havssköldpaddor, liksom landsköldpaddor, har åtminstone trikromatiskt seende (Young & Salmon 2012) Liksom i andra djurgrupper skiljer sig färgseendet åt mellan olika reptilarter. Geckoödlor har till exempel visats ha trikromatiskt seende med en topp för blått ljus, en för grönt, och en för

ultraviolett ljus (Loew 1994) och de kan dessutom skilja på olika färger i extremt låga ljusnivåer (Roth *et al.* 2009).

Amfibier
Syncellerna hos groddjur anpassar sig långsamt till förändringar i ljusintensitet. Vid snabba växlingar av ljusstyrka i omgivningen är den visuella kapaciteten låg. (Cornell & J. Hailman 1984) Färgseendet hos grodor, åtminstone i släktet Rana, är trikromatiskt. Salamandrar har två toppar i den för människor synliga delen av spektrat, samt förmåga att uppfatta ultraviolett ljus. (Kelber *et al.* 2003)

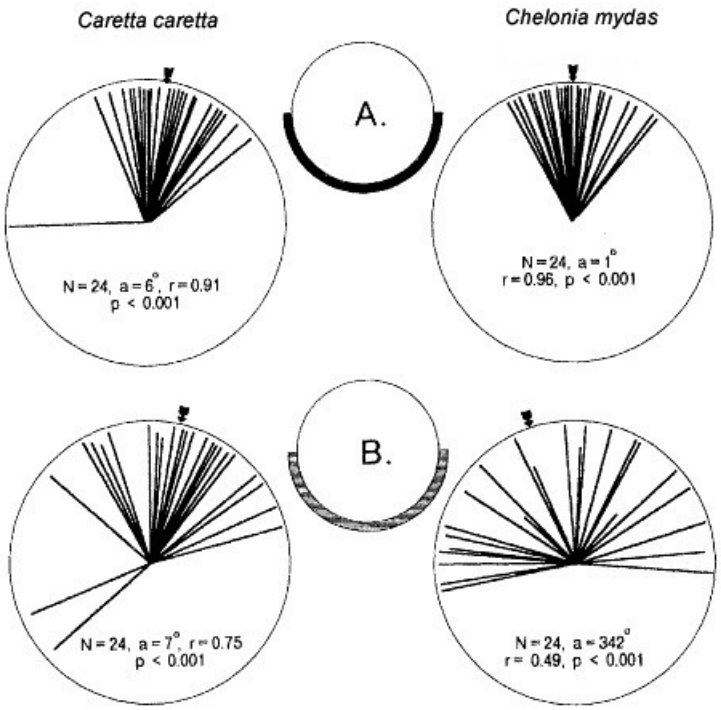
Insekter
En del insekter, som trollsländor och fjärilar, har god förmåga att skilja på olika färger, och många insekter kan uppfatta ultraviolett ljus (Kelber *et al.* 2003). Även många nattaktiva insekter har välutvecklat färgseende, tack vare en extrem känslighet för svagt ljus (Warrant & Dacke 2011). Akvatiska insekter och insekter som lever nära vattenmiljöer kan se polariserat ljus och attraheras till det (Schwind 1991).

Effekter av ljusföroreningar på orienteringsförmågan

Den mest direkta formen av ljusföroreningar utgörs av den attraktionskraft som nattlig artificiell belysning har på många djurgrupper. Det handlar inte bara om nattfjärilar som samlas i mängder runt ljuslyktorna på verandan en sommarkväll, utan även fåglar, fiskar och reptiler söker sig till ljuskällor. Nattlig belysning kan störa nattaktiva djurs orienteringsförmåga både genom att dra till sig djur och ha en allmänt desorienterande effekt. För havssköldpaddor och flyttfåglar har attraktionen till artificiella ljuskällor fått fatala konsekvenser. De utgör därför de mest uppmärksammade exemplen på hur ljusföroreningar kan påverka djurlivet. (Longcore & Rich 2004)

Desorienterade havssköldpaddor
Under 1960-talet uppmärksammades en tidigare okänd form av miljöpåverkan vid Floridas kustområden. Hundratals nykläckta havssköldpaddor av arten oäkta karettsköldpadda (*Caretta caretta*) hittades överkörda på motorvägar längs med Floridas stränder. McFarlane (1963) konstaterade att sköldpaddsungarna navigerade fel på grund av vägbelysning. Ljusföroreningar utgör en fara inte bara för oäkta karettsköldpadda, utan även för flera andra sköldpaddsarter, som grön havssköldpadda (*Chelonia mydas*) och den hotade havsläderköldpaddan (*Demochelys coriacea*).(Salmon 2006)

Havssköldpaddorna lägger sina ägg på stranden, nedgrävda i sanden. De flesta av de nykläckta sköldpaddsungarna tar sig upp genom sanden först när mörkret faller, på grund av höga dagstemperaturer (Salmon 2006). De måste då hitta vägen ner till havet och de navigerar genom att röra sig bort från skuggor och mörka silhuetter, mot den delen av horisonten som är ljusast (Salmon *et al.* 1992). Historiskt sett och i miljöer utan mänsklig påverkan utgör den ljusreflekterande vattenytan den signal som sköldpaddsungarna behöver för att navigera rätt. I och med en snabbt framväxande kustnära bebyggelse i Florida under 1900-talet förändrades ljusmiljön i kustområdena kraftigt, vilket har medfört störningar av sköldpaddornas orienteringsförmåga (Salmon 2006). Förändringarna i ljus, skuggor och silhuetter som bebyggelsen medför påverkar ungarnas orienteringsförmåga på flera sätt. Dels attraheras de direkt till ljuskällor vid vägar, runt strandfastigheter eller mot ljuset av kustnära städer. Dels kan de bli störda av den förändrande ljusmiljön till den grad att de inte klarar av att orientera sig överhuvudtaget utan rör sig i cirklar. Graden av attraktion till ljuskällan korrelerar med skillnaden i intensitet mellan den ljusa och den mörka delen av horisonten (figur 1). (Salmon *et al.* 1992)



Figur 1. Rörelseriktning i respons till ljusmiljö hos ungar av oäkta karettsköldpadda (*Caretta caretta*) och grön havssköldpadda (*Chelonia mydas*). Linjerna representerar medelvärdet av vinkeln för riktningen på varje sköldpadda, efter tio observationer för varje individ. Cirklarna i mitten symboliserar ljussättning under försöken. Övre hälften av det cirkulära försöksområdet var upplyst. Den mörka, undre hälften i "A" avgav inga ljusreflexer, den undre hälften i "B" avgav ett visst mått ljusreflexer. (Figur modifierad efter Salmon *et al.* 1992)

Silhuetter och skuggor utgör också en viktig navigeringssignal för sköldpaddsungarna. Kustnära bebyggelse triggar inte samma respons som silhuetter och skuggor av vegetation och sanddyner, eftersom de innehåller luckor av ljus. De kan därför inte tolkas på rätt sätt av sköldpaddorna. (Salmon *et al.* 1995)

De individer som inte lockas upp på bilvägar och blir överkörda når sällan vattnet utan irrar runt och utgör ett lätt byte för predatorer, eller dör så småningom av utmattning och uttorkning (Witherington 1997). Hur många sköldpaddsungar som navigerar fel och dör på grund av artficiellt ljus är inte fastställt. Witherington (1997) uppskattade antalet till en miljon årligen i Florida, varav flera hundra tusen dör. En studie i Turkiet slog fast att 43 % av alla nykläckta ungar av arten oäkta karettsköldpadda på fem undersökta stränder navigerade fel på grund av ljusföroreningar (Turkozan *et al.* 2003).

Kustnära belysning har också betydelse för vilka stränder som väljs av havssköldpaddshonorna för äggläggning. I ett försök av Witherington (1992) belystes stränder med dels vitt ljus från kvicksilverlampor, dels med monokromatiskt gult ljus från natriumlampor. De stränder som belystes med vitt ljus fick nära nog inga besök av äggläggande sköldpaddshonor medan icke-belysta stränder och stränder med gult ljus fick ett normalt antal besök.

Av världens sju arter av havssköldpaddor är sex listade som utrotningshotade (IUCN 2011). Alla arter lägger sina ägg på land, nattetid, men det är inte säkert att alla arter påverkas i samma omfattning av artificiellt ljus. Beroende på variationer i äggläggningshabitat mellan arterna kan det

förekomma skillnader i vilka signaler som är viktigast för sköldpaddungarnas orientering mot havet. Därmed kan arternas känslighet för ljusföroreningar variera, till exempel om vissa arter rör sig

utmed habitatets sluttning för att hitta till vattenbrynet, istället för att förlita sig på ljussignaler. (Salmon *et al.* 1992)

Problemet med ljusföroreningar och havssköldpaddor är givetvis inte begränsat till Florida, utan det förekommer i många länder där kustnära bebyggelse sammanfaller med äggläggningshabitat (t ex Hernández *et al.* 2007; Bourgeois *et al.* 2009). Studier och åtgärder för att minska effekten av ljusföroreningar på populationer av havssköldpaddor har genomförts bland annat i Brasilien (Mascarenas *et al.* 2004), Venezuela (Hernández *et al.* 2007), Gabon (Bourgeois *et al.* 2009), Kap Verde (Taylor & Cozens 2010) och Turkiet (Turkozan *et al.* 2003).

Migrerande fåglar och kollisioner

Byggnader, master, kraftledningar och andra mänskliga byggnadsverk utgör en kollisionsfara för fåglar världen över. Problemets omfattning är stort, men svårt att göra korrekta uppskattningar av. Erickson m. fl. (2001) sammanställde i en rapport beräkningar av hur många fåglar i USA som dör varje år till följd av kollisioner. För kollisioner med byggnader och fönster uppskattades antalet till mellan 98 och 980 miljoner. Till följd av kollisioner med kommunikationsmaster uppskattades mellan 4 och 54 miljoner fåglar dö årligen.

En orsak till att fåglar kolliderar med byggnadsverk är effekten av ljuskällor på fåglar som migrerar nattetid. Att fåglar attraheras av ljus har varit känt sedan länge (Clarke 1912). Den historiska förklaringen har handlat om att fåglar som migrerar under natten navigerar efter stjärnhimlen och under molniga nätter misstar ljuskällor på byggnadsverk för stjärnor (Avery *et al.* 1976). Avery m. fl. (1976) pekar på flera problem med denna teori, bland annat att fåglar navigerar efter konstellationer snarare än enstaka stjärnor. Dessutom skiljer sig antropogena ljuskällor både från stjärnljus och varandra i fråga om våglängd, blinkningar och intensitet, till den grad att det vore osannolikt att de väckte samma respons hos fåglar. Avery studerade beteende och flygriktning hos migrerande fåglar runt en radiomast. Resultatet indikerar att fåglarna inte attraherades direkt mot ljuskällan, utan istället blev "instängda" i det belysta området när de befann sig i radiomastens närhet, obenägna att flyga ut i mörkret, vilket bekräftar en teori av Graber (1968). Flera studier (sammanställda av Gauthreaux & Belser 2006) visar dessutom en benägenhet hos migrerande tättingar att röra sig i riktning mot den ljusaste delen av horisonten, orsakad av ljuset från städer. Tendensen att röra sig mot ljus är starkare hos ungfåglar, ett mönster som återkommer i studier på gulnäbbad lira (*Calonectris diomedea*) (Rodriguez & Rodriguez 2009).

Genom åren har många fall dokumenterats där fåglar i stora antal har lockats till höga byggnadsverk med ljuskällor, som kommunikationsmaster (Gehring *et al.* 2009), fyrtorn (Jones & Francis 2003) och gasfacklor vid oljefält (Bjorge 1987, citerad av Gauthreaux & Belser 2006), vilket ofta resulterar i massdöd. Särskilt kollisioner med kommunikationsmaster har blivit studerade, ofta vid enstaka tillfällen då masskollisioner skett. Sammanställningar har gjorts av bland annat Kerlinger (2000), Erickson m. fl. (2005) och Trapp (1998) som tar upp studier där upp till flera tusen fåglar under samma natt har kolliderat med höga master. Under en natt i januari dog mellan 5000 och 10 000 lappsparvar (*Calcarius lapponicus*) efter kollision med tre närbeliggande master i Kansas (Trapp 1998, Erickson *et al.* 2005).

Under 1940-talet började man använda intensiva ljusstrålar (ceilometer) för att mäta molnhöjden vid flygplatser. Kort därefter rapporterades om den första massdöden av fåglar i anknytning till en ceilometer i Nashville (Spofford 1949). När Howell m. fl. (1954) beskrev fenomenet hade minst tolv liknande incidenter inträffat, där fåglar attraherades och blev desorienterade av ljusstrålarna, för att sedan kollidera med flygplatsbyggnader. Genom att montera filter som endast släppte igenom

UV-ljus på lamporna, samt använda roterande ljusstrålar, kunde man kraftigt reducera antalet fågelkollisioner (Laskey 1960; Avery *et al.* 1976).

Stadsbebyggelsens kombination av koncentrerad belysning och höga byggnader med många fönster resulterar varje år i stora antal fågelkollisioner (Ogden 1996). I en undersökning av Ogden (1996) samlades döda och skadade fåglar in runt några byggnader i centrala Toronto under våren och hösten. Undersökningen pågick i tre år och det årliga medelvärdet av döda fåglar uppgick till drygt 730 stycken. Antalet döda fåglar var betydligt högre under hösten än under våren, vilket kan bero på att ungfåglar, som är särskilt sårbara för effekten av ljuskällor, migrerar för första gången under hösten (Ogden 1996). En studie av Gelb & Delacretaz (2009) som analyserade kollisionsdata för Manhattan, New York, fastslog att de flesta kollisioner inträffar under dagtid. Troligtvis attraheras och fångas migrerande fåglar av ljuset från städer under natten, för att sedan krocka med fönster dagtid (Longcore & Rich 2004).

Fåglar av ordningen tättingar (Passeriformes) i allmänhet och sångare, trastar och sparvar i synnerhet är överrepresenterade i kollisionsstatistiken (Ogden 1996). Ogden (1996) menar att det kan bero på artspecifika flygbeteenden eller en särskild stark benägenhet att attraheras av ljuskällor. Flyttfåglar som migrerar nattetid löper högre risk för kollisioner än bofasta och dagtidsmigrerande fåglar (Arnold & Zink 2011), något som indikerar att nedsatt sikt och attraktion till ljuskällor utgör betydelsefulla skäl till att kollisioner inträffar. Dessutom sker kollisioner i större antal vanligtvis under molniga eller dimmiga nätter (Avery *et al.* 1976; Ogden 1996). Dels flyger fåglarna då på lägre höjd, dels är sikten försämrad vilket både direkt ökar risken för kollision och även verkar förstärka benägenheten hos fåglarna att bli fångade i belysta områden (Avery *et al.* 1976). Vissa studier pekar på att även månfas skulle kunna vara en betydande faktor: Både Verheijen (1981), Reed m. fl. (1985) och Telfer m. fl. (1987) fann att fågelkollisioner inte inträffade under nätter med fullmåne. Eventuellt är ljuset av fullmånen så starkt att det minskar effekten av andra ljuskällor och ökar sikten (Reed *et al.* 1985).

Fåglar av ordningen Procellariiformes, petrellfåglar, som inkluderar bland annat albatross, liror och labbar, är särskilt utsatta för påverkan av nattbelysning från kustnära städer (Imber 1975; Telfer *et al.* 1987; J. Reed *et al.* 1985). Under 1978 började Sincock och Telfer undersöka masskollisioner på Kauai där främst liran Newell's Shearwater (*Puffinus newelli*) var utsatt. Mellan ca 1000 och 1800 fåglar samlades in årligen från 1979-1985. 95 % av alla störtade fåglar hittades under oktober och november. De döda, skadade eller utmattade fåglarna upphittades i bebyggda och upplysta områden. Det är främst ungar som attraheras av ljuset från städer och blir desorienterade när de för första gången ska flyga till havet. (Telfer *et al.* 1987) För att bekräfta ljusattraktionens betydelse för fenomenet täcktes några av de starka ljuskällorna över i ett av de områden där flest fåglar samlats in. Fallna fåglar samlades in i området under nätter med övertäckt ljus, såväl som under nätter med oövertäckt ljus. Totalt resulterade övertäckning av ljuskällor i att antalet fallna fåglar minskade med 40 %. (Reed *et al.* 1985)

Problemet med ljusattraherade liror och petreller återfinns på bebodda öar i hela världen. Det har studerats på bland annat Réunion (Le Corre *et al.* 2002), Nya Zeeland (Imber 1975) och på Kanarieöarna (Rodriguez & Rodriguez 2009). Telfer m. fl. (1987) föreslår att ungfåglar lockas till ljuset eftersom de är beroende av att orientera sig visuellt för att hitta till havet, därför undviker de alltför mörka områden. Imber (1975) menar att fåglarna dras till ljuskällor eftersom de prederar på bioluminiscerande bläckfiskar.

Det finns många exempel på hur artificiell belysning nattetid kan resultera i fågelkollisioner. När fåglar dör i stora antal under en eller ett fåtal nätter ges det ofta stor uppmärksamhet, men det kan i själva verket vara de regelbundet återkommande kollisionerna som har störst inverkan på populationen som helhet. Även om effekten av belysning inte alltid resulterar direkt i dödliga

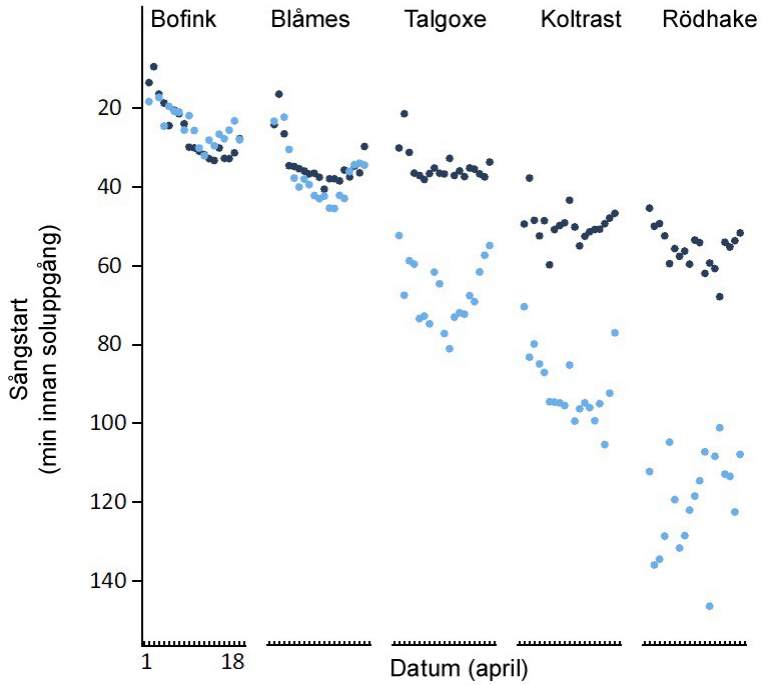
kollisioner, kan det medföra utmattning och resursslöseri när migrerande fåglar avviker från sin rutt (Ogden 1996).

Effekter av ljusföroreningar på dygnsrytmen

De naturliga växlingarna mellan dag och natt, ljus och mörker, är avgörande för att den inre dygnsrytmen hos organismer ska fungera. När de förändras genom artificiell belysning kan det ha effekter på beteenden som styrs av dygnsvariationer. Till exempel kan en ljusare nattmiljö, belyst av antropogena ljuskällor, störa beteenden som triggas av gryningsljuset (Longcore & Rich 2004).

Fågelsång påverkas av artificiell belysning

Gryningsljuset utgör en viktig *zeitgeber* (extern stimuli som synkroniserar den inre biologiska klockan med dygnsrytmen) för sången hos många fågelarter, ljus av en viss intensitet måste uppnås för att sångbeteendet ska initieras (Leopold & Eynon 1961). När nattmörkret med hjälp av artificiellt ljus bleknar, påverkar det sångbeteendet. Artficiell belysning tidigarelägger gryningssången (Kempenaers *et al.* 2010). Kempenaers m. fl. (2010) undersökte sångstart hos några av våra vanligaste tättingar: bofink (*Fringilla coelebs*), blåmes (*Parus caeruleus*), talgoxe (*Parus major*), koltrast (*Turdus merula*) och rödhake (*Erithacus rubecula*). De fann att alla arter förutom bofink började sjunga signifikant tidigare i områden belysta av gatulampor än i mörka områden (figur 2). Sambandet var starkast för de arter som började sjunga långt innan soluppgången. Hos rödhake började hanar nära gatubelysning sjunga ungefär en timme tidigare än hanar som befann sig långt från artficiell belysning. Tidig sångstart är ett tecken på hög fitness hos fågelhanar. Blåmeshanar i närheten av gatubelysningen hade högre reproduktionsframgång än hanar i mörka områden, de fick para sig med fler honor utöver sin maka. Kempenaers m. fl. (2010) menar därför att ljusföroreningar slår ut fitnessindikatorer som i opåverkade habitat är pålitliga. Även Miller (2006) slog fast att rödhakar i områden med artificiell belysning började sjunga betydligt tidigare än rödhakar under naturliga ljusförhållanden. Molniga väderförhållanden och dimma förstärkte effekten av artificiella ljuskällor och initierade en ännu tidigare sångstart än i klart väder.



Figur 2. Sångstart i förhållande till tiden för soluppgång, hos fem olika arter. Ljusblå punkter motsvarar habitat i artificiell belysning, mörkblå punkter motsvarar habitat utan artificiell belysning. (Figur modifierad efter Kempenaers *et al.* 2010).

En studie av Derrickson (1988) pekade också på ett samband mellan fågelsång och artificiell

belysning. Hanar av arten nordlig härmtrast (*Mimus polyglottos*) som inte bildat par sjöng ofta under nätter med fullmåne, medan hanar i par inte alls sjöng nattetid under naturliga ljusförhållanden. I artificiellt upplysta områden var nattligt sångbeteende däremot slumpmässigt.

Hos fåglar liksom hos andra ryggradsdjur styrs den inre biologiska klockan till stor del av hormonet melatonin, både den dagliga (cirkadianska) och den årliga (cirkannuella) rytmen. Halten melatonin påverkas av förändringar i ljusmiljön. (Gwinner & Hau 2000) Den del av fågelhjärnan som kontrollerar sången (s*ong control nuclei*) styrs av melatoninnivåer. På så sätt påverkas fåglars sångbeteende av säsongsbetonade förändringar i ljusmiljön (längre dagar och kortare nätter) (Cassone *et al.* 2008). Artificiell nattbelysning påverkar halten melatonin i människor och andra vertebrater (Reiter *et al.* 2007, Gern *et al.* 1983) och det är tänkbart att förändringar av fåglars sångbeteende delvis härstammar från förändrade melatoninhalter, inducerade av artficiella ljuskällor.

Effekter av ljusföroreningar på reproduktion

Störningar av dygnsrytmen kan, som i fallet med de sjungande blåmesarna (Kempenaers *et al.* 2010), leda till reproduktiva konsekvenser. Effekter på reproduktionen kan även orsakas av andra mekanismer, som förändrat rörelsemönster och beteende i respons på ljusmiljön (Longcore & Rich 2004). Ett speciellt exempel utgörs av eldflugor, som är beroende av mörker för att kunna hitta en partner eftersom de använder sig av bioluminiscens för intraspecifik kommunikation (Lloyd 2006).

Artificiell belysning påverkar groddjurs reproduktionsbeteende

Flertalet forskare har uttryckt oro för att amfibier skulle vara särskilt utsatta för ljusföroreningar (Buchanan 2006; Wise 2007; Perry *et al.* 2008). Bland annat eftersom amfibier har visat sig vara särskilt känsliga för miljöförändringar (Wise 2007), många arter är dessutom skymnings- eller nattaktiva (Buchanan 2006). Populationerna av groddjur och salamandrar har minskat kraftigt de senaste årtiondena (Stuart *et al.* 2004), vilket gör dem känsliga för ytterligare påfrestningar. Effekten av ljusföroreningar kan, när den adderas till andra förödande miljöförändringar, utgöra den avgörande faktorn som slår ut populationer (Buchanan 2006). Ett antal studier har gjorts som bekräftar inverkan av artificiell belysning på groddjurens reproduktiva liv.

Baker och Richardson (2006) undersökte effekten av artificiella ljuskällor på grön groda (*Rana clamitans*). Belysning minskade grodhanarnas parningsläten med 44 %. Även Buchanan (2006) har noterat att trädgrodor av arterna *Hyla squirella* och *Hyla leucophyllata* slutar spela i starkt månsken eller i artificiell belysning, särskilt efter att de har blivit störda av människor.

Artificiell belysning påverkar även grodhonors val av hanar. Rand m. fl. (1997) fann att honor av arten *Engystomops pustulosus* mer sällan valde hanar att para sig med under artificiell belysning än i mörker. Dessutom blev de mindre aktiva i belysning, troligtvis som respons på ökad predationsrisk. En studie av Tárano (1998) indikerar att ljusförhållanden även påverkar grodparens val av plats för bobygge: i belysning var grodorna mer benägna att gömma sina bon i vegetation än i mörker.

Studier av effekter på populationsnivå för amfibier saknas än så länge, men eftersom gruppen är sårbar och lider av stora minskningar i antal världen över skulle nedgångar i reproduktionen på grund av ljusföroreningar vara förödande.

Effekter av ljusföroreningar på interaktioner mellan arter

De interaktioner som kan påverkas av artificiell belysning innefattar huvudsakligen predation och

konkurrenssituationer. Området är ännu relativt outforskat, men det finns några exempel som illustrerar de betydande konsekvenser som ljusföroreningar kan få. Effekterna av antropogena miljöstörningar är alltid av varierande grad på olika arter och innebär därmed ofta en förändring i konkurrenssituationen i ett ekologiskt samhälle.

Artificiella ljuskällor kan påverka interaktioner mellan nattaktiva predatorer och bytesdjur på flera sätt. Dels kan predatorer bli mer aktiva under nattlig belysning och öka predationsnivåerna, t ex fisk som ökar sitt intag av zooplankton under månbelysta nätter (Gliwicz 1986). Dels kan nattaktiva bytesdjur reagera på nattlig belysning, bli inaktiva och söka skydd från rovdjur. Det här är ett väldokumenterat beteende hos gnagare (Lockard & Owings 1974; Price *et al.* 1984) och mindre petreller som minskar sin aktivitet i månljus för att undvika predation av rovfåglar (Mougeot & Bretagnolle 2000). Predationseffekter av ljusföroreningar kan även handla om att bytesdjur söker sig i stora antal till en ljuskälla, vilket kan underlätta födosök för rovdjur och öka predationsnivåerna. När olika arter av bytesdjur och predatorer reagerar i olika grad på artificiell belysning kan det få konsekvenser för artsammansättningen i ett område (Longcore & Rich 2004). Ett exempel är hur olika arter av fladdermöss reagerar på ljuskällor: en del undviker belysning och andra utnyttjar dem för predation på insekter (Rydell 1992). Nattaktiva insekter, i synnerhet nattfjärilar, samlas i stora antal runt gatulampor och andra ljuskällor och det har spekulerats mycket i vilken betydelse det kan ha för nattfjärilspopulationer och predatorer (Frank 1988).

Nattfjärilar, fladdermöss och artificiella ljuskällor

Alla har sett hur nattfjärilar lockas till ljuset från en lampa när mörkret faller, men fortfarande är osäkerheten stor runt vilka storskaliga konsekvenser det medför (Frank 2006). Att populationerna av nattfjärilar minskar i många länder är säkert (Conrad *et al.* 2006; D. Groenendijk & Ellis 2010) men sambandet mellan minskningen och ljusföroreningar är svårstuderat (Frank 2006). Orsaken till att nattaktiva insekter dras till ljuskällor är inte fastställd. I en sammanställning beskriver Frank (2006) olika teorier som försöker förklara beteendet. Det kan bland annat bero på att insekter misstar lampor för månen, som de använder för att navigera, eller på att de blir bländade och desorienterade. Det ljussökande beteendet kan resultera i att insekterna dör när de kommer för nära ljuset, eller innebära en minskning i reproduktionsförmågan helt enkelt för att de uppehåller sig vid ljuskällan under långa perioder (Frank 2006).

Samlingar av nattfjärilar (och andra nattaktiva insekter) runt lampor drar till sig fladdermöss (Jung & Kalko 2010; Rydell 1992). Jung och Kalko (2010) studerade fladdermöss i Panama och fastslog att olika arter föredrar att jaga vid olika typer av belysning. De konstaterade även att predationsaktiviteten generellt var högre vid blåvita ljuskällor än vid gula och orangea ljus. Arter som flög långsamt jagade i större utsträckning under ljuskällan, medan snabbflygande arter höll sig undan det belysta området. Rydell (1992) fann däremot att i Sverige är det snabbflygande fladdermöss som ansamlas vid gatulampor för predation, främst nordisk fladdermus (*Eptesicus nilssonii*). Fladdermössen vinner mycket på att söka sig till lampor: energiintaget för fladdermöss som jagar i belysningen är mer än dubbelt så högt än för de som jagar i skogen (Rydell 1992).

Typen av ljus från ljuskällan har betydelse både för vilka insekter som attraheras och i vilken mån den kan utnyttjas av fladdermöss. Nattfjärilar föredrar ljuskällor med kortvågigt ljus (Rydell 1992; van Langevelde *et al.* 2011). Korvtvågigt ljus lockar till sig fler arter av nattfjärilar, samt arter med större kroppsmassa och större ögon (van Langevelde *et al.* 2011). Rydell (1992) fann att kvicksilverlampor med vitt ljus attraherade fler insekter än natriumlampor med orange ljus. Fladdermössen föredrog samma typer av lampor som insekterna.

En viss typ av belysning gör dessutom fladdermuspredationen mer effektiv, genom att störa nattfjärilarnas försvar mot fladdermöss. Vissa nattfjärilar kan detektera ultraljud för att upptäcka och undvika fladdermusattacker, men förmågan slås ut i närheten av kvicksilverlampor. Orsaken till

störningen är inte utredd. Natriumlampor med orange ljus, vilka successivt har ersatt kvicksilverbelysningen, har inte samma effekt. (Svensson & Rydell 1998)

Rydell (1992) spekulerar i om de senaste årtiondens populationsökning av nordisk fladdermus (*E. nilssonii*), gråskimlig fladdermus (*Vespertilio murinus*) och pipistrell (*Pipistrellus pipistrellus*), som alla utnyttjar ljuskällor för födosök, har ett samband med utbyggnationen av gatubelysning och bebyggelse. Klart är i alla fall att endast vissa arter gynnas av artificiell belysning. De minskande populationerna av nattfjärilar kan slå hårdast mot de fladdermusarter som inte klarar av att utnyttja ljuskällor för födosök (Rydell 1992).

Ett flertal studier bekräftar att vissa fladdermusarter är känsliga för förändringar i ljusmiljön och förändrar sitt beteende i månljus eller under artificiell belysning. Under nätter med starkt månljus minskar många fladdermöss sin aktivitet (Fenton *et al.* 1977), antagligen ett skyddsbeteende mot predation. Stone m. fl. (2009) fann att artificiell belysning minskade aktiviteten hos dvärghästskonäsa (*Rhinolophus hipposideros*). Boldogh m. fl. (2007) i Ungern jämförde fladdermuskolonier i belysta hus med kolonier i obelysta hus. Fladdermössen i belysta hus vistades ute längre perioder och var betydligt mindre i storlek än fladdermöss i mörka hus.

Fladdermöss utgör bara en av flera djurgrupper som utnyttjar artificiell belysning för födosök. Liknande beteenden återfinns hos fåglar, grodor, spindlar (Frank 1988) och ödlor, för vilka termen *night-light niche* har myntats (Garber 1978). Liksom för fladdermöss har det asymmetriska utnyttjandet av "nattljus-nischen" mellan olika ödlearter lett till förändringar i konkurrenssituationer, bland annat mellan olika geckoödlor på Hawaii och Fiji (Case *et al.* 1994).

Effekter av ljusföroreningar på ekosystemnivå

Effekter som ljusföroreningar har på individnivå och samhällsnivå kan i värsta fall få omfattande konsekvenser för ekosystem, rubba samspel mellan arter och sätta ekosystemtjänster ur spel. Även om en viss förmåga till återhämtning inom systemen kan mildra störningar kan det vara svårt att förutse hur de storskaliga följderna kan se ut (Longcore & Rich 2004).

Ljusföroreningar och akvatiska ekosystem

I akvatiska ekosystem har flera processer visat sig vara styrda av variationer i nattlig ljusintensitet kopplat till månens faser. Det gäller till exempel koraller och en del andra invertebrater, som släpper ut sina gameter eller larver i synkroni med månens faser (Krupp 1983; Jokiel *et al.* 1985; Zakai *et al.* 2006; Mercier *et al.* 2007). Bland annat korallen *Pocillopora damicornis*, som i naturliga miljöer släpper ut sina planula-larver under påverkan av månfaserna, blir störd av förändringar i ljusmiljön och tappar då sin periodicitet Under sommaren är molntäcket över Stora Barriärrevet så tjockt och släpper igenom så lite ljus att reproduktionscykeln hos *Pocillopora damicornis* sätts ur spel, vilket resulterar i populationsnedgångar. Mänsklig påverkan i form av förändringar i ljusmiljön skulle eventuellt kunna ha en liknande effekt och orsaka reproduktionsnedgångar hos korallen. (Jokiel *et al.* 1985) Jokiel m. fl. (1985) fann även att koraller som hölls i konstant kraftig nattbelysning bildade nya kolonier i betydligt mindre omfattning än koraller som belystes med låg ljusintensitet nattetid. Studien visar att variationer i ljusmiljön kan vara en betydelsefull risk för reproduktionsframgången hos koraller och leda till minskning i kolonibildning, vilket kan försätta grunden för ett helt ekosystem i fara. Korallrev utgör habitat och viktiga lekplatser för många marina organismer, de är extremt diversa ekosystem i fråga om biologisk mångfald. Med tanke på de övriga risker som hotar reven idag (temperaturhöjning, försurning) är det viktigt att identifiera och försöka minska alla störningskällor. Vissa arter, bland annat *Fungia scutaria* släpper ut sina gameter i fas med månen (Krupp 1983) och om artificiella ljuskällor stör synkroniseringen kan det få svåra konsekvenser för reproduktionen. Datumet för gamet-utsläpp avgörs av månfasen men tidpunkten avgörs ofta av den dagliga ljusvariationen, till exempel hos arten *Montastraea franksi*

som släpper ut sina könsceller efter solnedgången (Brady *et al.* 2009). Även här har nattlig belysning stor potential att rubba periodiciteten och minska nybildningen av kolonier.

En annan akvatisk process som styrs av ljusmiljön är rörelsen av plankton vertikalt i vattenmassorna. Under dagen håller sig zooplankton på djupet av sjöar, för att sedan migrera uppåt till ytlagren när mörkret faller (Dodson 1990). Troligtvis är beteendet en respons på predation av planktonätande fisk, som är mer framgångsrik i bättre sikt. Under natten är det säkrare för zooplankton att röra sig upp mot ytan för att söka föda (Dodson 1990). I ljuset av fullmånen minskar den vertikala migrationen hos till exempel *Daphnia* (Gliwicz 1986). I en studie av Moore m. fl. (2000) undersöktes effekten av artificiell belysning från sjönära bebyggelse på zooplanktons vertikal migration. De fann att zooplankton i sjön migrerade till ytan i mycket liten omfattning, jämfört med hur migrationen såg ut för plankton som skyddades från belysningen. En minskning i migrationen innebär att zooplankton inte betar av ytnära alger i samma utsträckning, vilket kan leda till ökad algblomning och försämringar av vattenkvalité. På så sätt kan ljusföroreningar i närheten av akvatiska ekosystem leda till att en viktig ekosystemfunktion rubbas (Moore *et al.* 2000).

Att minska problemet med ljusföroreningar

För att undvika negativa effekter av antropogena ljuskällor kan man sätta in olika typer av åtgärder, beroende på vad man vill ha för resultat och vilka effekter man vill undvika. Ofta handlar det om att försöka minska ljusnivåerna, antingen genom att släcka ner helt eller genom att använda armaturer som sprider ljus enbart i den riktning där det behövs (Ogden 1996). Att byta ut ljuskällor kan också ge effekt, till exempel genom att byta ut ett konstant ljus mot ett blinkande, eller byta till lampor med ljus av en annan färg (Longcore *et al.* 2008).

När det rör sig om begränsade habitat som ska skyddas från ljus kan man plantera vegetation eller sätta upp andra ljusskydd (Salmon *et al.* 1995). I fall som handlar om ljusattraktion och sekundära negativa effekter (till exempel kollisioner) kan man istället för att förändra ljuskällan angripa själva skadeorsaken, till exempel genom att förändra själva byggnaden som utgör kollisionsrisken (Longcore *et al.* 2008). Mer storskaliga åtgärder kan handla om planering av bebyggelse, att undvika exploatering av naturnära områden och bebyggelse i närhet av habitat för arter som är extra känsliga för ljuspåverkan.

Åtgärder för att skydda havssköldpaddor från ljusföroreningar

I Florida reglerar naturskyddsmyndigheten (FWC, Florida Fish and Wildlife Conservation Commission) den strandnära belysningen. Ägare av strandnära fastigheter måste släcka ner onödig belysning och använda sig av lampor som inte sprider ljus åt alla håll utan riktar det bort från stranden. Dekorativ utebelysning av alla slag är förbjuden. (Florida Fish and Wildlife Conservation Commission 2011) Ljus med längre våglängd attraherar inte sköldpaddor i samma omfattning som ljus med kort våglängd. Dessutom har intensiteten hos ljuskällan betydelse: höga ljusintensiteter stör orienteringsförmågan i högre grad (Witherington 1991). Därför är enbart lågintensiva ljuskällor eller lampor med rött och orange ljus (med lång våglängd) tillåtna nära stränder (Florida Fish and Wildlife Conservation Commission 2011).

För att minska ljuset från vägar har man provat en alternativ typ av väglampor, infällda dioder i vägarna. I en studie av Bertolotti och Salmon (2005) såg man att den infällda belysningen hade mycket liten effekt på orienteringsförmågan hos nykläckta havsköldpaddor, jämfört med traditionell vägbelysning.

En studie från 2005 pekar på att silhuetter har en betydande påverkan på rörelseriktningen hos sköldpaddor, även under artificiell belysning. Hittills har bevarandeinsatserna fokuserat på att reducera belysning, men forskarna bakom studien menar att man även bör restaurera sanddyner för

att återställa naturliga silhuetter. På så sätt kan man guida sköldpaddor rätt, även i områden där det är svårt att minska ljusnivåerna. (Tuxbury & Salmon 2005) FWC i Florida rekommenderar fastighetsägare att plantera växtlighet som skyddar stranden från ljus (Florida Fish and Wildlife Conservation Commission 2012). I Indien har man gjort lyckade försök med trädplanteringar som ljusbarriärer för att skydda sköldpaddsarten *Lepidochelys olivacea* från påverkan av ljusföroreningar (Karnad *et al.* 2009).

I länder där problemet är utbrett arbetar volontärorganisationer och myndigheter med att samla in och flytta havssköldpaddor som hamnat fel (Lorne & Salmon 2007; Karnad *et al.* 2009; Bourgeois *et al.* 2009), men det bästa är givetvis att åtgärda problemet direkt vid källan. Sedan 1996 har man lyckats minska strandbelysningen i Florida med 25 % genom att införa regleringar. Bristfällig data och effekterna av annan miljöpåverkan gör att resultatet av åtgärderna är svåra att fastslå (Aubrecht *et al.* 2010). En undersökning visade att från 1999 till 2000 minskade andelen desorienterade sköldpaddsungar från 51 % till 45 % i ett strandområde, en minskning på 6 % som skulle kunna vara relaterad till striktare reglering av strandnära belysning (Nicholas 2001)

Åtgärder för att minska ljusrelaterade fågelkollisioner

Problemet med migrerande fåglar som attraheras av belysningen i städer och kolliderar med byggnader har fått en hel del uppmärksamhet i Nordamerika. Organisationen Fatal Lights Awareness Program (FLAP) i Kanada arbetar med att sprida information om problemet och sätta upp riktlinjer för hur man kan "fågelsäkra" byggnader. De har även startat kampanjen "Lights Out Toronto!" som fokuserar på att släcka ner all onödig nattbelysning under höst- och vårmigrationen. Deras volontärarbete med att samla in döda och skadade fåglar har varit föregångare till liknande projekt i andra storstäder i Kanada och USA. I bland annat Toronto, New York och San Francisco har man utformat riktlinjer för hur byggnader kan designas för att minimera kollisionsrisken, till exempel genom att täcka fönster med plastfilm för att synliggöra dem för fåglar, eller genom att använda glas med ultraviolett mönster som enbart fåglar kan uppfatta. (Fatal Lights Awareness Program 2012)

För att försöka minska fågelkollisioner relaterade till radiomaster, fyrtorn och ceilometerutrustning på flygplatser, har man undersökt effekten av olika typer av belysning. När en lampa med smalare, mindre intensiv ljusstråle installerades i ett fyrtorn i Kanada minskade det årliga medelvärdet av antal döda fåglar från cirka 300 till 14 (Jones & Francis 2003). En undersökning av Gehring m. fl. (2009) visade att det kan vara effektivt att ersätta konstant lysande ljuskällor med blinkande ljus för att minska kollisionsrisken. I studien undersöktes kommunikationsmaster med blinkande och konstanta ljuskällor, och enbart blinkande ljus på master minskade risken för fågelkollisioner med 72 %. Stroboskopljus skulle kunna vara det mest effektiva för att minska attraktionsbeteende: Gauthreaux och Belser (2006) fann att master med stroboskopljus visserligen påverkade rörelsemönstret hos förbiflygande fåglar, men att de inte fångades av ljuset och samlades runt masterna i någon större omfattning. Därmed var kollisionsrisken betydligt mindre än vid master med konstanta ljus.

Hur ljuskällans våglängd påverkar attraktionsbeteende är oklart. Gehring m. fl. (2009) upptäckte ingen skillnad i kollisionsfrekvens mellan master med olika färger (röda eller vita) på ljuskällorna. Flera publikationer från början av 1900-talet visar däremot på ett samband mellan våglängd och kollisionsrisk: fyrtorn med vita lampor krävde fler fågelliv än fyrtorn utrustade med röda lampor (sammanställning av Longcore *et al.* 2008). Att fåglar inte verkar dras till varken rött ljus eller blinkande vitt ljus bekräftades i en studie av Evans m. fl. (2007), medan Poot m. fl. (2008) fann att rött ljus attraherade fåglar, till skillnad från blått och grönt ljus. Långvågig strålning, rött ljus, kan störa fåglars förmåga att orientera sig med hjälp av sin magnetiska kompass (Wiltschko & Wiltschko 1995) och det är möjligt att de motstridiga resultaten är relaterade till det (Poot *et al.* 2008).

Studien av Reed m. fl. (1985) som undersökte hur avskärmning av ljuskällor kunde påverka ljusattraktionen hos petreller på Kauai gav mycket goda resultat. Fallna och skadade fåglar minskade med 40 % enbart genom avskärmning av tolv starka ljuskällor på ön. Det bevisar att riktning och avskärmning av ljuskällor kan vara ett effektivt alternativ när total mörkläggning inte är möjligt.

När man sätter in åtgärder för att minska kollisionsrisken bör man planera utifrån hur migrationssträckor går i landskapet och under vilka tider på året migrationen är mest omfattande. Även väderförhållanden kan ha stor betydelse, det kan räcka med att släcka ner ljus under molniga nätter för att kraftigt minska risken för masskollisioner. (Longcore *et al.* 2008)

Diskussion

Hur effekterna av artificiellt belysning ser ut på alla ekologiska nivåer är långt ifrån kartlagt ännu. Enbart de exempel där man omedelbart kan se påverkan i form av direkt attraktion och massdöd har fått stor uppmärksamhet och blivit noggrannt studerade under längre tidsintervall. I själva verket kan andra effekter vara mer långtgående och betydelsefulla, som konsekvenser för reproduktionsförmågan eller interaktioner mellan arter. Sådana effekter har potential att utgöra betydande risker för populationer och ge påverkningar genom hela näringsväven. Hittills har de flesta studier fokuserat på experiment under kontrollerade former eller i laborationsmiljö, och på enbart en aspekt av beteendet. Storskaliga studier på populationsnivå saknas nästan helt och hållet. Problemet där är att skilja ut effekten av artificiellt ljus från andra källor till påverkan.

Vissa försök har gjorts för att beräkna populationspåverkan av fågelkollisioner, men man har ännu inte kunnat hitta någon urskiljbar påverkan på populationstrender av fåglar i Nordamerika, trots att antalet fåglar som dör i kollisioner varje år är enorma (Arnold & Zink 2011). En studie beräknade däremot påverkan av ljusföroreningar på populationen av petreller (*Pterodroma phaeopygia sandwichensis*) och kom fram till att effekten kunde utgöra en betydande risk för populationen som helhet, i synnerhet i samverkan med andra faktorer (Simons 1984).

Innan man gör försök att kartlägga populationseffekter bör man försöka identifiera de mest utsatta arterna och habitaten. Nattaktiva djur kommer att vara drabbade i hög omfattning och arter som redan är utsatta för kraftiga störningar genom antropogena aktiviteter. Även arter som befinner sig i närheten av mänsklig bebyggelse kan vara svårt drabbade.

Som så många andra människoframkallade miljöförändringar innebär ljusföroreningar en risk för den biologiska mångfalden. Arter som är känsliga för förändringar i ljusmiljön missgynnas och "ljusgeneralister" kan dra nytta av de förändrade förutsättningarna. Diversiteten i närheten av bebyggelse kan komma att urholkas ytterligare, men risken för allvarlig påverkan kan vara störst där anläggningar med kraftig belysning läggs nära habitat och känsliga naturområden. För mellanartsinteraktioner kan konkurrens- och predationssituationer komma att förändras: arter som är aktiva under olika ljusnivåer och i vanliga fall inte interagerar med varandra kan få förändrade aktivitetsmönster. Ökad konkurrens och nya predationssituationer kan komma att bli resultatet.

I samverkan med andra antropogena störningar av naturliga förhållanden kan ljusföroreningar innebära ytterligare en riskfaktor för populationer. I synnerhet ljuskällor i samband med vägar kan utgöra en bidragande orsak till habitatfragmentering, genom att stoppa ljusskygga arter från att röra sig över vägsträckorna. Vägbelysning kan i viss mån även förskjuta habitat och förhindra bobyggande hos fåglar: en studie visade att tätheten hos bon av rödspov (*Limosa limosa*) var lägre upp till 300 meter från vägbelysning (de Molenaar *et al.* 2006). Kombinationen av ljusattraktion och trafikdödlighet är ett område som fortfarande är outforskat, men då attraktionen till ljus är välbelagd

hos många arter och trafik utgör en betydande källa till dödlighet för många populationer av däggdjur, fåglar, reptiler och amfibier (Fahrig & Rytwinski 2009) bör ett eventuellt samband ges mer uppmärksamhet.

För fitness och reproduktion kan ljusföroreningar få allvarliga konsekvenser när beteenden som under evolutionens gång har varit förknippade med hög fitness inte längre är det. Viktiga ekologiska signaler slås ut i hög takt, vilket kan leda till försämrad reproduktionsframgång och innebära en risk för lokala populationer. Ekologiska fällor (*ecological traps*) innebär att snabba miljöförändringar får djur att bebo habitat av låg kvalité, till exempel när insekter lockas till glas på byggnader tack vare polariserade ljusreflexer eller när rödhakar nära gatubelysning har lätt att hitta en partner eftersom de börjar sjunga tidigare. Båda fenomenen har sin grund i en tidigare pålitlig signal (tidig morgonsång och polariserat ljus) som har förlorat sin kvalitéeindikation.

När man försöker åtgärda problemet med ljusföroreningar måste man ta hänsyn till variationen av visuell perception mellan olika arter. Fåglar och reptiler har generellt en god förmåga att skilja på olika färger och det är därför motiverat att utreda hur de påverkas av ljus med olika våglängder, och prova sig fram till en ljuskälla som ger minimala störningar. För att undvika ljusrelaterade störningar på nattaktiva däggdjur kan istället intensiteten vara den avgörande faktorn, eftersom de ofta har ett dåligt färgseende men stor känslighet för ljusstyrka. Även groddjur blir lätt bländade av snabba omställningar till starkt ljus. Att flera djurgrupper uppfattar och attraheras till det polariserade ljuset från människoskapade material är en relativt ny insikt och ett område som förtjänar mer uppmärksamhet, även i fråga om vilka åtgärder som är lämpligast att sätta in för att undvika problemet.

Den mänskliga civilisationen har de senaste tvåhundra åren radikalt förändrat ljusmiljön över stora delar av jorden och det är uppenbart att det påverkar djurlivet på många nivåer. Men fortfarande kvarstår mycket att undersöka inom området. Ett steg på vägen kan vara att hitta sätt för att kvantifiera ljusföroreningar. Det är även av stor betydelse att man lyckas skilja ut effekten av ljus från andra störningskällor. Framför allt bör fokus inom fältet flyttas, från direkta effekter i form av ljusattraktion och massdöd, till mer subtila och långtgående effekter som inverkan på dygnsrytm, reproduktion, mellanartsinteraktioner och hela ekosystem.

Tack

Tack till Oscar Edwards, Adam Ekholm, Maria Johnsson och Per Lundberg för konstruktiv kritik under arbetets gång, och tack till min handledare Anna Brunberg. Bilden på framsidan är tagen av Bartosz Borecki.

Referenser

Arnold TW, Zink RM. 2011. Collision mortality has no discernible effect on population trends of North American birds. PLoS one, doi:10.1371/journal.pone.0024708.

Aubrecht C, Elvidge CD, Ziskin D, Rodrigues P, Gil A. 2010. Observing stress of artificial night lighting on marine ecosystems - a remote sensing application study. ISPRS TC VII Symposium **38**: 41-46.

Avery M, Springer PF, Cassel JF. 1976. The effects of a tall tower on nocturnal bird migration: a portable ceilometer study. The Auk **93**: 281-291.

Baker BJ, Richardson JML. 2006. The effect of artificial light on male breeding-season behaviour in green frogs, *Rana clamitans melanota*. Canadian journal of zoology **1532**: 1528-1532.

Beier P. 2006. Effects of artificial night lighting on terrestrial mammals. I: Rich C, Longcore T (red). Ecological consequences of artificial night lighting, ss. 19-42. Island Press, Washington.

Bertolotti L, Salmon M. 2005. Do embedded roadway lights protect sea turtles? Environmental management, doi: 10.1007/s00267-004-0288-2.
Boldogh S, Dobrosi D, Samu P. 2007. The effects of the illumination of buildings on house-dwelling bats and its conservation consequences. Acta Chiropterologica **9**: 527-534.
Bourgeois S, Gilot-Fromont E, Viallefont A, Boussamba F, Deem SL. 2009. Influence of artificial lights, logs and erosion on leatherback sea turtle hatchling orientation at Pongara National Park, Gabon. Biological Conservation **142**: 85-93.
Brady AK, Hilton JD, Vize PD. 2009. Coral spawn timing is a direct response to solar light cycles and is not an entrained circadian response. Coral Reefs **28**: 677-680.
Buchanan BW. 2006. Observed and potential effects of artificial night lighting on anuran amphibians. I: Rich C, Longcore T (red). Ecological consequences of artificial night lighting, ss. 192-220. Island Press, Washington.
Case TJ, Bolger DT, Petren K. 1994. Invasions and competitive displacement among house geckos in the tropical pacific. Ecology **75**: 464-477.
Cassone VM, Bartell PA, Earnest BJ, Kumar V. 2008. Duration of melatonin regulates seasonal changes in song control nuclei of the house sparrow, *Passer domesticus*: independence from gonads and circadian entrainment. Journal of biological rhythms **23**.49-58.
Chen DM, Collins JS, Goldsmith TH, 1984. The ultraviolet receptor of bird retinas. Science **145**: 337-340.
Cinzano P, Falchi F, Elvidge CD. 2001. The first world atlas of the artificial night sky brightness. Monthly Notices of the Royal. **16**: 1-16.
Clarke WE. 1912. Studies In Bird Migration. 1:a uppl. Gurney & Jackson, London.
Conrad KF, Warren MS, Fox R, Parsons MS, Woiwod IP. 2006. Rapid declines of common, widespread British moths provide evidence of an insect biodiversity crisis. Biological Conservation **132**: 279-291.
Cornell EA, Hailman JP. 1984. Pupillary responses of two Rana pipiens-complex anuran species. Herpetologica **40**: 356-366.
De Molenaar JG, Sanders ME, Jonkers DA. 2006. Road lighting and grassland birds: local influence of road lighting on a black-tailed godwit population. I: Rich C, Longcore T (red). Ecological consequences of artificial night lighting, ss. 114-136. Island Press, Washington.
Depledge MH, Godard-Codding CAJ, Bowen RE. 2010. Light pollution in the sea. Marine pollution bulletin **60**: 1383-1385.
Derrickson KC. 1988. Variation in repertoire presentation in northern mockingbirds. Condor **90**: 592-606.
Dodson S. 1990. Predicting diel vertical migration of zooplankton. Limnology and Oceanography **35**: 1195-1200.
Erickson WP, Johnson GD, Young Jr, DP, 2005. A summary and comparison of bird mortality from anthropogenic causes with an emphasis on collisions. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-191: 1029-1042
Erickson WP, Johnson GD, Strickland MD, Young Jr DP, Sernka KJ. 2001. Avian collisions with wind turbines: a summary of existing studies and comparisons to other sources of avian collision mortality in the United States. WWW-dokument 2001-08. http://www.osti.gov/energycitations/product.biblio.jsp?osti_id=822418. Hämtad 2012-04-27.
Evans WR, Akashi Y, Altman NS, Manville II AM. 2007. Response of night-migrating songbirds in cloud to colored and flashing light. North American Birds **60**: 476–488.
Fahrig L, Rytwinski T. 2009. Effects of roads on animal abundance: an empirical review and synthesis. Ecology and Society 14: art. 21.
Fatal Lights Awareness Program (FLAP). 2012. WWW-dokument: http://www.flap.org. Hämtad 2012-05-10.
Fenton M, Boyle N, Harrison T. 1977. Activity patterns, habitat use, and prey selection by some African insectivorous bats. Biotropica **9**: 73-85.
Florida Fish and Wildlife Conservation Commission. 2012. Chapter 62B-55 Model lighting

ordinance for marine turtle protection. WWW-dokument: http://myfwc.com/media/418521/Seaturtle_Rule62B_55.pdf. Hämtad 2012-05-10.
Florida Fish and Wildlife Conservation Commission, 2011. Fwc approved sea turtle lighting. WWW-dokument 2011-04-26: http://myfwc.com/media/418417/SeaTurtle_LightingGuidelines.pdf. Hämtad 2012-05-10.
Frank K. 1988. Impact of outdoor lighting on moths: an assessment. Journal of the Lepidopterists Society **42**: 63-93.
Frank K. 2006. Effects of artificial night lighting on moths. I: Rich C, Longcore T (red). Ecological consequences of artificial night lighting, ss. 305-344. Island Press, Washington.
Garber SD. 1978. Opportunistic feeding behavior of Anolis cristatellus (iguanidae: reptilia) in Puerto Rico. Transactions of the Kansas academy of science (1903-) **81**: 79-80.
Gauthreaux SA, Belser CG. 2006. Effects of artificial night lighting on migrating birds. I: Rich C, Longcore T (red). Ecological consequences of artificial night lighting, ss 67-93. Island Press, Washington.
Gehring J, Kerlinger P, Manville AM. 2009. Communication towers, lights, and birds: successful methods of reducing the frequency of avian collisions. Ecological applications : a publication of the Ecological Society of America **19**: 505-514.
Gelb Y, Delacretaz N. 2009. Windows and vegetation: primary factors in manhattan bird collisions. Northeastern Naturalist **16**: 455-470.
Gern WA, Norris D, Duvall D. 1983. The effect of light and temperature on plasma melatonin in neotenic tiger salamanders (*Ambystoma tigrinum*). Journal of herpetology **17**: 228-234.
Gliwicz Z. 1986. A lunar cycle in zooplankton. Ecology **67**: 883-897.
Graber R. 1968. Nocturnal migration in Illinois: different points of view. The Wilson Bulletin **80**: 36-71.
Groenendijk D, Ellis WN. 2010. The state of the Dutch larger moth fauna. Journal of insect conservation **15**: 95-101.
Gwinner E, Hau M. 2000. The pineal gland, circadian rhythms and photoperiodism. I: Whittow GC (red). Sturkie's avian physiology. 5:e uppl. Academic press, New York.
Health Council of the Netherlands. 2000. Impact of outdoor lighting on man and nature. Health Council of the Netherlands, The Hague, publication no. 2000/25E.
Hernández R, Buitrago J, Guada H, Hernández-Hamón H, Llano M. 2007. Nesting distribution and hatching success of the leatherback, *Dermochelys coriacea*, in relation to human pressures at Playa Parguito, Margarita Island, Venezuela. Chelonian Conservation and Biology **6**: 79-86.
Howell JC, Laskey AR, Tanner JT. 1954. Bird mortality at airport ceilometers. The Wilson Bulletin **66**: 207-215.
Imber M. 1975. Behaviour of petrels in relation to the moon and artificial lights. Journal of the Ornithological Society of New **22**: 302-306.
IUCN. 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. WWW-dokument: www.iucnredlist.org. Hämtad 2012-05-10.
Jacobs GH. 2009. Evolution of colour vision in mammals. Philosophical transactions of the royal society of london. Series B, Biological sciences **364**: 2957-67.
Jokiel PL, Ito RY, Liu PM. 1985. Night irradiance and synchronization of lunar release of planula larvae in the reef coral Pocillopora damicornis. Marine Biology **174**: 167-174.
Jones J, Francis CM. 2003. The effects of light characteristics on avian mortality at lighthouses. Journal of Avian Biology **34**: 328-333.
Jones MP, Pierce KE, Ward D. 2007. Avian Vision: A Review of Form and Function with Special Consideration to Birds of Prey. Journal of Exotic Pet Medicine **16**: 69-87.
Jung K, Kalko EK. 2010. Where forest meets urbanization: foraging plasticity of aerial insectivorous bats in an anthropogenically altered environment. Journal of Mammalogy **91**: 144-153.
Karnad D, Isvaran K, Kar CS, Shanker K. 2009. Lighting the way: Towards reducing misorientation of olive ridley hatchlings due to artificial lighting at Rushikulya, India. Biological

Conservation **142**: 2083-2088.
Kelber A, Vorobyev M, Osorio D. 2003. Animal colour vision – behavioural tests and physiological concepts. Biological Reviews **78**: 81–118.
Kempenaers B, Borgström P, Loës P, Schlicht E, Valcu M. 2010. Artificial night lighting affects dawn song, extra-pair siring success, and lay date in songbirds. Current biology **20**: 1735-1739.
Kerlinger P. 2000. Avian mortality at communication towers: a review of recent literature, research, and methodology. WWW-dokument: http://digitalcommons.unl.edu/usfwspubs/162/. Hämtad 2012-04-27.
Kriska G, Malik P.. 2009. Polarized light pollution: a new kind of ecological photopollution. Frontiers in Ecology and the Environment **7**: 317-325.
Krupp DA. 1983. Sexual reproduction and early development of the solitary coral *Fungia scutaria* (Anthozoa: Scleractinia). Coral Reefs **2**: 159-164.
van Langevelde F, Ettema J, Donners M, WallisDeVries MF, Groenendijk D. 2011. Effect of spectral composition of artificial light on the attraction of moths. Biological Conservation **144**: 2274-2281.
Laskey A. 1960. Bird migration casualties and weather conditions, Autumns 1958, 1959, 1960. The Migrant **31**: 61-65.
Le Corre M, Ollivier A, Ribes S, Jouventin P. 2002. Light-induced mortality of petrels : a 4-year study from Re´union Island (Indian Ocean). Biological Conservation 105: 93-102.
Leopold A, Eynon AE. 1961. Avian daybreak and evening song in relation to time and light intensity. The Condor **63**: 269-293.
Lockard RB, Owings DH. 1974. Moon-related surface activity of bannertail (*Dipodomys spectabilis*) and Fresno (*D. nitratoides*) kangaroo rats. Animal Behaviour **22**: 262-273.
Loew ER. 1994. A Third, Ultraviolet-Sensitive, Visual Pigment in the Tokay Gecko (Gecko gekko). Science **34**: 1427-1431.
Longcore T, Rich C. 2004. Ecological light pollution. Frontiers in Ecology and the Environment **2**: 191-198.
Longcore T, Rich C, Gauthreaux S. 2008. Height, guy wires, and steady-burning lights increase hazard of communication towers to nocturnal migrants: a review and meta-analysis. The Auk **125**: 485-492.
Lorne JK, Salmon M. 2007. Effects of exposure to artificial lighting on orientation of hatchling sea turtles on the beach and in the ocean. Endangered species research **3**: 23-30.
Lloyd JE. 2006. Stray light, fireflies and fireflyers. I: Rich C, Longcore T (red). Ecological consequences of artificial night lighting, ss 345-364. Island Press, Washington.
McFarlane R. 1963. Disorientation of loggerhead hatchlings by artificial road lighting. Copeia **1**: 153
Mascarenhas R, Guimarães dos Santos R, Souza dos Santos A, Zeppelini D. 2004. Nesting of hawksbill turtles in Paraíba-Brazil: avoiding light pollution effects. Marine turtle newsletter **104**: 1-3.
Mercier A, Ycaza RH, Hamel JF. 2007. Long-term study of gamete release in a broadcast-spawning holothurian: predictable lunar and diel periodicities. Marine ecology progress series **329**: 179-189.
Miller M. 2006. Apparent effects of light pollution on singing behavior of American robins. The Condor **108**: 130-139.
Moore MV, Pierce SM, Walsh HM, Kvalvik SK, Lim JD. 2000. Urban light pollution alters the diel vertical migration of Daphnia. Verh Internat Verein Limnol **27**: 779-82.
Mougeot F, Bretagnolle V. 2000. Predation risk and moonlight avoidance in nocturnal seabirds. Journal of Avian Biology **31**: 376-386.
Nicholas M. 2001. Light Pollution and Marine Turtle Hatchlings: The George Wright FORUM **18**: 77-82.
Ogden LE. 1996. Collision course: the hazards of lighted structures and windows to migrating birds. WWW-dokument 1996-09-01: http://digitalcommons.unl.edu/flap/3/. Hämtad 2012-04-

27.
Perry G, Buchanan BW, Fisher RN, Salmon M. 2008. Effects of artificial night lighting on amphibians and reptiles in urban environments. I: Mitchell JC, Jung Brown RE, Bartholomew B (red). Urban Herpetology, ss. 239 – 256. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Salt Lake.
Poot H, Ens BJ, Vries HD, Donners MAH, Wernand MR, Marquenie JM. 2008. Green Light for Nocturnally Migrating Birds. Ecology And Society **13**: art. 47.
Price MV, Waser NM, Bass TA. 1984. Effects of moonlight on microhabitat use by desert rodents. Journal of Mammalogy **65**: 353-356.
Rand A, Bridarolli M, Dries L. 1997. Light levels influence female choice in Tungara frogs: predation risk assessment? Copeia **2**: 447-450.
Reed J, Sincock J, Hailman JP. 1985. Light attraction in endangered procellariiform birds: reduction by shielding upward radiation. The Auk **102**: 377-383.
Reiter RJ, Tan DX, Korkmaz A, Erren TC. 2007. Light at night, chronodisruption, melatonin suppression, and cancer risk: a review. Crit Rev **13**: 303-328.
Rich C, Longcore T. 2006 Introduction. I: Rich C, Longcore T (red). Ecological Consequences of Artificial Night Lighting, ss 1-13. Island Press, Washington.
Rodriguez A, Rodriguez B. 2009. Attraction of petrels to artificial lights in the Canary Islands : effects of the moon phase and age class. Ibis **151**: 299-310.
Roth LSV, Kröger RHH, Unsbo P. 2009. The pupils and optical systems of gecko eyes. Journal of Vision **9**: 1-11.
Rydell J. 1992. Exploitation of insects around streetlamps by bats in Sweden. Functional Ecology **6**: 744-750.
Salmon M, Tolbert MG, Painter DP, Goff M, Reiners R. 1995. Behavior of loggerhead sea turtles on an urban beach. II. Hatchling orientation. Journal of Herpetology **29**: 568-576.
Salmon M, Wyneken J, Fritz E, Lucas M. 1992. Seafinding by hatchling sea turtles: role of brightness, silhouette and beach slope as orientation cues. Behaviour **122**: 56-77.
Salmon M. 2006 Protecting sea turtles from artificial night lighting at Florida's oceanic beaches. I: Rich C, Longcore T (red). Ecological Consequences of Artificial Night Lighting, ss 141-168. Island Press, Washington.
Schwind R. 1991. Polarization vision in water insects and insects living on a moist substrate. Journal of Comparative Physiology **169**: 531-540.
Simons T. 1984. A population model of the endangered Hawaiian dark-rumped petrel. The Journal of wildlife management **48**: 1065-1076.
Spofford W. 1949. Mortality of birds at the ceilometer of the Nashville airport. The Wilson Bulletin **61**: 86-90.
Stone EL, Jones G, Harris S. 2009. Street lighting disturbs commuting bats. Current biology **19**: 1123-1127.
Stuart SN, Chanson JS, Cox NA, Young BE, Rodrigues ASL, Fischman DL, Waller RW. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. Science **306**: 1783-1786.
Svensson A, Rydell J. 1998. Mercury vapour lamps interfere with the bat defence of tympanate moths (Operophtera spp.; Geometridae). Animal behaviour **55**: 223-226.
Tárano Z. 1998. Cover and Ambient Light Influence Nesting Preferences in the Túngara Frog Physalaemus pustulosus. Copeia **1**: 250-251.
Taylor H, Cozens J. 2010. The effects of tourism, beachfront development and increased light pollution on nesting Loggerhead turtles *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758) on Sal, Cape Verde. Zoologia Caboverdiana **1**: 100-111.
Telfer TC, Sincock JL, Byrd GV, Reed JR. 1987. Attraction of Hawaiian seabirds to lights: conservation efforts and effects of moon phase. Wildlife Society Bulletin **15**: 406-413.
Trapp JL. 1998. Bird kills at towers and other human-made structures: An annotated partial bibliography (1960-1998). WWW-dokument 1998-06-10: http://www.fws.gov/migratorybirds/CurrentBirdIssues/Hazards/towers/tower.html. Hämtad:

2012-04-27.
Turkozan O, Taskavak E, Ilgaz C. 2003. A review of the biology of the loggerhead turtle, *Caretta caretta*, at five major nesting beaches on the south-western Mediterranean coast of Turkey. Herpetological journal **13**: 27-33.
Tuxbury SM, Salmon M. 2005. Competitive interactions between artificial lighting and natural cues during seafinding by hatchling marine turtles. Biological conservation **121**: 311-316.
Verheijen F. 1981. Bird kills at a lighted man-made structure: often on nights close to a full moon. American Birds **35**: 251-254.
Warrant E, Dacke M. 2011. Vision and visual navigation in nocturnal insects. Annual review of entomology **56**: 239-54.
Wiltschko W, Wiltschko R. 1995. Migratory orientation of European robins is affected by the wavelength of light as well as by a magnetic pulse. Journal of Comparative Physiology A **177**: 363-369.
Wise S. 2007. Studying the ecological impacts of light pollution on wildlife: amphibians as models. Journal of Thermal Biology **6**: 107-116.
Witherington B. 1992. Behavioral responses of nesting sea turtles to artificial lighting. Herpetologica **48**: 31-39.
Witherington B. 1991. Influences of wavelength and intensity on hatchling sea turtle phototaxis: implications for sea-finding behavior. Copeia **4**: 1060-1069.
Witherington B. 1997. The problem of photopollution for sea turtles and other nocturnal animals. I: Clemmons JR, Buchholz R (red). Behavioral Approaches to Conservation in the Wild, ss 303-328. Cambridge University Press, Cambridge.
Young M, Salmon M. 2012. Visual wavelength discrimination by the loggerhead turtle, *Caretta caretta*. The Biological Bulletin **222**: 46-55.
Zakai D, Dubinsky Z, Avishai A, Caaras T, Chadwick NE. 2006. Lunar periodicity of planula release in the reef-building coral Stylophora pistillata. Marine Ecology **311**: 93-102.