

Terrestrisk økologisk forskningsprogram på Svalbard

SVALBARDTUNDRAENS ØKOLOGI

S.-A. Bengtson, F. Mehlum og T. Severinsen (Redaktører)



MEDDELELSER NR. 150
TROMSØ 1999



Norges
forskningsråd

Adresser :

Sven-Axel Bengtson, Zoologiska Museet, Helgonavägen 3, S-22362 Lund, Sverige.

Fridtjof Mehlum, Norsk Polarinstitut, Polarmiljøsentret, N-9296 Tromsø.

Torbjørn Severinsen, Norsk Polarinstitut, Polarmiljøsentret, N-9296 Tromsø.

Øvrige forfattere, se side 189.

© Norsk Polarinstitut, Polarmiljøsentret N-9296 Tromsø
www.npolar.no

Teknisk redaktør:	Torbjørn Severinsen / Gunn Sissel Jaklin
Grafisk design:	Torbjørn Severinsen
Forsidefoto:	Torbjørn Severinsen
Trykt:	November 1999 av Lundblad Grafisk AS
ISBN:	82-7666-139-4

MEDDELELSER NR. 150

Terrestrisk økologisk forskningsprogram på Svalbard

SVALBARDTUNDRÆNS ØKOLOGI

S.-A. Bengtson, F. Mehlum og T. Severinsen (Redaktører)



Forord

Terrestrisk Økologisk Forskningsprogram på Svalbard (TERRØK) ble startet opp av Miljøverndepartementet gjennom Norges forskningsråd. Dette fordi man gjennom økologisk grunnforskning ønsket å skaffe ny basal kunnskap om Svalbards terrestre områder, et felt der forvaltningens behov for slik kunnskap var ekstra stort. I tillegg var det et mål at man skulle bygge opp norsk forskningskompetanse innen arktisk terrestrisk økologi.

Med denne utgivelsen vil programstyret for TERRØK avgi en rapport som også kan leses av et bredere publikum. Etter noe diskusjon ble det besluttet at samtlige prosjekter som har vært en del av TERRØK, uavhengig av hverandre, skulle gi en beskrivelse av resultater som hadde kommet fram under prosjektet. Ikke nødvendigvis kun de resultatene som er en direkte del av prosjektene, men også annen relevant kunnskap som setter prosjektet inn i en større sammenheng. Beskrivelsen skulle være på norsk, forsøksvis med lite bruk av vitenskapelige ord og uttrykk, og med et minimum av litteraturhenvisninger. Noen av kapitlene har en oversiktskarakter og er skrevet av programstyremedlemmer. Her er mange av de trådene som de ulike prosjektene utgjør, bundet sammen for å gi et bedre bilde av kunnskapen som er kommet fram under programperioden. Innholdet i kapitlene står de ulike forfatterne selv ansvarlig for. Publikasjoner fra TERRØK som alt er kommet ut i vitenskapelige fora eller i andre sammenhenger er gitt i en egen bibliografi bakerst i rapporten.

Å gjennomføre et større forskningsprogram som TERRØK, med utstrakt bruk av feltarbeid, vil alltid være avhengig av en rekke støttespillere. Vi vil derfor på vegne av både programstyret og de ulike delprosjektene få takke alle som har bidratt til at gjennomføringen av programmet har vært mulig. Vi retter i første rekke en takk til Sysselmannen på Svalbard, Kystvakta og Norsk Polarinstitutt. I tillegg vil vi takke alle personer og organisasjoner som har gitt en hjelpende hånd til de ulike prosjektene - ingen nevnt, ingen glemt. Til slutt vil programstyret takke for et godt samarbeid med kontaktpersonene i det som i løpet av programperioden ble Norges forskningsråd.

Programstyret har fungert som en redaksjonskomité, og programstyrets medlemmer har i varierende grad deltatt i arbeidet, med de undertegnede som den utøvende delen.

S.-A. Bengtson

F. Mehlum

T. Severinsen

INNHALDSFORTEGNELSE

Forord	5
Kart over Svalbard	8
1. Innledning	9
2. Fra tidlige ekspedisjoner til TERRØK	11
3. Terrestrisk liv på Svalbard: Beskrivelse av miljøforholdene og økologiske forutsetninger	21
4. Mikrobiell aktivitet på tundraen	33
5. Jordbunnsfaunaens populasjonsdynamikk og tilpasning i arktiske omgivelser	47
6. Collemboler i Arktis	55
7. Sex og gener i Svalbards flora	67
8. Den fargerike ullmyrkleggen	85
9. Svalbardreinens påvirkning av tundravegetasjonen	95
10. Monogami hos fjæreplytten på Svalbard	105
11. Reproduksjonsøkologi hos hvitkinngås	113
12. Kostnader ved ruging og effekter av forstyrrelser hos hekkende hvitkinngjess	121
13. Varig ustabilitet og bestandsregulering hos svalbardrein	125
14. Parasitter, kondisjon og reproduksjon hos svalbardrein	139
15. Østmarkmus: Den russiske invasjonen	149
16. Nordaustlandet: TERRØK-toktet og våre erfaringer	157
17. Tilpasninger hos arktiske organismer til kort sommersesong	161
18. Viktigheten av stokastisitet i det fysiske miljøet	171
19. Spredning og kolonisering: Betydning av habitatheterogenitet og populasjonsdynamikk	175
20. TERRØK – i forvaltningens tjeneste?	181
21. Forfatterliste	189
22. Bibliografi	191



TERRESTRISK ØKOLOGISK FORSKNINGSPROGRAM PÅ SVALBARD

Innledning

Bakgrunnen for TERRØK (Terrestrisk økologisk forskningsprogram på Svalbard) var erkjennelsen av at Svalbard er et lett tilgjengelig område, og av den grunn er mer utsatt for menneskelig aktivitet enn de fleste andre arktiske områder. Siden programmet ble startet opp har en sett at aktiviteten har økt kraftig, da i første rekke på grunn av økt turisme.

Den norske forskningsinnsatsen innen økologi i Svalbard-området har i stor grad vært rettet mot marine økosystemer. Pro Mare, Sjøpattedyr-programmet og Forskningsprogram om nordnorsk kystøkologi er alle forskningsprogrammer som har vært med å øke forståelsen for økosystemene i våre nordlige farvann. Det eneste større, terrestre forskningsprogrammet på øygruppen har vært MAB-Svalbard-prosjektet (Man and the Biosphere), som tok for seg svalbardreinen og dens næringsgrunnlag.

Norge er etter Svalbardtraktaten pålagt å sikre bevarelsen av plante- og dyrelivet på Svalbard. Den overordnede målsettingen for forvaltningen av Svalbards natur er å opprettholde øygruppens upåvirkede villmarks-karakter. For å oppnå dette er det nødvendig med forhåndsanalyser basert på viten om arktisk økologi.

Generelt er arktiske terrestre økosystemer enklere i artsstrukturen enn tempererte og tropiske økosystemer, og er derfor sannsynligvis bedre egnet til studier av fundamentale økologiske prosesser enn

andre økosystemer. Imidlertid er det flere sider ved Svalbard som er uvanlig sammenlignet med andre høyarktiske områder. Oppdelingen av Svalbard i tusenvis av små og store økologiske "øyer", i tillegg til den markerte klimagradierten fra vest til øst på øygruppen, gir gode muligheter for genetisk isolasjon og fenotypisk differensiering mellom og innen populasjoner. Man kan også med fordel studere enkelte arters populasjonsdynamikk (og populasjons-regulerende mekanismer) og tilpasninger til ekstreme miljøforhold. Kunnskap om disse forholdene er viktig for å gi forvaltningen et bedre grunnlag for å ta vare på det biologiske mangfoldet på Svalbard.

Mulighetene til framgangsrik økologisk forskning, og dermed også forvaltning, er meget gode på Svalbard. For å utnytte disse mulighetene ble TERRØK startet. På grunn av mindre økonomiske rammer enn det som var skissert i utgangspunktet, ble det nødvendig å revidere måldokumenter for programmet før prosjektene ble valgt ut.

Hovedmålet for programmet ble å øke forståelsen for dynamikken og stabiliteten av terrestre økosystemer på Svalbard gjennom basaløkologisk forskning, for på den måten å danne en kunnskaps-base som skal gjøre forvaltningsmyndighetene bedre i stand til å finne forvaltningsstrategier i tråd med overordnede mål i miljøpolitikken.

Programstyret i TERRØK (1991 - 1999)

Førsteamanuensis Ann Marie Odasz-Albrigtsen	1991-1999	Programstyreleder 1991
Professor Lars Walløe	1992-1993	Programstyreleder 1992-1993
Professor Sven-Axel Bengtson	1991-1999	Programstyreleder 1994-1999
Professor Hans Petter Leinaas	1991-1999	
Professor James Mercer	1991-1999	
Forsker Fridtjof Mehlum	1993-1999	
Professor Rolf Arnt Olsen	1991-1999	
Fylkesmiljøvernsef Endre Persen	1991-1999	
Forsker Nils Are Øritsland	1991-1992	
Spesialrådgiver Per Backe-Hansen	1991-1995	Kontaktperson i Forskningsrådet
Rådgiver Eli Ragna Tærum	1996-1999	Kontaktperson i Forskningsrådet
Forsker Torbjørn Severinsen	1991-1999	Programkoordinator

Programstyret satte også opp delmål om å bedre kunnskapsgrunnlaget slik at en bedre kan forstå konsekvensene av menneskelig aktivitet, og sist men ikke minst at en ville styrke norsk kompetanse innen arktisk terrestrisk økologi.

På denne bakgrunn valgte programstyret for TERRØK ut endel prosjekter som ble støttet for å oppnå de målene en hadde for programmet. Alle disse prosjektene er listet opp i tabellen nederst på siden.

Programstyret hadde gjennom perioden til sammen 24 styremøter/arbeidsmøter. De fleste ble avholdt i Oslo, men et lengre arbeidsmøte ble lagt til Svalbard. I forbindelse med dette møtet ble det

avholdt et folkemøte der en del av TERRØKs prosjekter ble presentert. Programstyret var også representert og hadde innlegg på to store møter om Ny-Ålesunds framtid som internasjonalt forsknings-senter (Potsdam og Cambridge).

For de ti prosjektene som ble gjennomført innenfor TERRØK, var det to forskermøter. Alle de seks stipendiatene som var tilknyttet TERRØK, har fullført og tatt sin Dr.scient. grad. I tillegg til gleden av den høye fullføringsprosenten, kommer gleden over at alle stipendiatene var kvinner.

Det ble også gjennomført en rekke hovedfagsoppgaver i tilknytning til prosjektene som var støttet gjennom TERRØK.

Kapittel	Prosjekttittel	Tidsrom	Ansvarlig institusjon	Hovedansvarlig	Stipendiat
4	Mikrobielle populasjoner og deres betydning for næringstilførsel og stoffomsetning i terrestriske økosystemer på Svalbard	92-97	Institutt for bioteknologifag, Norges landbrukshøgskole, Ås	R.A. Olsen	T. Liengen
5	Jordbunnsfaunaens betydning i arktiske økosystemer	92-97	Avdeling for zoologi, Universitetet i Oslo	L. Sømme	T. Birkemo
6	Populasjons- og ernæringsøkologi til dominerende collembolarter i utvalgte habitat på Svalbard	92-97	NINA, Oslo/ Avdeling for zoologi, Universitetet i Oslo	H.P. Leinaas	K. Hertzberg Delansvar også for T. Birkemo
7	Molekylærgenetisk variasjon i arktiske karplanter med ulike ploidinivåer og økologiske strategier	92-95	Avdeling for botanikk, Universitetet i Oslo	C. Brochmann	
9	Response of vascular plant species to plant-herbivore interactions	92-96	IBG, Økologisk avdeling, Universitetet i Tromsø	A.M. Odasz	C. Wegener
10	The mating systems of the purple sandpiper (<i>Calidris maritima</i>) and dunlin (<i>C. alpina</i>) in Svalbard	94-97	Zoologisk Museum, Universitetet i Oslo	E. Pierce/J.T. Lifjell	E. Pierce
11	Reproduksjonsøkologi hos hvitkinngås	92-96	NINA/Norsk Polarinstitutt, Tromsø,	K.E. Erikstad, G.W. Gabrielsen	I. Tombre
13	Varig ustabilitet og populasjonsregulering hos svalbardrein	92-95	IBG/Avdeling for arktisk biologi, Universitetet i Tromsø	N.J.C. Tyler	
14	Parasitter og bestandsregulering hos svalbardrein	94-96	NINA, Trondheim	R. Langvatn	
15	Østmarkmus på Svalbard: Dynamikken i en romlig oppdelt populasjon	92-96	Avdeling for zoologi, Universitetet i Oslo	R.A. Ims	

TERRESTRISK ØKOLOGISK FORSKNING PÅ SVALBARD

Fra tidlige ekspedisjoner til TERRØK

Sven-Axel Bengtson

Innledning

Charles Elton retter i forordet til den første paperback-utgaven (1966a) av sin klassiske bok "Animal Ecology" (utgitt for første gang i 1927) en takk til Julian Huxley "to whom I am always grateful for the opportunity to work on an Oxford Expedition to Spitsbergen in 1921, during which it was possible, in collaboration with a botanist, to attempt an ecological survey of a comparatively simple system of Arctic communities". Ved omtrent samme tid (Elton, 1966b: 33), dvs. drøyt 40 år etter sine besøk på Svalbard, utdyper han i boken "The Pattern of Animal Communities" den betydning hans tidlige arktiske erfaringer fikk for hans syn på, og forståelsen av, økologiske sammenhenger. Denne erkjennelsen er av stor vitenskapshistorisk interesse ettersom Elton regnes blant kremen av den moderne økologis grunnleggere. Det er også interessant å merke seg den store betydning som de vitenskapelige resultatene fra Oxford-ekspedisjonene, som fant sted i 1920-årene, har også i dagens forskning på Svalbard (se mer om dette nedenfor). Men selv om de britiske undersøkelsene fra 1920-tallet kan betraktes som begynnelsen på den moderne terrestre økologiske forskningen på Svalbard, hadde det forekommet en lang rekke enkeltstående ekspedisjoner som til sammen førte til at såvel flora som fauna på land hadde vært temmelig godt kjent over lang tid. Alt på 1700-tallets ulike fartøysekspedisjoner var det ofte med personer med naturvitenskapelig kunnskap, og det ble gjort viktige biologiske observasjoner. Det var imidlertid først på de mange fartøysbaserte ekspedisjonene på 1800-tallet (over 100 ekspedisjoner med mer eller mindre uttalt vitenskapelig innhold) at informasjonsmengden virkelig økte, og artslistene for planter, fugler og insekter ble publisert. Man skal imidlertid ha klart for seg at den vitenskapelige virksomheten som ekspedisjonene gjennomførte i all hovedsak var rettet mot geografisk kartlegging og geologi. I de tilfellene hvor biologien fikk større plass, besto den zoologiske delen først og fremst i studier av marine dyr, noe som førte til at mange arter som til da hadde vært ukjente for vitenskapen ble beskrevet.

I fortsettelsen av dette kapitlet vil vi gi en kortfattet beskrivelse av hvordan den flotistiske og faunistiske kunnskap når det gjelder livet i Svalbards isfrie områder har blitt bygget opp. Deretter skal vi se

hvordan denne naturhistoriske forskningsvirksomhet etter hvert gikk over i terrestre økologiske studier som så leder fram til TERRØK og vår tids forskningsvirksomhet. Denne oversikten er nødvendigvis både kortfattet og innskrenket til bare å gjelde forskning der terrestre (landlevende) organismer står i fokus. Historikken omkring beskrivelsen av floraen og faunaen gis relativt god plass, tilsvarende gjøres for noen av de tidlige økologiske undersøkelsene. Dette er gjort for å gi et bilde av utviklingen fra et "embryonalt" stadium til moderne økologi. Mange meget betydelige studier som tar for seg landskapsformer, klima, hydrologi, osv., og som er en viktig basis for økologisk forskning, holdes derfor utenfor denne presentasjonen, som ikke på noen måte gir seg ut for å være en fullstendig oversikt over alle biologiske studier på området. Beskrivelsens vinkling eller utelatelse av viktige fakta reflekterer bare valg eller mangler hos forfatterne.

Dokumentering av fauna og flora

De tidlige oppdagelsesreisene og perioden med utforskning av marine pattedyr medførte at Svalbards høyere dyreliv etter hvert ble temmelig godt kjent og på ulike vis dokumentert. Men når det gjelder det som angår lavere dyreliv og planteverden var kunnskapen i den tidlige fasen meget fragmentarisk, selv om tyskeren Friedrich Martens, som fulgte med en hvalfangstekspedisjon i 1671, faktisk samlet inn en del planter. Det var imidlertid først med de vitenskapelige ekspedisjonene på 1800-tallet at innhenting av ny kunnskap om livet på land skjøt fart. Den norske geologen Balthasar Mathias Keilhau, som besøkte Bjørnøya og Spitsbergen i 1827, anses pga. sine systematiske utførte og publiserte (1831) observasjoner og innsamling av naturalia å være den første (i allefall skandinaviske) vitenskapsmann som besøkte Svalbard. I første rekke inspirerte han den svenske zoologen Sven Lovén til å gjennomføre en privatfinansiert ekspedisjon til Spitsbergen i 1837. Sir Martin Conway utpeker i sin klassiske bok "No Man's Land" (1906: 300) Lovéns ekspedisjon som starten for den moderne, vitenskapelige utforskningen av

Svalbard. Lovéns reise kom kanskje ikke i første rekke til å bli betydningsfull pga. hans egne zoologiske (i første rekke marine) innsamlinger, men ved forståelsen av verdien av å fortsette med vitenskapelige undersøkelser i polarområdene. Dette førte til hele 24 svenske Svalbard-ekspedisjoner mellom 1837 og 1908 under ledelse av personer som bl.a. Otto Torell, Adolf Erik Nordenskiöld og Alfred Gabriel Nathorst. Selv om ekspedisjonene oftest hadde trianguleringsmålinger og geologiske undersøkelser som hovedoppgave, fulgte som regel en og annen zoolog eller botaniker utstyrt med små spritglass og insektsnåler respektive plantepresser med.

Den første vitenskapelige oversikt over insektfaunaen ble publisert av C.H. Boheman (1865; nytrykk med visse tillegg i 1866). Den bygde han på bearbeidinger av materiale innsamlet av noen av deltagerne på de svenske ekspedisjonene i 1858, 1861 og 1864, og C.J. Sundevalls innsamlinger fra 1838, da han deltok i den franske La Recherche-ekspedisjonen. Bohemans liste besto av 29 insektsarter (20 tovinger, dvs. Diptera), men alt i 1868 samlet E.A. Holmgren insekter på Bjørnøya og Spitsbergen, og hans kommende oversikt (1869) inneholdt hele 59 arter (bl.a. 43 arter tovinger). Artslisten økte suksessivt ettersom nye ekspedisjoner samlet inn nytt materiale, og spesialister bearbeidet dette; f.eks. ble den primitive insektsordenen spretthaler (Collembola) alt på 1800-tallet beskrevet i flere separate skrifter. Det er interessant å legge merke til at de første sikre dokumenterte biller (Coleoptera) ble påvist først i 1898 (Nathorst 1900: 181), mens det drøyd ytterligere 75 år før den første løpebille (Coleoptera: Carabidae) ble funnet (Bengtson mfl. 1975). A. Koenigs (1911) innsamlinger under ekspedisjonene i årene 1908 og 1909 føyd nye arter til listen over registrerte insektsarter, og i enda større grad gjaldt dette for de innledningsvis omtalte britiske ekspedisjonene på 1920-tallet. I forbindelse med Adolf Hoels Svalbard-ekspedisjon sommeren 1928 deltok Sig Thor, og da han (1930) sammenfattet resultatene av sine innsamlinger oppga han det totale antallet av kjente insektsarter fra Svalbard til ca. 130. Deretter har antallet steget til at det i dag anslås til omlag 185 (Sømme 1995). Dette er i første rekke et resultat av diverse økologiske forskningsprosjekter og noen spesielle faunistiske rettede innsamlinger. F. eks. samlet finske zoologer i 1965 insekter (og andre arthropoder) på en lang rekke steder for å belyse artsfattigdommen og eventuelle effekter av et varmere klima (Kaisila 1967), noe som resulterte i en lang rekke faunistiske publikasjoner. At listen over artet enda vokser framgår tydelig av Fjellbergs (1994) sammenstilling over Svalbards collemboler og av hans deltagelse i TERRØKs tokt til Nordaustlandet i august 1995, da ytterligere tre arter ble funnet (Fjellberg 1997).

Det høyere dyrelivet på land - svalbardrein *Rangifer tarandus platyrhynchus*, fjellrev *Alopex lagopus* og fugler - ble naturligvis tidlig lagt merke til og korte artslister ble publisert alt på 1600- og 1700-tallet.

Men der var, som det ble påpekt av Norderhaug (1982), først fra midten av 1800-tallet at de ornitologiske undersøkelser tok skikkelig fart i og med de svenske polarekspedisjonene og finlands-svensken J.A. Malmgrens oversikter (1863, 1865) som inneholder nesten alle de i dag regelmessig hekkende terrestre artene. Fra slurren av århundret og fram til utbruddet av første verdenskrig ble ny kunnskap lagt til den eksisterende gjennom innsats fra bl.a. J.A. Palmén, G. Kolthoff, R. Collett, V. Bianchi og A. Koenig, og i mellomkrigstiden gjennom en rekke britiske ekspedisjoners arbeid. Etterkrigstiden kom med en økt ekspedisjonsvirksomhet fra en rekke land, og ornitologi sto ofte på programmet, men oftest rerret mot marine artet og dessuten underordnet andre vitenskapelige arbeidsoppgaver. Dog gjennomførte H.L. Løvenskiöld i løpet av 8 somret et imponerende arbeid, som munnet ut i hans grunnleggende verk, "Avifauna Svalbardensis" i 1964. Dermed synes det som om norske forskere definitivt hadde tatt hovedansvaret for utforskningen av Svalbards fugleliv, selv om ikke-notske forskere hele tiden var med, og fortsatt et med i bildet. Med de norske studentekspedisjonene (den første i 1962) og Norsk Polarinstitutt's opptettelse av en stipendiatstilling i ornitologi (1964) og senere en fast biologistilling (1967) startet en mer eller mindre kontinuerlig inventerings- og registreringsvirksomhet som i dag er en viktig grunn for såvel forskning som forvaltning av naturressursene på Svalbard. Da skal det imidlertid påpekes at det meste av interessen har vært rettet mot sjøfugler i marint miljø og gjeess (bl.a. manifestert i det meget fruktbare samarbeidet med britiske og nederlandske forskere), og bare i liten grad har interessen vært rettet mot den i forhold sparsomme terrestre fuglefaunaen. Derimot har svalbardreinen fått stor vitenskapelig oppmerksomhet (Kapittel 13).

Utforskningen av Svalbards flora følger omlag samme historiske mønster som utforskningen av faunaen. Den innsamlingen som ble gjennomført i samband med den flittige ekspedisjonsvirksomheten som ble gjennomført i siste halvdel av 1800-tallet la grunnen for det videre arbeidet. Dyr og planter ble innsamlet parallelt av ekspedisjonsdeltagerne (ofte av en og samme person), og de svenske ekspedisjonene mellom 1860 og 1908 ga drøyt 50 vitenskapelige publikasjoner med botanisk innhold, sammenlignet med ca 80 med zoologisk innhold (Hulth 1909). Malmgrens artsliste (publisert i 1862) inneholder hele 93 karplanter, og et decennium senere var antallet steget til 112 (Th. Fries 1871) for så etter ytterligere 10 år å ha steget til 123 (Nathorst 1883). Alt ved århundreskiftet var således en betydelig andel av de karplanter man i dag kjenner fra Svalbard påvist. Hanna Resvoll-Holmsen skriver (1913), med bakgrunn i at blokkebær *Vaccinium uliginosum* ble påvist i Colesbukta (for øvrig fortsatt den eneste kjente forekomsten på Svalbard), at det er en ytterst uvanlig hendelse å finne en ny karplante for Svalbard. Da hennes "Svalbards flora" kom ut i 1927 besto

den av 133 arter, et antall som knapt 30 år senere hadde økt til 143 (Høeg 1956), og videre til det som i følge Rønnings flora (1996) er 164 naturlig viltvoksende arter. Alle disse tall gir et inntrykk av at den kumulative kurven over antallet arter er i ferd med å flate ut og at spørsmålet om hvor mange plantearter som fins på Svalbard snart kan besvares med temmelig god presisjon. Da skal det umiddelbart henvises til Brochmanns bidrag i denne boken (Kapittel 7), der han ut fra sine molekylærgenetiske studier av differensieringen mellom lokalpopulasjoner argumenterer for at antallet arter kan være nesten tre ganger høyere enn de man i dag kjenner til. Til forskjell fra evertebratzoologene kan botanikerne (i det meste de som arbeider med karplanter), hevde at de har en god oversikt over de ulike artenes utbredelse på Svalbard. Denne forskjellen kan naturligvis til en viss grad skyldes det faktum at vekstene er fastsittende, og at det derfor er betydelig lettere å lage en tilforlatelig artsliste for et område innenfor rammen av en overkommelig tidsperiode. Hovedårsaken er imidlertid at etter de meget betydningsfulle britiske 1920-talls ekspedisjonene (se kommende avsnitt), som også bidro med mye floristisk (og faunistisk) kunnskap, fulgte en lang rekke botaniske forskningsprosjekter som la grunnen for utbredelseskart, ga informasjon om arters vertikale fordeling i terrenget, beskrev plantesosiologiske mønstre og analyserte artsammensetning i ulike vegetasjonstyper. Mange av disse grunnleggende økologiske studiene ble utført av norske botanikere ledet av personer som Johannes Lid, Olaf Rønning, Eilif Dahl, Hanna Resvoll-Holmsen, O.A. Høeg, Per Sunding, mfl. I den senere tid har forskere fra en rekke norske institusjoner bidratt, f.eks. innenfor rammene av MAB-Svalbardprosjektet (se nedenfor) der Ingvar Brattbakk utførte omfattende og detaljerte vegetasjonskartlegginger.

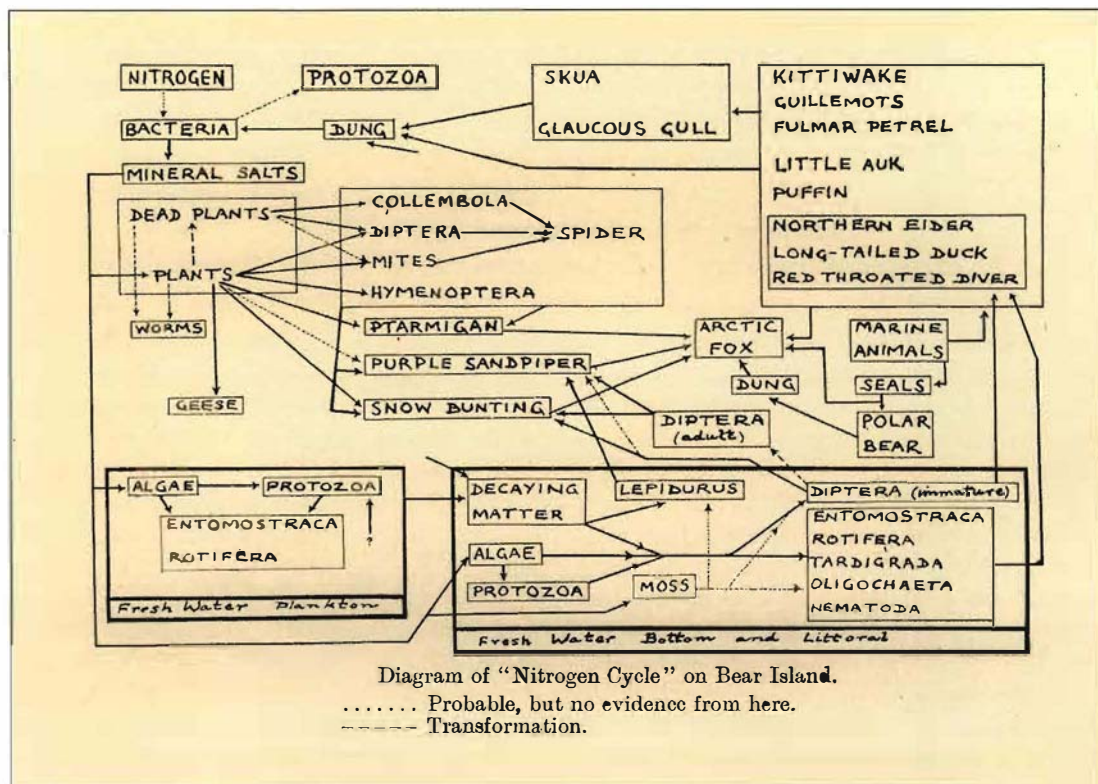
Økologiske pionerstudier: Oxford-ekspedisjonene på 1920-tallet

Sommeren 1921 ble det under det offisielle navnet "Oxford University Expedition to Spitsbergen" gjennomført det som i utgangspunktet var planlagt som en mer eller mindre rent ornitologisk ekspedisjon, men som foruten ornitologer kom til å bestå av også andre zoologer (bl.a. C.S. Elton som representerte "animal ecology"), botanikere (V.S. Summerhayes og J. Walton), geologer og såkalte "explorers". De terrestre undersøkelsene ble gjennomført på Bjørnøya, Prins Karls Forland og i Isfjordområdet (først og fremst i Billefjorden). To år senere (sommeren 1923) ble "Merton College (Oxford) Arctic Expedition" og året etterpå "Oxford University Arctic Expedition" gjennomført, begge med Elton som "chief scientist – ecologist", men uten feltassistanse fra botanikere. Disse ekspedisjonene kom til å legge den første faste grunnen for senere terrestrisk (og ferskvanns-)

økologisk forskning på Svalbard. Av avgjørende betydning var naturligvis ekspedisjonsdeltagernes kompetanse, men også at zoologer og botanikere sommeren 1921 arbeidet side om side i felt, der de sistnevnte vel utprøvde metoder for klassifisering av vegetasjonen var til stor hjelp. I tillegg kom at man ved hjemkomsten fikk hjelp av en rekke spesialister med bearbeidelsen av det innsamlede materialet slik at man dekket inn mye av til dels taksonomisk vanskelige insektsordener som tovinger (Diptera), veps (Hymenoptera) og spretthaler (Collembola) samt edderkopper og noen andre evertebrat-grupper. Dessuten fikk man i tillegg til karplantene også dekket moser, lav og alger. En stor mangel i den taksonomiske deknningen av faunaen var fraværet av innsamling av jordlevende mesofauna (midd, jordlevende collembola osv.). Feltarbeidet besto i første rekke av beskrivelser ("surveys") av plante- og dyrearter i ulike soner langs gradienter eller i tydelig avgrensede biotoper og ellers på iøynefallende steder. Arbeidet var kvalitativt, men med anvendelse av betegnelser av typen "dominant", "codominant", "frequent", "occasional", "rare", osv. for å angi hvor vanlig en art var. Forsøk på mer kvantitative bestemmelser ble gjort for enchytreider, men metodeproblemene var store og konklusjonen ble at "these worms must play a not inconsiderable role in the soil where they occur" (Summerhayes & Elton 1923: 259). Somrene 1923 og 1924 ble feltarbeidet basert på de tidligere sesongenes erfaringer, og man økte vesentlig den geografiske dekningsgraden ved å legge hoveddelen av arbeidet til Hinlopen-området og Nordaustlandet samt Wijdefjorden og Liefdefjorden med et lengre opphold på Reinsdyrflya (1924), samt at det begge årene ble gjennomført kortere besøk på en rekke ulike lokaliteter i Isfjorden.

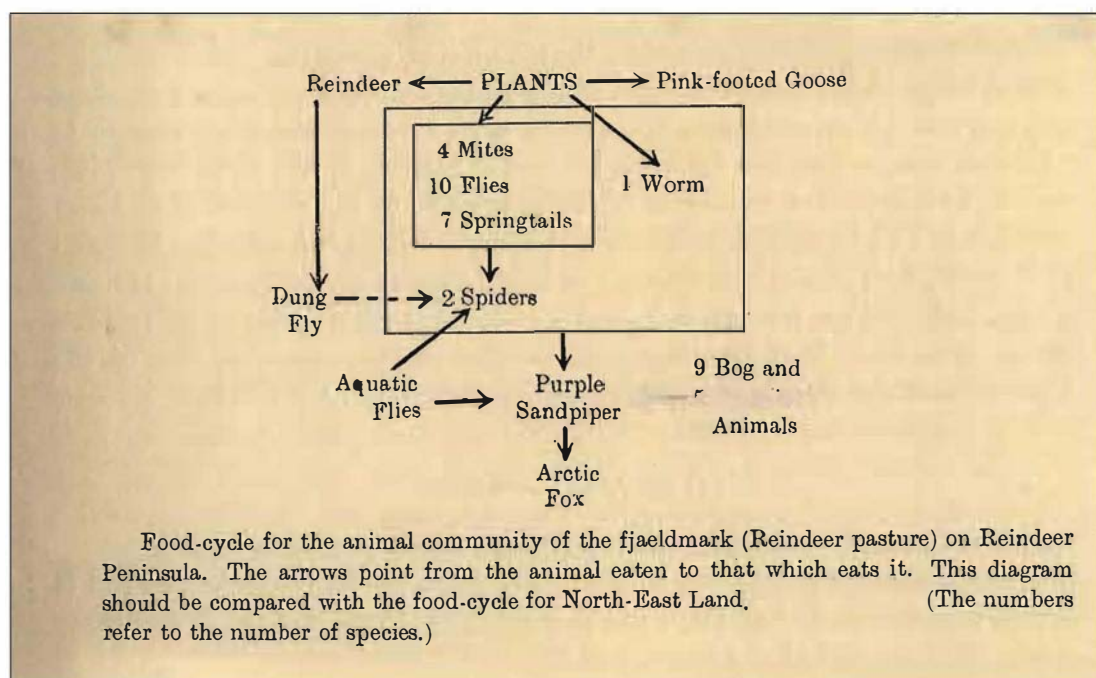
Summerhayes & Elton (1923, 1928) gir etter en analyse av sine innsamlede data en beskrivelse av fire "life-zones" (barren zone, *Dryas* zone, *Cassiope* zone, og Inner fjord zone) som fortsatt i våre dager danner grunnlaget for den moderne vegetasjonsmessige inndelingen av Svalbard. Man beskriver en plantesuksesjon som kommer fra den eneste delvis bevokste og ustabile såkalte fjellmarken til de mer stabile *Dryas*- og *Cassiope*-markene og påpeker at omgivelsesforholdene ofte forhindrer at suksesjonen når klimaks. I dårlig drenert jord som holder på fuktigheten, finner man mer permanente plante-samfunn, og innslaget av kryptogamer (først og fremst moser) er påfallende stort på Svalbard. Denne soneinndelingen av vegetasjonsdekket som i første rekke er betinget av de klimatiske forholdene (møtet mellom kalde og varme havstrømmer), modifiseres mange steder av andre faktorer. Mest iøynefallende er effekten av tilførsel av nitrogen ved sjøfuglkolonier, noe som Summerhayes & Elton vier stor interesse uten å gjøre forsøk på kvantifisering. Selv i situasjoner der nitrogentilførselen fra sjøfugler ikke kan være av betydning diskuteres nitrogensyklusen på tundraen, og for Bjørnøya presenteres en "boks-

Figur 1.
Modell som viser de
økologiske sammenhengene
(nitrogenets kretslop) mellom
terrestre, limniske og marine
organismer på Bjørnøya.
Illustrasjonen er hentet fra
Summerhayes & Elton
(1923).



modell" (Figur 1) som viser næringsrelasjoner og der man konstaterer at mange av tundraens fugler (spesielt fjæreplytten *Calidris maritima*) søker sin næring i marint miljø ved stranden, eller ved å spise insekter fra ferskvannsmiljøer. På grunn av nitrogenmangelen som skyldes liten tilgang på nitrogen fra sjøfugler over det meste av det terrestre området, blir det påpekt at "the presence of nitrogen-fixing bacteria seems necessary", men at spørsmålet om nitrogenfikserende bakterier må forbli ubesvart på grunn av manglende bevis (Summerhayes & Elton 1923:231-232). Tundtaens ofte lave næringsstatus kommenteres ved en rekke tilfeller, f.eks. i tilknytning

til en modell som beskriver de økologiske sammenhengene på fjellmark på Reinsdyrflya (Figur 2). I dette tilfellet påpeker forfatterne at "there are not enough invertebrates to support a bird population large enough to maintain even one or two foxes, on an area of something like 80 to 100 square miles" (Summerhayes & Elton 1928: 218) – forhold som i dag gjerne illustreres med kvantitative data i form av f.eks. en eltonisk økologisk pyramide. Resultatene fra ekspedisjonene viser også at plantenes artsammensetning muliggjør en inndeling i plantesamfunn, en inndeling vi ikke finner en parallell til for faunaen. Man kan beskrive "dyresamfunn" med henvisning



Figur 2.
Skjematisk beskrivelse av
næringsrelasjonene for faunaen
på Reinsdyrflya. Illustrasjonen
er hentet fra Summerhayes &
Elton (1928).

til forekomst av visse arter, men de fleste artene forekommer i tilknytning til en rekke ulike plante-samfunn, og man påpeker at også de dyreartene som er eksklusive for et plantemessig definert samfunn ikke automatisk er de samme som spiller den største rollen rent økologisk. Derfor foreslår Summehayes & Elton at dyresamfunnene (i den grad man kan snakke om samfunn) best beskrives på basis av næringsrelasjoner. Så på tross av mangelen av kvantitative data inneholder ekspedisjonsresultatene en omfattende økologisk informasjon og interessant vitenskapshistorikk. Eksempelvis diskuterer Summerhayes & Elton (1928: 262) hvordan nært beslektede arter (hos collemboler) eller arter med samme "økologiske status eller nisje" eventuelt kan påvirke hverandres forekomst gjennom "some obscure process which we call "competition" (not knowing what it really means)" – en nokså vanlig forklaring innenfor økologien noen decennier senere.

Summehayes & Elton diskuterer også mulige årsaker til de arktiske områdenes karakteristiske artsfattigdom, og gir tre hovedgrunner: de vanskelige livsvilkårene, den geografiske isolasjonen og mangelen av veksling mellom natt og dag. Den siste forklaringen baserer seg på det "relay system" som på sørligere breddegrader medfører segregering mellom dag- og nattaktive arter og dermed gir et økt artsantall innenfor ett område. Når det gjelder den geografiske isolasjonen diskuterer Elton (1925) muligheten for insekter til å spre seg til Svalbard, i første rekke inspirert av unike observasjoner gjort av ekspedisjons-medlemmer sommeren 1924. Den 8. august befant flere såkalte sledepartier seg på vei over breene på Nordaustlandet, og oppdaget da mengder av insekter (Elton snakker om hundretusener eller til og med om millioner) på snøen, mange av dem levende. Det var to ulike arter, en bladlus *Dilachnus piceae* og en blomsterflue *Syrphus ribesii*, som begge har sin nærmeste utbredelse på Kolahalvøya ca 1250 km fra Nordaustlandet. Denne unike observasjonen viser hvilke muligheter det ligger i langdistansespredning sett i et lengre tidsperspektiv.

Resultatene fra de tre Oxford-ekspedisjonene har blitt publisert i en rekke separate utgivelser i ulike fagtidsskrifter, men har senere blitt gitt ut i to bøker "Spitsbergen Papers I-II" (1925-1929) og noen etterslengere finnes i boken "Greenland and Spitsbergen Papers" (1934).



Økt internasjonalisering og aktivitet

Selv om det var en viss ekspedisjonsvirksomhet på Svalbard på 1930-tallet og i tiåret etter krigen, så drøydte det inn på 1960-tallet før den terrestre økologiske forskningen igjen gjorde merkbare framskritt. Dette skyldtes flere samspillende årsaker. Økologien som vitenskapelig disiplin hadde nå vokst seg ut av barneskoene, og nye metoder og synsvinkler ga delvis ny vinkling på forskningen, samtidig som man "gjenoppdager" de muligheter som ligger i arktisk forskning (de "enkle" systemene, ekstreme forhold osv.) og Svalbards relativt lette tilgjengelighet. Svalbardtraktaten muliggjorde også en økt internasjonalisering, og helt eller delvis nye land etablerte terrestre forskningsprogram, enten som sommer-ekspedisjoner (f.eks. Tyskland, England og de skandinaviske land) eller ved helårig virksomhet ved oppretting av permanente feltstasjoner (russerne i Barentsburg og polakkene i Hornsund). Fra norsk side var den terrestre økologiske forskningsvirksomheten lav, men spesielt bør Rønnings og andre botanikers plantesosiologiske studier nevnes. Ved opprettelsen av Norsk Polarinstitutt (1948) hadde Norge skaffet seg et instrument til hjelp i forvaltningen av Svalbard, men det gikk nærmere to tiår før man hadde egen biologisk forskning fast på programmet. Da IBP-programmet (International Biological Programme) ble etablert rundt om i verden ble den norske terrestre innsatsen knyttet til forskning på Hardangervidda. Først senere da MAB-programmet (Man and the Biosphere) kom ble Svalbard knyttet til dette (se eget avsnitt nedenfor). Norsk Polarinstituts første forskningsstasjon i Ny-Ålesund ble opprettet først i 1968. Senere ble ny stasjon ferdig i 1982, og i 1999 flyttet Norsk Polarinstitutt på nytt inn i ny stasjon (Figur 3).

Tundraøkosystemet i fokus

I løpet av 1960-tallet kom parallelle forsknings-innsatser til å konsentreres rundt tundraens økologi, struktur, energistrøm og mange studier som beskriver sjøfuglenes rolle som bærere av næringsstoffer fra hav til land (f.eks. Remmert 1968, Norderhaug 1970, Eurola & Hakala 1977). Økologien som fram til nå i all hovedsak hadde vært



Figur 3.
Norsk Polarinstituts første (opprettet i 1968) og nyeste (innviet i 1999) forskningsstasjon i Ny-Ålesund.
- Foto: Norsk Polarinstitutt/
Kjetil Kovacs.



Figur 4.
Svalbardreinen har alltid spilt en viktig rolle for mennesker og natur på Svalbard; som mat, forskningsobjekt og viktig komponent i de terrestre økosystemene.
– Foto: T. Severinsen.

deskriptiv og kvalitativ ble etter vært erstattet av forsøk på kvantifisering i felt og laboratoriestudier med etterfølgende modellbygging og modellanalyser. Vesttyske forskere, med Hermann Remmert som frontfigur, studerte ved hjelp av "semikvantitative" innsamlingsmetoder (Barber-feller, dvs. glassbokser nedsenket i jorda, og "Gelbfallen", gule skåler som lokker til seg insekter) artssammensetningen av arthropoder på tundraen (se f.eks. Hinz 1976). De konstaterer i sine analyser at de varmblodige herbivorene, som de anser bare konsumerer grovt regnet 1-2 % av primærproduksjonen, og som i praksis kun utgjøres av svalbardrein, gjess og svalbardrype *Lagopus mutus hyperboreus*, spiller en spesiell rolle for tundraens dynamikk (se Remmert 1980). Mangelen på herbivore evertebrater gjør at nærings- og energistrømmen domineres av saprovore (de som lever av døde organismer) og carnivore (rovlevende) evertebrater. Den nøye kvantifiseringen av tundraens nærings- og energistrøm har helt siden starten vært et hovedmål for den polske forskningen knyttet til Det polske vitenskapsakademiers srasjon i Hornsund. De innledende inventeringene ble fulgt av bioenergetiske undersøkelser (respirasjonsmålinger ved hjelp av Cartesian diver-metoden), beregninger av primærproduksjon, tetthetsforhold for ulike organismer, mengden næringsstoffer transportert av sjøfuglene, osv., for så i de senere år å munne ut i konstruksjon av modeller av økosystemenes funksjon (se f.eks. Klekowski & Opaliński 1986, Klekowski mfl. 1990). Flere polske studier har vært direkte rettet mot effekter av menneskelig påvirkning av økosystemene på tundraen. Også fra russisk side (i sovjetperioden) har det foregått terrestrisk forskning på Svalbard (Zlotin mfl. 1990), men tilgjengeligheten til resultatene er ofte vanskelig.

På 1960-tallet, samtidig med økosystemstudiene som er beskrevet ovenfor, kom det også fram annen terrestrisk økologisk forskning, f.eks. en rekke botaniske inventeringer og plantesamfunnsanalyser av økologisk interesse, med utgangspunkt i flere land. Av Remmert og hans medarbeidere ble det dessuten gjennomført studier av ulike organismers

døgnrytme/syklisitet under arktiske forhold. Det kan være verd å nevne at det var på denne tiden at det etter hvert så fine og viktige internasjonale forskningssamarbeidet omkring gjessene startet opp (se Norderhaug 1982 og Mehlum & Ogilvie 1984).

MAB-Svalbardprosjektet: 1975-1985

Med det UNESCO-initierte internasjonale forskningsprogrammet "Man and the Biosphere" ble et stort feltprosjekt lagt til Svalbard. Hele prosjektet ble bygd opp rundt svalbardreinen (Figur 4), noe som falt naturlig ettersom den er en dominerende og derfor på mange steder viktig herbivor (plantespiser). Videre er den viktig ut fra jaktsynspunkt (og dermed rekreasjon) og ut fra forskningssynspunkter gir den en rekke interessante problemstillinger omkring populasjonsøkologi og økofysiologi (tilpasning til arktiske forhold). Innenfor rammen av prosjektet ble det gjennomført en rekke delstudier som omfattet bestandsberegninger og innsamling av demografiske data (reproduksjon og dødelighet) som lå til grunn for modellanalyser. Andre aspekter av reinens biologi som ble studert inkluderer dessuten slektskapsforholdene og opprinnelsen, næringsvalg og -fysiologi (mikrobiell nedbrytning og fettmetabolisme) og parasittbelastning (endoparasitter). Undersøkelsene ble utført som en kombinasjon av tradisjonelle felddatainnsamlinger, laboratorieforsøk og felteksperimenter (bl.a. ursetting av rein på Brøggerhalvøya 1978; Kapittel 9) og systemanalyser. Ytterligere to delprosjekter inngikk i MAB-programmet. Som en basis for studiene av reinens næringsøkologi ble det gjennomført omfattende vegetasjonskartlegging av reinbeiteområdene, og beregning av mengden tilgjengelige næringsressurser. De botaniske undersøkelsene (først og fremst gjennom Ingvar Brattbakk, Trondheim) har hatt stor betydning for utarbeidelsen av vegetasjonskart og gjennom å gjerde inn flere områder på Brøggerhalvøya og dermed forhindre reinbeiting, skapte man eksperimentelle forhold som senere kunne utnyttes (Kapittel 9). I det tredje delprosjektet (ansvarlig Erling Sendstad, Trondheim) ble det gjennomført jordbunnsøkologiske undersøkelser, der man kvantifiserte forekomsten av ulike overflateskikt og de dyrene som forekommer i de øvre jordlag, i første rekke collemboler og midd. Det ble gjennomført eksperimentelle studier i felt for å belyse effekt av beitetrykk og det ble utført respirasjonsmålinger osv. På dette tidspunktet var kunnskapen om de nedbrytende organismenes antall og aktivitet meget mangelfull; en ekspedisjon fra Universitetet i Bergen hadde noen år tidligere (1973), med metoder utprøvd på Hardangervidda under IBP-prosjektet (Figur 5), utført kvantitative analyser av artropoder i det samme området (Bengtson mfl. 1974). MAB-Svalbardprosjektet, som i all hovedsak var et norsk prosjekt med forskere fra flere ulike institusjoner, resulterte i

en rekke verdifulle resultater som er sammenfattet i sluttrapporten "Svalbardreinen og dens livsgrunnlag" (Øritsland 1986).

TERRØK og mye annen forskning

I den siste halvdel av 1980-tallet økte den terrestre forskningen både i volum og mangfold, med en rekke deltagende nasjoner og ulike forskningsinstitusjoner. De polske og russiske økosystemundersøkelsene fortsatte å utvikle sine program med vektlegging av bioenergetikk og antropogene effekter på tundraen, tyskerne gjennomførte geo-økologiske undersøkelser, sveitserne studerte abiotiske faktorer, mens botanikere fra Storbritannia, Sverige og Japan undersøkte populasjonsprosesser, økofysiologiske tilpasninger, plantesosiologi mm. for såvel karplanter som lav og moser. Norske forskere var ofte aktive, og fra tid til annen var Norsk Polarinstitut, SINTEF og samtlige norske universiteter engasjert i terrestrisk økologisk forskning på Svalbard. Reinsdyrforskningen fra MAB-perioden fortsatte og økofysiologiske undersøkelser på bl.a. svalbardrein, svalbardrype, insekter og planter ble gjennomført med stor framgang (først og fremst i Tromsø). Som eksempel kan nevnes populasjonsgenetikk hos planter og fjellrevens økologi (Universitetet i Oslo respektive Norsk Polarinstitut). Dette illustrerer at mangfoldet er stort uten at man behøver å vise dette med ytterligere eksempler fra den forskning som pågikk rundt 1990.

Årsakene til den markant økte aktiviteten var flere. Rent generelt hadde økologisk forskning fått økt betydning og innsikten om at mange sentrale problemstillinger med fordel kunne angripes via studier av arktiske økosystem bidro sterkt til den økte vitenskapelige interessen for Svalbard. Videre innebar Svalbardtraktaten at en rekke land uten tilgang til egne arktiske områder hadde muligheten å etablere egen arktisk forskning. Naturligvis lå det ofte meget sterke politiske grunner bak engasjementene.

Oppstartingen av TERRØK, som alt er beskrevet (Kapittel 1), innebar ikke noe dramatisk løft (men allikevel en reell forsterkning) for den internasjonale, samlede, terrestre økologiske forskningen på Svalbard. Omlag samtidig med TERRØK gjennomførte britiske forskere sitt program "Arctic Terrestrial Ecology Special Topic Programme", finansiert av NERC (Natural Environment Research Council), med Ny-Ålesund som base. Programmet hadde som hovedmål å studere effektene av klimaendringer (global warming) på den lavere arktiske faunaen og vegetasjonen, og man gjennomførte flerårige feltundersøkelser med omfattende felteksperimenter (for å manipulere nedbør og temperatur satte man opp små telt på tundraen, utførte forsøk med kunstig tilførsel av nitrogen osv.) og laboratoriestudier. Resultatene fra NERC-programmet er blitt publisert i ulike sammenhenger, bl.a. finnes det flere bidrag og referanser til andre i

Wood & Marquiss (1997). Til tross for at programmene NERC og TERRØK begge hadde Ny-Ålesund som hovedundersøkellesområde, og selv om det til dels var overlapping når det gjaldt studieobjekter, var det ikke noe formelt samarbeid eller grensesetting mellom programmene. NERC-programmet hadde en klar samlet hovedmålsetting, mens TERRØK omfatter i større grad separate delprosjekter.

TERRØKs mandat var at man skulle gjennomføre grunnforskning med relevans for forvaltningen på Svalbard (Kapittel 20), der man særlig skulle legge vekt på behovet for jordbunns-økologisk forskning, samt at man ellers skulle støtte forskning av høy internasjonal kvalitet eller på områder der Svalbard ga unike muligheter og derfor kunne gi resultater av stort generell interesse. TERRØK hadde ikke ambisjoner om å gjennomføre omfattende økosystemanalyser, der hvert delprosjekt skulle danne en liten del av et helhetsbilde. I stedet la TERRØK opp til studier av basale økologiske prosesser med populasjonsøkologisk vinkling. Vi redegjør ikke for resultatene fra TERRØK-prosjektene i dette kapitlet (det gjøres i egne kapitler i boka), men velger å gi en meget kortfattet motivasjon for valgene som ble tatt, og sette disse i en sammenheng.

Satsningen på jordbunnsøkologi ble gjort ved å starte tre delprosjekter i Ny-Ålesund som omfattet felt- og laboratoriestudier av jordlevende arthropoder (Kapittel 5 og Kapittel 6) og cyanobakterienes betydning i mineraliseringsprosesser og nitrogenfiksering (Kapittel 4). Noen av delprosjektene baserte seg i stor grad på undersøkelser som var igangsatt før TERRØK-tiden. Dette gjelder populasjonsstudiene av svalbardrein i Adventdalen, som var en fortsettelse på et prosjekt startet opp under MAB (Kapittel 13). Dette prosjektet belyser viktigheten av langsiktige observasjonsserier over lengelevende organismer som reinsdyr. Studiene av svalbardreinens parasittbelastning og eventuelle konsekvenser for populasjonens dynamikk kom igang noe senere enn de andre delprosjektene, men kan allerede vise til meget gode resultater (Kapittel 14). Disse reinsdyrprosjektene kompletteres av de botaniske studiene om effekter på vekstshastighet av reinbeiting (eventuell overbeiting) ved Ny-Ålesund og i Adventdalen (Kapittel 9). De to

Figur 5.
Innsamling av kvantitative prøver av jordbunnsfauna på tundraen ved Gludneset, Ny-Ålesund i juli, 1973. Med Quick-trap "støvsuges" 1116 m² av overflaten (til høyre) og med jordbor ias jordprøver (til venstre).
— Foto: S.-A. Bengtson.



andre botaniske delprosjektene (Kapittel 7 og Kapittel 8) hadde startet opp før TERRØK, og undersøkte genetisk variasjon ved hjelp av moderne molekylær-genetiske metoder hos en rekke arter. Disse studiene gir et nytt lys på Svalbard biologiske mangfold, og blir derfor et viktig bidrag i arbeidet med å bevare arter. Østmarkmus-prosjektet var også påbegynt da TERRØK startet. Dette prosjektet er en meget spennende modellstudie av metapopulasjoner, der erfaringene er av interesse både for forholdene på Svalbard og for økologisk forskning i sin alminnelighet (Kapittel 15). Tre ornitologiske delprosjekter blir også lagt fram i denne rapporten. Det gjelder studiene av hekkende hvitkinngjess ved Ny-Ålesund, dit arten kom som hekkefugl først i 1980. Studiene baseres på individmerking og belyser hekkestrategier der tidsbudsjettet (hvordan individer anvender den korte tiden som står til rådighet) og næringstilgangen analyseres (Kapittel 11), og der økofysiologi hos rugende fugler er studert (Kapittel 12). Her skal det også legges til at gåseforskerne har et godt etablert og nært samarbeide med nederlandske og britiske kolleger (se Mehlum mfl. 1984, 1998). Det siste delprosjektet er en sosiobiologisk analyse av relasjonene mellom kjønnene hos hekkende fjæreplytt (Kapittel 10), der man bl.a. med DNA-teknikk analyserer slektskapsforholdene osv. innen en populasjon og gjennom felteksperimenter belyser evolusjon av pardannelsessystem hos vadefugler.

Forutsetninger for framtidig forskning

Gjennom mer enn hundre år har Svalbard vært vurdert som verdenslettetst tilgjengelige område for arktisk forskning, og det har derfor vært det best kjente. De siste tiårenes utvikling har styrket Svalbards posisjon på rankingen, og mye tyder på at stillingen forblir urokkelig i overskuelig framtid. Flere ting taler for det. Den politiske viljen og norske myndigheters høye ambisjonsnivå når det gjelder forvaltningen av

Svalbards natur, tilretteleggingen av internasjonalt samarbeid og forskning og norsk kompetanseoppbygging manifestert i f.eks. i TERRØK og UNIS er én grunn. En annen er den dramatisk forbedrede kommunikasjonen med fastlandet og det øvrige Europa, infrastrukturen på Svalbard, samt etableringen av faste forskningsfasiliteter der tung vitenskapelig utrustning kan plasseres mer eller mindre permanent i moderne laboratorier med feltforhold utenfor vinduene (Figur 6). Forskerne behøver ikke lengere ha speidererfaring eller måtte tåle feltlivets strabaser. I stedet for månedslange ekspedisjoner med år av forberedelser, kan forskeren i prinsipp reise hjemmefra tidlig om morgenen for sent samme dag å gå inn i sitt laboratorium i Arktis. Dette, samt gode innkvarteringsmuligheter, bør gjøre det mulig å lokke tidsmessig hardt pressede spydspissforskere til å utnytte Svalbards unike forskningsmuligheter. Det multinasjonale samarbeid og de tverrvitenskapelige kontakter gir også stimulans og uante muligheter.

For den terrestre økologiske forskningen er utviklingspotensialet stort og mange forskningsfelt ser meget interessante ut med store muligheter. Til tross for stor innsats gjennom årene er det behov for utdypende studier omkring samspillet mellom marine og terrestre (og mellom terrestre og limniske) økosystem. I utgangspunktet var hensikten at TERRØK skulle dekke også denne nisjen, men dårlig økonomi samt mangel på relevante prosjekter gjorde dette umulig. Mange spørsmål omkring tundrans motstandskraft mot ulike naturlige og antropogene påvirkninger, på samme måten som evnen til å restituere seg igjen etter slik påvirkning gjenstår å belyse bedre. Derfor er det viktig med et økt innslag av langsiktig, oppfølgende undersøkelser der frekvensen av påvirkning kan være lav, men av største viktighet for faunaens og floraens reaksjon. Slik forskning kan synes triviell, men dokumentasjon av slike fakta er meget verdifull. Det er også viktig å forlenge tidsaksen bakover gjennom paleoøkologiske studier, et arbeid som allerede er startet. Man kan allerede se viktigheten av at helt eller delvis nye økologiske forskningsgrener utvikles på Svalbard, f.eks. økotoxikologi og økokjemi. Det er også på sin plass med en økt integrering der kunnskap fra i seg selv helt selvstendige disipliner kan utnyttes av økologien. Den såkalte landskapsøkologien kombinerer økologisk teori med bl.a. praktisk bevaringsbiologi, og spørsmål rundt betydningen av fragmenterte miljøet og organismers spredningsevne er meget sentrale for Svalbard.

Med tanke på de meget gode forutsetningene, den store interesse som finnes for å utnytte Arktis' unike muligheter og økologiens (også den terrestre) eksplosive utvikling (teoretisk og metodologisk) er det ingen modig spådom at kunnskapssteget fra i dag og 10 år framover kommer til å være minst like stort som det har vært fra de britiske 1920-tallsekspedisjonene til i dag. Få er i dag klare for å uttale seg om hvor kunnskapsfronten befinner seg i 2020.

Figur 6.
Laboratorieinteriør fra
Ny-Ålesund.
- Foto: T. Birkemo.



Referanser

- Bengtson, S.-A., Fjellberg, A. & Solhøy, T. 1974. Abundance of tundra arthropods in Spitsbergen. *Ent. Scand.* 5: 137-142.
- Bengtson, S.-A., Fjellberg, A. & Solhøy, T. 1975. *Amara quensellii* Schn. (Coleoptera, Carabidae) new to Svalbard. *Norw. J. Ent.* 22: 81-82.
- Boheman, C.H. 1865. Bidrag til Kännedomen om Spetsbergens insekt-fauna. Förhandl. Skand. Naturf. 9. Möte 1863, Stockholm. Pp. 393-399.
- Boheman, C.H. 1866. Spetsbergens insekt-fauna. Stockholm, *Vet.-Akad. Öfvers.* 22: 563-577.
- Conway, M. 1906 (1995). No Man's Land. A history of Spitsbergen from its discovery in 1596 to the beginning of the scientific exploration of the country. Faks. utg. Damms Antikvariat A/S.
- Elton, C.S. 1925. The dispersal of insects to Spitsbergen. *Trans. Ent. Soc. London* Pp. 289-299.
- Elton, C.S. 1966a. Animal ecology. London. Methuen & Co. Ltd.
- Elton, C.S. 1966b. The pattern of animal communities. London. Methuen & Co. Ltd.
- Euroala, S. & Hakala, A.V.K. 1977. The bird-cliff vegetation of Svalbard. *Aquila ser. bot.* 15: 1-18.
- Fjellberg, A. 1994. The collembola of the Norwegian Arctic islands. *Norsk Polarinstitutt Meddelelser* No. 133.
- Fjellberg, A. 1997. Collembola from Nordaustlandet, Svalbard. *Fauna norv. Ser. B.* 44: 71-75.
- Fries, Th.M. 1871. Plantae vasculares insularum Spetsbergensium hactenus lectae. *Plantae vasculares in insula "Beeren Eiland" repertae.* Uppsala.
- Greenland and Spitsbergen Papers. 1934. Scientific Results of the Oxford University Expedition to Greenland in 1928 together with some further results of the Oxford Expeditions to Spitsbergen in 1921, 1923, and 1924. Oxford University Press, London.
- Hinz, W. 1976. Zur Ökologie der Tundra Zentralspitsbergens. *Norsk Polarinstitutt Skrifter* No. 163.
- Høeg, O.A. 1956. The present and past vegetation of Spitsbergen. *Proc. Linn. Soc. London.*
- Holmgren, A.E. 1869. Bidrag til kännedomen om Beeren Eilands och Spetsbergens insekt-fauna. Stockholm, *Vet.-Akad. Handl.* 8: 1-56.
- Hulth, J.M. 1909. Swedish explorations in Spitsbergen. Swedish Spitsbergen bibliography. *Ymer* 29: 23-77.
- Kaisila, J. 1967. Notes on the arthropod fauna of Spitsbergen. I. Travel report. *An. Entomol. Fenn.* 33: 13-64.
- Keilhau, B.M. 1831. Reise i øst- og vest-Finnmarken, samt til Beeren-Eiland og Spitsbergen. Christiania.
- Klekowski, R.Z. & Opaliński, K.W. 1986. Matter and energy flow in Spitsbergen ornitogenic tundra. *Polar Res.* 4: 187-197.
- Klekowski, R.Z., Opaliński, K.W. & Fisher, Z. 1990. Polish bioenergetical studies in Spitsbergen tundra. I: *Arctic Research, Advances and prospects.* Part 2: 154-164. Academy of Sciences USSR. Commission on the Arctic Research. Moskva.
- Koenig, A. 1911. Avifauna Spitzbergensis. Bonn.
- Løvenskiold, H.L. 1964. Avifauna Svalbardensis. *Norsk Polarinstitutt Skrifter* No. 129.
- Malmgren, A.J. 1862. Öfversigt af Spetsbergens fanerogamflora. *Vet.-Akad. Öfvers.* 19: 229-268.
- Malmgren, A.J. 1863. Anteckningar till Spetsbergens fogelfauna. *Vet.-Akad. Öfvers.* 20: 87-126.
- Malmgren, A.J. 1865. Nya anreckningar till Spetsbergens fogelfauna. *Vet.-Akad. Öfvers.* 21: 377-412.
- Mehlum, F. & Ogilvie, M. (eds.) 1984. Current research on Arctic geese. *Norsk Polarinstitutt Skrifter* No. 181.
- Mehlum, F., Black, J.M. & Madsen, J. (eds.) 1998. Research on Arctic geese. *Norsk Polarinstitutt Skrifter* No. 200.
- Nathorst, A.G. 1883. Nya bidrag til kännedomen om Spetsbergens kärlväxter och dess växerogeografiska förhållanden. *Vet.-Akad. Handl.* Bd. 20. No. 6.
- Nathorst, A.G. 1900. Två somrar i Norra Ishafvet. Del I-II. Stockholm.
- Norderhaug, M. 1970. The role of the little auk, *Plautus alle* (L.), in Arctic ecosystems. I: Holdgate, M.W. (ed.), *Antarctic Ecology 1:* 588-560. Academic Press, London.
- Norderhaug, M. 1982. Ornitologiens utvikling på Svalbard. I: Suul, J. (ed.), *Norsk Ornitologisk Historie. Norsk Ornitologisk forening 1957-1982.* Trondheim. Pp. 57-64.
- Remmert, H. 1968. Über die Bedeutung volkreicher Meeresvogel-kolonien und pflanzenfressender Landtiere für die Tundra Spitsbergens. *Veröff. Inst. Meeresforsch.* Bremerhaven. 11: 47-60.
- Remmert, H. 1980. Arctic animal ecology. Springer-Verlag, Berlin.
- Resvoll-Holmsen, H. 1913. En ny plante for Spitsbergens flora. *Nauren* 37: 252-253.
- Resvoll-Holmsen, H. 1927. Svalbards flora, med en del om dens plantevekst i nutid og fortid. Oslo.
- Rønning, O.I. 1996. *Svalbards flora. Polarhåndbok Nr. 9.* (3. reviderte utgave). Norsk Polarinstitutt, Oslo.

- Spitsbergen Papers. Vol. I. 1925. Scientific results of the first Oxford University expedition to Spitsbergen (1921). Oxford University Press. London.
- Spitsbergen Papers. Vol. II. 1929. Scientific results of the second & third Oxford University expeditions to Spitsbergen in 1923 and 1924. Oxford University Press. London.
- Summerhayes, V.S. & Elton, C.S. 1923. Contributions to the ecology of Spitsbergen and Bear Island. *J. Ecol.* 11: 214-286.
- Summerhayes, V.S. & Elton, C.S. 1928. Further contributions to the ecology of Spitsbergen. *J. Ecol.* 16: 193-268.
- Sømme, L. 1995. Invertebrates in hot and cold Arctic environments. Springer-Verlag, Berlin.
- Thor, S. 1930. Beiträge zur Kenntnis der invertebraten Fauna von Svalbard. *Norsk Polarinstitutt Skrifter* No. 27.
- Woodin, S.J. & Marquiss, M. (eds). 1997. Ecology of Arctic Environments: British Ecological Society Symposium. Blackwell Science, Inc. Oxford.
- Zlotin, R.L., Tishkov, A.A. & Shubnikova, O.N. 1990. Terrestrial ecosystems of Spitsbergen: Results of Soviet explorations and prospects for international cooperation. *I: Arctic Research. Advances and prospects* 2: 149-153. Academy of Sciences of the USSR. Commission on the Arctic Research, Moskva.
- Øritsland, N.A. (ed.). 1986. Svalbardreinen og dens livsgrunnlag. Universitetsforlaget, Oslo.

TERRESTRISK LIV PÅ SVALBARD

Beskrivelse av miljøforholdene og økologiske forutsetninger

Sven-Axel Bengtson

Innledning

Svalbard består ikke bare av storslåtte landskapsformer og naturopplevelser, men også en variasjon og et biologisk mangfold som er større enn man kan forvente seg av et landområde i Høyarktis. Årsaken er først og fremst de oseanografiske forholdene i havene rundt Svalbard, der en utløper av Golfstrømmen følger Spitsbergens vestside på sin vei nordover, og gir opphav til et forholdsvis mildt klima som lokalt forsterkes av kystens dype fjorder og landområdenes topografi. Selv helt oppe på nordspissen av Spitsbergen påvirkes landområdene til en viss grad av Golfstrømmen, mens østsiden av Spitsbergen og øyene som ligger der (Nordaustlandet, Kong Karls Land, Barentsøya og Edgeøya) påvirkes kun av kalde sørgående havstrømmer. Det er nærheten til havet, de ulike havstrømmenes temperatur, forekomsten og utbredelsen av breer og landets høydeprofil som virker sammen og gir den store variasjonen i forutsetningen for landlevende liv i området.

For terrestre (landlevende) organismer oppfattes vanligvis livsvilkårene i Arktis som ekstreme, der abiotiske faktorer (økologiske faktorer som ikke har biologisk opphav, f.eks. temperatur, vann, lys og berggrunn) setter tydelige grenser for ulike arters forekomst. Temperaturen er lav gjennom hele året, og lysregimet er ekstremt, men med en regelmessig vekslning mellom den 3-4 måneders lange (avhengig av breddegraden) polarnatten og den noe lengre perioden med midnattssol. Det er innstrålingen fra solen som gjennom fotosyntesen er basis for primærproduksjonen (planteveksten), men plantene har også behov for vann og ulike mineral- og næringsstoffer. Årsnedbøren er som regel lav (200-400 mm) og kommer for det meste som snø. Lave sommer-temperaturer og jordarter som holder dårlig på vannet, fører ofte til vannmangel for plantene. Lave temperaturer innebærer også at de biologiske prosessene (og de biokjemiske) ofte går relativt langsomt, og at nedbrytningen av død biomasse, og dermed frigivelsen av ulike næringsstoffer blir en begrensende faktor for primærproduksjonen. På denne måten framstår lys, temperatur og vann som spesielt kritiske faktorer for livet på land i Arktis. Den begrensede vekstsesongen (ca. 60 – 70 dager) og generelt lave primærproduksjonen som kjenner-tegner de terrestre økosystemene på Svalbard, fører

til at næringskjedene (planter – plantespisende dyr – rovdyr (eventuelt med flere ledd)) er korte. Det er også få landlevende dyrearter og populasjonstettheten er lav for de mest høytstående. Der er et faktum at antallet terrestre arter pr. arealenhet på Svalbard er lavt sammenlignet med tempererte og sørlige regioner, og at individtettheten som oftest er lav (sjøfuglene regnes til det marine økosystemet). Men det er i høyeste grad misvisende å hevde at de terrestre økosystemene av den grunn er enkle i sin struktur og funksjon. Svalbard har et mangfold når det gjelder terrestre miljøer og disse har en kompleksitet som forhåpentligvis skal framgå av dette kapittellets generaliserte, kvalitative beskrivelse av forholdene for plante- og dyrelivet på land.

De isfrie landområdene

Av Svalbards totale landareal (ca. 62 500 km²) består nesten 60% av breer, og av de isfrie områdene ligger i overkant av halvparten av det samlede arealet høyere enn 200 m over havet. Dette medfører at livet på land er begrenset til ca 20% av øygruppens areal, eller de ca. 12 000 km², som befinner seg lavere enn 200 m over havet (områder som ligger høyere har meget begrenset plante- og dyreliv). Vanligvis ligger disse lavtliggende, isfrie områdene som et smalt bånd mellom strandsonen (littoralsonen) og de innenforliggende bergmassivene eller breene. Denne "kysttundra"- eller strandflate - er som oftest ikke mer enn noen få kilometer bred. Kun i noen tilfeller er områdene bredere enn 10 km. Ettersom kysttundraen ofte deles opp av breer eller bratte kystfjell med talusoverganger som går helt ned i strandsonen, er større sammenhengende arealer med terrestre (og limniske; dvs. ferskvann) miljøer sjeldne. Større flater med lavliggende tundra finnes f.eks. i dalførene på Nordenskiöld Land, på Brøggerhalvøya ved Kongsfjorden og på Reinsdyrflya.

Strandflatens mer eller mindre flate slette-landskap er vanligvis oppbygd av marine avleiringer, avsatt den gang havet gikk høyere enn i dag. Nå framstår ofte de terrasseformede postglasiale strandlinjene som et bølgende landskap med tørre



Figur 1.
Tundraen får ofte et mosaikklagt utseende.
– Foto: F. Mehlum.

årsrygger med fuktige forsenkninger mellom. Hele strandflaten hviler på en ofte flere hundre meter tykk permafrost, noe som medfører at overflaten på sommerstid ofte får en meget varierende beskaffenhet avhengig av dreneringsforholdene. Generelt gjelder det at innsjøer er sjeldne på Svalbards tundra, noe som også gjelder for rennende vann i annen form enn som efemere bekker og annet rennende eller stillestående vannansamlinger som oppstår i forbindelse med snøsmeltingen. Mens visse partier av tundraen tørker opp relativt raskt, forblir andre, pga. topografiske forhold, fuktige og vannsyke lenge. På overflater som er helt eller delvis uten vegetasjon kommer det man kaller periglasiale strukturer fram. Disse oppstår ved en vekselvirkning mellom frost, tining og smeltevann. Slike strukturer inkluderer stenringer, gjørmehull, polygonmark osv. som gir tundralandskapet det karakteristiske mosaikklagte utseendet (Figur 1).

Selve strandsonen er også av høyst varierende utseende, alt fra 5-10 m høye bratte strandbrinker eller klippevegger, til grusstrender som går over i lavtliggende landområder. På mange steder utgjør laguner, avgrenset mot havet av sand- og grusbanker, med brakkevann typiske innslag på strandflaten (Figur 2).

Figur 2.
Mange steder dannes det laguner, der en smal strandvoll danner en barriere mellom brakkevann og havet.
– Foto: F. Mehlum.



Det harde klimaet

Klimaet (eller mer bestemt været), landskapets topografi og substratet som danner det øvre jordsjiktet er alt i et samspill av grunnleggende betydning for tundraen som livsmiljø. Svalbard har et klima som kjennetegnes av korte, kalde somrer der middeltemperaturen for de varmeste månedene (juli og august) ligger mellom 2 og 6 °C. Gjennom den lange og kalde vinteren ligger gjennomsnittstemperaturen under 0 °C i 8-9 måneder og er vanligvis på det kaldeste i perioden januar til mars. Da er det månedlige gjennomsnittet mellom -12 og -14 °C. I 8 måneder ligger også det meste av øygruppen dekket av snø. Denne klimabeskrivelsen malet med grove penselstrøk et meget generalisert bilde av det harde arktiske klimaet som råder, et bilde som kan kompletteres med en påminnelse om den lange, mørke polarnatten. Polarnatten strekker seg fra omlag månedsskiftet oktober/november (avhengig av breddegraden) til ut i februar, og ofte er mørket ledsaget av tett tåke og mye sterk vind. Lokale variasjoner og raske vekslinger i klimaet og været er vanlige, og kan i visse tilfeller ha meget stor betydning for plante- og dyrelivet (se nedenfor). Enda tydeligere kan disse variasjonene komme fram når man sammenligner ulike år. Været (på samme måten som klimaet) er sterkt avhengig av de oseanografiske forholdene rundt Svalbard, noe som gir seg uttrykk i isfrontens posisjon gjennom somrene. Under ekstreme somrer kan pakkisen enten ligge sør for Spitsbergen, helt ned mot Bjørnøya, eller nord for Spitsbergens nordkyst og Nordaustlandet. Tilstedeværelse av pakkis nært eller rett utenfor strandområdet har naturligvis stor innflytelse på forholdene på land, med sen snøsmelting som et iøynefallende resultat.

Nå er det ikke makroklimaet - som det som beskrives ovenfor - som er økologisk mest interessant, men derimot forskjellene i tid og rom, endringer i løpet av kort tid, og forskjeller i skalaen fra noen titalls meter og ned til centimeter. De såkalte mikroklimatiske forholdene har stor betydning for såvel planter som dyr. Både terrengets topografi og det substrat som utgjør markens overflate virker sammen med klimaet på en måte som fører til stor heterogenitet som gjenspeiles i vegetasjonens utforming og dekningsgrad og dermed også i dyrelivets fordeling. Snødekket er langt fra jevnt fordelt utover tundraen. Snø forflyttes lett ved hjelp av vinden, og blir derfor ofte akkumulert i forsenkninger i terrenget og andre vindbeskyttede steder, mens andre partier av landskapet blir blåst rene for snø og dermed blottlagt. Under et fast snødekke er de mikroklimatiske forholdene gunstige sammenlignet med mer eller mindre snøfrie eksponerte rabber, årsrygger og høydepartier. Når snøsmeltingen setter inn endrer situasjonen seg, og de organismer som har gjennomlevd de kalde og harde vinterforholdene på plasser med lite eller ingen snø kan nå dra fordel av den økende varmeinnstråling

fra solen. Samtidig risikerer de å utsettes for uttørking på grunn av lite regn og ofte et substrat med liten evne til å holde på vann. På steder der snøen har hopet seg opp gjennom vinteren kan avsmeltningen imidlertid ta lang tid (i visse snøleier kan den bli liggende hele sommeren) og på den måten sterkt forsinke planter og dyrs reproduksjon og begrense den allerede korte tildelte tiden som sommeren har til rådighet. På den andre siden trenger de organismer som befinner seg på slike steder mer sjeldent å bli utsatt for uttørking. Samtidig som dette skjematisk bildet av samspillet mellom klima, topografi og substrat viser det dilemma som tundralevende organismer havner i, så illustrerer den også tundraens heterogenitet og åpner for utvikling av variasjon i livsstrategier og tilpasninger både for planter og dyr.

Som omtalt i foregående avsnitt framviser tundraen en mengde karakteristiske overflatestrukturer, såkalte periglasiale strukturer, som dannes i forbindelse med frost-tining og som modifiseres av de hydrologiske forholdene (dvs. vannforholdene) og det øverste jordsjiktets egenskaper (kornstørrelse mm.). Mye av livet på tundraen er mer eller mindre sterkt bundet til jordoverflaten og de omtrent tre øverste centimeterne av jordsjiktet (der det finnes) eller til faste klippeoverflater og eventuelle sprekker i frostsprengte steiner og klipper. Grusdekte overflater gir gjennom sine strukturer også livsrom for ulike organismer, men det handler fortsatt om en vertikalsone som omfatter bare noen få centimeter over jordoverflaten. På denne måten vil de mikroklimatiske forholdene på jordoverflaten samt noen få centimeter rett under og over denne være av den største interesse for det som skjer av biologisk interesse på tundraen. Gjennom innstråling kan den maksimale temperaturen på overflatene i blant oppnå 25-30 °C samtidig som temperaturen tre centimeter ned i jorden er den samme som i luften og bare omlag halvparten så høy som overflatetemperaturen. Slike høye overflatetemperaturen utsetter mange organismer for fysiologisk stress. Det skal da legges til at selv om sommeren er det ikke sjeldent med frost slik at forholdene i overflatelaget i ekstreme tilfeller kan variere mellom -5 og +30 °C i løpet av ett døgn. Om vinteren er temperaturforholdene de omvendte, på den måten at lave lufttemperaturer (dvs. de som meteorologene måler) på -30 °C eller kaldere resulterer i overflatetemperaturen som er 5 til 10 °C høyere, mens temperaturen på tre centimeters dyp er ytterligere 3-5 °C varmere. Da skal det framholdes at dette er en grov generalisering fordi mikroklimaet er meget avhengig av typen jordsmonn m.m.

Det er ikke middeltemperaturene (eller andre klimavariablers middelverdier) som er de mest interessante når man bedømmer tundraens abiotiske egenskaper med tanke på de terrestre organismene. Middelverdiene gir en slags ramme, mens det er ekstremverdiene som kan skape problem og forårsake økt dødelighet eller manglende reproduksjon blant såvel planter som dyr. Vekslinger mellom minusgrader

og plussgrader kan forekomme flere ganger gjennom ett døgn, ikke bare om sommeren, men i enda større grad om vinteren. Slike vekslinger i temperaturen kan utsette mange organismer for alvorlig stress, f.eks. en tidlig snøsmelting som leder til vannsjuke områder og vannansamlinger som etterfølges av sterk kulde. Da vil det dannes et ispanser som dramatisk kan øke dødeligheten i mange populasjoner (bestander), og mer eller mindre spolere sesongen. Dette skjedde f.eks. i 1994 i flere av TERRØKs prøveflater ved Ny-Ålesund. Mens vekslingene mellom årstidene når det gjelder lysforholdene er meget forutsigbare, så er ekstreme temperaturer (og raske svingninger) meget uforutsigbare over tid. Dette medfører at også lysforholdene i den arktiske våren/forsommeren er et risikabelt signal å følge for de organismer som står foran valget om å bryte opp fra en eller annen form for vinterhvile for å starte opp et mer aktivt liv. Dette fordi det når som helst kan komme en overraskende endring i temperaturforholdene. Samme usikkerhet gjelder også om høsten når tundraens organismer skal gjøre seg klare for en ny overvintring.

Begrenset tilgang på næring

Blant de abiotiske faktorene, som gir forutsetningene for livet på tundraen, hører i tillegg til de allerede omtalte også tilgangen på ulike uorganiske næringsstoffer som befinner seg i en slik form at de lett kan tas opp av primærprodusentene og dermed medvirke til økningen i levende biomasse - det vil i første rekke si plantevekst, men i annen rekke også vekst for konsumentene (dyrene). Det fremholdes ofte at primærproduksjonen i arktiske terrestre miljøer begrenses av lave temperaturer, lys, vann og næringsstoffer som nitrogen og fosfor. Tundraen er i prinsippet fattig på næringsstoffer som er tilgjengelig for plantene (selv om mengden kan variere en del avhengig av jordtype), men ettersom døde vekster inneholder relativt konsentrerte mengder næringsmineraler utgjør de en viktig næringsressurs. For å kunne bli tatt opp av plantene må den døde biomassen brytes ned til enklere komponenter. Denne nedbrytningen (dekomponering) skjer gjennom fysiske, kjemiske og biologiske prosesser, som sammen finfordeler strøet eller humusen, og til slutt mineraliserer næringsstoffene slik at de kan bli tatt opp av plantene. De biologiske prosessene er temperaturavhengige og omfatter først og fremst aktiviteten av sopper og bakterier, men selv andre jordlevende organismer deltar ved bl.a. å bearbeide og derigjennom finfordele materialet slik at det blir lettere tilgjengelig for mikroorganismene. Det er i prinsippet de samme prosessene og artene av sopp og bakterier som virker på tundraen som i sørligere områder, men ettersom den bakterielle aktiviteten er så nært koblet til temperatur og fuktighet i jorden, skjer prosessen så mye langsommere i Arktis. Derfor er

nedbrytningen meget sesongavhengig (mikrobiell aktivitet pågår kun i to av årets måneder) og nedbrytningshastigheten varierer med graden av eksponering (temperaturen).

Nedbrytning av strø og mineraliseringsprosessene på de steder på tundraen der vegetasjonsdekket er noenlunde godt utviklet, gir god tilgang på næringsmineraler. Dette i sterk kontrast til de områdene på Svalbard der vegetasjonsdekket er meget fragmentarisk eller nesten mangler totalt, og humuslaget er tilnærmet ikke eksisterende. Slike områder er vanlige og der spiller cyanobakteriene (først og fremst arter av slektene *Nostoc* og *Anabena*; se illustrasjon i kapittel 4) en viktig rolle gjennom sin evne til å kunne ta opp (fikse) nitrogen direkte fra luften (Kapittel 4). Denne egenskapen gir dem store fordeler f.eks. ved kolonialisering av vegetasjonsløse overflater som mangler humus, og på slike steder kan man se små geleklumper av cyanobakterier på overflata. Andre steder på tundraen danner cyanobakterier en gelélignende masse, eller de kan opptre i form av en tørr, lavlignende skorpe på overflaten. På de steder der det mangler humus skjer tilførselen av bundet nitrogen til de terrestre økosystemene nesten bare gjennom frittlevende cyanobakteriers aktivitet. Hastigheten som nitrogenfikseringen skjer ved er betinget av klimaet, som så mange andre prosesser på tundraen, og varierer derfor fra sted til sted. Den nitrogentilførsel som skjer via nedbøren synes å spille en relativt liten rolle på Svalbard. Derimot kan de marine økosystemene på enkelte steder gi et vesentlig nitrogentilskudd til terrestriske miljøer, f.eks. under fuglefjell der mengder av nitrogenrik avføring tilføres. Effektene av dette viser seg tydelig i form av rik plantevekst på disse stedene.



Figur 3.
Kantlyng Cassiope tetragona er en av karakterplantene i "Cassiope-sønnen".
– Foto: S.-A. Bengtson.

Vegetasjonen

Vegetasjonens taksonomiske sammensetning (de arter som er representert), morfologi (utseende) og geografiske utbredelse er relatert til de fysiske forholdene som rå på Svalbard. På den måten er vekstforholdene styrt av faktorer som temperatur, tilgang på vann og næringsstoffer, vindeksponering, ustabilitet i det øvre jordlaget som følge av frost-tining osv.. Biotiske faktorer (mat og relasjoner mellom arter) er ikke alltid like lett å få øye på, men de spiller allikevel en viktig rolle (f.eks. kan man se betydningen av reinbeiting omtalt i kapittel 9). Som regel er de enkelte individene av Svalbards karplanter små, lavtvoksende og ofte nærmest krypende langs bakken og med mesteparten av biomassen under jordoverflaten i som et velutviklet rotsystem og /eller underjordiske stammer (rhizom). De fleste artene er flerårige og for disse vil de "overdimensjonerte" underjordiske delene fungere som opplagsnæring og på den måten gi en viss garanti for overlevelse selv dersom det skulle oppstå lengre perioder med ugunstige forhold. De delene av individene som befinner seg over jordoverflaten består hos mange arter av en tett bladrosett, eller så danner individene tette tuer eller putelignende former, som man mener er gunstig i forhold til vannhusholdningen og gir på den måten et gunstig fytomikroklima. Den korte vekstsesongen som på Svalbard kun er på ca. 60-70 dager, gjør det ytterst vanskelig for ettårige arter å gjennomføre en vellykket forplantning. De flerårige plantene derimot kan ved hjelp av sine underjordiske næringsdepoter "ligge i startgropa" og straks forholdene er gunstige sette i gang, og dermed utnytte alt av den korte sommeren. Derfor domineres da også Svalbards høyere vekster av de livsformet som har sine skuddspisser og knoppanlegg plassert i selve overflaten (hemikryptofyter) eller rett over denne (chamaefyter). Til denne gruppen tilhører flertallet av urter, respektive ris- og tuedannende vekster (totalt mer enn 80 %). Av Svalbards blomsterplanter er ca. 60 % urter og ca. 35 % gressarter, mens de resterende er veddannende arter.

Man bruker å angi antallet karplanter på Svalbard til ca. 170 (pluss noen som er innført med mennesker), noe som er et høyt antall til å være under arktiske forhold og på den måten indikerer forekomsten av usedvanlig gunstige vekstområder (se nedenfor). Da skal det også påpekes at antallet arter nok må justeres opp noe med de nye resultatene som har kommet fram gjennom undersøkelser med moderne molekylærgenetiske metoder (Kapittel 7). Disse nye undersøkelsene kommer også til å endre synet på avgrensingen mellom artene og forekomsten av endemer (arter /former som er spesielle for et område) på Svalbard. Det er slik at, til tross for mangel på pollinerende insekter (bier og humler finnes ikke, men det er en rekke fluearter som besøker blomster), så opprettholder plantene en stor genetisk variasjon gjennom sine forplantingsstrategier (bl.a. er ca. 80%

av vekstene polyploide (fordoblinger i kromosomtall) noe som har store konsekvenser for artenes mulighet til å bestå under de usikre forholdene som rå. Plantenes forplantningssystem og relevansen av disse diskuteres inngående i kapittel 7.

Plantengeografisk inneholder Svalbards flora i dag ca. 120 høyere planter som også finnes i Fennoskandia, mens omlag 35 arter har en høyarktisk utbredelse og derfor ikke finnes i Skandinavia. Ser man på utbredelsen innenfor Svalbard viser det seg at ca. halvparten av artene er såkalte ubikvister, dvs. at de er utbredt over hele øygruppen. De øvrige artene har dermed en mer innskrenket utbredelse, slik at ca. 40 arter er bundet til det indre av en del fjorder på vestkysten av Spitsbergen (Isfjorden og Van Mijenfjorden er vekstområde for 75% av alle Svalbards planter), og noen arter finnes kun ved de varme kildene i Bockfjorden mm.

Dette kommer først og fremst av at i disse områdene er det gunstig klima, men en spredt, begrenset utbredelse hos visse arter kan også være historisk betinget, f.eks. som følge av tilfeldig spredning, der mennesker i noen tilfeller har vært utilsiktet hjelpsomme. Det hevdes også iblant at visse floriaelementer har overlevd de seneste istidene og derfor nå er reliktføremønstre, men noe vitenskapelig bevis for slike refugieområder på Svalbard er enda ikke lagt fram. Når det gjelder Svalbards flora av lav og moser så gjelder at begge disse taxa (gruppene) er betydelig mer artsrike enn blomsterplantene (mer enn 300 kjente arter av lav og ca. 350 arter moser). Blant mosene dominerer bladmosene (3/4 av artene) over levermosene. Det kan også bemerkes at av torvmosene (*Sphagnum*-artene) er sterkt fuktighetskreven og derfor mindre framtrædende på Svalbard enn i mange andre nordlige områder.

Vegetasjonsdekket på tundraen har en dekningsgrad som spenner over hele skalaen fra områder som praktisk talt er uten høyere vekster, og der man bare kan finne noen få spredte enkeltindivider i et for øvrig bart landskap (polarørken), til steder der mosedekket er dypt og sammenhengende, og vegetasjonen viser en frodighet som man ikke i utgangspunktet skulle forvente (se beskrivelsen av de arktiske forholdene). Denne gradienten ble tidligere delt i fire soner som baseres på den inndelingen som ble beskrevet av de britiske ekspedisjonene til øygruppen på 1920-tallet (Kapittel 2). Disse vegetasjonssonene kan like gjerne kalles klimasoner eller økologiske soner med hensyn til den store betydningen som klimaforholdene har for områdenes biota, dvs. både plante og dyrelivet. Den "indre fjordsonen" finner man i det indre av Spitsbergen, innerst i fjordbunnene der klimaet er kontinentalt med forholdsvis varme somrer og kalde vintre. På sørvendte soleksponerte hellinger, i le for vind og under fjell der sjøfuglkolonier tilfører jorden store mengder gjødsel, finner man mer eller mindre sammenhengende vegetasjon. Denne sonen dekker ca. 1 900 km² av Svalbards areal, noe som tilsvarer



ca. 16 % av det isfrie landområdet som ligger lavere enn 200 m over havet. "Cassiope-sonen" har omlag samme geografiske utbredelse som den foregående sonen, og er på mange måter ofte vanskelig å skille fra denne. Den har fått navn etter den meget tette og sammenhengende matta av lavtvoksende, risaktige kantlyngen *Cassiope tetragona* (Figur 3) som allikevel ikke bare er begrenset til denne sonen. "Cassiope-sonen" omfatter et areal på ca. 1 300 km² (ca. 10 % av isfritt land mer enn 200 m over havet). Neste sone kjennetegnes av reinrosen *Dryas octopetala* (Figur 4) som fortrinnsvis vokser på eksponerte flater der snødekket ikke blir for tykt og underlaget er godt drenert, f.eks. på åsrygger og i rasskråninger. "Dryas-sonens" plantedekke er ofte glissent, men der grunnvannsnivået ligger høyt og dermed har økt fuktighet i bakken dannes det sammenhengende vegetasjon med varierende sammensetning. "Dryas-sonen" består av eksponerte kystområder på vestkysten (f.eks. Prins Karls Forland og et bånd langs kysten fra Wedel Jarlsberg Land og helt til nordkysten), på nordsiden (i første rekke Reinsdyrflya og Mosselhalvøya) og noen steder på østkysten av Spitsbergen (Sabine Land). På vestsiden av Barentsøya og Edgeøya (og flekkvis andre steder også) mangler karakterarten reinrose og man finner i stedet polarvier *Salix polaris*. Sammenlagt omfatter "Dryas-sonen" ca. 4 600 km², noe som tilsvarer nesten 40 % av isfrie områder lavere enn 200 m over havet. Et omtrent like stort område (ca. 4 300 km²) er det arealet som ofte omtales som "polarørken" og som består av de arealene hvor høyere vegetasjon mangler eller bare består av enkelte spredte individer av de mest hardføre artene. Slike landområder finnes fortrinnsvis langs kysten i det sørlige og nordøstre Spitsbergen (Figur 5) og på de store øyene i øst.

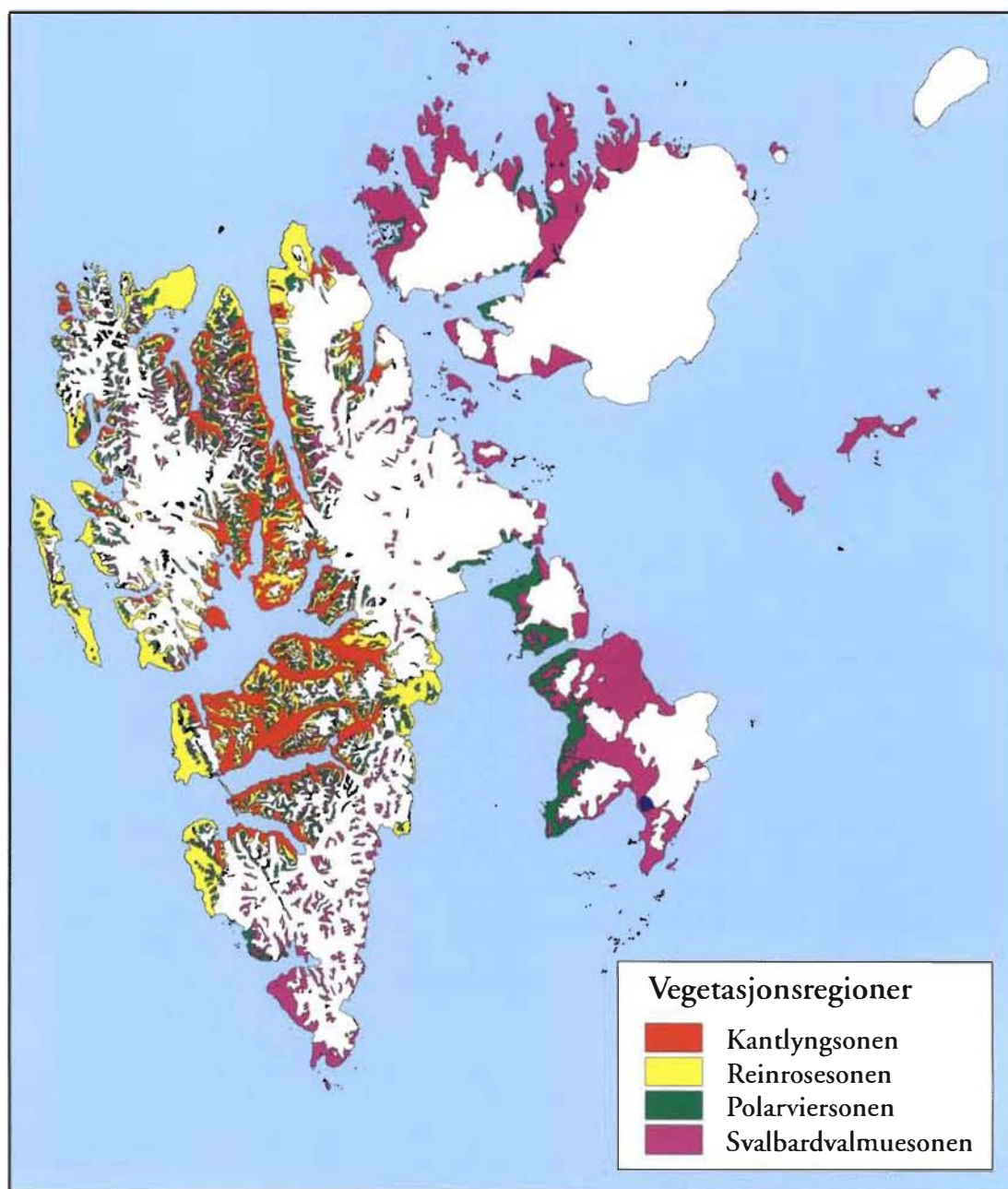
Den skjematiske inndelingen i vegetasjonssoner bygger for en stor del på forekomsten av noen indikatorarter, noe som kommer tydeligere fram i inndelingen av Svalbard i vegetasjonsregioner som bygger på plantesosiologiske analyser, og hvor regionene har fått navn etter dette: kannlyngsonen og reinrosesonen hører til Mellomarktis og polarvier-sonen og svalbardvalmuesonen hører til Høyarktis (Figur 6). Men ettersom både soneinndelingen som er beskrevet ovenfor, og den mer nyanserte (med

Figur 4.
Dryas-sonen kjennetegnes i første rekke av reinrosen *Dryas octopetala*.
– Foto: T. Severinsen.



Figur 5.
Fjellmark med cyanobakterie-
fluk, lav, moser og noen spredte
flekker med gress og noen
blomsterplanter. Gyldeøyra,
Wahlenbergfjorden, Nordaust-
landet, august 1995.
– Foto: S.-A. Bengtson.

hensyn til arter som forekommer) vegetasjons-
regioninndelingen, baserer seg på ulikheter i klimaet,
så er likheten mellom de to inndelingene store. Det
innebærer at de innbyrdes grensene mellom sonene/
regionene ofte blir flytende i områder der mikro-
topografi og mikroklima fører til skarpe grenser
mellom plantesamfunnene og en stor heterogenitet i
vegetasjonen innen små områder og langs gradienter.
Hver planteart har sin spesielle relasjon til klimaet
og det substrat den vokser på, noe som bestemmer
forekomsten og utbredelsen. Resultatet blir at man i de
fleste tundraområder ser et mosaikkartet mønster i
vegetasjonens utseende (artsmessig, dekningsgrad og
fysionomisk) også over korte avstander. Plante-
sosiologene har identifisert en rekke plantesamfunn på
Svalbards isfrie landområder der de dominerende artene
har gitt navn til de respektive planteassosiasjonene
(Figur 6). Ut fra en økosystemvinkling kan det være



Figur 6.
Svalbards vegetasjonsregioner.
Utarbeidet av I. Bratbak, Norsk
Polarinstitutt/MAB-
Svalbardprosjektet.
– Figur: Norsk Polarinstitutt.

like fruktbart å se på variasjonen i vegetasjonen gjennom å beskrive plantenes fordeling i rommet, ettersom de er en viktig faktor (som mat og/eller vern) for økosystemets konsumeter, det vil si dyrene og de nedbrytende organismene. Sammenhengende vegetasjonsdekke på lavtliggende, strandnære tundra-områder kan være et rødbrunt belte av teppesaltgress *Puccinellia phryganodes*, eller danne telehivmark med åslignende tuedannelser med polarvier og rødsvingel *Festuca rubra* og med mose i de mellomliggende, fuktigere partiene. Vegetasjonen kan også bestå av et tuelandskap der tuer av f.eks. fjellbunke *Deschampsia alpina* ligger som øyer. Kantlyngen danner ofte tette rismatter, skarpt avgrenset mot nærliggende vegetasjonstyper. Kantlyngen er nemlig meget avhengig av et tykt beskyttende snødekke om vinteren. Der bakken beholder sin fuktighet også om sommeren dannes det gjerne et dekke av mose, først og fremst arter av slektene *Drepanocladus* og *Calliergon*, med noe gress innimellom. I områder som ligger et stykke inn i landet, som i en del dalfører, og som tørker opp om sommeren dannes det sammenhengende vegetasjon med arter av frytle (først og fremst *Luzula confusa* og *L. arctica*), moser og lav. Listen kunne lages enda lengre, men det som her er beskrevet kan illustrere hvor variert og mosaikkartet vegetasjonen kan være, og at heterogenitet og flekkvis forekomst (patchiness) er nøkkelford.

Fauna

De komprimerte forholdene på tundraen, både i tid og rom, medfører ikke noen større artsrikdom. Tidsaspektet henspiller på den korte sommersesongen og de romlige begrensningene på det tynne biologisk aktive jordsjiktet som dekker permafrosten og vegetasjonens ofte usammenhengende eller rent flekkvise utbredelse og mangelen på vertikal stratifisering (i prinsippet finnes bare jordoverflatesjiktet). Den landlevende faunaen er derfor meget artsfattig og disharmonisk, noe som betyr at mange dyregrupper mangler representanter på Svalbard. Eksempel på slike grupper er meitemark (Lumbricidae), landlevende snegler (med eller uten skall), tusenbein (Dipoda, Chilipoda) og skrukke-troll (terrestre Isopoda). Alle disse er grupper som i Skandinavia er viktige komponenter i de fleste terrestre økosystem. Andre grupper av terrestre arthropoder, som i områder lengre sør er rikelig representerte, er begrenset til et fåtall antall slik som biller (Coleoptera) (totalt 12 arter), de fleste små kortvinger (Staphylinidae) og edderkopper (Araneae) (16 arter). De artene som tilhører de to siste taxa er på den andre siden utbredt over det meste av Svalbard om enn med lav populasjonstetthet. Blant virveldyrene (vertebratene) finner man noen bemerkelsesverdige hull; f.eks. finnes det ingen dagrovfugler (falk, ørn, osv.), eller ugler (selv om en og annen snøugle

Nyctea scandiaca kan forekomme). I kontrast til de fleste andre arktiske områder forekommer heller ikke smågnagere som lemen *Lemmus lemmus* og fjellrotte *Microtus oeconomus*. En reservasjon skal tas i og med at østmarkmus *Microtus rossiaemeridionalis*, rotte *Rattus norvegicus* og husmus *Mus musculus* uforvarende har kommet til Svalbard med menneskelig hjelp, og etablert seg i området (se kapittel 15 om østmarkmus). Dette viser at faunaens sammensetning og artsfattigdom også kan ha historiske årsaker, noe som sikkert også kan forklare forekomsten av en rekke andre arter. Jordbunnsfaunaen, som på tundraen er konsentrert til de øverste 5 cm av jorden og der eventuelle tynne strølaget på overflaten, er relativt artsrik og ofte forbløffende individrik. Den såkalte mesofaunaen (dyr som er ca. 0.1 – 10 mm store) domineres individmessig av collemboler, som er primitive vingeløse insekter (Figur 2 i kapittel 6). Av disse kjenner man i dag til 58 arter fra Svalbard (inkl. Jan Mayen). De finnes i alle biotoper i tettheter fra ca. 10 000 individer pr. m² og opp mot, under gunstige forhold, mer enn 10 ganger så mye. Selv i de mest karrige områder, slik som på Nordaustlandet og på småøyene enda lengre nord, der høyere vegetasjon mangler totalt, finner man tette forekomster av collemboler på og under steiner, der de "beiter" på cyanobakterier (Kapittel 16). En annen dominerende gruppe som forekommer i sammenlignbare tettheter er midd (Acari; ca. 70 kjente arter), små edderkoppdyr som inndeles i hornmidd (Cryptostigmata), som er viktige for nedbrytingen av dødt plantemateriale, og gruppene Prostigmata og Mesostigmata; som begge er rovdyr. Andre taxa som er godt representert er fåbørstemarkene (Enchytraeidae) og i fuktige biotoper larver av fjærmygg (Chironomidae). Til rovdypene hører for øvrig også de få artene av edderkopper (vanlige og forekommer også i ekstremt fattigslige biotoper) og kortvinger (biller). Jordbunnsfaunaens artssammensetning og forekomst er nært koplet til fuktighetsforholdene i jorden; tørre partier av tundraen har sine dominerende arter og de fuktige sine (Kapittel 5 og 6). Insektfaunaen omfatter ca. 200 kjente arter, hvorav nesten halvparten er tovinger (Diptera, dvs. fluer m.m.), med ca. 40 arter av fjærmygg. Den siste gruppen blir ofte sett på som limnisk (dvs. at de er bundet til ferskvann) ettersom larvene utvikles i vann. Andre relativt artsrike insektordener, i tillegg til spretthalene som allerede er nevnt, er fjærlus (Mallophaga; 37 arter) som lever parasitisk på fugler, veps (Hymenoptera; ca. 23 arter) og noen arter av bladlus (Homoptera). Svalbard har ingen dagsommerfugler, men ca. 6 arter av nattfly (Noctuidae).

For tundraens insekter og andre virvelløse dyr (evertebrater) innebærer det ekstreme og uforutsigbare klimaet en stor utfordring og risiko til alle årstider. De lave vintertemperaturene, ekstreme temperatursvingningene om sommeren og i overgangen vinter/sommer og sommer/vinter har ført til økofysiologiske tilpasninger som enten består av



Figur 7.
Fjæreplytten Calidris maritima hekker på tørre partier av tundraen, men søker mye av sin næring i våtere partier og på stranden.
– Foto: S.-A. Bengtson.

at organismene har utviklet frysetoleranse, som innebærer at individene tåler dannelse av is i cellene uten at de tar skade av det, eller at det dannes stoffer som hindrer forfrysning (Kapittel 5). Med det er ikke bare lave temperaturer som kan lage problemer. Om sommeren kan høye temperaturer i substratets overflate (se ovenfor) medføre overoppheting og uttørking. For tundraevertebratene er derfor tundraens mikropografi og eventuelle vegetasjonsstrukturer av største betydning ved at mikroklimatiske fordelaktige rom kan oppstå. Den tiden som utviklingen til et fullvoksnet individ tar og generasjonstidens lengde oppfattes vanligvis som tilpasninger til de vanskelige omgivelsesforholdene. De fleste artene har lange utviklings- og generasjonsperioder som imidlertid kan påvirkes av værforholdene. På denne måten kan f.eks. spretthaler under visse omstendigheter bruke 2-3 år før de når det voksne stadiet (imago) og flerårighet og overlappende generasjoner innebærer at man på et og samme tidspunkt kan treffe på ulike utviklingsstadier hos en og samme art. En slik livshistorie kan ses på som en slags forsikring mot uforutsigbare, kommende omstendigheter og en "garanti" for at i

Figur 8.
Polarsvømmesnipa Phalaropus fulicarius holder seg først og fremst i de våtere partiene av tundraen.
– Foto: S.-A. Bengtson.



det minste noen individer med felles genetisk materiale skal leve videre (Kapittel 6).

Svalbards høyere dyreliv er spektakulært, men de fleste fugleartene henter sin føde fra det marine økosystemet, og benytter land kun som hekkeplass. De arter som får det meste av sin næring fra tundraen er få, og selv de er ofte avhengig av marin føde. Fjæreplytten *Calidris maritima* er den eneste vaderen som er vanlig og som fortrinnsvis hekker på tørre områder (Figur 7), selv om den ofte søker sin næring (insektlarver, collemboler, osv.) i fuktigere terreng og i littoralsonen. Polarsvømmesnipa *Phalaropus fulicarius* (Figur 8), som er mindre tallrik men har vid utbredelse, er knyttet til våtere områder og vannansamlinger på tundraen og kystlaguner. Andre vaderarter er fåtallige, f.eks. sandlo *Charadrius hiaticula*, steinvender *Arenaria interpres*, myrsnippe *Calidris alpina* og ytteligere noen andre sjeldene arter. Snøspurven *Plectrophenax nivalis* er den eneste vanlige hekkende spurvefuglen. Andre arter er svalbardtype *Lagopus mutus hyperboreus* (Figur 9), forøvrig den eneste standfuglen på tundraen som er herbivor (dvs. plantespiser), på samme måte som de tre artene av gjess (kortnebbgås *Anser brachyrhynchus*, hvitkinngås *Branta leucopsis* og ringgås *B. bernicla hrota*). Svalbardreinen *Rangifer tarandus plathyrynchus* er det eneste plantespisende pattedyret når man ser bort fra østmarkmusa, etter at både moskus *Ovibus moschatus* og hare *Lepus arcticus* og *L. timidus* (artene ble innført av mennesker rundt 1930) døde ut. Bestanden av svalbardrein er fordelt over flere områder (Kapittel 20; Figur 3), og den har en rekke fysiologiske tilpasninger til det arktiske klimaet, bl.a. kan den utnytte mose som føde (men tar også et bredt spekter av ulike andre plantearter) fordi den har evnen til å bryte ned cellulose. Fjellreven *Alopex lagopus* er en vanlig og det eneste karnivore (kjøttetende) landlevende pattedyret. Om sommeren lever den for det meste av fugler og deres egg, og tilstedeværelsen av fjellrev har stor betydning for gjess og andre fuglearters valg av hekkeplass, bl.a. den tydelige preferansen av øyer som ikke har isforbindelse til land.

Biologiske prosesser og dynamikk

I de foregående avsnittene er det gitt en beskrivelse av scenen og aktørene på tundraen, dvs. de abiotiske (klima, substrat, topografi osv.) og biotiske (planter og dyr) komponentene som inngår i økosystemene. Det gjenstår da å beskrive de prosesser som binder disse komponentene sammen (strømmen av energi og næring, relasjoner mellom populasjoner, osv.) og den dynamikk som kjennetegner livet på tundraen. For å kunne benytte analogien med et teater i ytterligere noen ledd, kan det legges til at scenen er liten og at den har flere usikre gulvbord og kulissene er enkle. Ettersom dette er en utendørs-scene, er den utsatt for vær og vind. Is og snø



Figur 9.
Svalbardrypa *Lagopus mutus* hyperboreus er Svalbards eneste hønsfugl, og også den eneste av de landlevende fuglene som oppholder seg på Svalbard hele året.

a) Sommerdrakt

b) Vinterdrakt

– Foto: S.-A. Bengtson/
T. Severinsen

begrenser, eller gjør det umulig å holde forestillinger i store deler av året, av og til selv om sommeren. Økonomien er dårlig og av og til er mangelen på kontanter akutt, og det lille men trofaste ensemblet må gjennom lavsesongen klare seg det beste det kan. Noen av aktørene drar da til sørligere breddegrader, mens andre blir og lever på et strengt sparebudsjett mens de venter på bedre tider. Til tross for alle problemer og vanskeligheter lever teateret videre og aktørene er stort sett de samme fra år til år, selv om en og annen nykomling dukker opp og etablerer seg av og til.

Tundrabiotope på Svalbard er fattige som en følge av det lave innhold av tilgjengelig næring i substratet, de lave temperaturene, mangelen på tilgjengelig vann og den langsomme takten til nedbrytingsprosessene og med en primærproduksjon som er meget lav, ofte bare 1/10 - 1/30 av den man finner i tempererte og tropiske områder. Dette medfører at økosystemene er relativt enkle i sin oppbygging, at det ikke er energimessige muligheter for flere konsumenter i næringskjedene. Som eksempel kan nevnes at svalbardreinen, som er primærkonsument, og den største herbivoren, selv på de beste reinbeiteområdene ikke har en tetthet som er større enn 4-5 individer pr. km², og kun ett individ pr. km² i de lavproduktive biotopene. I tillegg mangler svalbardreinen totalt fra mange store områder av Svalbard. Med så begrenset primærproduksjon, konsum og nedbryningshastigheter som den som er på Svalbard, kan man ikke forvente seg stor grad av differensiering (arts- eller trofi-messig) på land. Nå er det ikke slik at de terrestre økosystemene på Svalbard er lukkede systemer. Først og fremst er forbindelsen til de marine systemene viktige. Fjæreplytten, som finner mye av sin næring på tundraen, kunne nok ikke opprettholdt sin forholdsvis store tetthet, om den ikke med jevne mellomrom kunne besøke strandsonen for å supplere med marin føde. Det samme gjelder også andre av rundraens vertebrater, som har den nødvendige bevegelse slik at de kan oppsøke næringskilder som ligger langt fra hverandre. Tundraen får også et betydelig næringstilskudd gjennom alle de marine fugleartene som tar all sin næring i havet men hekker på land. Denne "næringspumpen" mellom det marine og det

terrestre miljøet er tydeligst under fuglefjellene, med hekkende alkefugler og krykkje *Rissa triclactyla*. Nedenfor store kolonier av alkekonger *Alle alle* (Figur 10) deponeres det store mengder næringsstoffer (guano) av marint opphav. På tundraen finnes det også en del mer eller mindre permanente vannansamlinger som primært huser limniske organismer som også spiller en viktig rolle for landlevende organismer. Fjærmyggen, som har larve- og puppestadiet sitt i vann, utgjør en viktig føde for f.eks. fugler, på samme måten som de fullt utviklede insektene er det, når de forlater det limniske miljøet.

Ser man på de terrestre økosystemene som sammenhengende enheter, synes de ofte å være styrt fra bunnen og oppover. Med det menes at det er tilgangen på næring og produksjonen av plantemasse som styrer prosessene lengre opp (bottom-up effekter), i motsetning til forhold der hendelsene på et høyere trofisk nivå regulerer prosessene nedenfor (top-down effekter). En slik måte å se det på (ofte tilpasset limniske systemer) inneholder imidlertid en rekke unntak når det gjelder tundraen på Svalbard. Man kan angi flere eksempler på styring ovenfra og nedover ("trofiske kaskader"), som den store betydning jordbunnsfaunaen har for nedbryting og dermed frigjøring av næring for plantene og den på samme måte den store betydningen som beitertrykket fra herbivorene har. Det siste kan eksemplifiseres med en henvisning til introduksjonen av svalbardrein på

Figur 10.
Alkekongen *Alle alle* er en av sjøfuglene som frakter næringsstoffer fra havet til tundraen.
– Foto: F. Mehlum.





Figur 11.
Svalbardreinen Rangifer tarandus platyrhynchus er Svalbards eneste store plantespiser. Her er en rein fra Brøggerhalvøya, hvor beitetrykk og tråkkskader har påvirket tundraen sterkt (Kapittel 9).
– Foto: S.-A. Bengtson.

Brøggerhalvøya (Figur 11), der populasjonen raskt økte fra noen få dyr til over 300 individer på et forholdsvis lite areal, med påfølgende hardt beitetrykk, gjødslingseffekter og til dels store mekaniske skader på vegetasjonen og markoverflaten, noe som fikk konsekvenser for floraens sammensetning (Kapittel 9). Men hver påvirkning og regulering oppover eller nedover i systemet varierer i styrke og retning og viser en dynamikk i tid og rom.

Men hensyn til artssammensetning er plante- og dyresamfunnene på Svalbard meget stabile. Lokalt kan enkelte arter forsvinne eller etablere seg, men sett over et større område er forandringen (turnover) av artsammensetningen ikke særlig stor. Dette kan kanskje forventes med tanke på dels at de fleste artene som forekommer har en vid utbredelse og store populasjoner (med andre ord er antallet sjeldne arter lite) på Svalbard, noe som letter re-etablering (se nedenfor) og dels fordi avstanden til eventuelle rekrutteringsområder hvor nye arter kan tenkes å komme fra er lang. I tillegg kommer at eventuelle immigranter som må komme fra et sted langt borte, har vansker med å etablere seg pga. de ekstreme forholdene i omgivelsene. I et mer finskalert perspektiv tar bildet seg noe annerledes ut når det gjelder turnover. Som allerede nevnt flere ganger er tundraen en mosaikk av biotoper, og mange arter (både planter og dyr) forekommer i små, geografisk atskilte populasjoner som allikevel har en viss kontakt seg imellom. En slik gruppe av populasjoner (per definisjon av samme art) som lever på avgrensede biotop-øyer (altså for arten gunstig biotop) innen et område kalles samlet for en meta-populasjon. Hver enkelt populasjon innen metapopulasjonen utgjør en mer eller mindre selvstendig enhet med en egen dynamikk, og løper en viss risiko for å dø ut (tilfeldig eller av andre årsaker) og har en viss kontakt med andre populasjoner gjennom inn- og utvandring (migrasjon) av individer. Innenfor metapopulasjonen forekommer det at enkelte populasjoner dør ut, men samtidig kan det også forekomme nykolonisering av slike områder som er gunstige for arten. Derfor kan en art klare seg

gjennom ekstreme episoder der mange populasjoner dør ut, f.eks. ved ekstreme værforhold, ved at den overlever i noen få, små "øyer" som igjen kan gi opphav til re-etablering av de områdene hvor de utdøde populasjonene levde (øsmarkmus beskrevet i kapittel 15 er et godt eksempel på et slikt metapopulasjonssystem).

Mange av tundraens arter lever som fragmenterte populasjoner, der det enkelte fragment lett kan forsvinne, men også har gode muligheter for å bli kolonisert på nytt (selv om det kan ta lang tid, avhengig av art) og der artenes evne til spredning (dispersal) er av stor økologisk betydning (Kapittel 19). Arter med kort livslengde, stor spredningsevne og evne til raskt å øke i antall kalles r-strateger. Slike populasjoner kan fluktuere veldig i utbredelse og antall. Andre arter viser mindre dramatiske populasjonssvingninger som holder seg innenfor visse grenser, der amplituden i svingningene er relatert til populasjonenes tetthet (tetthetsavhengig regulering). Det siste kjennetegner det vi kaller K-strateg, som f.eks. mange fugler og pattedyr (der finnes unntak som f.eks. smågnagere slik som lemen, som ofte fluktuerte dramatisk i sykler), der reproduksjonskapasiteten gjennom en sesong er begrenset (Kapittel 13). Slike arter har på den andre siden relativt lang livslengde, noe som innebærer at de ikke behøver å produsere avkom hvert år gjennom hele livslengden. De kan "avstå" fra å reproducere seg de årene forholdene er lite gunstige, noe som øker individets sjanse for å overleve til neste år (selv mislykkede forsøk på reproduksjon har en pris i form av en statistisk sett redusert livslengde) for da å eventuelt å få et bedre resultat. F.eks. behøver et gåsepar i gjennomsnitt ikke å ha mer enn én vellykket sesong i løpet av 4-5 år for at bestanden skal holde seg konstant. Dermed er det ikke sagt at slike arter holder et noenlunde konstant nivå, men kan ha store endringer i populasjonenes størrelse og utbredelse i løpet av kort tid. Gjessenes kraftige ekspansjon på Svalbard er et eksempel på en slik positiv endring. Forklaringen til slike endringer er ikke alltid å finne på tundraen, ettersom f.eks. gjessene er trekkfugler og dermed vil forholdene på overvintrings- og rasteplasser også spille en vesentlig rolle. Eksempel på hvordan hvitkinngjessene rundt Ny-Ålesund har en livsstrategi som er tilpasset hekking i Arktis og overvintring i Storbritannia og hvordan de økonomiserer med energien blir gitt i kapittel 13. Forekomst av såkalte "svarte år" har vært kjent i ornitologisk litteratur fra Svalbard fra 1820-årene. Det vil si år da mange dyrearter helt avstår fra å reproducere, eller er meget tilbakeholdne med sine forsøk. Slik populasjonsdynamikk er oftest koplet til at individene har en høy gjennomsnittlig livslengde. Det er derfor også kjennetegnende at populasjonens aldersstruktur inneholder mange aldersklasser. Men selv blant tundraens lavere dyreverden og blant plantene er mange flerårige, og det er vanlig med overlappende generasjoner.

Tundraens vilkår for forplantning kan sammenfattes i ordene heterogenitet i tid og rom (fragmentering, patchiness, spredning, kolonialisering og isolasjon), mangel på tid (kort sesong), opportunisme (tundraen har relativt få arter som er "spesialister" - de fleste er "generalister" som tar sjansen når den byr seg) og liten grad av forutsigbarhet - temaer som diskuteres i kapitlene 17, 18 og 19. Kompleksiteten er langt større enn det overflatiske enkle bildet av de terrestre miljøenes økologi på Svalbard ved første øyekast gir. Øyenes biota er ung,

sett i evolusjonær tid, og det er derfor et potensiale for et betydelig større biologisk mangfold enn det vi ser i dag. Mens faunaen ennå ikke har vært mål for studier av genetisk variasjon ved hjelp av moderne molekylærgenetiske metoder, har slike metoder vært benyttet (Kapittel 7) på en rekke plantearter på Svalbard, og det er vist at det er en variasjon, og at det er langt flere former/arter enn det som tidligere har vært kjent. En slik genetisk variasjon er en viktig komponent i den økologiske kompleksiteten og dynamikken.

MIKROBIELL AKTIVITET PÅ TUNDRAEN

Mikrobielle populasjoner og deres betydning for næringstilførsel og stoffomsetning i terrestre økosystemer på Svalbard

Rolf Arnt Olsen

Arktisk jord som habitat for mikroorganismer

I arktisk jord er fuktighetsforholdene, pH, innholdet av organisk materiale, vegetasjonsdekket, og gassammensetningen i jordatmosfæren svært varierende, et forhold som sammen med de barske klimatiske forhold har stor innvirkning på det mikrobielle samfunn i arktiske områder. I mange habitater er det knapt utviklet et plantedekke, og i områder med vegetasjon er plantetilveksten liten. I store områder har jordsmonnsutviklingen vært liten, noe som sammen med en svært lav mikrobiell aktivitet har medført at innholdet av viktige plantenæringsstoffer, som f.eks. bundet nitrogen, er begrensende for plantevekst.

Mikrobiell vekst og aktivitet i de enkelte habitatene er svært avhengig av de lokale klimatiske forholdene. Generelt er jordtemperaturen på Svalbard lav med en gjennomsnittlig temperatur i vekstperioden i de øverste 5 cm på 7-8 °C; om vinteren går jordtemperaturen ned til -20 til -30 °C. Dette medfører trolig at en stor del av det mikrobielle samfunn dør og må bygges opp igjen i løpet av en kort sommer. Man må derfor regne med at ved starten av vekstsesongen er den mikrobielle aktiviteten lav, at den vil øke gjennom hele sesongen, og mengden vil være avhengig av temperatur og fuktighetsforholdene. Generelt vet man imidlertid svært lite om terrestrisk mikrobiell økologi i arktiske områder både med hensyn til diversitet, vekst og aktivitet i vekstsesongen, og effekten av den lave vintertemperaturen.

Nitrogen i arktisk jord

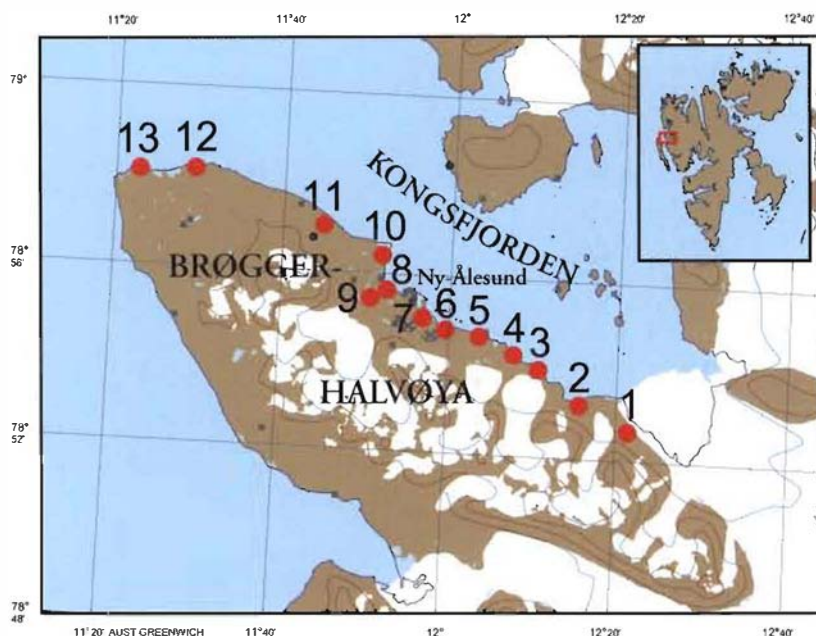
I arktiske terrestre økosystemer er nitrogen i de fleste områder det næringsstoffet som er begrensende for plantevekst. Det nitrogenet som til enhver tid er tilgjengelig, er enten frigjort ved mikrobiell nedbrytning av dødt plantemateriale, tilført ved nitrogenfiksering, eller tilført med nedbør; i Arktis vil nedbørens bidrag av nitrogen være svært liten. Under fuglefjell derimot, vil nitrogen ikke være en begrensende faktor, da slike områder tilføres store mengder nitrogen fra fuglegjødsel.

Nedbrytning av dødt plantemateriale og nitrogen-mineralisering er mikrobielle prosesser som går svært langsomt i polare områder. Årsaken til dette er at den del av året det foregår mikrobiell aktivitet, er svært kort, ca. 60 - 70 døgn, at jordtemperaturen i denne perioden er lav, samtidig som det tinte jordlaget vil være mettet med vann, et forhold som leter fører til redusert aerob nedbrytning og akkumulering av bare delvis omsatt plantemateriale. Dette betyr at bortsett fra arealer under fuglefjell, vil mengde tilgjengelig nitrogen i arktisk jord være kronisk lavt, selv i områder med et utviklet plantedekke. Tilførsel av nitrogen ved nitrogenfiksering er derfor helt essensielt for at plantene skal ha et minimum av tilgjengelig nitrogen for vekst.

Hovedmålsettingen med TERRØK-prosjektet på mikrobiell aktivitet har vært å få økt kunnskap om tilførsel av plantetilgjengelig nitrogen til jord-økosystemet og om nedbrytingshastigheten av dødt plantemateriale på Svalbard. Arbeidet i prosjektet har derfor vært rettet mot å undersøke utbredelse og aktivitet av nitrogenfikserende cyanobakterier i forskjellige habitater på Brøggerhalvøya, samt undersøke hvor mye plantetilgjengelig nitrogen som tilføres ved mikrobiell mineralisering av stedeget plantemateriale.

Cyanobakterier

Denne gruppen av mikroorganismer omfatter en stor og heterogen gruppe av fototrofe (lyselskende) bakterier som utnytter sollyset som energikilde, og bruker denne energien til å omdanne CO₂ til organiske karbonforbindelser, samt at en del arter bruker en del av energien til å fikse molekylært N₂ fra luft. Cyanobakteriene er svært gamle og oppsto trolig i Prekambrium for ca. 2.5 milliarder år siden, og deres evne til å spalte vann (H₂O) ved fotolyse i H₂ og O₂ er antatt å være hovedårsaken til atmosfærens høye innhold av O₂. De enkelte slektene er morfologisk svært forskjellige og er inndelt i fem grupper fra enkle encellede organismer til former som består av runde celler som henger sammen i lange kjeder.



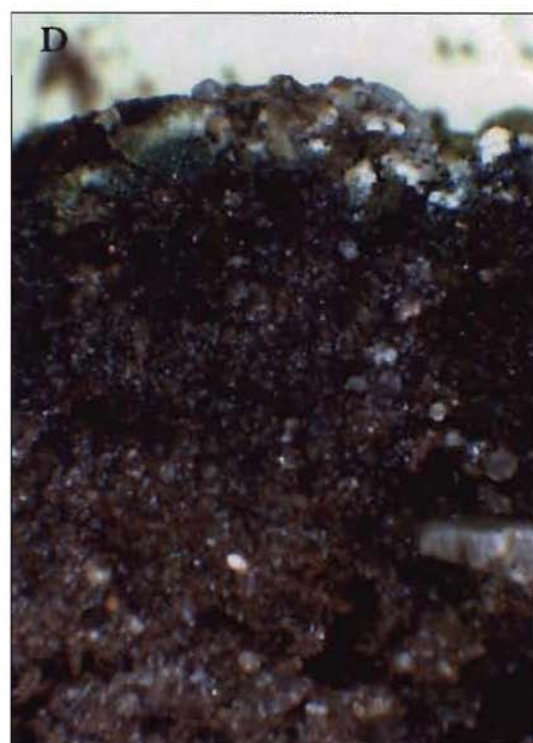
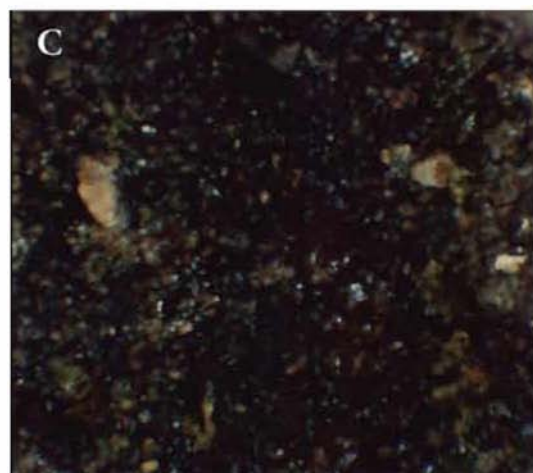
Figur 1.
Kart over Brøggerhalvøya med
oversikt over stedene som ble
undersøkt for forekomst og N_2 -
fikseringsaktivitet av cyanobakterier.

1. Foran Kongsbreen
2. Foran Pedersenbreen
3. Under Krykkjefjellet (fuglefjell)
4. Franskeleiren
5. Glutudneset
6. Ved Strandvatnet
7. a. Ved Månevatnet
b. Område med gelflak
8. Ved Storstvatnet
9. Ved Twillingvatnet, polygonmark
10. Brandalspynten
11. Knutsenheia, polygonmark
12. Kongsfjordneset
13. Kvadehuken

– Figur: T. Severinsen.

Nitrogenfikserende cyanobakterier i terrestre habitater på Svalbard

På Svalbard er det ingen tilførsel av bundet nitrogen ved symbiotiske nitrogenfikserende bakterier i samliv med planter, og derfor er aktiviteten til cyanobakterier hovedkilden til tilførsel av nytt plante-tilgjengelig nitrogen til terrestre økosystemer. Terrestre cyanobakterier vokser oftest direkte på overflaten av mineraljord som et mørkfarget skorpelag (cyanobacterial crust) i områder uten eller bare med et svakt utviklet plantedekke. I områder som overrisles av smeltevann i deler av sommersesongen samt i relativt fuktige områder opptrer cyanobakteriene som store gelflak. Cyanobakterieceller i alle terrestre habitater ligger innleiret i et gel-liknende matriks som har stor evne til å holde på fuktighet, og som i perioder med tørke reduserer uttørring og inaktivisering av cellene. Ved nedbør hydratiseres gelen raskt og etter kort tid er cyanobakteriene aktive igjen. Der denne cyanobakteriegelen ligger direkte på finpartikulært



Figur 2.

- A. Oversiktsbilde over et rødsildre (*Saxifraga oppositifolia*)-lavhei-område med cyanobakterier i gelflak.
- B. Nærbilde av cyanobakteriegelflakene.
- C. Overflaten av et område med gelskorpe.
- D. Tverrsnitt av gelskorpen i C.

– Foto: R.A. Olsen.

mineraljord, vil det utgjøre et stabiliserende toppdekke som hindrer vann- og vinderosjon.

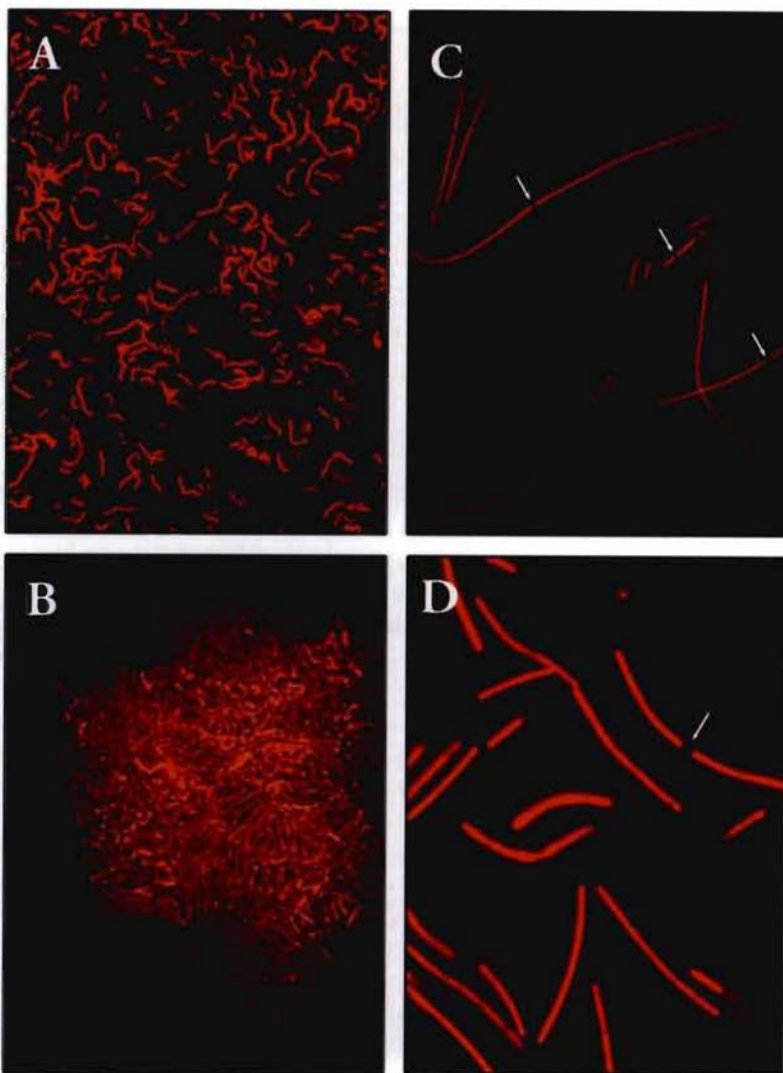
Forekomst og utbredelse, samt dominerende typer av cyanobakterier, ble undersøkt på 14 lokaliteter, dels i området rundt Ny-Ålesund og langs Kongsfjorden, fra Kongsbreen til Kvadehuken, og er vist på oversiktskartet over Brøggerhalvøya (Figur 1). På alle de undersøkte stedene ble det påvist et "vegetasjonsdekke" bestående vesentlig av cyanobakterier i et gelskorpelag av varierende tykkelse. I området like foran Kongsbreen var cyanobakterielaget det eneste vegetasjonsdekke og var til stedesom små flekker samlet i områder av varierende størrelse. Dominerende cyanobakterier i dette området var en art av slekten *Gloecapsa*, en organisme hvor et lite antall store enkeltceller ligger inne i en kapsel og hvor mange slike enheter igjen er innleiret i en gel. I disse flekkene ble det også påvist celler i kjeder av slekten *Nostoc*. Begge disse cyanobakteriene fikserer N_2 , men på svært forskjellige måter. Andre slekter av cyanobakterier var også til stede, men bare i et lite antall. Strandområdet nedenfor Pedersenbreen var dekket av et tynt cyanobakterielag over større områder og inneholdt de samme cyanobakterietypene som ble funnet foran Kongsbreen.

I alle de andre undersøkte områdene ble det funnet et tilnærmet sammenhengende lag av cyanobakterier som topplag på mineraljord. I disse områdene er cyanobakteriesamfunnet sammensatt av mange slekter, hvorav slekten *Nostoc* ofte er dominerende. Denne gelskorpen var spesielt tydelig å se som et svart topplag på siltlaget i polygonmarkområdene, og i de områder med et sparsomt plantedekke og tilnærmet ingen utvikling av et humuslag (Figur 2 C og D). I fuktige områder dekket med mose, ble det enkelte steder påvist store mengder av gel-flak med cyanobakterier som lå på toppen av mosedekke, (Figur 2 A og B). Her var også forskjellige arter av *Nostoc* dominerende. I områder med tett mosedekke lever nitrogenfikserende *Nostoc*-arter epifyttisk på enkelte mosearter (Solheim mfl. 1996). Forskjellige arter av slekten *Nostoc* ble påvist på de fleste undersøkte områdene (Figur 3 B og C), men cyanobakterielaget inneholdt også en rekke andre morfologiske typer, fra store og små celler i kjeder til svært små enkle celler, ofte ordnet i spesielle strukturer innleiret i gel-laget.

Cyanobakterier er også svært utbredt i akvatiske miljø, men bare som enkle celler, eller celler samlet i kjeder som ikke er innkapslet i gel. Det som er spesielt for de terrestre cyanobakteriene, er derfor at de er innkapslet i en gel-skorpe av varierende tykkelse. Dette er antagelig en økologisk tilpasning til varierende fuktighetsforhold.

N₂-fiksering i forskjellige terrestre habitater på Brøggerhalvøya

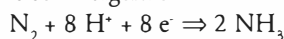
Svært mange cyanobakterier har evne til å fikse N_2 fra luft til bundet nitrogen i form av ammoniakk, (NH_3). Prosessen er svært energikrevende



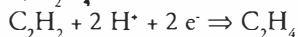
Figur 3. Fluorescensbilder av dominerende nitrogenfikserende cyanobakterier i gel-flakene. A, B og D er av forskjellige arter av slekten *Nostoc*. C er av en ikke-identifisert cyanobakterie fra gelflak. Pilene i C og D angir posisjon for heterocyster.
– Foto: R.A. Olsen.

og cyanobakteriene får den nødvendige energien fra sollys ved fotosyntese. Selve nitrogenfikseringsaktiviteten kan bare foregå når oksygen ikke er til stede, det vil si i et anaerobt miljø. Samtidig er cyanobakterier såkalte aerobe organismer, det vil si de vokser og konverterer solenergi til kjemisk energi i nærvær av oksygen. Man har derfor å gjøre med to biologiske prosesser, vekst og nitrogenfiksering, som ikke kan foregå under samme miljøbetingelser. Forskjellige cyanobakterier har tilpasset seg dette forholdet på forskjellig måte. Det mest vanlige er at fotosyntese og nitrogenfiksering foregår i separate celler. De cellene der nitrogenfiksering foregår, kalles heterocyster (Figur 3C). Dette er tykkveggede celler uten fotosyntesesystem II hvor fotolyse av vann til oksygen og hydrogen ikke foregår. I disse cellene er det derfor anaerobe forhold, slik at nitrogenfiksering kan finne sted.

Svært enkelt kan N_2 -fikseringsprosessen beskrives som følgende:



hvor H^+ og e^- representerer energi som kommer fra cellenes fotosynteseaktivitet. Nitrogenase-enzymet kan i tillegg til å redusere molekylært nitrogen, N_2 , til ammoniakk, NH_3 , også redusere acetylen C_2H_2 , til etylen, C_2H_4 .



Tabell 1.
Konverteringsfaktoren for
reduisert etylen til fiksert N_2 .

Sted	Type	Konverteringsfaktor N_2/C_2H_4
Knutsenheia	gel-skorpe på polygonmark	16,4
Tvillingvatnet	gel-skorpe på polygonmark m/tuer	26,1
Strandvatnet	gelskorpe på strandeng med teppesaltgrass (<i>Puccinellia phryganodes</i>)	14,9
Gluudeneset	gelskorpe på strandeng med tuer av teppesaltgrass (<i>P. phryganodes</i>)	18,2
Månevatnet	<i>Nostoc</i> i flak på mose og rødsildre (<i>Saxifraga oppositifolia</i>)	2,6
Gjennomsnittsverdi:		18,9
<i>Anabena</i> sp.	renkultur	0,2

Det forhold at nitrogenase-enzymet ikke ser forskjell på $N \equiv N$ og $HC \equiv CH$, benyttes ved påvisning og beregning av nitrogenfikseringsaktiviteten, i det både etylen og acetylen kan måles ganske enkelt og svært nøyaktig ved hjelp av gasskromatografi, (acetylenreduksjons-metoden). Ved direkte måling av fiksert N_2 må man benytte $^{15}N_2$ -gass som blir inkorporert som ^{15}N i organiske nitrogenforbindelser i cellene. Dette er en dyr og tidkrevende metode, hvor det går lang tid fra man utfører et forsøk til resultatene foreligger. Acetylenreduksjons-metoden er derimot en enkel, billig og hurtig metode til beregning av nitrogenfiksering. For kvantifisering av hvor mye N_2 som fikseres ved bruk av acetylenreduksjons-metoden, må metoden imidlertid kalibreres mot forsøk med $^{15}N_2$ -inkorporering. Konverteringsfaktoren fra produsert etylen til fiksert N_2 , er teoretisk beregnet til 0,25. Det vil si at hvert mol produsert C_2H_4 , tilsvarer 0,25 mol fiksert N_2 . En beregning av konverteringsfaktoren mellom fiksering av $^{15}N_2$, og produksjon av etylen fra acetylen for intakte cyanobakterie-gel-skorpelag fra fire forskjellige områder, for *Nostoc* i flak og for en renkultur av *Anabena* isolert fra gel-skorpe, ga verdiene som er gitt i Tabell 1. Som det framgår av tabellen, er det bare renkulturen av *Anabena* sp. som har gitt en verdi som tilsvarer den teoretisk beregnede konverteringsfaktoren. For cyanobakterielag fra andre områder hvor cellene ligger innkapslet i en gel-skorpe, er de målte konverteringsfaktorer betydelig høyere enn den teoretiske. Årsaken til det store avviket er ikke kjent, men den store forskjellen mellom frie celler i en renkultur og celler innkapslet i et gel-lag, kan tyde på at gel-lagets tykkelse er av betydning for diffusjonen av etylen/acetylen, og N_2 inn og ut av gelen (Liengen 1999). Det forhold at gel-flak med *Nostoc* hvor gel-flakene er svært tynne, har konverteringsfaktoren 2,6, som er den som er nærmest den teoretiske, styrker en slik forklaring. For de andre prøvene er den målte faktoren fra 60 til 100 ganger større enn den teoretiske verdien.

Ved hjelp av acetylen-reduksjonsmetoden og gasskromatografi har man vist at cyanobakterier som primærkolonisatorer tilfører bundet nitrogen til nydannede terrestre økosystemer, f.eks. i områder

etter vulkanutbrudd (Englund 1976, Fritz-Sheridan 1987), og i polare områder hvor isbreene har trukket seg tilbake (Tishkov 1986, Wynn-Williams 1993). Det er videre vist at i polare områder blir en vesentlig del av cellens nitrogen relativt raskt frigjort når cyanobakteriecellene dør (Chapin mfl. 1991, Sprent 1993).

På Brøggerhalvøya ble det funnet nitrogenfikseringsaktivitet av cyanobakterier i alle undersøkte habitater (Liengen & Olsen 1997a). En sammenlikning av den beregnede maksimale N_2 -fikseringsaktiviteten for en rekke habitater på Brøggerhalvøya for en vekstperiode på 70 dager (23. juni - 01. september 1994) ved den daglige gjennomsnittlige luft-temperaturen i den samme perioden, er vist i Figur 4. Under forutsetning av at det på hvert sted er et heldekkende lag av cyanobakterier, og at aktiviteten er like stor under hele vekstperioden som for gjennomsnittet av augustmålingene i 1994, framgår det av Figur 4 at potensialet for N_2 -fiksering er størst (25 - 30 g N pr. m^2) i området foran Kongsbreen, fra Strandvatnet-området, fra strandeng-området ved Brandalspynten, og fra et tilsvarende område på Kvadehuken. For sju andre habitater ble nitrogenfikseringen beregnet til 10 - 15 g N pr. m^2 , mens laveste verdi, 0,8 g N-fiksert, ble påvist under et fuglefjell. I dette området inneholdt jorda betydelige mengder bundet nitrogen, og gel-skorpen inneholdt vesentlig *Oscillatoria*, en ikke-nitrogenfikserende cyanobakterie.

De beregnede mengdene nitrogen tilført ved nitrogenfiksering ville tilsvare en mengde pr. dekar av samme størrelsesorden eller større enn det som tilføres en åker (ca 10 - 20 kg nitrogen pr. dekar), og er forbausende store sett i forhold til den lave gjennomsnittlige temperaturen i vekstperioden på 3,5 °C. Det er flere grunner til at de betingelsene som ligger til grunn for disse beregninger, ikke holder stikk. I området foran Kongsbreen var det generelt svært lite cyanobakteriebelegg og utbredelsen var vesentlig som enkeltpunkter. Dette betyr at den reelle mengde fiksert nitrogen er betydelig lavere enn den beregnede. I de andre undersøkte områdene var cyanobakteriebelegget mer sammenhengende over større områder, slik at de beregnede mengder fiksert

nitrogen er mer i overensstemmelse med det biologiske potensial. Det er imidlertid en del andre forhold som gjør at den aktuelle nitrogenfikseringen er betydelig mindre enn det som er angitt.

Kjemisk/fysiske jordbunnsforhold

De fleste cyanobakterier foretrekker en nær nøytral jord-pH, og da pH i jord på alle de undersøkte stedene på Brøggerhalvøya varierte fra 6,7 til 8,3, vil jordas surhetsgrad ikke være en begrensende faktor. Den høye jord-pH skyldes et høyt innhold av magnesium og kalsium, et forhold som medfører at tilgjengelig fosfor blir lavt fordi kalsium- og magnesiumfosfat er svært tungt løselig. Innholdet av lett-løselig fosfor (plantetilgjengelig P), ble funnet å være svært lavt, med et gjennomsnittlig innhold i de øverste 2 cm av jordprofilen rett under cyanobakterielaget, som tilsvarer 0,7 mg pr. m² i et 2 cm tykt sjikt. Da cyanobakterier ikke har noen struktur som kan suge opp fosfor fra dypere lag, vil den tilgjengelige mengde av fosfor i det tynne jordsjiktet som cyanobakteriene er i kontakt med, være svært liten. Det er derfor trolig at tilgjengelig fosfor vil være en begrensende faktor for vekst og nitrogenfiksering av cyanobakteriene. Dette ble vist ved at tilførsel av 0,3 og 3,0 mM fosfatløsning til *Nostoc* i gelflak, ga en fire ganger økt nitrogenfiksering i forhold til uten tilsetning av fosfat (Liengen & Olsen 1997b).

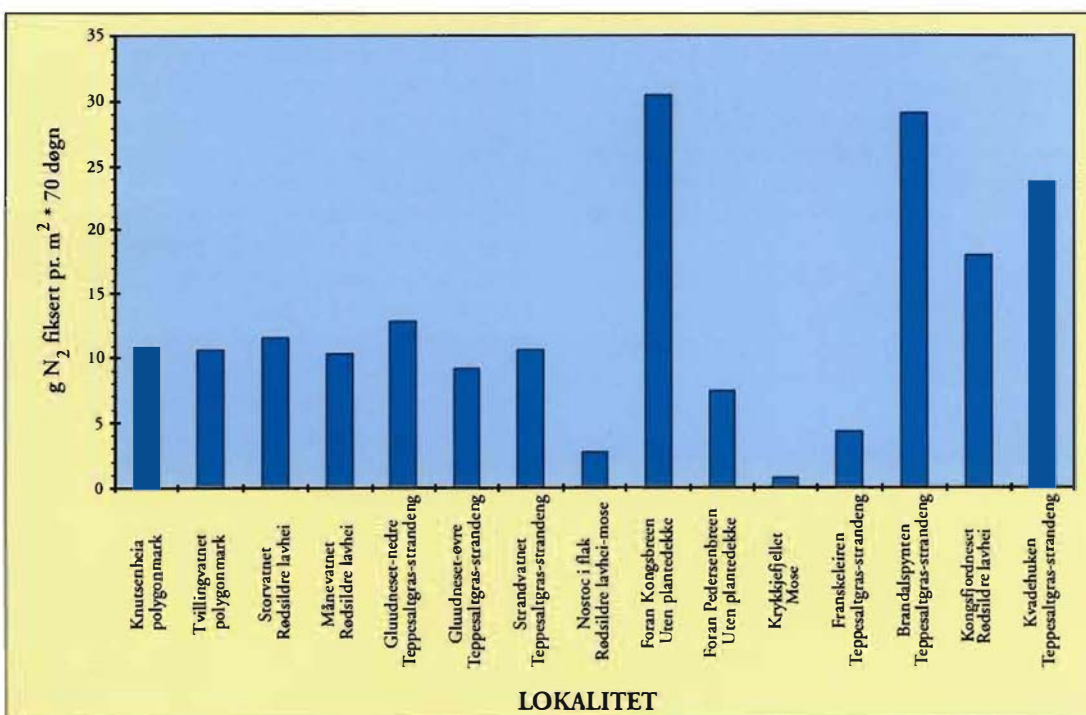
Målinger av nitrogenfikseringsaktivitet i tre vekstsesonger, (1993 - 1995), viste at fuktighetsforholdene var av vesentlig betydning spesielt for *Nostoc*-gelflakene, og for cyanobakterier på toppen av et gruslag, da disse er avhengige av konstant tilførsel av vann for å være fysiologisk aktive. I begge disse

tilfellene vil korte perioder uten nedbør føre til uttørking, og nitrogenfikseringen blir kraftig redusert eller stopper helt opp. Dette var spesielt tilfelle i 1993 og i 1995, hvor nedbørsmengden var lav i lengre perioder. I 1994 derimot kom det litt nedbør praktisk talt hver dag i hele vekstsesongen, slik at fuktighetsforholdene ikke var begrensende for nitrogenfikseringsaktiviteten. Gel-skorpen på toppen av siltlaget i polygonområdene er ikke like utsatt for uttørking, da vann tilføres nedenfra etter hvert som frostlaget nedover i profilet tiner.

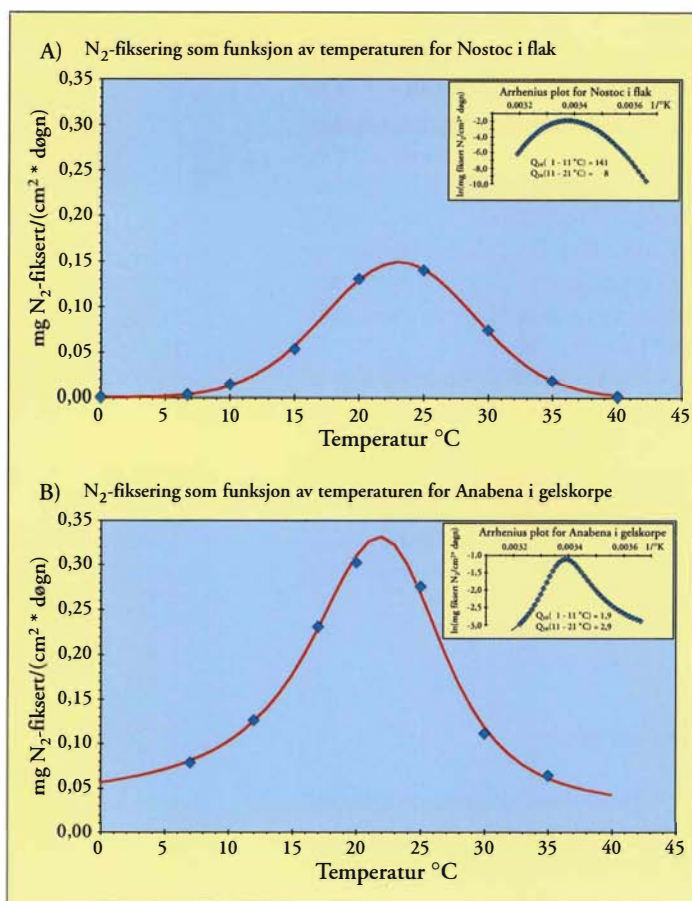
Cyanobakterier er normalt optimalt aktive ved lave lysmengder, slik at lysforholdene i perioder med overskyet vær ikke vil være begrensende for fotosynteseaktiviteten, og dermed også nitrogenfikseringsaktiviteten. Det er videre vist av Lenniham mfl. (1994), at i sterkt sollys vil trolig nitrogenfikseringen være hemmet på grunn av fotoinhibering hos arktiske cyanobakterier.

Temperatures betydning

Temperaturen har stor innvirkning på vekst og aktivitet hos mikroorganismer, og temperaturområdet varierer fra organisme til organisme. Det er vanlig å dele mikroorganismer i tre temperaturgrupper; psykrofile, mesofile og termofile som angir om organismen har sin optimale veksttemperatur henholdsvis lavere enn 20 °C, mellom 20 og 44 °C eller høyere enn 44 °C. De aller fleste terrestre bakterier i boreale områder er mesofile, og har vanligvis en optimal vekst-temperatur rundt 30 °C, soppene har noe lavere. Man kunne ha ventet at terrestre mikroorganismer hadde tilpasset seg den betydelig lavere temperaturen i arktiske områder som

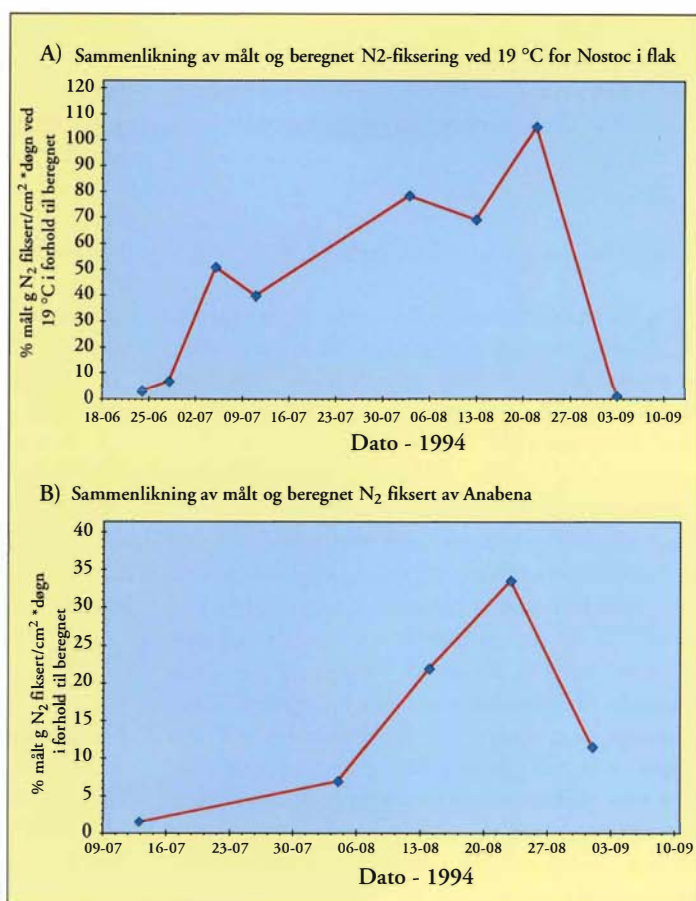


Figur 4.
Beregnet nitrogenfiksering i 1994 for de forskjellige lokalitetene i Figur 1, under forutsetning av like stor fikseringsaktivitet som målt i august.



Figur 5. (Til venstre)
Fiksert nitrogen som funksjon av temperaturen med innsatt Arrhenius-plott for
A. Nostoc i gelflak,
B. Anabena i gelskorpe.

Figur 6. (Til høyre)
Målt nitrogenfiksering i % av beregnet fiksering ved aktuell temperatur i perioden 24. juni til 3. september 1994.
A. Nostoc i gelflak,
B. Anabena i gelskorpe.



f.eks. på Svalbard. Dette er imidlertid ikke tilfellet. Mikroorganismer inklusive cyanobakterier, synes å ha sin optimale vekst-temperatur omkring 20 °C, det vil si på grensen mellom det mesofile og det psykrofile området. Det er blitt vanlig i dag å betegne slike organismer for psykrotrofe. Dette framgår av figurene 5 og 6 som viser nitrogenfikseringsaktiviteten som funksjon av temperaturen. I begge tilfellene er optimumstemperaturen funnet å være 22 - 23 °C, og at aktiviteten for begge typene avtar raskt når temperaturen øker. Det framgår også av figurene at aktiviteten reduseres raskt i området under 20 °C. For begge typer av materiale er det funnet en matematisk funksjon med god tilpasning til grafen for nitrogenfikseringsaktiviteten som funksjon av temperaturen i området fra 0 til 40 °C, henholdsvis:

$$\ln y = (0,3774 + 0,6630 x - 0,0138 x^2 - 0,000014 x^3)$$

$$r^2 = 0,998 \text{ for } Nostoc \text{ i flak}$$

$$\ln y = (1,7239 - 0,0857 x + 0,0016 x^2)/(1 - 0,0709 x + 0,0015 x^2)$$

$$r^2 = 0,981 \text{ for } Anabena \text{ i gelskorpe}$$

x = temperatur i °C

y = nitrogenfikseringsaktiviteten i mg N₂-fiksert pr. (cm² * døgn)

Temperatur har stor betydning for hastigheten av biologiske prosesser, med en teoretisk dobling av aktiviteten for hver 10 °C økning av temperaturen, (Q₁₀ = 2). Hvis ln-verdien av aktiviteten plottes mot inversverdien av temperaturen i °K (grader Kelvin), skal man få en lineær sammenheng (Arrhenius-plott), iallfall innenfor visse temperaturområder. Et slikt

Arrhenius-plott er satt inn i Figur 5 og viser at *Anabena* i gel-skorpe har en lineær korrelasjon i temperaturområdet 0 - 11 °C, (Q₁₀ = 1,9) og en annen lineær korrelasjon i temperaturområdet 12 - 21 °C, (Q₁₀ = 2,9). For *Nostoc* i flak var det ingen lineær sammenheng, men en korrelasjon som er svært godt tilpasset en 2. grads funksjon, (r² = 0,9999). Funksjonen tilsier at i temperaturområdet 0 - 10 °C (Q₁₀=141) vil små variasjoner i temperaturen gi stor variasjon i N₂-fikseringsaktiviteten.

For alle de undersøkte områdene var det en kraftig økning i nitrogenfikseringsaktiviteten i løpet av vekstsesongen, fra like etter at snøen var smeltet og fram til slutten av august, en variasjon som ikke var forårsaket av økt temperatur. Dette er vist for *Nostoc* i flak og *Anabena* i gel-skorpe i Figur 6. Denne figuren viser målt N₂-fiksering i prosent av beregnet forventet verdi under forutsetning av at aktiviteten bare hadde vært regulert av temperaturen. Figur 7 viser at aktiviteten er svært liten rett etter snøsmelting, den øker gjennom hele vekstsesongen, og når et maksimum i slutten av august. Deretter reduseres aktiviteten praktisk talt til null, trolig som et resultat av at det i tidsrommet 24.08.94 - 01.09.94 kom en kuldeperiode med temperaturer under frysepunktet. Denne relativt korte kuldeperioden med temperaturer ned til -3 - -4 °C må ha hatt stor virkning på cyanobakteriene, da målinger med cyanobakteriemateriale hentet inn etter kuldeperioden praktisk talt ikke viste målbar nitrogenfikseringsaktivitet.

Den lave aktiviteten rett etter snøsmelting tyder på at en betydelig del av cyanobakterie-

biomassen dør ut i løpet av den lange vinterperioden, hvor temperaturen i topplaget og ned til 2 cm i jordprofilene ble målt helt ned til mellom -25 og -30 °C. Man må derfor anta at den økte aktiviteten utover i vekstsesongen var et resultat av nyproduksjon av cyanobakterieceller, og at denne økte helt fram til slutten av august. Det ikke er uvanlig med korte perioder med frost i vekstsesongen på Svalbard. Hvis slike korte frostperioder fører til at cyanobakteriecellene inaktiveres for en lengre periode eller dør, vil slike perioder med frost ha stor innvirkning på tilførselen av fiksert nitrogen til det terrestriske økosystemet på Svalbard.

Konklusjon om nitrogenfiksering

De forsøk som ble gjennomført for å belyse betydningen av cyanobakterier for tilførsel av bundet nitrogen i forskjellige omtåder på Svalbard har vist at potensialet for slik nitrogenfiksering er til stede i svært mange terrestre habitater. Dersom man beregner mengde fiksert nitrogen pr. arealenhet, som f.eks. m² eller dekar, blir tilførselen svært stor, av størrelsesorden 10 - 50 kg nitrogen pr. dekar, som er helt urealistiske verdier. Dette skyldes først og fremst at cyanobakterielaget ikke er et heldekkende og homogent lag over så store sammenhengende flater som m² eller dekar, men opptrer flekkvis i svært varierende mengder i de forskjellige undersøkte områder. I tillegg vil det forhold at en betydelig del av cyanobakteriecellene dør i løpet av vinterhalvåret, og at nitrogenfikseringsaktiviteten øker etter hvert som nyproduksjon av celler finner sted utover i vekstsesongen, ha stor betydning for hvor mye fiksert nitrogen som tilføres jordøkosystemet.

For å få et realistisk mål for hvor stor mengde nitrogen som fikseres i en vekstsesong må man derfor betydelig oftere foteta målinger enn det som ble utført i dette arbeidet. Videre bør fikseringsaktiviteten på hvert sted som undersøkes korreleres med mengde cyanobakterier ved hvert måletidspunkt.

Nedbryting av plantemateriale: nitrogen- og karbon-mineralisering

Dødt plantemateriale inneholder 45-55 % karbon avhengig av hvor gammelt det er, og varierende mengde bundet nitrogen. Forholdet mellom mengde karbon (C) og nitrogen (N) oppgis som plantematerialets C/N-forhold. Ved et lavt C/N-forhold, det vil si at materialet inneholder mye bundet nitrogen, vil det ved mineraliseringsprosessen bli frigjort uorganisk nitrogen (ammonium og nitrat) som vil være tilgjengelig for plantene. Hvis C/N-forholdet er høyt (materialet inneholder lite bundet nitrogen) vil derimot mesteparten av, om ikke alt, det mineraliserte nitrogenet bli brukt av mikro-



organismene, slik at lite eller ingenting vil være tilgjengelig for plantene.

Det er i prinsippet to forskjellige metoder for å undersøke mineraliseringshastighet i feltforsøk. Den ene baseret seg på bruk av plantemateriale hvor nitrogeninnholdet er merket med ¹⁵N. Dette er den mest nøyaktige metode for slike studier, men den er lite brukt på grunn metodiske problemer. Ved den andre metoden, som kalles litterbag-metoden, legger man en kjent mengde av det aktuelle plantematerialet inn i nettingposer, og posene legges ned i strø/humussjiktet i områder hvor det aktuelle plantematerialet forekommer. Hvert år tar man ut et antall poser, beregner vekttapet og analyserer plantematerialet for innhold av karbon og nitrogen, og eventuelt andre stoffer som et av interesse. Selv om det er mange ulemper ved bruk av litterbag-metoden, er det den som er mest brukt på grunn av at man kan bruke materiale fra mange forskjellige planter direkte – den er billig og analysene er enkle å foreta. Det var derfor denne metoden som ble brukt i dette prosjektet for å studere nitrogenmineraliseringen av forskjellige stedeget plantemateriale.

I de områder på Svalbard der plantedecktet er godt etablert, vil det over tid bli akkumulert et strø/humuslag av varierende tykkelse. Dødt plantemateriale inneholder betydelige mengder plantenæringsstoffer som må mineraliseres før disse igjen er tilgjengelige for ny plantevekst. Selv om nedbryting av organisk materiale i arktiske økosystem er betydelig redusert i forhold til nedbrytningsaktiviteten ved lavere breddegrader, er det de samme faktorene som kontrollerer nedbrytingshastigheten, hvor temperatur, fuktighet og kvaliteten er de viktigste faktorer, foruten sammensetningen av det mikrobielle samfunn i hvert habitat.

Områdebeskrivelse

Tidligere studier har vist at av strø fra arktiske planter, blir strø fra graminoider (gress o.l.) og ettårige planter raskere nedbrutt enn strø fra

Figur 7.
Jordprofil fra kantlyngområdet
hvor strøposene var plassert like
under plantedecktet.
– Foto: R.A. Olsen.

Tabell 2.
C/N-forhold, %-innhold av nitrogen og av organisk materiale i jordprofilsjikt, Ny-Ålesund, Svalbard.

Kantlyng					Gressmark				
Sjikt	Prøvenr.	C/N-forhold	% N av tørrstoff	% organisk materiale	Sjikt	Prøvenr.	C/N-forhold	% N av tørrstoff	% organisk materiale
Strø/humus	1	19,9	1,1	46,1	Øvre strø/humus	1	22,1	1,8	86,9
	2	33,8	1,0	72,6		2	15,9	2,6	92,6
	3	26,6	1,0	60,3		3	19,4	2,2	94,2
	4	25,6	1,1	62,8		4	22,3	1,8	91,3
	5	34,1	0,7	56,1		5	19,7	2,1	90,8
Gjennomsnitt		28,0	1,0	59,6	Gjennomsnitt		19,9	2,1	91,2
Mineral-jord	1	12,5	0,6	15,1	Nedre humus	1	14,1	2,3	71,8
	2	13,5	0,5	13,7		2	18,9	1,3	56,9
	3	14,9	0,4	12,8		3	14,6	2,0	52,6
	4	15,2	0,4	13,5		4	15,8	1,9	58,1
	5	11,3	0,4	12,3		5	16,3	1,6	63,4
Gjennomsnitt		13,5	0,5	13,5	Gjennomsnitt		15,9	1,8	60,6

vintergrønne planter. Det ene området som ble valgt, hadde derfor et godt utviklet plantedekke bestående av kantlyng *Cassiope tetragona* og polarvier *Salix polaris*, i tillegg til mose. Området lå i svakt hellende terreng, og var relativt tørt da det etter at snøen i området var smeltet ikke ble tilført smelte vann fra høyreliggende områder. Et profil fra kantlynghabitatet er vist i Figur 7. Det framgår av bildet at mesteparten av kantlyngen består av dødt plantemateriale og at bare enkelte små biter inneholder klorofyll. Det andre området som ble brukt, var et område med gress *Poa* sp. og mose i sentrum av Ny-Ålesund som var det eneste stedet i området hvor gress var det dominerende plantedekke i et større område.

Fysiske jord/humus-forhold

Kantlyng-polarvier-området har et tynt lag av organisk materiale over silt og grus. Tykkelsen av strø/humus-laget varierer fra 0,5 cm til 2,5 cm, og med et underliggende lag av silt på gjennomsnittlig 4,5 cm på toppen av grov grus. Regner man en gjennomsnittlig tykkelse av laget over grov grus på 6,5 cm, er innholdet av tilgjengelig vann etter snøsmelting på ca 30 mm. Det grove underliggende gruslaget har en minimal kappilær ledningsevne, og topplaget vil derfor ikke få tilførsel av vann fra smeltet permafrost nedenfra. Det grove gruslaget vil også virke som et sperresjikt for vanntransport nedover i profilet etter nedbør. Tilgjengelig vann for biologisk aktivitet vil av den grunn være differansen mellom nedbør og fordamping gjennom vekstsesongen, med et vannlager ved starten av vekstsesongen på ca. 30 mm. Jordprofilet i området med gress bestod av

bare et tynt strø/humussjikt (2,5-3 cm) over grov grus. I dette området vil vannreservoaret være lite, slik at det lett tørker ut i perioder med lite nedbør.

Jordtemperatur

Jordtemperaturen i forskjellige sjikt i to jordprofiler i kantlyng/polarvier-området ble målt kontinuerlig over to år (1992 - 1994). Hvis vi definerer en normal vekstsesong på Svalbard til å være fra 22. juni til 5. september (70 døgn), representerer dette 1 680 "temperatur-timer". I denne perioden har vi funnet at 85 % av gjennomsnittlige "temperatur-timer" i 2 cm dybde er 3 - 7°C, 13 % i 0 - 3 °C og bare 2 % i området 10 - 12 °C. Jordtemperaturen tilsier derfor at vekst og aktivitet av mesofile sopper og bakterier vil være betydelig redusert i forhold til organismens optimale aktivitet. Jordas surhetsgrad (pH) i forsøks-områdene varierte mellom 5,9 og 6,7, med de laveste pH-verdiene der strø/humuslaget var tykkest.

Innhold av nitrogen, organisk materiale og C/N-forhold i jordprofiler fra forsøksområdene

Jordprofiler fra kantlyng/polarvier ble delt i et strø/humussjikt, og et sjikt som vesentlig bestod av finsilt mineralmateriale. Jordprofilene fra området med gress ble delt i et øvre og nedre strø/humussjikt (Tabell 2).

Det framgår av Tabell 2 at det er en viss variasjon i C/N-forholdet i begge de undersøkte områdene, og at innholdet av bundet nitrogen var konstant og lavt, med en gjennomsnittsverdi på

henholdsvis 1,0 % og 2,1 % av tørrstoffet i øvre sjikt av kantlyng (2 cm) og gressmark (2 cm) profilene. Dette betyr at det i strø/humuslaget i kantlyngområdet er det bundet 40 mg nitrogen pr. m² og 95 mg pr. m² i øvre strø/humussjikt i området med gress. Tilsvarende verdier for det siltige mineralsjiktet i kantlyngområdet (4,5 cm) og nedre strø/humus i gressmarkområdet (1 cm), er henholdsvis 135 g og 95 g nitrogen pr. m².

Tabell 3 viser at kantlyng/polarvier-området inneholder svært mange bakterier og også store mengder soppmycel av samme størrelsesorden som det man finner i naturlig jordsmonn i boreal skogsjord i Norge. Det mikrobielle potensiale for rask mineralisering av dødt plantemateriale syntes derfor å være til stede. Det er de strønedbrytende soppene som har evne til å bryte ned cellulose og lignin i det døde plantematerialet. Disse vil være de viktigste mikroorganismene for nedbrytning og dermed også for frigjøringen av essensielle plantenæringsstoffer. Hvor stor den strønedbrytende soppbiomassen er av den samlede soppbiomasse, er svært vanskelig å beregne, da soppbiomassen består av både strønedbrytende sopper og av mykorrhizasopper. Det er praktisk talt umulig å beregne størrelsen av hver enkelt soppgruppe.

I det organiske sjiktet under kantlyngen varierte mengden av organisk materiale fra ca 46 % til 63 %, med et gjennomsnittsinhold på 59,6 %. Dette sjiktet inneholdt fra $1,9 \times 10^{10}$ til $7,7 \times 10^{10}$ bakterier pr. gram tørrstoff, og fra ca 8 000 m til ca 25 000 m sopphyfer. Dette svarer til et gjennomsnittlig innhold på ca 6 mg bakteriebiomasse og ca 14 mg soppbiomasse pr. g tørrstoff organisk materiale. Dette er omtrent av samme størrelse som i vanlig skogsjord i Norge.

Innholdet av bakterier var også stort i den underliggende mineraljorda, tilsvarende 3 mg pr. g jord, et antall som er omtrent like stort som i strø/humus-sjiktet. Dette er en høy verdi for mineraljord, da denne bare inneholder ca 13 % organisk materiale mot 60 % i strø/humus-sjiktet.

Nedbryting av organisk materiale - Mikroorganismer

For å beregne mikrobiell nedbrytning av organisk materiale, og gjenvinning (recycling) av næringsstoffer som karbon, nitrogen, fosfor osv, må man ha

kjennskap til nedbrytingshastigheten av forskjellige typer plantemateriale. Det er videre også nødvendig å ha kunnskap om diversiteten av det mikrobielle samfunn på hvert sted, da en fullstendig nedbryting er et resultat av aktiviteten av en rekke mikroorganismer og sopper. Reaksjonshastigheten for nedbryting av organisk materiale kan følges ved å måle hvor stor del av plantemateriale eller av de enkelte organiske stoffene i plantemateriale som omsettes pr. tidsenhet.

En enkel måte å måle nedbrytingshastigheten av plantemateriale på, er å bruke litterbag-metoden. Metoden går i korthet ut på at man veier inn en bestemt mengde plantemateriale som legges inn i en pose av finmasket nylonduk hvor maskevidden i duken er så liten at fragmentert plantemateriale ikke faller ut av posen, men samtidig er så stor at sopper ikke blir hindret i å vokse inn i plantemateriale i posen. Posen legges ut i det sjiktet i jordprofilen hvor det døde plantemateriale akkumuleres om høsten ved strøfall.

I denne undersøkelsen ble nedbrytingshastigheten undersøkt for gress, kantlyng og blader av polarvier. Plantematerialet ble veid inn og plassert i nettingposer, og posene ble plassert forsiktig ned i strøhumuslaget i juli 1993. Posene med gress ble fordelt utover på seks steder i gressmarkområdet i Ny-Ålesund, og posene med kantlyng og med polarvier ble lagt ned på seks steder i kantlyng/polarvier-områder på Zeppelinhøgda, ca 2 km sydøst for Ny-Ålesund. Hvert år i begynnelsen av juli ble det tatt opp en pose fra hvert sted i hvert område. Disse ble analysert med hensyn på vekt/vektreduksjon, samt innhold av karbon og nitrogen.

Jordfauna

Det er antatt at jordfaunaen så som spretthaler (Collembola) og midd (Acari) har liten direkte betydning på mineraliseringshastigheten av dødt plantemateriale, trolig ikke over 10%. Disse organismene har imidlertid en betydelig indirekte effekt ved at de dels kutter materialet opp i små biter slik at det blir lettere for soppene å vokse inn i planterestene, dels beiter de på den mikrobielle biomassen slik at denne forynges fortere, og essensielle næringsstoffer blir tilgjengelig for ny mikrobiell biomasseproduksjon. Den kvantitative effekten av slik beiting er imidlertid ikke kjent.

Strø/humus			Mineraljord		
	antall bakterier	meter sopphyfer		antall bakterier	meter sopphyfer
Gjennomsnitt	$5,6 \cdot 10^{10}$	12 716	Gjennomsnitt	$3,0 \cdot 10^{10}$	1 087
Intervall	$1,9 \cdot 10^{10}$ - $7,7 \cdot 10^{10}$	7 916 - 25 503	Intervall	$2,1 \cdot 10^{10}$ - $4,7 \cdot 10^{10}$	988 - 1 703
Tilsvarende biomasse (mg)	5,6	14,0	Tilsvarende biomasse (mg)	3,0	1,2

Tabell 3.
Innhold av sopp og bakterier pr gram tørrstoff i kantlyng/polarvier-området, Ny-Ålesund, Svalbard.

Tabell 4

Vektup av organisk materiale i utlagt plantemateriale (1993-1997) $n = 4$ pr. inntak, Ny-Ålesund, Svalbard.

År	Gress		Kantlyng		Polarvier	
	Gjennomsnitt vekt v/inntak	Gjennomsnitt tap pr.år	Gjennomsnitt vekt v/inntak	Gjennomsnitt tap pr.år	Gjennomsnitt vekt v/inntak	Gjennomsnitt tap pr.år
1993 (start)	3,50 g	-	8,00 g	-	8,40 g	-
1994	2,84 g	0,66 g	7,66 g	0,34 g	6,21 g	1,89 g
1995	2,42 g	0,42 g	7,58 g	0,08 g	5,12 g	1,09 g
1996	1,94 g	0,48 g	7,47 g	0,11 g	5,02 g	0,10 g
1997	1,84 g	0,19 g	7,35 g	0,13 g	4,87 g	0,15 g
Vekttap (1993-1997)		1,66 g = 46,9 %		0,65 g = 8,0 %		3,53 g = 42,0 %

Figur 8

Nedbrytingsforløpet av

A. gress,

B. polarvier *Salix polaris* og

C. kantlyng *Cassiope tetragona* i løpet av fire år.

Regresjonsfunksjonene samt $t_{0,5}$ (=den beregnede tiden for at halvparten av materialet er mineralisert under forutsetning av en 1. ordens kinetikk) er satt inn for hvert enkelt planteslag.

Nedbryting av plantemateriale

Det framgår av Tabell 4 at gressmaterialet er betydelig mer nedbryrbart enn kantlyng og polarvier, og at bare 11,4 % av kantlyngmaterialet er omsatt i løpet av tre år, mot 60,9 % for gress og 37,9 % for polarvier. Omsetningshastigheten reduseres

kraftig for kantlyng og polarvier etter ett år, og for gress etter to år. Fra 1995 er bare omsatt en mengde tilsvarende 2,5 %, 0,5 % og 0,5 % av henholdsvis gress, kantlyng og polarvier, i forhold til mengde materiale ved starten av forsøket. Dette skyldes trolig at organismene som omsetter den strukturelle delen av plantematerialet, bl.a. lignin og lignifisert cellulose enten er lite aktive, eller er til stede i lite antall.

Vanligvis følger nedbrytingsforløpet en 1. ordens kinetikk, som betyr at nedbrytingshastigheten til enhver tid er proporsjonal med substratkonsentrasjonen og beskrives matematisk ved likningen:

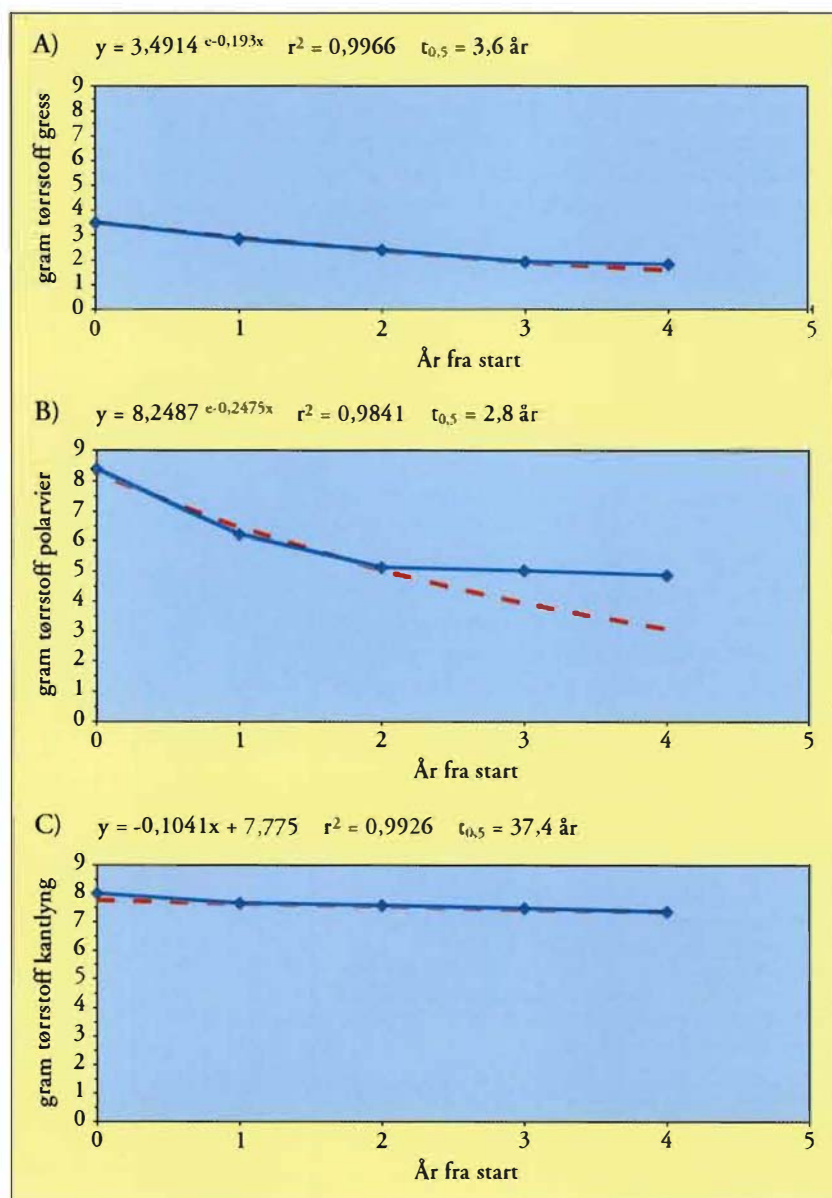
$$A_t = A_0 * e^{-kt}$$

som i linearisert form blir:

$$\ln A_t = \ln A_0 - kt$$

hvor A_t = substratkonsentrasjonen, eller mengde plantemateriale til enhver tid (t), og k er hastighetskonstanten uttrykt som pr. time, pr. dag eller pr. år.

Det framgår av Figur 8A at nedbrytingsforløpet for gress er i samsvar med denne funksjonen for de første årene (1993 - 1996). For polarvier synes nedbrytingen å følge en lik 1. ordens kinetikk de første tre årene for deretter å soppe helt opp (Figur 8B), mens for kantlyng (Figur 8C) kan man ikke påvise en slik 1. ordens kinetikk i det hele tatt. Ved en 0. ordens kinetikk derimot, vil nedbrytingshastigheten være uavhengig av substratkonsentrasjonen, og bare være avhengig av mengden aktive mikroorganismer. Det er trolig at de aktuelle organismene i dette tilfellet er lignocellulose nedbrytende sopper. Dette vil være strønedbrytende basidiomyceter som i boreale områder er lette å observere, da de normalt produserer store mengder makroskopiske fruktleger. Det er verdt å merke seg at slike fruktleger er svært sjeldent observert på Svalbard. Overgangen fra en 1. ordens til en 0. ordens kinetikk som er vist i Figur 8 for kantlyng og for polarvier etter to år, kan trolig forklares ved at slike strønedbrytende basidiomyceter er til stede i svært små mengder.



Mikrobiell nedbrytingsaktivitet som funksjon av temperatur

Beregninger har vist at mer enn 90 % av bundet karbon i arktiske økosystemer er i form av akkumulert strø og humus. Årsaken til en slik akkumulering er at den årlige produksjonen av plantemateriale må ha vært betydelig større enn nedbrytingen over lang tid, (Oechel mfl. 1992). Temperaturen i Arktis er suboptimal for plantenes fotosyntetiske aktivitet, men fordi optimal fotosynteseaktivitet i arktiske planter finner sted i et bredt temperaturområde, vil temperaturforholdene på Svalbard bare redusere fotosynteseaktiviteten i relativt liten grad. Det er bl.a. vist av Gerasimenko & Zalensky (1982) at netto fotosynteseaktivitet var fra 30 til 80 % av maksimal verdi ved 5 °C.

I vårt forsøk ble nedbrytingsaktiviteten målt som produsert CO₂ som funksjon av temperaturen av intakte jordprofiler (strø/humuslaget + mineraljord), i laboratorieforsøk under konstante betingelser (0 til 20 °C). I tillegg ble jordrespirasjonen (CO₂), målt ved feltmålinger i områder med forskjellig plantedekke på Brøggerhalvøya. Figur 9 viser at det er en god overenstemmelse mellom feltmålingene og laboratorieforsøket. Nedbrytingshastigheten for kantlyng og polarvier øker i samme takt ved økende temperatur, mens for gress er hastigheten omtrent dobbelt så stor. Nedbrytingshastigheten for de enkelte plantetyper var godt tilpasset hver sin polynomfunksjon med generell formel:

$$y = ax^2 + bx + c$$

Med utgangspunkt i døgnmiddeltemperaturen i Ny-Ålesund får vi mengde mineralisert karbon pr. år som vist i Tabell 5. Den beregnede gjennomsnittsverdien er i overenstemmelse med den mengde karbon som Miller mfl. (1983), har beregnet for tundra og er beregnet til å være 125 g CO₂-C pr. m² og år.

Mineralisering av nitrogen og karbon i utlagt plantemateriale (litterbags)

Tabell 6 viser forandringene i nitrogen- og karboninnhold i plantemateriale, samt forandring av C/N forholdet i de forskjellige utlagte plantematerialer fra 1993 til 1996. Det var forventet at man skulle finne en reduksjon i nitrogen i restmaterialet for hvert år, og at man ut fra dette kunne beregne hvor mye mineralisert nitrogen som ble tilført jord i de enkelte områdene ved mineralisering. Det har i midlertid bare vært mulig å påvise en frigjøring av nitrogen fra gress det første året, og muligens en liten mengde fra kantlyng. For resten av den undersøkte perioden (1994 - 1996), har det foregått en nettotilførsel av nitrogen. Samlet for 1993 - 1996 er i følge denne undersøkelsen tilført gress-

År	CO ₂ - C pr. m ² og vekstsesong (70 dager)
1993	120,4
1994	98,4
1995	207,4
Gjennomsnitt	142,0

materiale i hver pose en gjennomsnittlig mengde nitrogen som tilsvarer 1,3 g N pr. m² og år. For polarvier og kantlyngmateriale er tilførselen henholdsvis 9,2 g og 15,3 g pr. m² og år.

Konklusjon

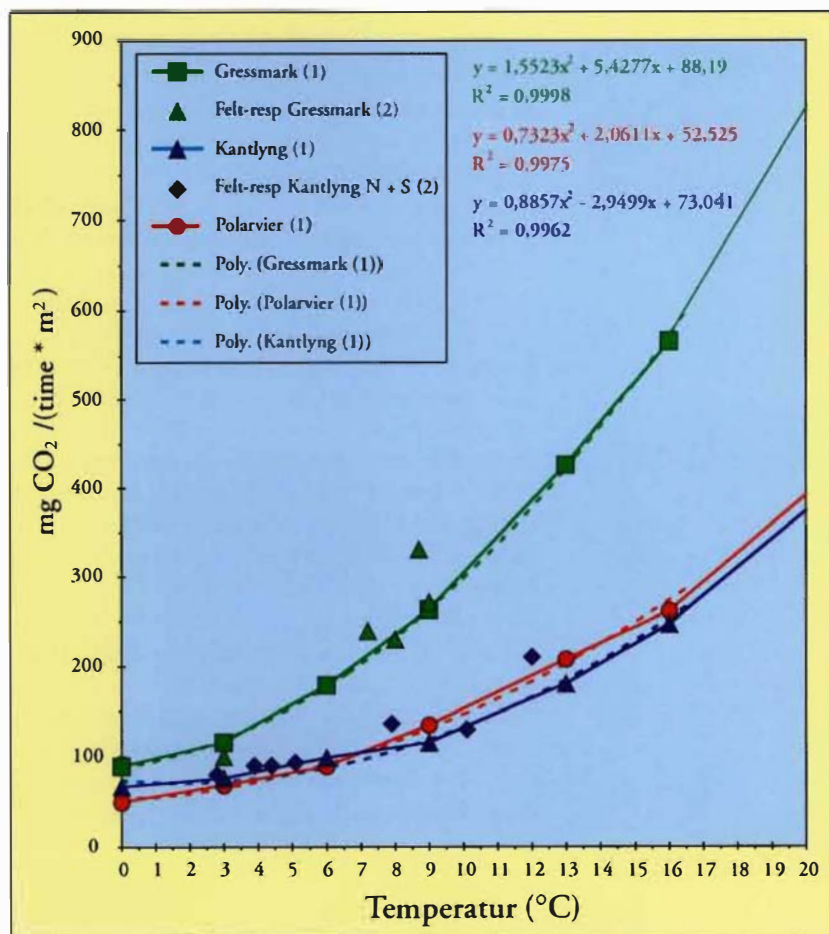
Formålet med dette forsøket var i første rekke å undersøke nitrogenmineraliseringen av forskjellige planteslag hvert år, samt å måle nedbrytingshastigheten av naturlig plantemateriale i et arktisk terrestrisk økosystem. Det går imidlertid fram av Tabell 6 at det bare er påvist en netto nitrogenmineralisering i det organiske materialet det første året (fra 1993 til 1994) fra gressstrøet og kantlyngstrøet. For polarvierstrøet for hele forsøksperioden, og for de to

Tabell 5.
Beregnet mineralisert karbon i årene 1993-1995, Ny-Ålesund, Svalbard.

Figur 9.
Respirasjonsaktiviteten av intakte jordprofiler fra gress-, polarvier- og kantlynghabitater som funksjon av temperaturen.

A. I laboratorieforsøk: heltrukne grafer og grafer fra tilsvarende regresjonsfunksjoner.

B. Feltnålinger i gress- og kantlynghabitater: enkelt-punkter, jordtemperaturen for disse er målt i 2 cm dybde.



Tabell 6.

Forandringer i nitrogen- og karboninnhold i utlagt plantemateriale, og C/N-forhold i restmaterialet.

- = tap, + = økning.

År	N-innhold totalt i prøve (mg)	N i % av tørrstoff organisk materiale	Forandring av N-innhold (mg)	C-innhold mg/g tørrstoff	C-innhold totalt i prøve (mg)	Forandring av C-innhold (mg)	C/N ratio i restmaterialet
Gress							
1993 (start)	48,9	1,2	-	438,7	1 786,6	-	36,8
1994	33,3	1,2	- 25,1	442,5	1 190,4	- 596,6	35,7
1995	72,5	4,3	+ 39,1	548,6	927,4	- 263,0	12,8
1996	131,2	8,2	+ 58,7	518,4	824,3	- 103,2	6,3
Polarvier							
1993 (start)	77,4	1,1	-	465,6	3 701,4	-	47,8
1994	100,7	1,9	+ 23,2	475,2	2 537,7	- 1 163,6	25,2
1995	101,6	2,0	+ 1,0	451,9	2 250,5	- 287,7	22,1
1996	379,1	7,6	+ 277,4	440,3	2 175,4	- 75,1	7,0
Kantlyng							
1993 (start)	66,2	0,8	-	524,3	4 236,4	-	63,9
1994	63,3	0,9	- 2,9	534,0	3 917,4	- 319,0	61,9
1995	147,9	2,1	+ 84,7	531,0	3 823,3	- 97,1	25,9
1996	458,1	6,4	+ 458,2	528,1	3 781,1	- 42,2	8,3

andre strøtypene i perioden 1994 til 1996 er det funnet en økning av nitrogeninnholdet. Da samtidig en del av strøets karboninnhold er mineralisert til CO₂, har reststrøet fått en stor tilførsel av nitrogen, som har medført en reduksjon av C/N-forholdet fra 36,8, 47,8 og 63,9 til 6,3, 7,0 og 8,3, i henholdsvis gress-, polarvier- og kantlyngstrø. Dette har medført at fra å inneholde 0,8 % til 1,2 % nitrogen av tørrstoff organisk startmateriale, inneholdt reststrøet i 1996 henholdsvis fra 6,4 % til 8,2 %. Den eneste mulige forklaringen på det økte nitrogeninnholdet er at det i begge forsøksområdene har foregått en nitrogenfiksering av cyanobakterier, og at deler av det fikserte nitrogenet er immobilisert i restsmaterialet i litterbaggene. Det er derfor naturlig å konkludere med at det er nitrogenfiksering som i hovedsak er ansvarlig for tilførselen av nytt plantetilgjengelig nitrogen i de undersøkte habitatene og at dette sannsynligvis gjelder generelt for det terrestre økosystemet på Svalbard. Hvor raskt og i hvilken form nitrogenet frigjøres fra cyanobakteriebiomassen, hvordan dette fordeles mellom mikroorganismer og planter, om det bindes i strø- og humuslaget eller om det transformeres tilbake til N₂-gass ved denitrifikasjon, er fremdeles et åpent spørsmål.

Referanser

- Chapin, D.M., Bliss, L.L. & Bledsoe, L.J. 1991. Environmental regulation in a high arctic lowland ecosystem. *Can. J. Bot.* 69: 2744-2755.
- Englund, B. 1976. Nitrogen fixation by free-living microorganisms on the lava field of Heimae, Iceland. *Oikos* 27: 428-432.
- Fritz-Sheridan, R.P. 1987. Nitrogen fixation on a tropical volcano, La Soufrière. II. Nitrogen fixation by *Scytonema* sp. and *Sterocaulon cirgatum* (Ach.) during colonization of phreatic material. *Biotropica* 19: 297-300.
- Gerasimenko, T.V. & Zalensky, O.V. 1982. The characteristic features of assimilation of plants of tundra ecosystems. I: Kojevnikov, Y.P. (ed.), *Space Structure of Ecosystems*. USSR Geographic Society Press, Leningrad. Pp 128-143.
- Lenniham, R., Chapin, D.M. & Dickson, L.G. 1994. Nitrogen fixation and photosynthesis in high arctic forms of *Nostoc commune*. *Can. J. Bot.* 72: 940-945.
- Liengen, T. & Olsen, R.A. 1997a. Nitrogen fixation by free-living cyanobacteria from different coastal sites in a high Arctic tundra, Spitsbergen. *Arctic Alpine Res.* 29: 470-477.

- Liengen, T. & Olsen, R.A. 1997b. Seasonal and site-specific variations in nitrogen fixation in a high arctic area, Ny-Ålesund, Spitsbergen. *Can. J. Microbiol.* 44:759-769.
- Liengen, T. 1999. Conversion factor between acetylen reduction and nitrogen fixation in free-living cyanobacteria from high arctic habitats. *Can. J. Microbiol.* 45: 223-229.
- Miller, P.C. Kendall, R. & Oechel, W.C. 1983. Simulation carbon accumulation in northern ecosystems. *Simulation* 40: 119-131.
- Oechel, W.C., Riechers, G., Lawrence, W.T., Prudhomme, T.J., Grulke, N. & Hastings, S.J. 1992. CO₂LT an automated, null-balance system for studying the effects of elevated CO₂ and global climate change on unmanaged ecosystems. *Funct. ecol.* 6: 86-100.
- Solheim, B., Endal, A. & Vigstad, H. 1996. Nitrogen fixation in Arctic vegetation and soils from Svalbard, Norway. *Polar Biol.* 16: 35-40.
- Sprent, J.I. 1993. The role of nitrogen fixation in primary succession on land. *I: Miles, J. & Walton, D.W.H. (eds.), Primary succession on land.* Blackwell Scientific Publ. Oxford, England. Pp. 209-219.
- Tishkow, A.A. 1986. Primary succession in Arctic tundra on the west coast of Spitsbergen (Svalbard). *Polar Geography and Geology* 10: 148-156.
- Wynn-Williams, D.D. 1993. Microbial processes and initial stabilization on land. *I: Miles, J. & Walton, D.W.H. (eds.), Primary succession on land.* Blackwell Scientific Publ. Oxford, England. Pp. 17-32.

JORDBUNNSFAUNAENS POPULASJONSDYNAMIKK OG TILPASNING I ARKTISKE OMGIVELSER

Lauritz Sønne

Innledning

Som følge av de strenge klimatiske forholdene er faunaen av terrestre virvelløse dyr relativt fattig i arktiske områder. Geografisk isolasjon har også stor betydning for artsantallet, slik som på Svalbard, hvor bare 317 arter av terrestre leddyr (artropoder) er kjent (Sømme 1995). I Arktis er de fleste virvelløse dyr knyttet til vann og jord, hvor de fører en skjult tilværelse det meste av sitt liv. Unntatt på varme og vindstille dager, ser man sjelden flygende insekter.

I jordbunnen er det likevel et yrende dyreliv og mange arter forekommer i store antall. Dominerende grupper er rundormer, bjørnedyr, enchytraeider, midd, collemboler (spretthaler) og fjærmygg larver. Meitemark, larver av biller og sommerfugler, skrukke-troll og andre store jordbunnsdyr fra tempererte strøk, mangler i Arktis. Derfor blir betydningen av alle de små artene desto større. I jordbunnen foregår nedbrytingen av planterester og annet organisk materiale. Den endelige frigjøring av nitrogen, fosfater og andre uorganiske forbindelser besørger av sopp og bakterier. Jordbunnsdyrene er viktige bidragsyttere til disse prosessene ved at de splitter opp og spret døde planterester, slik at de blir bedre tilgjengelig for mikroorganismene. Vi vet lite om hvilken betydning de enkelte gruppene av jordbunnsdyr har i denne sammenheng, men det er grunn til å tro at jordbunnsfaunaen totalt sett øker hastigheten av nedbrytingsprosessene. De uorganiske næringsstoffene som frigis gir grunnlag for vekst av nye planter. Uten plantene ville det heller ikke være næringsgrunnlag for planteetende dyr som typer, hvitkinngjess, reinsdyr og insekter. Prosessene i jordbunnen danner basis for de terrestre økosystemer i Arktis.

Jordbunnsfaunaens sammensetning varierer med forskjellige habitater. For grupper som rundormer og enchytraeider vet vi lite om arts-sammensetningen, mens faunaen av insekter, collemboler og midd er bedre undersøkt. For å forstå de økologiske prosessene som foregår i jordbunnen må vi også vite mer om variasjoner i dyrenes antall i tid og rom - dvs. jordbunnsdyrenes populasjonsdynamikk.

Målsettingen for dette TERRØK-prosjektet var å studere svingninger i antallet av jordbunnsdyr gjennom flere sesonger. I forbindelse med deres populasjonsdynamikk var det også en målsetting å

undersøke livssyklus og reproduksjon hos collemboler. Kulde og tørke kan være viktige populasjonsregulerende faktorer, og i laboratoriet ble det foretatt undersøkelser om dyrenes tilpasning til sine arktiske omgivelser.

De forskjellige jordbunnsdyrenes inflytelse på nedbrytning av organisk materiale er viktig i økologisk sammenheng, og dette er en problemstilling som bør tas opp i senere forskningsprosjekter.

Populasjonsdynamikk

Enchytraeider

Enchytraeider (Figur 1) er hvite fåbørstemark (Oligochaeta) i slekt med meitemarkene. De fleste har en lengde på 0,2 til 30 mm. Ved undersøkelser av jordprøver fra en hei med kantlyng *Cassiope tetragona* på Brøggerhalvøya ble det funnet seks arter av enchytraeider, og i en fuktig gressmark i Adventdalen ble det funnet elleve arter (Birkemoe 1995). *Henlea similis* var den dominerende art i

Figur 1.
Eksemplar av enchytraeide fra
jord i Adventdalen.
– SEM foto: Biologisk
institutt, Universitetet i Oslo.



Figur 2.
Prøvetaking fra mosebevokst slette
ved foten av Krykkjefjellet.
Hullene er merker etter 10 cm²
jordbor.
– Foto: Lauritz Sømme.



kantlynghei, mens *Henlea perpusilla* utgjorde mer enn halvparten av enchytraeidene i gressmark. I gressmark var *H. similis* og *Bryodrilus parvus* også tallrike.

Gjennomsnittlig tetthet av enchytraeider i kantlyng var på opptil 6 000 individer pr. m². I årene 1992-1994 var tettheten alltid lavest om våren, men økte sterkt i løpet av sommeren. Enchytraeider er avhengige av høy fuktighet, og tettheten i gressmark var meget større med opptil 35 000 individer pr. m² i juli 1993. I løpet av vinteren ble denne populasjonen sterkt redusert, men økte kraftig i løpet av sommeren 1994.

Resultatene viser at enchytraeidene både er meget tallrike og at de formerer seg hurtig. Det er grunn til å tro at dette er jordbunnsdyr av stor betydning for stoffomsetningen i jorda.

Collemboler og midd

Tettheten av collemboler og midd varierer sterkt over ganske korte avstander. For å få nøyaktige tall for antallet må det tas et stort antall prøver. I våre undersøkelser ble det ved hver innsamling tatt fra 18 og opptil 54 prøver med et jordbor på 10 cm² (Figur 2). Tettheten påvirkes også sterkt av uforutsigbare forskjeller i klimaforholdene fra år til år. For å få et riktig bilde av populasjonenes størrelse må det derfor foretas innsamlinger gjennom flere år. Slike langtidsserier vil være nyttige for å studere effekten

Figur 3.
Hypogastrura tullbergi fra kant-
lynghei på Brøggerhalvøya. Voksne
individer blir ca. 1,5 mm lange.
– SEM foto: Biologisk institutt,
Universitetet i Oslo.



av eventuelle fremtidige klimaforandringer på jordbunnsfaunaen.

På Brøggerhalvøya studerte vi tettheten av collemboler og midd i en kantlynghei gjennom fire år (Birkemoe & Sømme 1998). Det ble foretatt to eller tre innsamlinger hvert år; den første kort tid etterat snøen var smeltet i slutten av juni, og den andre i midten av august før det blir frost. Blant collembolene dominerte de to artene *Hypogastrura tullbergi* og *Folsomia quadrioculata* fullstendig, men deres levevis var forskjellig på flere måter.

H. tullbergi (Figur 3) legger egg tidlig på sommeren, og det går vanligvis to somre før utviklingen fra egg til voksen er gjennomført. Individer som blir kjønnsmodne om høsten det andre året legger ikke egg før neste vår, slik at livssyklusen i realiteten tar tre år. Antallet av *H. tullbergi* går ofte ned i løpet av vinteren, og tettheten påvirkes også av kalde somre. *H. tullbergi* varierer fra 0,3 til 1,4 mm i størrelse, men størrelsesfordelingen var forskjellig fra år til år. I to av de fire årene hadde fordelingen en bimodal fasong i august, med en topp av juvenile og en topp av voksne individer. I de to andre årene var det en skjev fordeling; en gang med dominans av voksne og en gang med dominans av juvenile individer. Fordelingen i slutten av juni eller begynnelsen av juli gjenspeilet alltid fordelingen om høsten det foregående år, selv om antallet av individer gikk ned.

Sammenlignet med *H. tullbergi* var det meget mindre variasjoner i tettheten av *F. quadrioculata* fra kantlynghei. *F. quadrioculata* legger egg til alle tider på sommeren, og meget tyder på at voksne individer dør kort tid etter egglekking. Hos denne arten var det liten eller ingen dødelighet om vinteren. *F. quadrioculata* varierer også i størrelse fra 0,3 til 1,4 mm, og dyrene blir kjønnsmodne ved en størrelse på ca. 0,95 mm. I kantlyng var det gjennom alle de fire årene en tilnærmet normal størrelsesfordeling om våren. Målinger av størrelser for perioden juli 1992 til juni 1993 er vist i Figur 4. I løpet av sommeren økte antallet av juvenile individer (dvs. mindre enn 0,95 mm), slik at det oppstod en skjev størrelsesfordeling. Hvert år avtok antall av juvenile fra august til juni neste år, slik at voksne individer utgjorde en større del av populasjonen.

F. quadrioculata er en spesielt interessant art fordi den er dominerende i en rekke forskjellige habitater. Til sammenligning med artens livssyklus i kantlyng, ble det tatt jord- og vegetasjonsprøver fra en mosekledd våtmark på Knutsenheia ved Ny-Ålesund og fra en mosegrodd slette ved foten av fuglefjellet Krykkjefjellet.

Figur 4 viser fordelingen av antall individer innen størrelsesgrupper med intervall på 0,06 eller 0,07 mm. Målingene er basert på et ulikt antall individer fra de forskjellige habitater og innsamlingstider, og er ikke ment å skulle gi et riktig bilde av forskjeller i tetthet. Tallene gjenspeiler likevel at tettheten var større i våtmark og fuglefjell enn i kantlyng.

Av målingene fremgår det tydelig at *F. quadrioculata* har en uregelmessig livssyklus, og at

alle stadier kan opptre til alle tider i den korte sommersesongen. Utviklingen av de forskjellige størrelsesgruppene er også helt forskjellig i de tre habitatene. I begynnelsen av juli 1992 var størrelsesgruppene normalfordelt i kantlyng, men hadde to atskilte toppar i våtmark og fuglefjell. I våtmark fantes en ny topp av små juvenile i slutten av juli. Denne toppen ble forskjøvet mot litt større individer i august, mens prøvene neste vår var dominert av voksne og store juvenile individer. Fuglefjell og kantlyng skilte seg fra våtmark ved at mellomstore individer dominerte i slutten av juli, og i fuglefjell var det også et stort antall voksne. I fuglefjell oppstod en ny topp av små juvenile i august, forsinket i forhold til våtmark, og denne toppen ble gjenfunnet i juni neste vår.

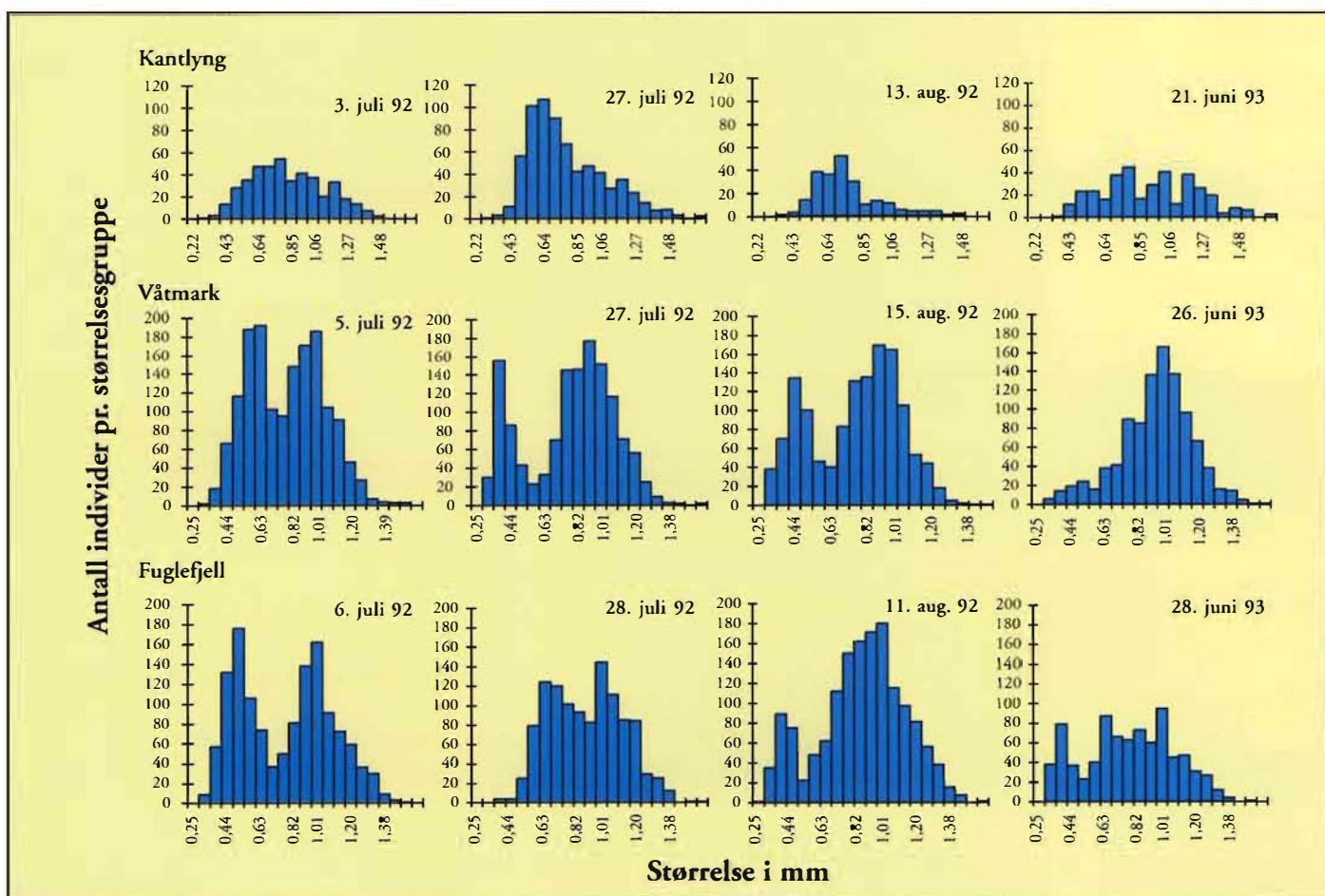
Det gjennomsnittlige antall collemboler og midd pr. prøve på 10 cm² er vist i Tabell 1. De enorme variasjonene fra prøve til prøve kommer best til uttrykk ved å oppgi høyeste og laveste antall. Tallene viser at antallet av midd (summen av prostigmat og oribatide midd) ikke var vesentlig forskjellig i de tre habitatene, men noen få prøver fra fuglefjell utmerket seg med usedvanlig høye tall. Antallet av collemboler er derimot gjennomgående større i våtmark enn i kantlyng, og betydelig mye større i fuglefjell. I litteraturen brukes ofte antall pr. m² som en sammenlignbar enhet, og tallene i Tabell 1 må i så fall multipliseres med 1000. Det fremgår at i fuglefjell var det i august 1992 gjennomsnittlig mer enn 400 000 collemboler pr m², flere prøver inneholdt 500 000-800 000 individer, og en enkelt prøve mer enn 1 million.

F. quadrioculata utgjorde vanligvis mer enn halvparten av det totale antall collemboler i alle tre habitater. Videre fantes alltid representanter for slektene *Hypogastrura* og *Onychiurus*. Mens *H. tullbergi* var den dominerende art i kantlyng, var *H. viatica* vanligst i våtmark og fuglefjell. *O. groenlandicus* var den vanligste art innen denne slekten i våtmark, mens *O. duplopunctatus* var vanlig i fuglefjell. Foruten arter i de tre slektene, var det relativt få representanter for andre arter i våtmark og kantlyng. Derimot inneholdt enkelte prøver fra fuglefjell opptil 500 eksemplarer av *Folsomia bisetosa*.

Temperatures effekt på livssyklus

Temperatur er en viktig faktor for vekst og utvikling, og i laboratorieforsøk har Birkemoe og Leinaas studert effekten på utvikling av egg og andre stadier hos *H. tullbergi* (Birkemoe 1998). Både eggutvikling og hyppighet av hudskifte går meget langsomt ved 5 °C, men hurtigere ved høyere temperaturer. Til tross for at dette er en arktisk art, ligger den optimale utviklingstemperaturen for egg høyere enn 21 °C. Ved lave temperaturer vokser collembolene langsomt. Således ble kroppslengde etter to hudskifter større ved 10 og 15 °C enn ved 5 °C (Figur 5).

Figur 4.
Størrelsesfordeling gjennom et år innen populasjoner av *Folsomia quadrioculata* fra kantlyng, våtmark og fuglefjell på Brøggerhalvøya. Hver størrelsesgruppeintervall er 0,06 eller 0,07 mm.



Kantlyng	3. juli 1992	27. juli 1992	13. aug. 1992	21. juni 1993
Collemboler	31 (5-112)	31 (3-142)	23 (2-136)	18 (3-56)
Midd	25 (5-61)	28 (2-91)	32 (9-69)	14 (1-50)

Våtmark	5. juli 1992	27. juli 1992	15. aug. 1992	26. juni 1993
Collemboler	73 (7-311)	64 (4-280)	57 (4-154)	49 (14-180)
Midd	18 (1-81)	25 (2-75)	23 (4-65)	3 (0-14)

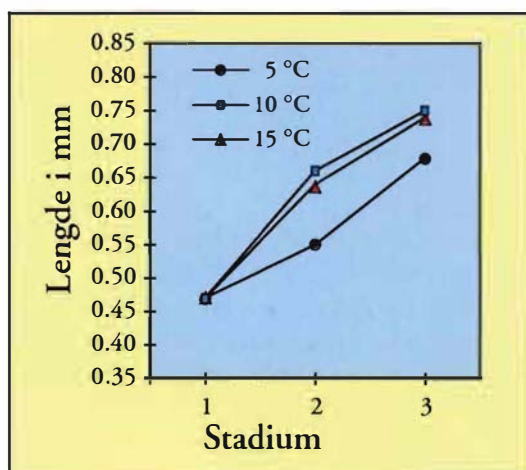
Fuglefjell	6. juli 1992	28. juli 1992	14. aug. 1992	28. juni 1993
Collemboler	222 (42-658)	229 (128-428)	408 (46-1085)	135 (9-336)
Midd	15 (1-87)	32 (1-186)	61 (2-427)	3 (0-11)

Tabell 1.

Gjennomsnittlig antall collemboler og midd i 10 cm² prøver av jord og vegetasjon fra kantlyng, våtmark og et fuglefjell på Brøggerhalvøya. Laveste og høyeste antall pr. prøve i parentes. Tallene er basert på 54 prøver fra kantlyng, 30 prøver fra våtmark og 18 prøver fra fuglefjell.

H. tullbergi er også vanlig helt nord på Nordaustlandet. Sammenligning av denne populasjonen med dyr fra Brøggerhalvøya, viste at den nordlige populasjonen vokser raskere ved lave temperaturer. På den måten er de enda bedre tilpasset de kalder somrene på slike breddegrader. Temperaturen kan også virke inn på collembolenes forplantningsevne. Hos *H. tullbergi* utvikles hunnene raskere og blir kjønnsmodne ved et tidligere hudskifte ved 15 °C enn ved 10 °C. Hos *H. tullbergi* kan man se om dyrene er kjønnsmodne ut fra visse strukturer og antall hår rundt kjønnsåpningen. Forskjeller i seksuell modning ved 10 og 15 °C ble ikke påvist hos hannene.

Som nevnte ovenfor, legger *H. tullbergi* egg om våren. En synkronisert egglegging på denne tiden skyldes en såkalt reproduktiv diapause hos voksne hunner. Selv om de er fullt utviklet om høsten, kreves en periode med lave temperaturer før de er istand til å legge egg. Egglegging er avsluttet i løpet av noen få uker om våren, men de voksne hunnene lever videre og kan legge egg neste vår. Skulle det inntreffe en dårlig sommer med høy dødelighet blant egg og ungestadier, har denne arten således en forsikring ved at de voksne kan legge nye egg året etter, og kanskje til og med det tredje året. Ved sin reproduktive diapause og synkroniserte egglegging er *H. tullbergi* på denne måten tilpasset årstidenes forutsigbare temperatur-



Figur 5. Vekstrater hos *Hypogastrura tullbergi* gjennom to hudskifter ved forskjellige temperaturer. (Etter Birkemoe, 1998).

fotandringer, samtidig som de ved å spre egglegging over to eller flere år er tilpasset de uforutsigbare klimaforholdene om sommeren.

Collembolfaunaen langs en gradient i et fuglefjell

Krykkjefjellet i Kongsfjorden er et ganske lite fuglefjell med hekkeplass for krykkjer og noen få polarlomvier. Klippen, som vender mot nordøst, er ca. 100 m høy og 250 m bred. Ved foten av fjellet ligger en plan slette dekket av mose med spredt innslag av blomsterplanter. Prøver til de tidligere omtalte populasjonstudier av *F. quadrioculata* (Figur 4) ble tatt i et belte på 25 m med kontinuerlig vegetasjon. Utenfor dette beltet ligger et område med små spredte mosedotter i naken sand helt ned mot fjorden. Bak moseteppet, der helningen i fjellet starter, er vegetasjonen dominert av tykk, fuktig mose. I skråningen høyere opp vokser en blanding av mose, gress og urteplanter. Øverst, i den loddrette delen av fjellet, fins hyller med kraftig vegetasjon av gress og urter, som f.eks. polarskjørbuksurt *Cochlearia groenlandica* og tuesildre *Saxifraga cespitosa*.

Fuglefjeller kan på denne måten inndeles i fem vegetasjonssoner. Ifølge Sørlibråten (1997) varierer faunaen av collemboler betraktelig i denne gradienten. Resultatene av undersøkelsene er summert i Tabell 2. Despredtemoseflekkene nærmest sjøen (I) inneholder fem arter av collemboler, og det er bemerkelsesverdig at de små artene *F. bisetosa* og *Willemia scandinavica* forekommer i så store tettheter. I den sammenhengende vegetasjonen på sletten innenfor (II) er antallet av atter større, og faunaen domineres av *F. bisetosa* og *F. quadrioculata*. Den store tilpasningsevnen hos den sistnevnte illustreres også ved at den dominerer tallmessig i de tre neste sonene (III-V). I den bratte skråningen med store innslag av gress og urter (IV) øker artsdiversiteten. Både her og på fjellhyllene (V) utgjør *H. tullbergi* en stor del av collembolene. *Xenylla humicola* er også tallrik her, likeledes *O. duplopunctatus*, som er den eneste art med relativt store tettheter i alle fem soner.

Undersøkelsen viser hvor sammensatt faunaen av collemboler er og hvor store variasjoner det kan være over korte avstander. Forskjellige arter dominerer og vil være av ulik betydning for økologiske prosesser i de forskjellige habitatene.

Tilpasninger til ekstreme klimaforhold

Overlevelse ved lave temperaturer

Kuldetoleranse hos collemboler og midd har blitt undersøkt hos en rekke arter fra høyfjellsområder, Arktis og Antarktis (Sømme 1995). Både collemboler og midd har stor utbredelse i områder

ART	I	II	III	IV	V
<i>Hypogastrura viatica</i>	15	151	1	0	11
<i>Hypogastrura tullbergi</i>	0	0	49	251	298
<i>Hypogastrura succinia</i>	0	4	0	2	24
<i>Xenylla humicola</i>	0	17	1	22	105
<i>Willemia scandinavica</i>	1 554	292	0	40	32
<i>Friesia quinquespinos</i>	0	0	0	0	19
<i>Micranurida pygmaea</i>	0	0	0	16	4
<i>Anurida polaris</i>	0	100	53	29	14
<i>Onychiurus groenlandicus</i>	0	236	43	41	60
<i>Onychiurus duplopunctatus</i>	82	552	181	64	146
<i>Onychiurus arc icus</i>	0	0	0	1	21
<i>Tetracanthella arctica</i>	0	93	0	0	0
<i>Folsomia regularis</i>	0	0	180	0	0
<i>Folsomia bisetosa</i>	5 098	2 613	0	49	82
<i>Folsomia quadrioculata</i>	3	2 299	1 572	1 190	1 025
<i>Isotoma notabilis</i>	0	0	4	28	0
<i>Isotoma anglicana</i>	0	0	0	24	7
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	0	0	2	4	1
<i>Sminthurinus concolor</i>	0	1	0	5	0
Gj.snitt pr. prøve (10 cm²)	250	235	77	65	68
Antall arter pr. sone	5	11	10	15	15

Tabell 2.

Collembolfaunaen langs en vegetasjonsgradient i Krykkjefjellet. Tabellen viser de totale antall individer fra 27 prøver á 10 cm² fra hver av fem soner.

I. Spredte moseflekker nærmest fjorden;

II. Sammenhengende vegetasjon på slette ved foten av fjellet;

III. Tett mose ved overgang til bratt terreng;

IV. Skråning med mose, gress og urter;

V. Fjellhyller med gress og urter. Se tekst for mer detaljert beskrivelse.

(Etter Sørlibråten 1997).

med ekstreme klimaforhold, og er f.eks. de eneste representanter for landlevende leddyr i den antarktiske kontinentale sone. Hittil er det ikke funnet noen arter innen disse gruppene som tåler at kroppsvæsken fryser. De hører derfor med blant *frysefølsomme* organismer, og er avhengig av sin evne til å underkjøles for å overleve ved lave temperaturer. Det vil si at kroppsvæsken fryser ikke selv ved temperaturer langt under dens egentlige frysepunkt. Slike dyr tilbringer de lange vintrene i Arktis i underkjølt tilstand.

Graden av kuldetoleranse hos frysefølsomme arter kan måles i form av deres *underkjølingspunkt*, som er den temperatur hvor spontan frysing inntreffer under gradvis nedkjøling, f.eks. 1 °C pr. min i laboratorieforsøk. Underkjølingspunktene varierer sterkt med årstiden. Vanligvis ligger de mellom -6 og -8 °C om sommeren, og slike høye verdier skyldes ofte at frysing initieres i tarminnholdet. Om høsten tømmer mange arter tarmen, og ved at de samtidig akkumulerer store mengder av glycerol og andre kuldebeskyttende stoffer, blir underkjølingspunktene sterkt nedsatt. Vanlige verdier hos collemboler i alpine og polare områder ligger mellom -20 og -40 °C om vinteren.

Kuldetoleranse hos collemboler og midd fra Spitsbergen

På Spitsbergen er sommeren kort, og allerede i midten av august kan det opptre dager med frost. Jordbunnsdyr må kunne tåle både temperaturer omkring 0 °C om sommeren, og vintertemperaturer ned mot -25 til -30 °C.

Kuldetoleranse hos collemboler og midd hadde tidligere ikke vært undersøkt hos arter fra Svalbard. Innledende forsøk med noen utvalgte arter viste at de fleste baserer sin overlevelse på samme typer tilpasing som er kjent hos arter fra alpine og andre polare områder. På samme tid kom Coulson mfl. (1995) til lignende resultater hos flere arter av collemboler og midd fra Brøggerhalvøya.

Noen av våre egne resultater er vist i Tabell 3. Collemboler og midd fra Brøggerhalvøya ble tatt med til Biologisk institutt, Universitetet i Oslo, og holdt i kulturer ved temperaturer tilsvarende sommer-temperaturer under naturlige forhold. Derpå ble en del av dyrene plassert ved 0 eller -3 °C, som tilsvarer forholdene om høsten når overvintring skal forberedes.

Måling av underkjølingspunkt før og etter akklimatisering ved 0 eller -3 °C viste at en del av dyrene ble mer kuldetolerante (Tabell 3). Som kjent fra andre undersøkelser (Sømme 1995) nedsettes underkjølingspunktene sterkt hos individer som tømmer tarmen. Dermed oppstår en høy gruppe og en lav gruppe av underkjølingspunkt.

Før akklimatisering lå underkjølingspunktene hos praktisk talt alle collemboler fra Brøggerhalvøya i området -6 til -9 °C. Etter akklimatisering oppstod en lav gruppe i området -22 til -24 °C hos tre av artene. Nedgangen omfattet omtrent halvparten av individene hos *H. tullbergi* og *O. duplopunctatus*, men en mindre andel av *F. quadrioculata*. Andelen i lav gruppe hos de forskjellige artene kan være noe tilfeldig, og andre eksperimentelle forhold kunne gi andre resultater. Under naturlige forhold vil bare individer i den lave gruppen kunne overleve vinteren.

Hos den oribatide midten *Ameronothrus lineatus* fantes noen individer med lave underkjølingspunkt allerede før akklimatisering ved lave temperaturer. Etter akklimatisering økte andelen av individer i den lave gruppen sterkt. Tilsvarende lave underkjølingspunkt ble også funnet hos de fleste individer av *Diapterobates notatus* og *Hermannia reticulata*. I likhet med forholdene hos collemboler, fører således lave akklimatiseringstemperaturer også til at de oribatide middene blir bedre forberedt på vinteren. Som oppsummert av Sømme (1995), viser undersøkelser av arter fra alpine og antarktiske områder at evnen til å underkjøles økes ytterligere ved akkumulering av glycerol og andre lavmolekylære stoffer.

i laboratoriet, sank vanninnholdet fra 75 til 20 % av kroppsvekten (Holmstrup & Sømme, 1998). Under slike forhold blir collembolene så tørre at de ikke lenger kan fryse ved de omgivende temperaturer. I sin dehydrerte tilstand er de sterkt innskrumpet og uten tegn til liv. Når temperaturen stiger og de til slutt får kontakt med vann, livner de opp og er like aktive som før.

En slik "kuldebeskyttende dehydreringsmekanisme" ble først beskrevet hos kokonger av meitemark (Holmstrup & Zachariassen 1996). På Svalbard fant vi at de hvite enchytraeidene, som er slektninger av meitemark, ikke tåler å fryse selv om de overvintrer på steder hvor temperaturen minst synker til -20 °C (Sømme & Birkemoe 1997). I et frossent miljø viste det seg at enchytraeidene også tørker langsomt ut. Forsøkene omfattet åtte forskjellige arter fra en fuktig eng i Adventdalen og *Enchytraeus kinkaidi* fra Krykkjefjellet på Brøggerhalvøya. Eksemplarer av den sistnevnte arten mistet mer enn 70 % av sitt totale vanninnhold ved -6 °C, men livet raskt opp igjen når isen smelter.

At noen dyr må tørke ut for å overleve lave temperaturer representerer en tidligere ukjent form for kuldetilpasning. Den er hittil bare kjent fra meitemark-kokonger, enchytraeider og collembolen *O. arcticus*. Fremtidige undersøkelser vil vise om dette er et mer vanlig fenomen, f.eks. blant jordbunnsdyr i alpine og polare områder.

En ny form for kuldetoleranse

Onychiurus arcticus (Figur 6) er eiendommelig ved at dens evne til å underkjøle ikke øker om høsten, mens alle andre alpine og polare arter av collemboler forbereder seg til vinteren ved senking av underkjølingspunktene. Uansett hvor lenge *O. arcticus* ble akklimatisert ved 0 eller -3 °C i laboratoriet (Tabell 3), lå de gjennomsnittlige underkjølingspunktene mellom -6 og -8 °C.

Derimot viste det seg at *O. arcticus* kan tåle sterk uttørring i sine frosne omgivelser. Pga. det lave vandamptrykket over is vil det foregå en langsom fordamping av vann fra underkjølte organismer. Når *O. arcticus* tørket ut ved temperaturer ned til -20 °C

Tørketoleranse

Selv om *O. arcticus* overlever uttørring i frosne omgivelser, skiller den seg ikke spesielt fra andre arter ved høyere temperaturer. De fleste collemboler mister vann og blir drept når omgivelsene tørker ut. Arktiske arter danner ingen unntagelse i denne sammenheng.

I et forsøk med fem arter av collemboler fra Brøggerhalvøya fant Eriksen (1998) store forskjeller i vanntapsrate (Figur 7). Forsøket ble utført i en lukket beholder ved 10 °C og 75 % relativ fuktighet. *Hypogastrura (Ceratophysella) longispina*, som ble

Tabell 3.
Gjennomsnittlige underkjølingspunkt hos collemboler og oribatide midd fra Spitsbergen. Tallene viser verdier før og etter akklimatisering ved 0 eller -3 °C. Høy gruppe (HG) gjelder verdier fra -3 til -15 °C; lav gruppe (LG) gjelder verdier lavere enn -15 °C. (n) = antall eksemplarer.

Art	Gjennomsnittlige underkjølingspunkt							
	Før akklimatisering				Etter akklimatisering			
	HG	(n)	LG	(n)	HG	(n)	LG	(n)
Collemboler								
<i>Hypogastrura tullbergi</i>	-8.4	(25)	-	(0)	-8.3	(24)	-22.0	(25)
<i>Folsomia quadrioculata</i>	-7.4	(44)	-20.0	(1)	-7.9	(58)	-23.5	(10)
<i>Onychiurus duplopunctatus</i>	-8.6	(49)	-	(0)	-10.2	(43)	-22.0	(39)
<i>Onychiurus arcticus</i>	-6.3	(57)	-16.4	(1)	-7.1	(99)	-	(0)
Oribatide midd								
<i>Ameronothrus lineatus</i>	-8.7	(15)	-26.7	(6)	-11.7	(16)	-27.4	(52)
<i>Diapterobates notatus</i>	-	-	-	-	-10.6	(11)	-27.0	(28)
<i>Hermannia reticulata</i>	-	-	-	-	-11.5	(4)	-28.8	(33)

samlet i fuktig mose, hadde høyere vanntapsrate enn de fire andre artene. *H. viatica*, lever også i fuktige habitater, men kan tydeligvis tåle mer uttørring. *H. tullbergi* og *O. arcticus* hadde middels høye vanntapsrater. Den første av disse fins ofte i relativt tørre habitater, mens *O. arcticus* både fins på fuktige og litt tørre steder. *F. quadrioculata* mistet vann forholdsvis hurtig, og det kan synes overraskende da denne arten er vanlig i mange forskjellige habitater. De fleste collemboler blir drept når de mister mer enn 40 til 50 % av sin vekt, men 40 % av *H. tullbergi* overlevde et vanntap av denne størrelsesorden. Til sammenligning døde 90 % av *F. quadrioculata* etter et tilsvarende vekttap.

Den tilsynelatende dårlige overensstemmelse mellom artenes vanntapsrater og deres habitater, skyldes at fysiologiske faktorer alene ikke kan forklare deres tilpasning til tørre omgivelser. Antagelig spiller dyrenes atferd en viktig rolle for mulighetene til å oppsøke fuktigere mikrohabitater i perioder med tørke.

Konklusjoner

Undersøkelsene i dette TERRØK-prosjektet på Spitsbergen omfatter studier av jordbunnsfaunaens populasjonsdynamikk og tilpasning til arktiske forhold. Jordbunnsfaunaen er av fundamental betydning for stoffomsetningen i jordbunnen, og dermed for plantevekst og livsgrunnlag for reinsdyr, planteetende fugl og insekter.

Tettheten av enchytraeider, collemboler og midd i jordbunnen gjennomløper store svingninger. For å forstå deres populasjonsdynamikk må svingningene studeres gjennom flere år. Collemboler (spretthaler) utgjør en artsrik gruppe i arktiske strøk. De store forskjellene i artsammensetning langs en vegetasjonsgradient i Krykkjefjellet på Brøggerhalvøya gir et eksempel på deres mangfold.

Blant collembolene er *F. quadrioculata* eien-dommelig ved at den tallmessig er dominerende i mange forskjellige habitater. Undersøkelser av dens populasjonsdynamikk i en kantlynghei, våtmark og et fuglefjell viste store forskjeller. *F. quadrioculata* legger egg til alle tider på sommeren, slik at et oppstår lokale variasjoner i livssyklus.

Collembolene viser flere tilpasninger til lave temperaturer i sin livssyklus, f.eks. hurtigere egg-utvikling, vekst og kjønnsmodning. Synkronisert egglegging hos *H. tullbergi* reguleres av en reproduktiv diapause. Denne arten legger egg hver vår i to eller flere år, og er derfor bedre tilpasset uforutsigbare klimaforhold om sommeren.

Collemboler og midd øker sin evne til å underkjøles om høsten, slik at de blir i stand til å overleve lave temperaturer om vinteren. Et unntak er *O. arcticus*, som har liten underkjølingskapasitet, men overlever fordi den tørker ut i frosne omgivelser. Dette er en nylig oppdaget form for tilpasning, som også ble funnet hos åtte arter av enchytraeider. Selv



Figur 6.
Onychiurus arcticus fra
Stuphallet, Brøggerhalvøya.
Voksne individer blir 3 mm
lange.
– Foto: Lauritz Sømme.

etter 70 % vanntap og sterk innskrumping livnet de til ved tilførsel av vann.

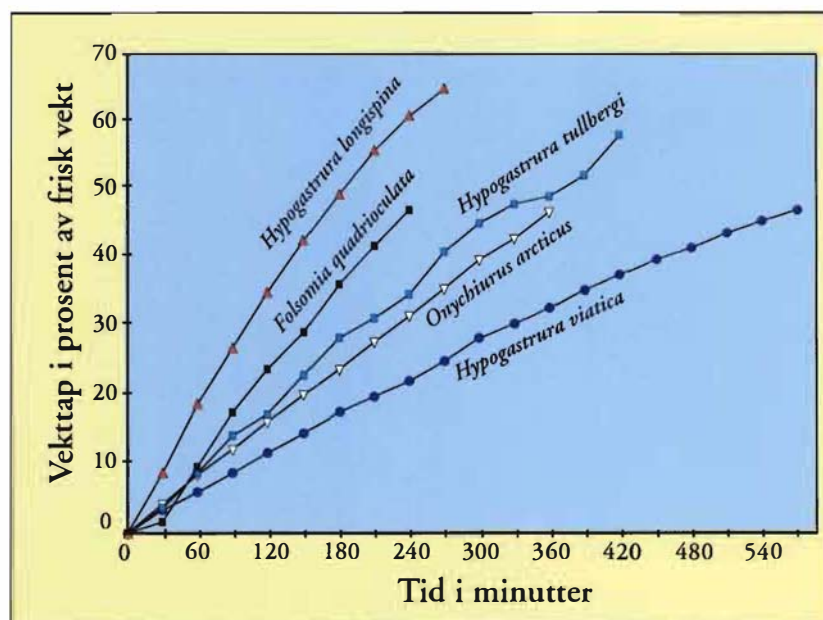
I likhet med andre arktiske collemboler tåler *O. arcticus* ikke uttørring ved høyere temperaturer. Overlevelse i tørre perioder er både et spørsmål om fysiologiske tilpasninger og atferd ved å oppsøke fuktigere mikrohabitater.

Det er påkrevet med flere undersøkelser av jordbunnsfaunaen og dens økologi i arktiske strøk, bla. for å få en bedre forståelse av de forskjellige artenes betydning for nedbrytningsprosessene.

Litteratur

- Birkemoe, T. 1995. Population dynamics of Enchytraeidae at the Arctic tundra at Spitsbergen, Svalbard. *Newsletter on Enchytraeidae* 4: 45-52.
- Birkemoe, T. 1998. Population dynamics and life history strategies of Arctic collembola. Dr. scient. avhandling. Universitetet i Oslo.
- Birkemoe, T. & Sømme, L. 1998. Population dynamics of two collembolan species in an arctic tundra. *Pedobiologia* 42: 131-145.

Figur 7.
Vekttap hos fem arter av collemboler fra Brøggerhalvøya under uttørring ved 10 °C og 75 % relativ fuktighet.
(Etter Eriksen 1998)



- Coulson, S.J., Hodkinson, I.D., Block, W., Webb. N.R. & Worland, M.R. 1995. Low summer temperatures: a potential mortality factor for high arctic soil microarthropods? *J. Insect Physiol.* 41: 783-792.
- Eriksen, B.E. 1998. *Effects of desiccation and rehydration on Collembola from Spitsbergen, Svalbard*. Cand. scient. oppgave i zoologi. Biologisk institutt, Universitetet i Oslo.
- Holmstrup, M. & Sømme, L. 1998. Dehydration and cold hardiness in the Arctic collembolan *Onychiurus arcticus*. *J. Comp. Physiol. (B)* 168: 197-203.
- Holmstrup, M. & Zachariassen, K.E. 1996. Physiology of cold hardiness in earthworms. *Comp. Biochem. Physiol.* 115A: 91-101.
- Sømme, L. 1995. Invertebrates in hot and cold arid environments. Springer Verlag, Berlin.
- Sømme, L. & Birkemoe, T. 1997. Cold tolerance and dehydration in Enchytraeidae from Svalbard. *J. Comp. Physiol. (B)* 167: 264-269.
- Sørlibråten, O. 1997. Invertebratfaunaen langs en gradient i et fuglefjell på Brøggerhalvøya, Spitsbergen, med hovedvekt på collemboler. Cand. scient. oppgave. Biologisk institutt, Universitetet i Oslo.

COLLEMBOLER I ARKTIS

Tilpasninger til og konsekvenser av miljøvariasjoner

Hans Petter Leinaas

Introduksjon

Collembolene (spretthaler) er en primitiv dyregruppe som står insektene nær. Det er små dyr (vanligvis 0.5 - 2 mm), som stort sett er knyttet til jordbunnen. Pga. deres vanligvis store individantall hører de til blant de dyregruppene som er viet størst oppmerksomhet innen jordbunnsøkologien. I Arktis er det en særlig stor grunn til å fokusere på dem. Mangelen på større jordbunnsdyr gjør at de der har en dominerende stilling i de fleste terrestre habitater, fra pionermark til de rikeste eng-samfunn. Selv om artsantallet er mindre enn lengre sør, så kan individtettheten til dels bli meget høy. I tørre habitater er tettheten vanligvis forholdsvis lav (noen ti-tusener pr. m²), men i en del fuktigere habitater kan tettheten og biomassen langt overgå det som er rapportert fra tempererte strøk (mange hundre tusen pr. m²). Med sin dominans innen jordbunnsfaunaen antas collembolene å være en viktig komponent i nedbrytningsprosessene og derved for frigjøringen av plantenæringsstoffer. Av disse stoffene er særlig nitrogen en viktig begrensende faktor for primærproduksjonen og for utvikling av et vegetasjonsdekke i de fleste terrestre arktiske økosystem.

Mens mikroorganismene (sopp og bakterier) står for det meste av den direkte nedbrytningen, har jordbunnsfaunaen en sterk indirekte (nærmest katalytisk) effekt på disse prosessene ved sitt samspill med mikroorganismene. I tillegg til denne generelle effekten som såkalte sekundære nedbrytere, har collembolene i Arktis også en spesiell betydning som noen av de viktigste beiterne på cyanobakterier. Som beskrevet i kapittel 4 spiller cyanobakteriene en meget viktig rolle i arktiske jordbunnsystemer. Gjennom sin beiteaktivitet er det sannsynlig at collembolene kan påvirke veksten og omsetningsraten til cyanobakteriene og dermed også fikseringen og mineraliseringen av nitrogen.

Ut fra det som er sagt ovenfor, er det rimelig å anta at prosesser som påvirker collembolenes populasjonstetthet også vil ha betydning for primærproduksjonen i arktiske system. Et annet sentralt spørsmål i jordbunnsøkologien er betydningen av artsdiversiteten i ulike habitater. For å bedre vår forståelse av de økologiske prosessene som foregår i jorda er det derfor viktig å belyse hva som begrenser aktiviteten og populasjonstettheten til enkelartene.

Collembolene har også vist seg som gode modelldyr for studier av generelle økologiske problemstillinger, ettersom de er tallrike og lette å manipulere både i felteksperimenter og i laboratoriestudier. De viser et vidt spekter av livshistorie-tilpasninger, som gjør det mulig å velge ut spesielle arter ut fra hvilke problemstillinger en ønsker å studere. Et sentralt spørsmål er hvordan oppsplitting av plantedekket påvirker forekomst og populasjonsdynamikken til ulike arter. Vegetasjonen og dermed utviklingen av jordsmonn har nemlig en langt mer flekkvis, mosaikk-preget utforming på Svalbard enn i tempererte områder. Slike studier av hvorledes populasjoner påvirkes av habitat-oppsplitting, og grad av isolasjon habitatene imellom, er av stor generell aktualitet i moderne økologi og bevaringsbiologi, bl.a. fordi leveområdene til stadig flere arter reduseres og blir mer og mer fragmentert (Formann 1995, Hanski 1999).

Med denne bakgrunnen ble det utformet et prosjekt som fokuserte på hva som begrenser populasjonstetthet og romlige fordeling til dominerende collembolarter i utvalgte habitater. Det ble særlig lagt vekt på effekter av variasjoner i rom og tid (klima). Dette vil bl.a. være avhengig av hvilken grad og hvordan de ulike artene er tilpasset slik variabilitet. Flere aspekter ved artenes livshistorietilpasninger er en viktig forutsetning for å forstå dynamikken i systemet. Undersøkelsene ble gjort i felt ved Ny-Ålesund og i laboratorium ved Universitetet i Oslo.

Tilpasninger til et variabelt miljø i Arktis

Variasjoner i rom: livsformer og atferd

For jordbunnsfaunaen vil miljøbetingelsene endre seg kraftig nedover i jorda. Dette har resultert i en rekke iøynefallende tilpasninger som gjenspeiler hvor dypt de enkelte artene lever. På bakgrunn av morfologiske trekk ved disse tilpasningene kan collembolene grovt inndeles i tre livsformer (se faktaboks).

En slik vertikal inndeling av arter ses i de fleste utviklede jordsmonn. I tempererte strøk er *euedafiske* arter vanligvis tallmessig fullstendig dominerende,

mens de typisk overflatelevende ofte bare utgjør noen få prosent av det totale collembolantallet. I arktisk jord er forholdet ganske annerledes. Her er den biologiske aktiviteten konsentrert nær overflaten, noe som gir mindre mulighet til vertikal sonering mellom artene, og som begünstiger epedafiske og hemiedafiske arter, mens typisk euedafiske arter er fåtallige i de fleste habitater.

Variasjoner i vegetasjonsdekket kan resultere i at kvaliteten på habitatet kan variere kraftig over selv små avstander og endog splittes opp i mer eller mindre fullstendig isolerte habitatflekker. For de forskjellige artene vil en slik fragmentering av habitatet representere ulik grad av isolasjon, avhengig av livsform og atferd. De euedafiske og i stor grad også de hemiedafiske artene er avhengig av jordsmonn slik det stort sett bare forekommer under et plantedekke, og de har en begrenset evne til å bevege seg mellom habitatfleckene. De overflatelevende epedafiske artene derimot kan i mange systemer også finne næring mellom vegetasjonsfleckene, og de kan ha til dels stor evne til å migrere. Noen arter kan foreta koordinerte vandringer over betydelige avstander (det kan dreie seg om mange meter) og er i stand til å orientere seg ved hjelp av synet (Leinaas & Fjellberg 1985).

Variasjoner i tid – fenologi

Det mest iøynefallende ved det arktiske klimaet er en lang, kald vinter og en kort kjølig sommer. I tillegg til denne forutsigbare sesongmessigheten, er Svalbard-klimaet karakterisert ved store, uforutsigbare svingninger fra år til år, noe som

er forventet å øke i forbindelse med den globale oppvarmingen. Disse forskjellige klimavariablene representerer helt forskjellige økologiske problemer (Stearns 1976). Generelt sett vil forutsigbare variasjoner favorisere spesialiseringer tilpasset de normale svingningene gjennom sesongen, hvor hovedproblemet er best mulig å tilpasse livssyklus til den korte sommersesongen. I slike tilfelle vil en derfor forvente en distinkt fenologi, dvs. et sesongmessig mønster i livshistorien, som ofte blir sikret ved en mekanisme som kalles *diapause* (se egen bok). Stor grad av uforutsigbarhet vil derimot kunne fremme mer fleksibilitet og tilpasninger til å sikre overlevelse under spesielt ugunstige år. Disse kravene kan til dels være i konflikt med hverandre og vil ofte medføre at artene ikke kan maksimere en bestemt løsning. Et eksempel på hvordan en art kan inkorporere slike mer eller mindre motstridende behov i en livshistorie-strategi ses hos den arktiske collembolarten *Hypogastrura tullbergi*.

Hypogastrura tullbergi - hvordan kombinere et fast sesongmønster med en fleksibel livssyklus

Arten *H. tullbergi* er en av de mest vanlige på Svalbard og er særlig knyttet til relativt tørre habitater. Dens livshistorietilpasninger er studert inngående av Tone Birkemoe (Birkemoe 1998). Et av arbeidene fokuserte på hvordan reproduksjonsbiologien gjenspeiler artens fenologiske tilpasninger (Birkemoe & Leinaas 1999). Som de fleste artene på Svalbard har den en forholdsvis konsentrert reproduksjonen i de første ukene etter at snøen har gått, med eggklekking mot slutten av sommeren.

ULIKE LIVSFORMER TIL COLLEMBOLENE

Dette er en økologisk inndeling ut fra hvor i jorda de lever. Mange iøynefallende morfologiske trekk hos collembolene gjenspeiler forskjeller i dette leveviset. Det skilles mellom tre grupper:

- I. *Epedafiske* arter er knyttet til jordoverflaten. Det antas å være collembolenes opprinnelige livsform, og de har derfor beholdt mange primitive trekk. Typisk har de kraftig pigmentering til beskyttelse mot innstråling og et fullt sett med punktøyne (8+8). Det er ofte meget aktive dyr, med forholdsvis lange bein og antenner, og velutviklet springgaffel. Det er store artsspesifikke forskjeller i tørkeresistens som reflekterer fuktighetsforholdet i de enkelte artenes habitat.
- II. *Hemiedafiske* arter lever øverst i jorda, ofte bare skjult av strøfall (dødt plantemateriale). Med lite lys og ikke utsatt for direkte innstråling, har de vanligvis et redusert antall øyne, og svakere pigmentering. Aktivitetsnivået er svært varierende, men de er sjeldent så mobile som de epedafiske. De har derfor gjennomgående noe kortere bein, antenner og springgaffel. De blir sjeldnere utsatt for sterk tørke og er vanligvis lite tørkeresistente.
- III. *Euedafiske* arter, dvs. ekte jordlevende, lever nede i selve jorda (ofte noen cm). De utsettes aldri for solstråling og sjelden for tørke. Typisk er disse artene helt uten pigment, mangler øyne, har korte bein og antenner. Springgaffelen er sterkt redusert eller mangler helt. De er ofte forholdsvis langsomme i bevegelsen, og svært ømfintlige overfor UV-stråling og uttørring.

Denne fenologien styres av en medfødt reproduktiv diapause som brytes av vinterkulde. Det vil normalt resultere i at dyr som når kjønnsmoden alder i løpet av sommeren allikevel ikke reproducerer før neste vår. I Ny-Ålesund-området ser *H. tullbergi* vanligvis ut til å ha en to-årig livssyklus, men dette vil kunne påvirkes av de store årlige variasjonene i klimaet. I år med varme somrer vil utviklingen kunne være betydelig raskere, mens det i ekstra kalde somrer vil være liten utvikling, og årets egg kan da ha vanskeligheter med å klekke før vinteren. To ekstra tilpasninger gjør artene i stand til å hankses med slike uforutsigbare variasjoner.

Mulighet for å utnytte spesielt varme somrer har blitt sikret ved det meget spesielle trekket at den programmerte diapausen blir koblet ut hos små juvenile dyr i løpet av deres første vinter, for så å bli reaktivisert i løpet av sommeren, vanligvis før de når kjønnsmodning. Hvis derimot sommeren er så varm at de juvenile dyrene oppnår å bli adulte før diapausen er reaktivisert, kan de produsere allerede som ett-åringer. Foreløpige resultater tyder på at eggproduksjonen da er forholdsvis begrenset, muligens fordi ett-åringene først kan nå kjønnsmodning mot

slutten av artens reproduksjonsperiode i siste halvdel av juli, når forholdene raskt kan bli dårligere. Selv om en slik forkorting av livssyklus kan gi en stor gevinst hvis den lykkes, er også risikoen for å mislykkes betydelig. Det kan derfor være gunstig å begrense satsingen noe på en så vidt usikker investering, og i stedet spare mer ressurser til en ny reproduksjon ved et mer optimalt tidspunkt tidligere på sommeren neste år (som to-åringer).

Reproduksjonen ser også ut til å avhenge av temperaturen tidligere på sommeren. Studier i laboratorium viste at arten har et potensiale til å legge egg tre ganger i løpet av en sesong. Men hvis temperaturen blir for lav, ser reproduksjonen ut til å stoppe på et tidligere tidspunkt. Dette fenomenet er en form for quiescence (se egen boks), som skiller seg klart fra den reproduktive diapausen. Dette gir en ytterligere fleksibilitet til artens livshistorietilpasning. I kalde somrer vil det resultere i at dyrene i større eller mindre grad utsetter reproduksjonen og i stedet satser på å overleve til neste sommer. Sannsynligvis er det bare i de aller varmeste somrene at arten vil kunne utnytte sitt potensiale til tre reproduksjoner.

FENOLOGI, DIAPAUSE og QUIESCENCE

Fenologi. Sesongmessige miljøsvingninger vil ofte påvirke ulike utviklingsstadier forskjellig. Det vil da være en fordel at de mest robuste stadier forekommer i de mest ugunstige periodene, mens forekomsten av spesielt sensitive stadier konsentreres om de gunstigste periodene. En slik tidfesting av ulike utviklingsstadier resulterer i en distinkt fenologi, dvs. et sesongmessig mønster i livshistorien. Stort sett er de nyklekte dyrene de mest sensitive og derfor viktigst å få kanalisert til en gunstig periode. Hva som er de underliggende grunnene til et fenologisk mønster, kan imidlertid variere mye fra art til art, og omfatte forhold som å redusere faren for vinterdødelighet, sommertørke eller å klekke på et annet tidspunkt enn andre arter og dermed redusere faren for konkurranse eller predasjon.

Diapause. For at et bestemt utviklingsstadium skal kunne opptre til en gitt tid på året, må utviklingen stoppe opp i eller forut for dette stadiet, for så å starte igjen til rett tidspunkt. Hos leddyr er den vanligste mekanismen for å oppnå en slik strategi en såkalt diapause. Det er en stans i utviklingen knyttet til et bestemt stadium og som er uavhengig av de umiddelbare miljøforholdene. Etter hvert som individene når dette diapause-stadiet stanser videre utvikling, og det trengs en avbryterstimulus for at den skal komme igang igjen. Hos collemboler kjenner vi til både reproduktiv diapause (reproduksjonen blokkeres hos adulte individer) og eggdiapause (eggutviklingen stopper opp på et bestemt utviklingstrinn). Den stimulus som avslutter diapausen må være pålitelig; dvs. den må være knyttet til en bestemt tid på året og være lite påvirket av tilfeldige variasjoner i miljøet. Hos alle de arktiske collembolene med diapause som vi har undersøkt, brytes denne av vinterkulden. Dvs. at utviklingen til individene stanser opp i diapausestadiet i løpet av sein-sommeren, og når vinteren er over starter en synkronisert reproduksjon eller eggklekking, som i begge tilfelle sikrer populasjonens karakteristiske fenologi.

Quiescence. Hvis et vekselvarmt dyr blir kjølt ned tilstrekkelig, vil all utvikling stoppe opp. Forutsatt at dyret overlever nedkjølingen vil utviklingen på ny starte opp så snart temperaturen igjen stiger over en nedre terskelverdi. Dette er et eksempel på quiescence, en utviklingsstopp som skyldes de umiddelbare miljøforholdene. Ofte er ikke quiescence'en knyttet til noe bestemt utviklingsstadium (jf. diapause). Siden all utvikling da "fryses" for så å starte opp igjen som om ingen ting var skjedd, påvirker ikke dette dynenes fenologi (og ingen synkronisering av utviklingen). Men hvis f.eks. reproduksjonen hindres ved høyere temperatur enn annen utvikling, kan det skje en viss opphoping av pre-reproduktive adulte så lenge temperaturen bare tillater ikke-reproduktiv utvikling. Alene er imidlertid en slik reproduktiv quiescence lite pålitelig som fenologisk reguleringsmekanisme, ettersom den ikke er tids- eller sesongavhengig.



Figur 1.
Stimndenga ved Gluudneset
nær Ny-Ålesund.

- A. Studieområdet er sonen
med startuer bortsett for
stien midt på bildet.
B. Tuer av bjørnestrå fra
den midre sonen av enga.
C. Inndelingen av et felt på
15x8 m i ruter à 1m².
D. Hull etter prøvetaking
(bor med 3.6 cm diam.)
fra en tue og fra
cyanobakterieområdet
rundt tuene.

– Foto: H.P. Leinans.

Struktur og dynamikk i et collembolsamfunn (et modellsystem)

Tuegradient og andre miljøvariable

Hovedundersøkelsene i prosjektet som undertegnede hadde ansvar for ble utført i en fuktig strandeng ved kanten av en lagune ved Gluudneset nær Ny-Ålesund (Figur 1A). Stranda består her stort sett av fint sediment (silt og sand), med noe grus og småstein. Et par meter fra vannkanten og innover er det en ca. 15 m bred sone med tuevegetasjon. Den består av små tuer av bjørnestrå *Carex ursinae* som er isolert fra hverandre av ren mineraljord som bare er dekket av et lag med cyanobakterier (Figur 1B). Tuene varierer forholdsvis lite i form og størrelse. De tager ca. 0.5 cm over det omgivende cyanobakterie-felter, med et organisk lag på 0.5-1cm. Over det meste av

sonen har de en diameter på 7-10 cm. Bare helt nederst i sonen, mot lagunen, blir de noe mindre (5-7 cm). Den mest iøynefallende romlige variabel er graden av isolasjon, det vil si avstanden mellom tuene (Figur 2). Den varierer ganske systematisk over sonen. Nederst er den i størrelsesorden 0.5-1 m, mens den øverst er 0-5 cm. Mellom disse ekstremene er det en forholdsvis jevn gradient i tueavstand. Nedenfor sonen med startuer er bakken meget våt. Den er helt dekket av cyanobakterier bare ispedd små (noen mm lange) enkeltskudd av teppesaltgras *Puccinellia phryganodes*. På oversiden er det en skarp overgang til en sone nesten uten høyere vegetasjon, bare dominert av en tørr skorpe av cyanobakterier ispedd noe lav.

I tillegg til gradienten i tueavstander, viste også noen andre miljøvariable tydelige variasjoner over strandengen. Bakken skråner slakt oppover, med en stigning på ca 20 cm på 15 m. Dette er tilstrekkelig til at den øvre delen blir betydelig tørrere i løpet av sommeren enn den alltid våte nederste delen. Det er også en svak gradient med avtakende salinitet i sedimentet oppover engen. Sannsynligvis er det en kombinasjon av disse miljøvariablene som både avgrenser utbredelsen av bjørnestråssonen og som har utformet gradienten i tueavstander.

Et av målene ved undersøkelsene var å studere hvordan forekomsten av de ulike collembolartene var strukturert over strandenga, og i hvilken grad romlige

Tabell 1

De fem vanligste forekom-
mende artene på bjørne-
strå enga ved Gluudneset,
Ny-Ålesund.

	Livsform
Fam. Hypogastruridae	
<i>Hypogastrura viatica</i>	Epedafisk
<i>H. (Creatophysella) longispina</i>	Epedafisk
Fam. Isotomidae	
<i>Folsomia sexoculata</i>	Hemiedafisk
<i>E. quadrioculata</i>	Hemiedafisk
Fam. Onychiuridae	
<i>Onychiurus groenlandicus</i>	Euedafisk

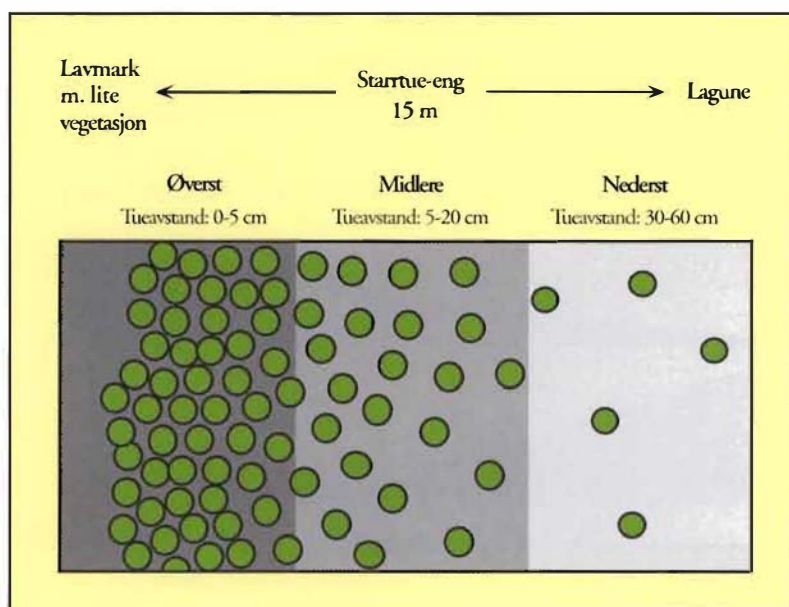
mønstre kunne relateres til avstanden mellom tuene og andre miljøforhold som varierte over enga. Dette var utgangspunktet for doktorgrads-arbeidet til Karine Hertzberg (Hertzberg 1998).

I en forundersøkelse i 1992 ble det tatt jordprøver fra tre definerte soner på tvers av enga; nederst, midten og øverst med tueavstander på hhv. 30-60 cm, 5-20 cm og mindre enn 5 cm. I forbindelse med hovedstudiet (1993-96) ble det utført en mer inngående kartlegging av området: Et felt på 15 x 8 m ble inndelt i 1m² ruter, og alle tuene ble talt opp i hver rute (Figur 1C). Deretter ble 10 ruter valgt tilfeldig ut innenfor hvert av tre forskjellige nivåer med tuetetthet; hhv 1-15, 20-35 og mer enn 50 tuer pr. rute. Dette tilsvarte omtrent tettheten av tuer i de tre sonene i forundersøkelsen. Hver av de utvalgte rutene ble fotografert og i tillegg til antall tuer ble også størrelse og form på tuene, avstanden til nærmeste tue, det totale arealet av tuer i hver rute registrert, samt plasseringen av ruten i rutenettet. Saliniteten i sedimentet ble analysert i hver rute. Det ble tatt prøve (10 cm²) fra én tue i hver av de utvalgte rutene straks etter snøsmelting (månedsskifter juni-juli) og på slutten av vekstsesongen (midten av august) hvert år (Figur 1D). Collembolene ble så drevet ut fra alle prøvene for identifisering og videre bearbeidelse. Etter 1993 skjedde det en så sterk reduksjon i collembolforekomstene (se nedenfor), at vikrige analyser ble vanskelig gjort etter den tiden. Beskrivelsen av romlige mønstre i collembolpopulasjonene er derfor begrenset til dataene fra 1992 og 1993.

Collembolfaunaen

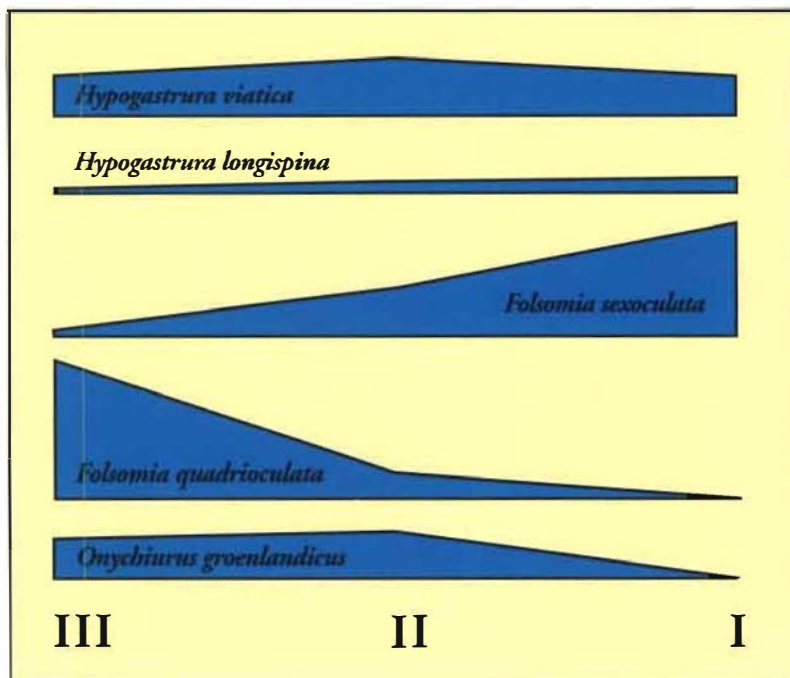
Bakgrunnen for prosjektet var en innsamling undertegnede foretok i 1984 der det ble funnet store tettheter av collemboler i tuene, mens bare få dyr forekom ute på cyanobakterie-flatene mellom tuene. Ved prosjektets start i 1992 ble det funnet 13 ganger høyere tetthet av dyr i tuene enn utenfor (Hertzberg mfl. 1994). Av de dyra som forekom mellom tuene besto mer enn 90% av én art - *Hypogastrura viatica*. For de fleste artene kan vi derfor definere ruene som habitat og mineraljorda rundt som ikke-habitat. Ettersom sedimentet mellom tuene består av kompakt silt og i tillegg oftest er vannmettet, antas det at collembolene bare kan migrere mellom tuene over cyanobakterie-flaten. Både i den våte sonen nedenfor bjørnestarrenga og den tørre sonen ovenfor, ble det funnet svært få collemboler. Det synes derfor som om collembolfaunaen i undersøkelsesområdet representerer et vel avgrenset artssamfunn med liten påvirkning utenfra.

Fem arter fordelt på tre familier forekommer vanlig på engen (Tabell 1 og Figur 3).



Figur 2.
Skjematisert framstilling av tuesystemet på bjørnestarrenga ved Gludneset, nær Ny-Ålesund.

Figur 3.
De 5 vanligste collembolartene fra bjørnestarrenga:
A. *Hypogastrura viatica* (til høyre) og *H. longispina*.
B. *Folsomia quadrioculata* (den lyseste til høyre) og *F. sexoculata*.
C. *Onychiurus groenlandicus*.
– Foto: H.P. Leinaas.



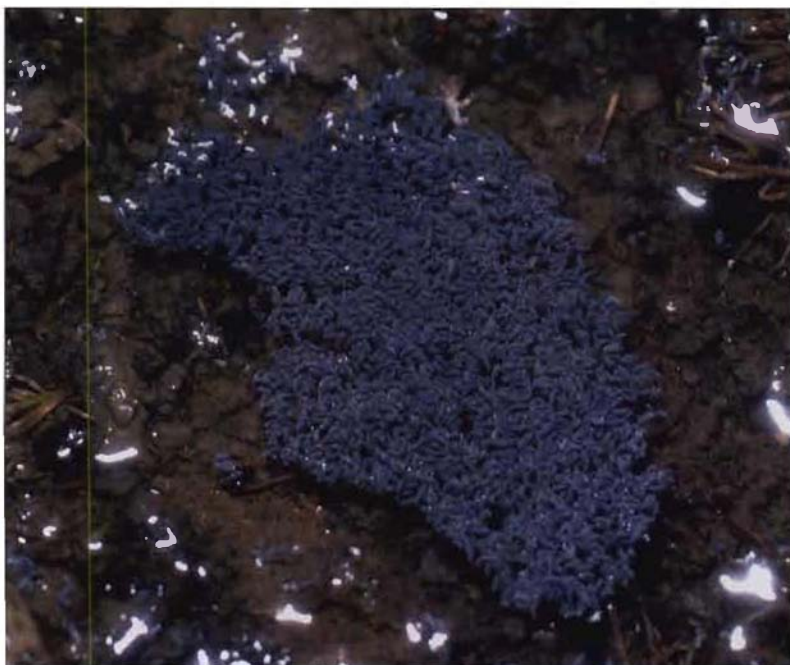
Figur 4.
De fem mest tallrike artene på bjørnesteppen.
Fordelingsmønsteret over de tre sonene med ulik tetthet av startuer, basert på innsamlingen i august 1992: I = nederste sone, II = midten og III = øverst.

Romlige mønstre (variasjon i rom)

Forekomst

Forekomsten av de fem artene viste klare forskjeller i romlig mønstre (Figur 4). De to artene av slekten *Hypogastrura* er typisk overflatelevende. De er så aktive at den enkelte tue helt klart ikke representerer noe avgrenset habitat for dem. Dette er spesielt tydelig hos *H. viatica*. Individuer av denne arten kan tilbakelegge avstander på flere meter på få minutter. Til tider vandrer store mengder dyr oppover eller nedover enga. Selv om den gjennomsnittlige tettheten av dyr alltid er høyest i tuene, skjer det også at grupper av dyr på opptil noen tusen individer slår seg ned i tette ansamlinger ute på cyanobakterieflaten mellom tuene (Figur 5). På grunn av den store migrasjonsaktiviteten til arten, er det liten grunn til

Figur 5.
Masseforekomst av *Hypogastrura viatica* på cyanobakterieflaten.
– Foto: H.P. Leinaas.



å anta at individer gjennomfører livssyklus i én og samme tue. For denne arten vil hele enga derved fortone seg som et kontinuerlig habitat, med flekkvis fordelte ressurser. *H. longispina* forekommer i mye mindre tetthet og er mer begrenset til den nedre delen av enga.

Slekten *Folsomia* er representert med to nært beslektede, hemiedafiske arter, *F. sexoculata* og *F. quadrioculata*. Begge er til dels meget tallrike i tuene, mens de var mye mer fåtallige på cyanobakterieflaten enn *Hypergastrura*-artene (Hertzberg 1997). Dette antyder en stor grad av stedegenhet, og at de fleste individene sannsynligvis gjennomfører livssyklus innen en og samme tue. Disse to nærstående artene har en slående forskjell i fordelingsmønster over enga. *F. sexoculata* var mest tallrik i tuene i den nederste delen, med en gradvis reduksjon av tettheten med økende avstand fra lagunen. *F. quadrioculata* viste det stikk motsatte mønsteret, med høy tetthet øverst, betydelig mindre i den midtre sonen, og fraværende nederst. Bare i den midtre sonen forekom de to artene sammen i større antall (Figur 2).

Den hvite *Onychiurus groenlandicus*, er en typisk euedafisk art. Den manglet helt i den nederste sonen, men hadde ganske lik tetthet i midtre og øvre sone. Det var imidlertid større mellomtue-variasjon i tetthet i den midtre sonen. Den er ømfintlig både overfor UV-stråling og tørke. Dette, sammen med dens korte bein, gjør at den er langt mindre mobil enn de andre artene. Migrasjon mellom tuer blir også vanskeliggjort av mangel på øyne, som gjør at den ikke kan orientere seg mot objekter eller holde stø kurs i forhold til sola, som ellers er vanlig hos aktive, overflatelevende arter. Arten er derfor i langt større grad enn selv *Folsomia*-artene knyttet til den enkelte tue, med liten migrasjon av individer mellom subpopulasjonene. Sannsynligheten for immigrasjon og dermed også muligheten for å etablere nye populasjoner vil avta raskt med avstanden mellom tuene.

Demografi (størrelsesfordeling)

Hos collemboler bruker en størrelsen til dyrene som mål for aldersstrukturen i populasjonene. Hvis populasjonene i hver tue var fullstendig isolert fra de andre, ville dynamikken og dermed demografien til enkelt-populasjonene være uavhengige av hverandre. Migrasjon mellom tuene vil motvirke denne uavhengigheten og tendere til å redusere demografiske forskjeller. Med dette som utgangspunkt viste våre analyser at avstanden hadde betydning for migrasjonsraten mellom tuene, og at denne effekten var forskjellig fra art til art (Hertzberg mfl. 1994).

Hos de tre hemi- og euedafiske artene var det en økning i demografisk variasjon mellom subpopulasjoner med økende tueavstand. Figur 6 viser eksempel på demografiske variasjoner hos *F. sexoculata* mellom to tuer fra den nederste sonen. Begge tuene hadde høy tetthet av arten, mens andelen små (unge) dyr viser at det hadde vært høy rekruttering i den ene tuen og svært lite i den andre. Dette gjenspeiler store forskjeller i populasjons-

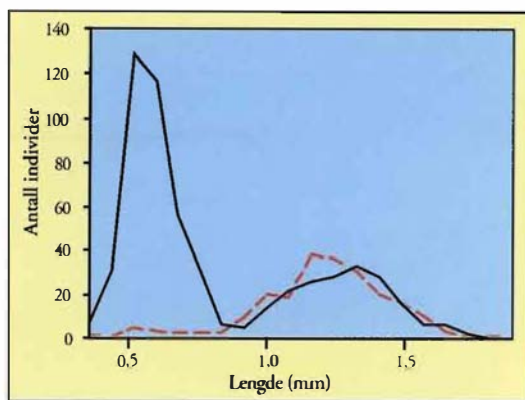
utviklingen mellom tuene (vekst vs. stagnasjon) og støtter antagelsen om at vi kan betrakte beboerne i hver tue som en naturlig enhet (subpopulasjoner). Effekten av migrasjon kan forklare at det blir mindre demografisk variasjon ved kortere avstand mellom tuene, og at tydelig isolasjonseffekt ble påvist ved kortere tueavstand hos *O. groenlandicus* enn hos den mer mobile *F. sexoculata*.

De to svært aktive *Hypogastrura* artene hadde helt andre mønstre. Mangel på demografisk variasjon mellom tuene hos *H. longispina* tyder på at en migrasjonsrate som er tilstrekkelig høy til å jevne ut demografiske forskjeller selv mellom de mest spredde tuene i den nederste sonen. *H. viatica* viste et tredje mønster. Enda denne arten er så mobil at individene ganske raskt kan vandre frem og tilbake over hele området, var det likevel stor demografisk variasjon mellom tuene i alle sonene. Dette kan vanskelig forklares på annen måte enn at dyrene har en tendens til å klumpe seg sammen, særlig når de slår seg ned for å spise, skifte hud eller reproducere. Hvis f.eks. antall dyr som samler seg for å reproducere varierer sterkt fra tue til tue, vil det gi en skeiv fordeling i andel adulte mellom tuene og en tilsvarende skeivhet i forekomst av nyklekte dyr seinere på sommeren. Tendensen til koordinert vandring kan også forklare at *H. viatica*, som eneste art, i tillegg viste store demografiske variasjoner mellom sonene. Øverst dominerte store dyr, mens de små dominerte lengre nede. Mest sannsynlig gjenspeiler det at de store dyrene har vandret oppover, mens de nyklekte har blitt igjen.

Sammenlikningen av artene viser altså at stor demografisk variasjon både kan gjenspeile isolasjon mellom subpopulasjoner og atferd. Det viser også at en analyse av demografiske forskjeller kan være vanskelig hvis en ikke på forhånd vet noe om biologien til arten.

Hva kan forklare de romlige mønstrene til artene?

Mangelen på *F. quadrioculata* og *O. groenlandicus* i den nederste delen av enga, er i samsvar med hva en skulle forvente hvis tueavstanden var en avgjørende begrensende faktor for artene. For den jordlevende, lite mobile *O. groenlandicus* kan dette være en grunn til at den mangler i denne sonen. Tilsvarende forklaring kan vanskelig gis for *F. quadrioculata*. Ved hjelp av fallfeller ble det vist at de to *Folsomia*-artene var like mobile mellom tuene (Hertzberg 1997), og at tueavstanden derved ikke skulle være til noe større hinder for *F. quadrioculata* enn for *F. sexoculata* som faktisk hadde sin hovedutbredelse langt nede. Mye tyder på at *F. quadrioculata* og til en viss grad også *O. groenlandicus* er begrenset nedad av fysiske forhold. Om vinteren blir den nederste sonen ofte dekket av et tjukt islag. En del observasjoner tyder på at både *O. groenlandicus* og *F. quadrioculata* er mye mer ømfintlig for slike forhold enn *F. sexoculata* (se nedenfor). Slike hendelser kan da meget vel eliminere de mest sensitive artene fra den nedre sonen av engen. På grunn av den store tueavstanden



Figur 6. Størrelsesfordelingen til *Folsomia sexoculata* i to tuer med høy tetthet, august 1992. Figuren er basert på fordelingen i 20 størrelsesklasser å 0.07 mm.

der, vil muligheten for disse artene til å rekolonisere sonen i løpet av sommeren være liten. Dette synes å være den mest sannsynlige grunnen til at *F. quadrioculata* er begrenset nedad. For *O. groenlandicus* er det vanskelig å vurdere om det er nedisingen eller den rene isolasjonseffekten som er avgjørende. Trolig er det en kombinasjon av begge.

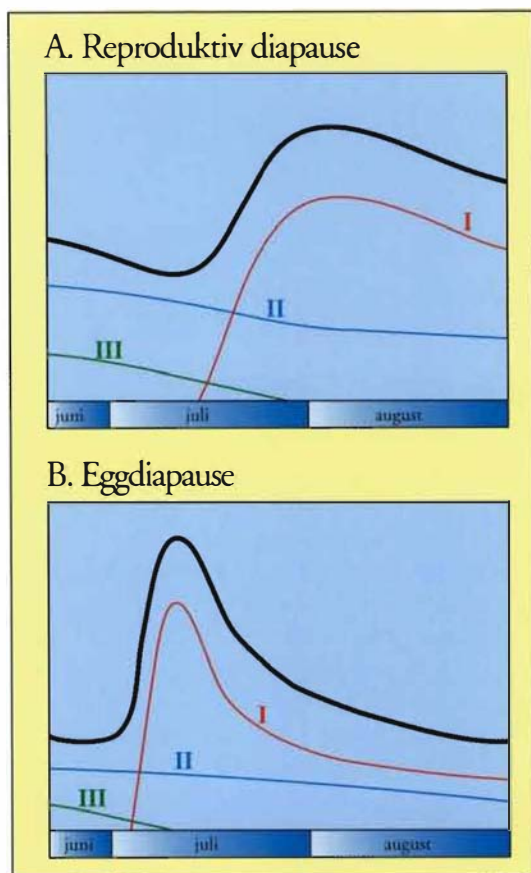
Den svake skråningen på enga er tilstrekkelig til at den øverste delen kan bli ganske tørr i løpet av sommeren, mens den nedre delen forblir mer eller mindre permanent våt. Dette er sannsynligvis forklaringen på at *H. longispina* er vanligst i den nedre delen. Den er langt mer tørkeømfintlig enn sin slektning *H. viatica* som er spredd over hele enga. Ved moderate tørkestress (ca. 80% RH og 10 - 20 °C) overlevde *H. viatica* 4-6 ganger så lenge som *H. longispina* (Hertzberg & Leinaas 1998). En slik forskjell i tørkeresistens vil ha betydning for deres evne til å utnytte den tørreste delen av enga. I løpet av perioden 1992-97 viste den store variasjon i fordelingen mellom sonene, og ved ett tilfelle var den mest tallrik øverst. Denne variasjonen i utbredelsesmønster kan forklares ut fra at fuktighetsforholdene varierer svært fra år til år og gjennom sesongen, og dens mobilitet gjør at den lett kan justere sin utbredelse etter de rådende forhold.

F. sexoculata hadde et liknende utbredelsesmønster som *H. longispina*. Men i motsetning til denne, var den åpenbart ikke begrenset av tørkestress. Det ses tydelig av at den er mer tørkeresistent enn *F. quadrioculata* som nettopp hadde sin hovedutbredelse i den tørreste sonen (Hertzberg & Leinaas 1998). Den romlige fordelingen mellom de to *Folsomia*-artene er derimot i overensstemmelse med hva en ville forvente ved en konkurransemessig interaksjon dem imellom. Hvis *F. quadrioculata* var konkurransemessig dominant, kunne den redusere forekomsten av *F. sexoculata* i den øvre delen av enga der den selv var tallrik, mens ugunstige forhold for *F. quadrioculata* ville kunne tillate høyere tettheter av *F. sexoculata* lengre nede. Men foreløpig er dette kun spekulasjon. En annen mulighet er at kvaliteten på tuene (som habitat for *F. sexoculata*) reduseres oppover enga.

Av de fire artene som viser en klar sonering over tueengen, kan det altså se ut som om det er den samme faktoren (nedising) som virker begrensende nedad på både *O. groenlandicus* og *F. quadrioculata*, selv om tueavstanden i seg selv også sannsynligvis har

Figur 7.

Skjematisert, og uskalert framstilling av dynamikken i populasjonstetthet (fete linjer) og generasjonssammensetning (tynne linjer) gjennom sesongen, til collembolararter med to-årig livssyklus og hhv reprodutiv diapause og eggdiapause. Inndeling av generasjoner (kohorter), se tekst.



en effekt på *O. groenlandicus*. Mens derimot den underliggende mekanisme som begrenser *H. longispina* og *F. sexoculata* oppad synes å være mer kompleks og forskjellig. For å forstå disse forholdene bedre kreves det mer inngående tester.

Variasjon i tid

Sesongvariasjon

Vekstsesongen er kort og kjølig i Arktis. I vårt studieområde ved Ny-Ålesund regner vi med omtrent to måneder. Det vil si at dyrene har meget begrenset tid til rådighet hvert år for utvikling og reproduksjon. Videre kan strengt klima under den lange vintersesongen resultere i høy dødelighet i denne inaktive perioden. En kan derfor forvente et typisk sesongmessig mønster med populasjonsminimum i begynnelsen av sommeren, straks før årets generasjon klekker, og et populasjonsmaksimum når de fleste av eggene har klekket.

Innen dette generelle fenologiske mønsteret kan vi inndele de fem collembolartene fra strandengen i tre grupper ut fra type diapause (Figur 7) eller mangel på sådan, og dermed når klekkingen av årets generasjon forekommer:

1. Arter med reprodutiv diapause

På samme måten som beskrevet for *H. tullbergi*, har også *H. viatica* en reprodutiv diapause (Figur 7A). Dette er en vanlig strategi hos colleboler og i vårt system gjelder det muligens også for *F. sexoculata* Fordi den reprodutive diapausen brytes i løpet av vinteren, skjer det en konsentrert reproduksjon i begynnelsen av sommeren. Siden hele eggutviklingen skjer etter vinteren, klekker de (kohort I) seinere enn hos artene men eggdiapause (se nedenfor). De juvenile utvikler seg gjennom neste sommer (kohort II), men reproducerer først i begynnelsen av deres tredje sommer (kohort III). Kohort III ser ut til å dø ut i løpet av juli.

2. Arter med eggdiapause

De to artene *H. longispina* og *O. groenlandicus* har begge eggdiapause. Av mange hundre egg som ble lagt i kulturer klekket ingen uten en forutgående kuldeeksponering. Figur 7B framstiller det generelle sesongforløpet til disse artene, tilpasset det toårige livsforløp vi anser som vanlig i vårt studieområde. Eggene legges i siste halvdel av sommeren, men klekker ikke før etter at de har vært utsatt for vinterkulde. Dette resulterer i en synkronisert klekking tidlig på sommeren (kohort I). Disse dyrene blir ikke reprodutive før neste sommer (kohort II), hvorpå de legger egg som klekker etter enda en vinter. Noen få postreprodutive individer kan overleve vinteren (kohort III) og dør ut tidlig på sommeren.

3. Arter med mer eller mindre kontinuerlig reproduksjon

Arten *F. quadrioculata* trenger ingen kuldeeksponering hverken for å reprodusere eller for eggklekking. Den reprodusere gjennom det meste av sommersesongen, og det er derfor vanskelig å skille ut ulike kohorter på bakgrunn av størrelses-sammensetningen. Fordelen ved ikke å ha et strengt fenologisk mønster, er muligheten til raskt å utnytte gunstige forhold. Ulempen er risikoen for høy mortalitet av ømfintlige stadier under ugunstige perioder. Med sin reprodutive strategi framstår *F. quadrioculata* som den mest utpregede opportunistiske arten i vårt system.

Mønstrene i Figur 7 er sterkt forenklet, og forutsetter en forholdsvis jevn årlig reproduksjon og aldersspesifikk overlevelse. Men i realiteten er det store variasjoner, og den relative betydningen av de ulike kohortene kan avvike svært fra det som er skissert i Figur 7. Under ugunstige forhold kan årets reproduksjon nesten fullstendig feile (kohort I << kohort II). Det motsatte bildet, med en total dominans av kohort I, og nesten ingen i kohort II, kan være resultatet av et godt år som etterfølger et dårlig år.

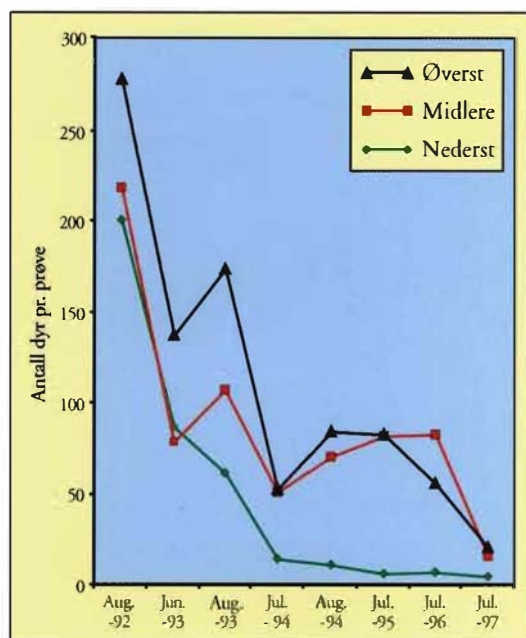
Variasjoner mellom år - betydning av stokastiske hendelser

Collembolfaunaen i vårt undersøkelsesområde gjennomgikk dramatiske endringer i løpet av undersøkelsen (Figur 8). Den totale individtettheten pr. prøve viste en kraftig og vedvarende nedgang gjennom hele perioden, som endte opp i en nærmest fullstendig rasing av collembolfaunaen på stedet. Denne utviklingen var mest iøynefallende i den nederste sonen, hvor collembolfaunaen på det nærmeste var eliminert innen sommeren 1994, og bare noen få individer har blitt funnet ved seinere innsamlinger. I de andre sonene var også nedgangen klar, men den foregikk langsommere og mer ujevnt. Så seint som i juli 1996 var det fortsatt en relativ høy tetthet av collemboler, men året etter var det få dyr igjen i hele området.

Det meste synes å kunne forklares ved en serie klimarelaterte hendelser. Noen av disse er årlige, forutsigbare fenomen, som i første rekke er med på å utforme det typiske sesongmessige svingninger i populasjonene og artenes fenologi, som beskrevet ovenfor. Men de hendelsene som hadde mest å si i denne forbindelse var uforutsigbare: Sommeren 1993 var ualminnelig varm og solrik. Det ga gunstige forhold i begynnelsen av sesongen, men det førte til tørke utover sommeren. Etter denne tørre sommeren skjedde det en enda mer dramatisk hendelse i november samme år, i form av et mildvær, med store mengder regn som frøs til kompakt is på bakken. I vårt studieområde fikk det en tykkelse på 30-50 cm, som ikke smelter før ca. én uke ut i juli. Sommeren 1994 var den rake motsetning til den foregående. Den var usedvanlig kald og fuktig. Neste vinter var mer «normal», men antageligvis i løpet av en mildværsperiode før isen hadde gått i lagunen, ble det vasket store mengder sand ut over deler av stranda rundt lagunen. Noe av dette ble avsatt på vårt studieområde, slik at det meste av starttuene i juni 1995 var dekket av et opp til 1 cm tykt sandlag. Noe av sanden ble vasket vekk i løpet av de to følgende årene. Den mest iøynefallende endringen de siste årene var imidlertid at starttuene i stor grad døde ut, særlig i de to øverste sonene. Det som opprinnelig hadde vært en grønn eng med tydelig avgrensede tuer, forandret seg etter hvert til en nærmest vegetasjonsløs, brun flate. Grunnen til denne degenereringen av vegetasjonen er sannsynligvis kompleks. Allerede etter tørkesommeren var tuene tydelig svekker, noe som bl. a. kan ha gjort at de ble sårbare overfor den påfølgende tildekkingen av sand.

Ved å se på artene enkeltvis kommer en del mønstre og prosesser bak denne degraderingen av collembolsamfunnet klarere fram (Figur 9). Det var tydelig at artene reagerte forskjellig på de enkelte hendelsene og at de hadde ulik evne til å restituere seg etter kraftige forstyrrelser.

H. viatica viste et helt spesielt reaksjonsmønster, med vesentlig mindre reduksjon i forekomsten enn de andre artene. I de to øverste sonene hadde den en



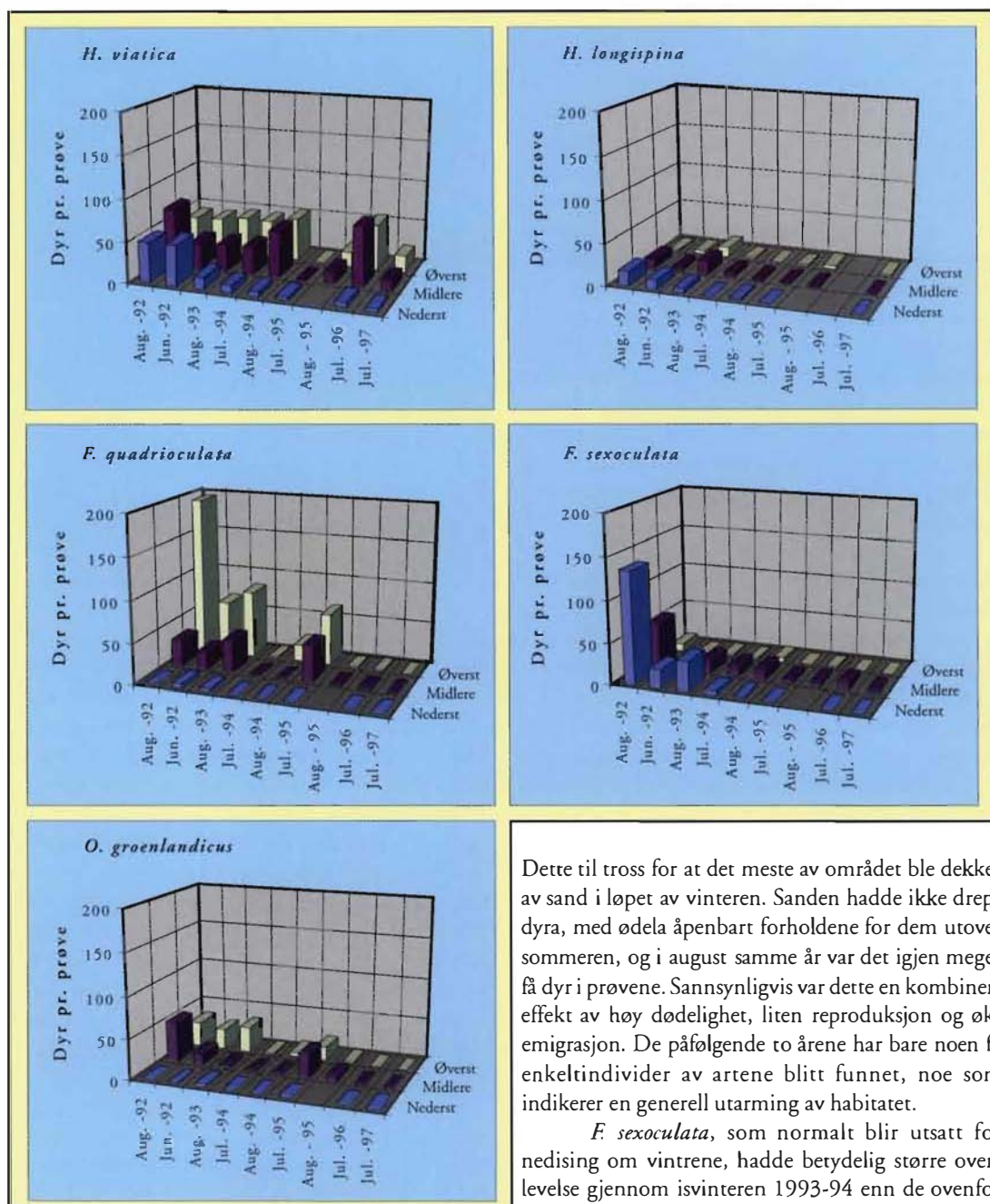
Figur 8.
Endringer i den totale populasjonstettheten av collembolsamfunnet på Gludneset i perioden 1992-97. Soneinndelingen er vist i Figur 2.

forbausende jevn tetthet de tre første årene. Det faktum at ingen av de klimatiske hendelsene i denne perioden syntes å ha noen merkbar effekt på arten, er i overensstemmelse med dens mobilitet og atferd. Den vil vandre vekk fra ugunstige områder og komme tilbake hvis forholdene forbedrer seg. Som tilpasning til en forutsigbar hendelse, ser den ut til å vandre oppover strandenga om høsten for å unnsnippe de ugunstige vinterforholdene lengre nede. Om våren kan de så vandre raskt nedover igjen og spre seg utover alle sonene. Avsetning av sand på sein vinteren 1995, fikk dem tydeligvis til å trekke unna studiefeltet denne sommeren. I august samme år var det en tendens til at de kom tilbake, og neste sommer var de på ny oppe i den normale tettheten. Den nye nedgangen i 1997 skyldtes sannsynligvis at starttuene på det tidspunktet var nesten helt ødelagt og at dyrene i stor grad hadde forlatt området.

H. longispina har også stor mobilitet, men foretar ikke tilsvarende vandring som *H. viatica*. Den har derfor mindre mulighet til å unnsnippe ugunstige forhold som opptrer lokalt på deler av stranda. Etter 1993 var den meget fåtallig i prøvene. Det er uklart om noe av nedgangen i tetthet av *H. longispina* kan representere en gradvis utvandring fra området. Men når det gjelder de tre siste artene, er deres mobilitet så vidt mye mindre at vi kan betrakte nedgangen som en ren utdøingseffekt.

Den årvisse nedising, særlig i den nederste delen av enga, vil sannsynligvis medføre betydelig vinterdødelighet. Dette kan være grunnen til nedgangen fram til juni 1993. Etter vinteren skulle en forvente en kraftig populasjonsvekst hos alle artene i forbindelse med sommerens reproduksjon. Nærings-tilgangen for collemboler er meget høy i dette habitatet, og populasjonstetthetene var sannsynligvis langt under bæreevnen. Alt skulle derfor ligge til rette for en rask populasjonsvekst, ikke minst siden 1993 ble en av de varmeste somrene på lenge. Likevel var det bare én art, *F. sexoculata*, som viste en svak,

Figur 9.
Variasjoner i populasjonstettheten til de 5 mest tallrike collembolartene på Gludneset i perioden 1992-97. Soneinndelingen er vist i Figur 2.



signifikant økning i populasjonstettheten i løpet av sommeren. Dette kan ha sammenheng med at engen ble uvanlig tørr utover sommeren, noe som sannsynligvis resulterte i høy mortalitet særlig av juvenile individer (Hertzberg 1998). Også starrplantene bar tydelig preg av tørke denne sommeren. Grunnen til at *F. sexoculata* ble minst påvirket av dette kan være at den med sin hovedutbredelse i den nederste sonen ble minst utsatt for tørke, samtidig som den er forholdsvis tørkeresistent.

Den kraftige nedising av hele strandenga den påfølgende vinteren ser ut til å ha hatt en dramatisk effekt på alle artene unntatt *H. viatica*. Aller størst var effekten på *F. quadrioculata* og *O. groenlandicus* som er minst tilpasset slike hendelser. Disse to artene ble nesten helt eliminert. Men noen overlevde og begge artene viste stor evne til å restituere seg allerede i løpet av sommeren 1994. Det ses av at de to artene i juli 1995 hadde en tilsvarende tetthet som to år tidligere.

Dette til tross for at det meste av området ble dekket av sand i løpet av vinteren. Sanden hadde ikke drept dyra, med ødela åpenbart forholdene for dem utover sommeren, og i august samme år var det igjen meget få dyr i prøvene. Sannsynligvis var dette en kombinert effekt av høy dødelighet, liten reproduksjon og økt emigrasjon. De påfølgende to årene har bare noen få enkeltindivider av artene blitt funnet, noe som indikerer en generell utarming av habitatet.

F. sexoculata, som normalt blir utsatt for nedising om vintrene, hadde betydelig større overlevelse gjennom isvinteren 1993-94 enn de ovenfor nevnte artene. Men også for den var nedgangen betydelig, og den viste ikke tilsvarende evne til raskt å restituere seg som sin mer opportunistiske slektning *F. quadrioculata*. Populasjonstettheten til *F. sexoculata* har derfor holdt seg lav siden.

Syntese

Variasjoner i miljøet er viktige drivkrefter i utforming og dynamikk til økologiske samfunn. Over lang tid får dette evolusjonære konsekvenser, slik at artene blir mer eller mindre godt tilpasset slike variasjoner. Studiene av *H. tullbergi* understreker hvordan ikke bare klimatiske sesongmessighet, men også de store, uforutsigbare variasjonene mellom arktiske somre kan være viktige for utformingen av en arts livshistorietilpasninger (Martens & Bourgoignie 1977).

For de fleste collembolene vil variasjoner i rom være mindre iøynefallende som evolusjonær kraft enn klimatisk variabilitet, bl.a. fordi grad av habitatheterogenitet ofte varierer kraftig over selv meget korte avstander. Enkelte arter er imidlertid tilpasset habitattyper som alltid viser en betydelig grad av oppsplittethet og/eller forutsigbar heterogenitet, og kan dermed lettere tilpasse seg dette ved fysiologiske, livshistorie, eller atferdsmessige tilpasninger (Leinaas 1983). *H. viatica*, som har sin typiske utbredelse i strandsonen, er en slik art som viser klare atferdsmessige tilpasninger til habitat-heterogenitet, ofte med koordinert massevandring.

De umiddelbare konsekvensene av miljø-variasjoner vil være styrt av de enkelte artenes tilpasninger. Arter som lever side om side selv innen så begrensede områder som bjørnestrang-enga på Gludneset, viser til dels svært forskjellige løsninger på de samme økologiske problemene. For fjernt beslektede arter vil dette bl.a. gjenspeile fylogenetiske forskjeller; dvs. at ulike slekter/familier har sine særpreg og begrensninger, og som gjør at tilpasninger til samme forhold vil kunne gi svært forskjellige utslag. Hos nært beslektede arter, som *F. sexoculata* og *F. quadrioculata*, skyldes forskjeller i livshistorie-tilpasninger mest sannsynlig at de er tilpasset habitater som i sin hovedutbredelse skiller seg fra hverandre, med ulike økologiske krav. De to artene vil så kunne sameksistere i en sone der begge settene med tilpasninger vil være vellykket. Konkurransen kan innsnevre denne sonen, ved at en art blir ekskludert av den andre langs en del av en miljøgradient der den ellers ville kunne eksistere. Betydningen av en eventuell konkurransemessig interaksjon mellom *F. sexoculata* og *F. quadrioculata* er fortsatt ukjent.

Det er grunn til å anta at den enkelte arten gjør det best i den del av gradienten som er nærmest dens hovedutbredelse: f.eks. *F. quadrioculata* øverst, *F. sexoculata* nederst, og *H. viatica* over hele strandengen. Forskjeller i tilpasningene gir dermed grunnlag for artenes ulike suksess og fordelingsmønster selv innenfor de moderate miljøgradientene som eksisterer innen en bjørnestrang. Og siden viktige miljøparametre ikke bare varierer i rom, men også i tid, på en svært uforutsigbar og uregelmessig måte, vil forholdet mellom artene kunne variere kraftig fra år til år. Men selv med disse store variasjonene eksisterer det sannsynligvis en forholdsvis klart definert «normalsituasjon» som samfunnet vil finne seg i nærheten av hvis det får utvikle seg noen år uten store forstyrrelser, og som det igjen vil bevege seg mot etter eventuelle miljøforstyrrelser. Ut fra studiene på Gludneset og observasjoner fra tilsvarende habitater andre steder på Svalbard (særlig Colesbukta), ser det ut til at den romlige strukturen i en slik «normaltilstand» vil ligne på det vi fant i begynnelsen av undersøkelsen våre, og som antydte i Tabell 2.

En slik "normaltilstand" representerer en teoretisk likevektstilstand som det er umulig å definere annet enn i grove trekk. Likevel reflekterer disse trekkene betydningen av forutsigbare

Art	Sone		
	Øverst (Ø)	Midlere (M)	Nederst (N)
<i>H. viatica</i>	xx	xx	xx
<i>H. longispina</i>		x	x(x)
<i>O. groenlandicus</i>	xx	xx	
<i>F. quadrioculata</i>	xxx	xx	(x)
<i>F. sexoculata</i>	x	xx	xxx

(deterministiske) prosesser i utformingen av det romlige fordelingsmønsteret artene imellom. Betydningen av tetthetsavhengige regulerende faktorer som inter-og intraspesifikk konkurranse vil øke jo nærmere «likevektstilstanden» systemet befinner seg. Teoretisk sett vil samfunnet i perioder med få og moderate forstyrrelser svinge omkring denne likevektstilstanden, og systemets stabilitet vil være avgjørende for hvor fort den vil vende tilbake til utgangspunktet (restituere seg) etter en viss forstyrrelse. Men i løpet av vår undersøkelsesperiode skjedde stadig nye, kraftige forstyrrelser som hindret en slik restituerende. Systemets stabilitet kunne derfor ikke observeres. Studiene har likevel vist hvordan artenes livshistorietilpasninger har betydning for systemets stabilitet. Økologisk stabilitet er et komplekst begrep, som bl.a. omfatter forhold som i hvilken grad et samfunn kan motstå en forstyrrelse (resistens) (Pimm 1986), hvor raskt det restituerer seg etter forstyrrelsen (resilience). Resistens kan oppnås ved unngåelse eller toleranse. *H. viatica* gir et godt eksempel på den først nevnte strategien, som ved hjelp av migrasjon unnsnapp de mest dramatiske forstyrrelsene i løpet av undersøkelsen. *F. sexoculata*, derimot, viste stor grad av toleranse overfor de samme forstyrrelsene. Den syntes minst påvirket både av tørkestress sommeren 1993, og av nedisingen den påfølgende vinteren. *H. longispina* og *O. groenlandicus* viste seg begge langt mer sensitive for klimatisk stress enn de to foregående artene. Men ved sin eggdiapause viser de en annen form for resistens som kan karakteriseres som både toleranse og unngåelse i tid. Diapausestadiet er i seg selv meget resistent, og ved å stanse utviklingen kan artene unngå at de mest sensitive stadiene blir utsatt for spesielle stress-situasjoner. *F. quadrioculata* representerte den motsatte ytterlighet ved å være minst resistent av alle artene, men til gjengjeld har den meget høyt vekstpotensiale som muliggjorde en rask restituerende allerede i løpet av første vekstsesong etter at den nesten ble eliminert vinteren 1993-94. Som forventet viste altså de artene som er tilpasset et miljø hvor det ofte forekommer kraftige klimarelaterte forstyrrelser (nederst i strandsonen) ulike former for atferdsmessige, fysiologiske og livshistorietilpasninger for å redusere effekten av slike forstyrrelser, mens den arten som har den videste utbredelse og dominerer i habitater med svært ulike mikroklimatiske forhold, er mindre resistent. Denne har imidlertid stor evne til raskt å restituere en høy populasjonstetthet etter selv kraftige forstyrrelser.

Tabell 2.

Antatt teoretisk likevektstilstand til fem arter i collembol-samfunnet i bjørnestrang-enga ved Gludneset (nær Ny-Ålesund). For soneinndeling se Figur 2. Semikvantitativ presentasjon av variasjonen i dominansforhold mellom de fem mest tallrike artene over enga. XXX=dominerende, klart mest tallrik; XX=tallrik, forekommer i tilnærmet alle tuer; X=sparsomt forekommende, ikke i alle tuer.

Alt i alt synes systemet å ha hatt en betydelig grad av innebygd stabilitet. Det at en serie med forstyrrelser endret strukturen i samfunnet mer og mer fra utgangspunktet, har lite å si i denne sammenheng. Sannsynligvis ville det kunne ha restituert seg i løpet av få sesonger med gunstige forhold, hvis det ikke hadde vært for det forholdet at starttuene selv hadde blitt ødelagt. Dette illustrerer et mønster som sannsynligvis er typisk for mange arktiske, terrestre systemer. Fordi strukturen i næringsnetter generelt er enkel i slike systemer (få arter og få interaksjoner), har samfunnet stor evne til å restituering, selv om forekomsten av artene blir kraftig forstyrret (May 1981, Pimm 1986). Men denne dynamiske stabiliteten opprettholdes bare så lenge resten av økosystemet er intakt, dvs. så lenge vegetasjonsdekket ikke skades. Så til tross for stor (teoretisk) stabilitet, er systemet likevel svært sårbart overfor visse typer forstyrrelser. På Svalbard som ellers i Arktis tenker en da særlig på slitasje som følge av menneskelig aktivitet. Rasingen av starrensystemet skyldtes imidlertid naturlige hendelser. Hva som var den utløsende forstyrrelsen er ikke helt klart. Sannsynligvis var det en kombinasjon av tørke og oppskylling av sand. En langtids oppfølging av dette området vil være av interesse for å oppnå en økt forståelse av dynamikken og stabiliserende prosesser i et erodert system der jordsmonnet fortsatt er intakt. Tilsvarende studier av områder med klare slitasjeskader vanskeliggjøres ved at både vegetasjon og jordsmonn påvirkes, og at skadene er meget variable selv innenfor små områder.

En av hovedproblemstillingene til prosjektet var å belyse hvordan den romlige fordelingen av et oppsplittet habitat påvirker dynamikken i et collembolsamfunn. Den jevne gradienten i tueavstand over engen gjorde det til et meget interessant modelsystem, likeså det faktum at systemet var en dynamisk sett velavgrenset enhet. Selv om noen av artene har en typisk hovedutbredelse høyere opp, så var starrenge så vidt isolert av en vegetasjonløs sone at immigrasjon av individer ville være meget begrenset. To forhold kompliserte imidlertid denne analysen. For det første varierte mikroklimaet (fuktigheten) over engen parallelt med grad av isolasjon mellom tuene. Flere aspekter ved denne klimagradienten påvirker collembolene til dels meget kraftig, og vil dermed kunne maskere effekter av gradienten i tueavstander. I tillegg ble dynamikken i systemet etter hvert fullstendig dominert av en serie med kraftige klimarelaterte forstyrrelser. Så selv om det ble påvist at artene på forskjellig måte blir påvirket av graden av isolasjon mellom tuene, så er det fortsatt uklart i hvilken grad artenes evne til å utnytte et fragmentert habitat påvirker deres innbyrdes fordelingsmønster over starrenga. Graden av isolasjon mellom tuene kan bl.a. tenkes å ha påvirket artenes resistens og resilience ved disse forstyrrelsene. Det er også grunn til å anta at det romlige aspektet vil kunne være mer betydningsfullt i perioder med mindre stressende klimaforhold.

En hovedutfordring ved videre studier er derfor å prøve å forstå hvordan habitatheterogenitet

påvirker artenes respons på klimatiske hendelser. Videre bør langtidsstudier også kunne bidra til økt forståelse av betydningen av habitatoppsplittning i perioder hvor populasjonene har kunnet bygge seg opp til nivå der tetthetsavhengige faktorer gjør seg mer gjeldende og samfunnet dermed befinner seg nærmere en teoretisk likevektsstilstand.

Referanser

- Birkemoe, T. 1998. Population dynamics and life history strategies of Arctic Collembola. Dr. Scient. avhandling, Universitetet i Oslo.
- Birkemoe, T. & Leinaas, H.P. 1999. Reproductive biology of the Arctic collembolan *Hypogastrura tullbergi*. *Ecography* 22: 31-39.
- Formann, R.T.T. 1995. Land Mosaics; The ecology of landscapes and regions. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Hanski, I. 1999. Metapopulation Ecology. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, Oxford.
- Hertzberg, K. 1997. Migration of Collembola in a patchy environment. *Pedobiologia* 41: 494-505.
- Hertzberg, K. 1998. Population responses to habitat patchiness: Arctic Collembola as a study system. Dr. Scient. avhandling, Universitetet i Oslo.
- Hertzberg, K. & Leinaas, H.P. 1998. Drought stress as a mortality factor in two pairs of sympatric species of Collembola at Spitsbergen, Svalbard. *Polar Biol.* 19: 302-306.
- Hertzberg, K., Leinaas, H.P. & Ims, R.A. 1994. Patterns in abundance and demography in patchy habitats: Collembola in a habitat patch gradient. *Ecography* 17: 349-359.
- Leinaas, H.P. 1983. Surface dwelling Collembola in variable environments. Demographic, behavioural and physiological adaptations. Avhandling for den filosofiske doktorgrad. Universitetet i Oslo.
- Leinaas, H.P. & Fjellberg, A. 1985. Habitat structure and life history strategies of two partly sympatric and closely related, lichen feeding collembolan species. *Oikos* 44: 448-458.
- May, R.M. 1981. Theoretical Ecology. Principles and Applications. 2nd Ed. Blackwell, Oxford.
- Mertens, J. & Bourgoignie, R. 1977. Aggregation pheromone in *Hypogastrura viatica* (Collembola). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2: 41-48.
- Pimm, S.L. 1986. Community stability and structure. I: Soulé, M.E. (ed.), *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts, USA. Pp. 309-329.
- Stearns, S.C. 1976. Life history tactics: A review of the ideas. *Q. Rev. Biol.* 51: 3-47.

SEX OG GENER I SVALBARDS FLORA

Relevans til bevaringsbiologi og klimaendringer

Christian Brochmann

- men ej for bræen; to år derefter lå den under sneen¹

Nordområdene våre har vært utsatt for dramatiske endringer i klimaet gjentatte ganger. Ikke nok med at det har vært flere istider de siste par millioner år, men boringer i Grønlandsisen viser at temperaturen også i løpet av istidene og mellom-istidene har gått opp og ned mye raskere enn man forestilte seg for bare noen få år siden. Klimaendringene ble nylig karakterisert som en *flickering switch* i en *Nature*-artikkel: temperaturen har faktisk endret seg fra tilnærmet istidsnivå til tilnærmet dagens nivå på under ett ti-år (Taylor mfl. 1993). I dag står vi overfor en ny dramatisk endring, en sannsynligvis menneskeskapt global oppvarming, som modellene viser vil slå spesielt raskt ut i Arktis. På den annen side er det mulig at vi går inn i en ny istid på litt lengre sikt. Den nåværende mellom-istiden kan gå mot slutten - en mellom-istid varer vanligvis rundt 10 000 år og en istid 10 ganger så lenge - og nå er det 10 000 år siden sist....

Dagens Svalbard huser et lavmælt mangfold av kortvokste blomsterplanter, omtrent 160 arter i alt. De fleste av disse er vidt utbredt også i andre arktiske områder. Hva skjer med dem når isen legger seg, eller når klimaet blir varmere enn i dag, som for noen få tusen år siden? Hvor kom de fra, og når kom de til Svalbard? Hva kan deres historie fortelle om hva som kan skje ved en ny klimaendring? Det er sagt at planter og dyr har tre muligheter ved dramatiske miljøendringer: "evolve out of trouble, move out of trouble, or go extinct". Paleobiologene har vist at "virtually all plant and animal species that have ever lived on the earth are extinct", så den siste muligheten er den klart vanligste på lang sikt (jf. dino-saurene). Dagens plantearter på Svalbard har imid-

lertid overlevd så langt, et eller annet sted, og vi vet at mange av dem må ha overlevd gjennom flere av de voldsomme miljøendringene. Nøkkelen til deres foreløpige suksess må dermed ligge i deres evne til å "evolve" og "move", og noen sider av dette er undersøkt i dette TERRØK-prosjektet.

Mytene om stasis og utarming

Konklusjonen i foregående avsnitt står i sterk kontrast til to seiglivete myter om arktiske floraer. For det første har det vært antatt at arktiske planter har spesielt dårlig evne til å spre seg. De fleste av dem mangler klassiske tilpasninger til langdistanse-spredning, som hår og vinger på frø og frukter. Mange mener at plantene dermed må ha overlevd istidene i mange, små isfrie områder, både på Svalbard og i Fastlands-Norge: de kan ikke ha greid å spre seg til Svalbard og Norge på den korte tiden etter siste istid. Samtidig hevdes det at Arktis er en evolusjonær fryseboks - at evolusjonshastigheten er lav på grunn av kulde, kort vekstsesong og lang generasjonstid. Dette er *myten om stasis*, eller *overvintringsteorien*.

Framveksten av molekylærgenetiske verktøy det siste tiåret har gitt oss nye muligheter til å teste hypoteser om spredning av planter. Et nytt fagfelt, *fylogeografien*, har dukket opp. Her undersøkes sammenhengen mellom slektskap mellom forskjellige bestander av en art og deres geografiske lokalisering, ved å sammenligne *molekylærgenetisk "avstand"* (ulikhet) og *geografisk avstand* mellom bestandene. I fylogeografien kan en altså teste hypoteser om organismenes vandringshistorie. Våre undersøkelser av noen arter på Svalbard og nærliggende områder ved isoenzym- og DNA-analyser tyder på at Svalbard-bestandene er mindre isolert enn tidligere antatt. Rødsildre *Saxifraga oppositifolia* og tuesildre *S. cespitosa* på Svalbard er fot eksempel så nært beslektet med sine artsfrender i Norge at det må ha vært langdistanse-spredning over Barentshavet for ikke så lenge siden, sannsynligvis etter siste istid. Tilsvatende er snøarve *Cerastium arcticum* på Svalbard svært nært beslektet med bestander på Grønland, så nært at

¹fra prestens tale i Peer Gynt:

og inden høsten kom, steg atter røgen
ifra en fjeldgård, lagt i bedre ly.
I ly? For flommen, ja, - men ej for bræen;
to år derefter lå den under sneen.

Dog, mandens mod fik skreden ikke krøget.
Han grov, han rensed, førled, rydded grus, -
og før den næste vintersne var føget,
stod rejst for tredje gang hans ringe hus.

fintfølende "genetiske fingeravtrykk-metoder" ikke kan avgjøre om en plante stammer fra det ene eller det andre området. Den norske snøarven har et tilsvarende forhold til islandsk snøarve og er ganske fjernt beslektet med Svalbard-Grønland-snøarven. Undersøkelser av rublom-arter *Draba* spp. på Svalbard og i Norge tyder også på omfattende spredning.

Slike indirekte, genetiske metoder kan dessverre ikke gi svaret på *hvordan* langdistanse-spredningen skjer, den er tross alt såpass sjelden at vi ikke kan håpe på å kunne observere den direkte. De mest aktuelle mulighetene er spredning med vind over is og snø i de skogløse arktiske områdene, med vind over havis, med isfjell, og med fugl. Vindspredning skjer nok av og til over lange avstander på tross av at plantefrøene mangler hår og vinger. For å si det med

Berg (1988): "Det er innlysende at når vannkanner, dører og hester kan spres med vind, så kan også slike frø og frukter som ikke har spesielle tilpasninger til vindspredning løftes og fraktes av sterke vinder fra tid til annen". Selv om langdistanse-spredning påvises, er det ikke dermed motbevist at noen planter også kan ha overlevd istidene på stedet. Men overvintringsteorien er dermed ikke *nødvendig* for å forklare at det finnes planter på Svalbard - den er en såkalt *overflødig* teori, iallfall for de artene som er undersøkt hittil. Og viktigst av alt - de fylogeografiske studiene tyder på at arktiske planter har stor evne til å "stikke av" og seinere komme tilbake, ved store miljøendringer. Disse aspektene vil ikke bli utdypet mer i dette kapitlet (se oversikt hos Brochmann mfl. 1996).

		Antall arter og underarter	% av totalflora, event. av kjente arter
Utbredelse og livsform			
<i>Geografisk utbredelse</i>	Sirkumpolar	114	71,3
	Amfiatlantisk	35	21,9
	Endemisk	3	1,9
	Annen utbredelse	8	5,0
<i>Hyppighet på Svalbard</i>	Svært sjelden (1-4 lokaliteter)	24	15,0
	Sjelden (5-25 lokaliteter)	33	20,6
	Vanlig eller spredt	103	64,4
<i>Livsform</i>	Ett- til to-årig	3	1,9
	Flerårig urt	148	91,9
	Vedplante	10	6,2
Genetisk 'arkitektur'			
<i>Kromosom-telling foretatt</i>	Arktisk materiale	157	97,5
	Svalbard-materiale	90	55,9
<i>Antall kromosom-sett (ploidinivå)</i>	Diploid	30	21,7
	Polyploid	108	78,3
	Ukjent ploidinivå	23	(14,3)
<i>Molekylærgenetiske data foreligger</i>	Arktisk materiale	52	32,3
	Svalbard-materiale	46	28,6
Formeringsmåter			
<i>Antatt hoved-formeringsmåte</i>	Seksuell	97	60,2
	Klonal	36	22,4
	Blanding	28	17,4
<i>Kjønnsforhold</i>	Hermafrodit	133	82,6
	Monoik	18	11,2
	Gynodioik	2	1,2
	Dioik	8	5,0
<i>Pollineringsvektor</i>	Insekt	98	60,9
	Vind	63	39,1
<i>Antatt hoved-pollineringsmåte</i>	Selvpollinering	86	74,1
	Blanding	9	7,8
	Krysspollinering	21	18,1
	Ukjent	45	(28,0)
<i>Data for selvpollinerings-effektivitet foreligger</i>	Arktisk materiale	53	32,9
	Svalbard-materiale	18	11,2
<i>Evne til klonal formering</i>	Ingen (rent seksuelle arter)	87	54,0
	Iallfall i noen grad	74	46,0
<i>Klonal formeringsmåte</i>	Aseksuelle frø	20	12,4
	Urlopere	47	29,2
	Yngleknopper	11	6,8
	Skudd/blad-deler	4	2,5
Bevaringsbiologiske hovedgrupper (cf. Figur 6)			
	Krysspollinerende diploider	9	6,6
	Selvpollinerende diploider	21	15,4
	Seksuelle polyploider	58	42,6
	Aseksuelle polyploider	48	35,3
	Kan ikke klassifiseres foreløpig	25	(15,5)

Tabell 1.
Oversikt over geografisk utbredelse, genetisk "arkitektur", formeringsmåter og bevaringsbiologiske hovedgrupper i Svalbards indigene flora (basert på data for 161 arter og underarter gitt i Appendiks 1).

I denne oversikten skal vi konsentrere oss om den andre myten: myten om at den arktiske floraen er ganske *utarmet*, ikke bare i artsantall, men også når det gjelder genetisk variasjon. Dette er en overdrivelse basert på to observasjoner. Den *første observasjonen* er at antall arter i klassisk taksonomisk forstand er lavt, som nevnt regnes omtrent 160 arter som hjemmehørende i den naturlige floraen på Svalbard, mens tallet kan være mange ganger så høyt i områder lenger sør. Imidlertid har de fleste Svalbard-artene en spesielt broket evolusjonær fortid, de er oppstått som kryssninger mellom andre arter. En gjennomsnittlig Svalbard-art i dag kan sies å representere flere arter, fordi genene fra flere stamarter er mer eller mindre bevart i hver enkelt nålevende art. I dette kapitlet vil vi vise at en mer "rettferdig" opptelling av Svalbards arts mangfold av blomsterplanter vil gi nesten tre ganger så mange arter, dvs. $161 \times 2,7 = 435$ arter.

Den *andre observasjonen*, eller sett av observasjoner, som har ledet fram til myten om utarming i Arktis er den påfallende lave aktivitet av pollinerende insekter som ellers kunne ha hjulpet plantene med å opprettholde et regelmessig seksualliv. Og selv om det er mye vind, står vanligvis de vindpollinerte plantene så spredt at man vanskelig kan tenke seg at pollenet når sitt mål særlig ofte. I tråd med dette ser man da også at mange planter i Arktis regelmessig pollinerer seg selv, med de skadevirkninger en slik ekstrem form for innavl kan tenkes å føre til. Det ser dessuten ut til at mange planter kutter seksuallivet helt ut og istedet danner kloner, nøyaktige, genetiske kopier av seg selv. Dette greier de ved hjelp av yngleknopper, ved utløpere, eller til og med ved frø dannet uten befruktning. Det har for eksempel vært antatt at knoppsildre *Saxifraga cernua*, en vanlig sildreart på Svalbard som kjennes ved sin ene hvite blomst og sine mange dyprøde yngleknopper, består av mange planter som tilhører én eneste klon over store geografiske områder. Antakelsen var basert på at en stadig treffer på småplanter som vokser opp fra løsnete yngleknopper, mens en nesten aldri har sett at blomsten utvikles til frukt med frø (det viste seg at antakelsen er feilaktig, og dette kommer vi tilbake til seinere i kapitlet).

En naturlig konklusjon, basert på dette siste settet av observasjoner, er at den arktiske floraen er særdeles lite egnet til å overleve og evolvere ved drastiske miljøendringer, fordi det er alment antatt at genetisk variasjon er nødvendig for langsiktig overlevelse og tilpasning til nye miljøforhold. Mesteparten av dette kapitlet vil brukes til å vise at utgangspunktet er galt: Det *er* mer plantesex enn en skulle tro i Arktis, særlig på gode dager når sola varmer, og det *er* mye genetisk variasjon i mange arktiske plantearter, på tross av deres tilsynelatende forkviklete seksualliv. Derimot er *fordelingen* av den genetiske variasjonen annerledes enn hos mange sørlige arter. De fleste arktiske plantearter har en særpregt *genetisk "arkitektur"*. De har mange sett kromosomer, noe som henger sammen med deres evolusjonshistorie som ble nevnt ovenfor i forbindelse med artsantallet. Dette gir plantene en

særegen evne til å unngå skadelige effekter av perioder med innavl og katastrofer som reduserer individtallet (genetisk drift, flaskehals-situasjoner, founder effects), og fører dermed til en helt annen situasjon for deres bevaringsbiologi enn hos andre planter og dyr. Forvaltningen av arktiske plantearter kan derfor i liten grad basere seg på klassiske teorier som er sprunget ut fra studier av sørlige dyr og planter.

I dette kapitlet vil vi forsøke å vise hvordan Svalbards nåværende flora har overlevd på tross av de dramatiske klimaskiftene og istidene, om enn ikke på samme sted hele tiden. Artene må ha greid det på grunn av sin evne til å spre seg, og på grunn av sin evne til å utvikle seg ved å kombinere og sikre høy grad av genetisk variasjon.

To sex (and how to sex), or not to sex?

En lett omskrivning av Shakespeares ord illustrerer en sentral antakelse i biologien om at langsiktig overlevelse (*to be*) er knyttet til variasjon sikret ved seksualitet (*to sex*; modifisert fra Hestmark 1991). Det har lenge vært kjent at frekvensen av normal seksualitet, dvs. kryssbefruktning mellom ulike individer, avtar mot nord, og at planter i insektsfattige, kalde områder dermed må klare seg mer eller mindre på egen hånd, ved selvbefruktning eller kloning. Kunnskapen om arktiske arters reproduksjonsbiologi, og især om de genetiske effektene av hvilken måte de formerer seg på, er fremdeles svært mangelfull, men Svalbard framstår idag som det arktiske området som er best undersøkt i så måte. I Appendix 1 er det gitt en statusoversikt over den nåværende kunnskapen om Svalbards arter, og disse dataene er oppsummert i Tabell 1. Mange av opplysningene er foreløpige antakelser eller basert på enkeltobservasjoner. Særlig mangler vi kunnskap om frekvensen av normal sex hos den enkelte art sett i forhold til hvor lenge plante-individene lever, og i forhold til hvor ofte det skjer ny-rekruttering i bestanden. Det er bare artens hyppigste, "hverdagslige" formering vi får øye på når vi tilfeldigvis er til stede.

Selvpollinering eller krysspollinering?

De fleste artene på Svalbard har tokjønnet (hermafroditiske) blomster, som både har fruktemne og pollenbærere. Slike blomster har mulighet for selvpollinering ved at pollenbærerne bøyer seg inn til arret eller kommer borti arret under blomstens utvikling. Dette kan enkelt observeres med en håndlupe hos mange arter på Svalbard, f.eks. høyfjellskarse *Cardamine bellidifolia* og rublom-arter *Draba* spp. I sørlige strøk er mange tokjønnetede arter sikret mot selvbefruktning ved at eget eller nært beslektet pollen blir "gjenkjent" og avvist før befruktning (såkalt selvinkompatibilitet). Det er imidlertid praktisk talt ikke påvist selv-inkompatible arter i arktisk-alpine områder, det vil si at såfremt eget pollen kommer

fram til eget arr, kan selvbefruktning skje og frø utvikles: artene er *selv-kompatible*.

Dette betyr ikke at alle Svalbard-artene regelmessig setter selvbefruktede frø. Noen har for eksempel ingen aktiv pollenbærer-bevegelse for avsetning av eget pollen, og noen har blomster hvor pollenbærere og arr modnes til litt forskjellig tid (f.eks. rødsildre og knoppsildre). Men slike arter kan også sette selvbefruktede frø ved at vind eller insekter frakter pollenet til eget arr, f.eks. ved at fluer roter rundt i en blomst på fluers vanlige vis, eller ved at noen blomster innimellom modner arr og pollen samtidig. Arter med aktiv selvpollinering kan også sette endel kryss-befruktede frø, for eksempel ved såkalt "forsinket selv-pollinering" eller forskjeller mellom blomstene i blomsterstanden – da kan insektene få slippe til først. Bleikrublom *Draba oxycarpa* viser disse to mekanismene, som sikrer insektsbesøk i gode sesonger. Blomstene kan stå åpne for insektene i noen timer eller dager før egen-bevegelsen av pollenbærerne begynner. Videre er de første blomstene som utvikles i blomsterstanden hos bleikrublom mindre aktive i selv-pollineringen enn de som utvikles seinere. Slike arter kan karakteriseres som mer eller mindre "blandings-pollinerte" (*mixed maters*).

Det finnes neppe arter som bare selvpollinerer, uten noen gang å kunne bli krysspollinert. Og fordi alle artene kan benytte eget pollen hvis det av en eller annen grunn skulle havne på eget arr, finnes det neppe noen tokjønnede arter som aldri setter noen selvbefruktede frø. De eneste artene som med sikkerhet aldri setter noen selvbefruktede frø, er de som er særbu (dioike), som har egne hann- og hunn-individer. Det er bare seks rent særbu arter på Svalbard, fire av dem tilhører vier-slekta *Salix*, og de andre er smalstarr *Carex parallela* og molte *Rubus chamaemorus*. I tillegg er fjellsyre *Oxyria digyna*, fjellpestrot *Petasites frigidus* og arktisrosenrot *Rhodiola rosea* ssp. *arctica* ofte særbu, men disse kan også ha tokjønnede blomster. På den andre enden av skalaen finner vi arter som regelmessig selvpollinerer på et tidlig stadium i utviklingen av blomsten, til og med inne i knoppen før den åpnes. Dermed reduseres muligheten for fremmedpollinering til et minimum, men frøsettingen er sikret selv i de hustrigste Svalbard-somre - for eksempel hos berg-rublom *Draba norvegica*. Men til og med hos disse artene er det av og til mulighet for krysspollinering, fordi vi finner variasjon mellom blomstene. I enkelte blomster bøyer ikke pollenbærerne seg inn mot arr

før etter en stund (forsinket selvpollinering, se over), og i enkelte knopper kan en se at arr

stikker ut, motakelig for fremmed pollen allerede før blomsten åpnes. Denne skalaen, som går fra helt overveiende selvpollinering til fullstendig krysspollinering, kan beskrives med det vi kaller artenes "*selvpollinerings-effektivitet*" (Appendiks 1). Vi kan utestenge insekter ved å lukke plantene inne i luftige "bur" (damestrømper er populært), og se hvor mye frø de setter i forhold til frittstående planter på tundraen, som er tilgjengelige for insektene. De "flinkeste" artene, som svalbardvalmue *Papaver dahlianum*, setter omtrent like mye frø innenfor som utenfor burene (effektivitet opp mot 1,0). De "dårligste" artene, som er avhengig av insektenes hjelp, setter ingen eller bare få frø når de bues inne (f.eks. fjellsmelle *Silene acaulis*; rødsildre; svalbardsildre *Saxifraga svalbardensis*; og knoppsildre).

Hos arter som har énkjønnete blomster, og hvor begge kjønn forekommer på samme plante-individ (*sambu*, eller *monoike*, arter; Appendiks 1), fører pollinering mellom blomster innen samme plante til selvbefruktning. Gode eksempler er de fleste starr-artene, slekten *Carex*, som er vindpollinerte. Disse artene er ikke undersøkt på Svalbard, men genetiske undersøkelser fra andre områder tyder på at de artene som forekommer som adskilte, spredte tuer ofte selvbefrukter ved at vinden frakter pollen mellom blomstene på samme tue. Et eksempel i denne gruppen er skjeggstarr *Carex nardina*. Andre starr-arter formerer seg klonalt, ved utløpere som av og til kan brytes av slik at en får genetisk identiske datter-individer. På Svalbard forekommer f.eks. ishavsstarr *Carex subspathacea* i denne gruppen. I bestander av slike starrarter er det påvist at nyrekruttering fra frø skjer fra frø som er satt etter kryssbefruktning.

Figur 1.
Rødsildre *Saxifraga oppositifolia* og knoppsildre *Saxifraga cernua*.
– Foto: A. Håpnes og G. Berge.



Fysisk adskillelse av kjønnene er som kjent den sikreste metoden for å redusere seksuell aktivitet. Hos de stillestående plantene fører kjønnsadskillelse til at insekter eller vind (en *pollenvektor*) nødvendigvis må til før noen befruktning kan skje, og dermed øker sannsynligheten for kryssbefruktning. Vi finner en skala i kjønnsnærhet som går fra de tokjønnede blomstene til monoiki og dioiki, og i tillegg finnes et blandings-system hos de "gynodioike" artene. Hos slike arter er noen individer tokjønnede, som altså har mulighet for selvpollinering, mens andre er rent hunnlige, og dermed kun setter frø etter krysspollinering. Fjellsmelle er et velkjent eksempel. På tundraen kan vi lett plukke ut hunn-tuene av fjellsmelle - de averterer etter pollen med sine store blomster, mens de tokjønnede tuene med sine små blomster tar det mer med ro - de kan jo greie seg selv uansett.

Det trengs svært tidkrevende feltundersøkelser for å fastslå nøyaktig hvor stor andel av frøene i en hel bestand som er produsert ved selvpollinering i forhold til krysspollinering, og slike undersøkelser er hittil ikke gjort på Svalbard. Data fra andre områder må brukes med stor forsiktighet, fordi det er påvist stor variasjon i formeringsmåter innen enkeltarter fra ett område til et annet. Det kan også være svært stor variasjon fra år til år - mellom gode og dårlige sesonger - og også mellom forskjellige klimatiske perioder. For eksempel er det kjent at arten blokkebær *Vaccinium uliginosum* overhodet ikke selvpollinerer i lavlands-områder, mens fjellbestander og sannsynligvis også arktiske bestander, kan sette mye frø etter selvpollinering. På Svalbard er det imidlertid mulig at denne arten ikke har satt frø siden den varme perioden etter istiden (se nedenfor).

Den *reelle graden av innavl* ved selvpollinering eller krysning mellom nære slektninger (ofte naboen) i en bestand kan bare undersøkes med populasjons-genetiske metoder. For det er til syvende og sist selvbefruktning, eller kryssbefruktning mellom slektninger, i *genetisk* forstand som er avgjørende. Krysspollinering mellom to individer av knoppsildre fører til selvbefruktning i genetisk forstand, hvis de to individene er genetisk identiske og dermed tilhører samme klon (spirt fra to yngleknopper fra samme morplante). Dette er enklere å avsløre i tilfeller hvor en blomst pollineres fra en annen blomst som sitter fast på samme plante - dette fører selvfølgelig til selvbefruktning. Dessverre er de fleste Svalbard-artenes genetikk svært kompleks på grunn av de mange kromosomsettene (jf. Figur 3). Eksakt populasjons-genetisk statistikk er derfor vanskelig å bruke, men dataene gir likevel grunnlag for endel konklusjoner.

Klonal formering:

Nesten halvparten av artene på Svalbard (74 arter) har mulighet til å reproducere seg aseksuelt, og dermed danne fritt voksende, genetisk identiske kopier av morindivider (*kloner*). Den vanligste klonale, eller vegetative, formeringsmåten er ved over- eller underjordiske utløpere (se Appendiks 1 og Tabell 1). Når utløperforbindelsen brytes

mellom skuddene, dannes fysiologisk uavhengige, men genetisk identiske individer. Noen utløper-produserende arter er antakelig nesten utelukkende aseksuelle på Svalbard i dagens klima, slik som den relativt varmekjære, svært sjeldne polarblokkebær *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*. Den er aldri blitt observert med modne bær på Svalbard. Slike varmekjære arter, som nå bare er representert med noen få, adskilte og små bestander i de gunstigste områdene i de indre fjordstrøkene på vestkysten, kan ha hatt en videre utbredelse og rik frøsetting i det varmere klimaet som eksisterte på Svalbard for noen få tusen år siden, i den postglasiale varmetiden. Restene av disse artene, i form av dagens små bestander, har muligens overlevd utelukkende ved klonal formering. Artene kan kanskje overleve noen tusen år på denne måten, og hvis klimaet blir varmere igjen, kan seksualiteten gjenopptas.

Noen arter kan formere seg ved såkalt "*botanisk jomfrufødsel*" - de kan sette fullt utviklete frø uten befruktning (agamospermi). Dette er velkjent hos løvetann-arter (*Taraxacum*), mure-arter (*Potentilla*), og grasarter som rapp (*Poa*-slekten). Men det er vist at de fleste slike arter også praktiserer "normal sex" innimellom, og at frøproduksjonen kan bestå av en blanding av aseksuelle og seksuelle frø, sannsynligvis varierende fra år til år. En undersøkelse av slike arters formering krever genetiske undersøkelser, hvor avkom etter krysninger mellom foreldre med forskjellige genotyper analyseres. Indirekte genetiske data, i form av DNA- og enzym-variasjon innen bestander, finnes for *Potentilla*-artene på Svalbard.

En annen klonal formeringsmåte i Svalbards flora er ved yngleknopper som løsner fra morplanten, f.eks. hos noen sildre-arter (knoppsildre, svalbard-



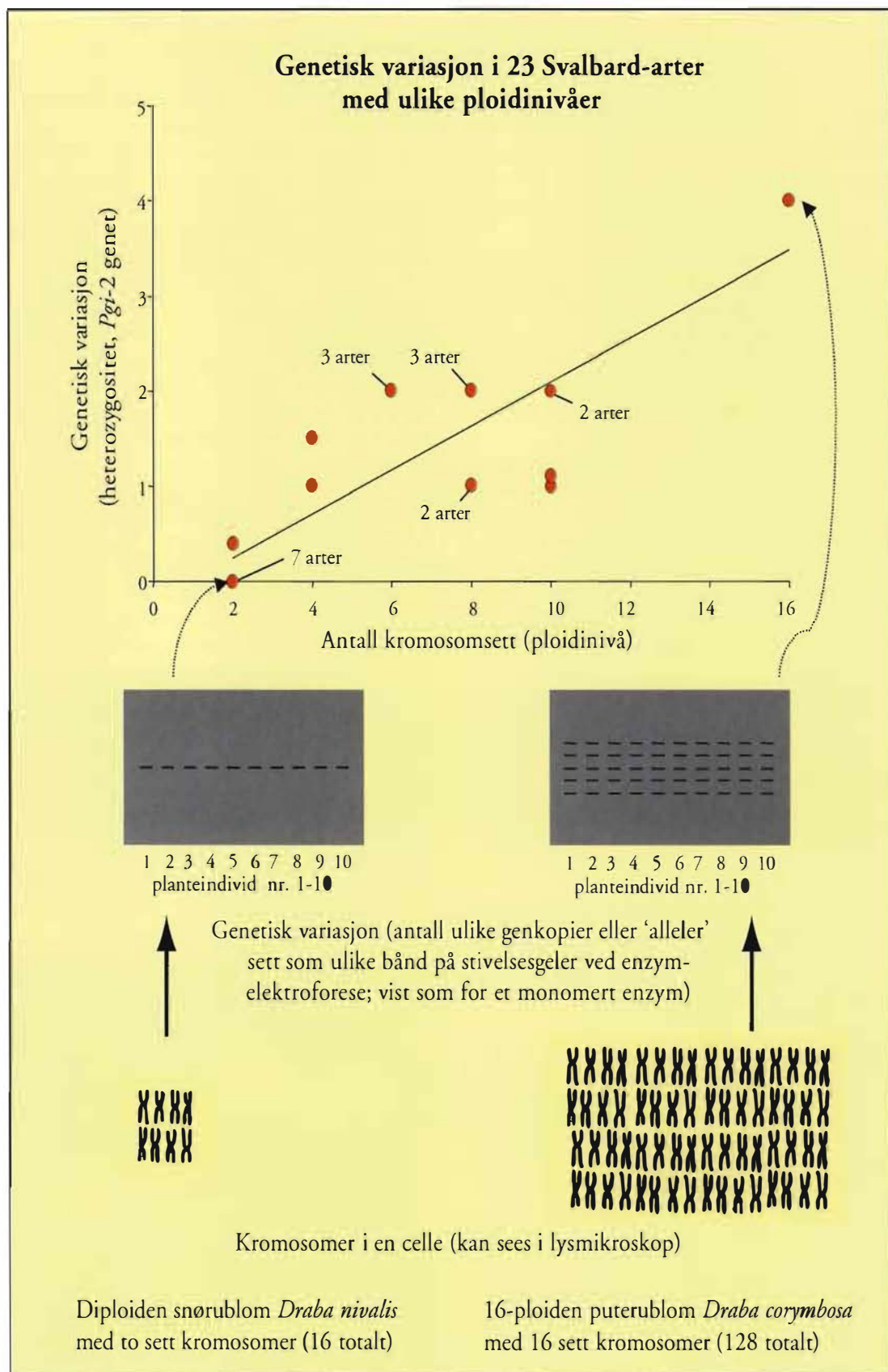
Figur 2.
Bleikrublom *Draba oxycarpa*.
– Foto: A. Håpnes.

Figur 3.

Arter med mange kromosomsett kan inneholde mye genetisk variasjon - genkopiene som tilhører forskjellige kromosomsett kan være forskjellige.

Nedre del figur: Hver enkelt celle hos arten snørublom *Draba nivalis* inneholder 16 kromosomer som hører til to sett, og snørublom har derfor to kopier av hvert gen (diploidi). Cellene hos arten puterublom *D. corymbosa* er bare litt større, men inneholder mange flere kromosomer (128). Disse kromosomene hører til 16 sett, og puterublom har derfor 16 kopier av hvert gen (polyploidi). Genetisk variasjon kan så måles ved å undersøke hvor mange av genkopiene som er like og hvor mange som er ulike. For endel gener kan dette gjøres ved enzymelektroforese (se tekst). I eksemplet er begge genkopiene hos snørublom like (ett bånd på gelen), mens det er fem ulike typer av genkopier blant de 16 kopiene hos puterublom (fem bånd på gelen).

Øvre del figur: Den genetiske variasjonen målt som antall ulike genkopier øker med økende antall kromosomsett i 23 plantearter på Svalbard. Diploide plantearter som regelmessig selvpollinerer viser ingen variasjon (genkopiene like; homozygoti), diploiden fjellsmelle *Silene acaulis*, som krysspollinerer, viser litt variasjon, mens variasjonen øker sterkt hos tetraploider (fire sett kromosomer) og videre til den høypolyploide puterubloimen (16 sett kromosomer). Regnet som gjennomsnittlig antall ulike genkopier per individ i en bestand (data fra Flaugen & Steen 1997 og andre studier sitert i Appendiks 1).



sildre, grynsildre *Saxifraga foliolosa*) og harerug *Bistorta vivipara*. Svalbardsildre er aldri blitt observert med frø på Svalbard, selv om den blomstrer regelmessig. Blomstene hos denne arten er i stor grad ufruktbare på grunn av ufullstendige kromosomsett, men forsøk i veksthus har vist at plantene tross alt kan sette noen få levedyktige frø. Det er derfor mulig

at svalbardsildre også kan sette frø i naturen. Genetiske data (DNA-fingeravtrykk og DNA-sekvenser) tyder likevel på at svalbardsildren kan bestå av en eneste yngleknopp-produisert klon. Det er praktisk talt ikke funnet genetisk variasjon i denne arten, som kan ha oppstått ved en enkelt kryssning mellom knopp-sildre og bekkesildre etter siste istid.

Knoppsildre, derimot, som også sjelden er observert med frø, består av mange og tildels genetisk svært forskjellige kloner på Svalbard. Denne arten er nok seksuell i gode sesonger.

Noen gras-arter "*føder levende barn*" - de er *vivipare*, med yngleknoyper i stedet for blomster i blomsterstanden (fjellbunke *Deschampsia alpina*; geitsvingel *Festuca vivipara*; rapp-arter *Poa* spp.). Dessuten finnes det noen få arter som formerer seg ved løsrevete blad eller deler av skudd, som hos noen kan spres med havvann (strandeng-arten teppesaltgras *Puccinellia phryganodes*).

Hovedstrategier

De aller fleste artene på Svalbard formerer seg ved blandingssystemer, med forskjellig hyppighet av klonal formering, seksuell formering ved selvpollinering, og normal seksualitet ved krysspollinering. Der er sannsynlig at noe normal seksualitet forekommer hos de fleste i spesielt varme og solrike somre. Formeringen hos arktiske planter er altså styrt av brytere som slås av og på ved passende anledninger, som kan aktiveres med korte eller lange mellomrom. Videre er det fundamentalt at individer av mange arktiske arter kan bli svært gamle. Det finnes bare to ettårige arter på Svalbard (dvergysre og fjelløyentrøst). De fleste er langlevete urter, og noen av dem kan bli flere hundre år gamle. Rekrutteringen til mange bestander er svært sporadisk - det kan gå år mellom hver gang man observerer småplanter, og spiredyktige frø kan holde seg lenge i "frøbanker" i jorda. Hvis ett planteindivid lever i 100 år og har én vellykket krysspollinering og ellers mange selvpollineringer i løpet av sin levetid, kan den ene vellykkete sesongen være nok til å erstatte morindividet med en ny "god" genotype rekruttert fra frøbanken.

På tross av at alle artene antakelig har blandingssystemer som sikrer evolusjonær fleksibilitet, er det i Tabell 1 forsøkt å dele artene inn etter "hovedstrategier" etter antatt frekvens av de forskjellige formeringsmåtene. Artene er delt inn i antatt hovedsakelig seksuelle arter (97 arter), hovedsakelig klonale arter (36 arter), og arter hvor seksuell og klonal formering antas å være omtrent like viktige (28 arter). Videre er artene delt inn i hovedsakelig selvpollinerende arter (86 arter) og hovedsakelig krysspollinerende arter (21 arter). Det er dermed en betydelig andel av Svalbards flora som antas å stort sett formere seg aseksuelt, og en betydelig andel av de seksuelle som formerer seg ved selvpollinering, men for mange arter er dette fremdeles ukjent eller basert på få og usikre observasjoner.

Hvor mange arter er det egentlig på Svalbard?

I hovedsak er de alment kjente, også blant biologer, kunnskaper og teorier i evolusjonsbiologi, økologi, populasjonsgenetikk og bevaringsbiologi

basert på det vi kan kalle "normale", eller *diploide*, organismer. Slike organismer har *to sett kromosomer*. For eksempel er vi mennesker diploider med 46 kromosomer, som hører til to sett med 23 kromosomer i hvert. Ett kromosom i det ene settet hører sammen med ett bestemt kromosom i det andre settet. De utgjør et kromosompar, og fordeles til hver sin kjønnselle under kjønnselle-dannelsen. Kjønnsellene får det *halve antall kromosomer*. Hvert kromosompar består altså av ett kromosom fra far og ett fra mor. Det finnes dermed to kopier av et hvert gen, én kopi på hvert av kromosomene i et par, og disse kopiene, eller *allelene*, kan være like (*homozygoti*) eller mer eller mindre ulike (*heterozygoti*).

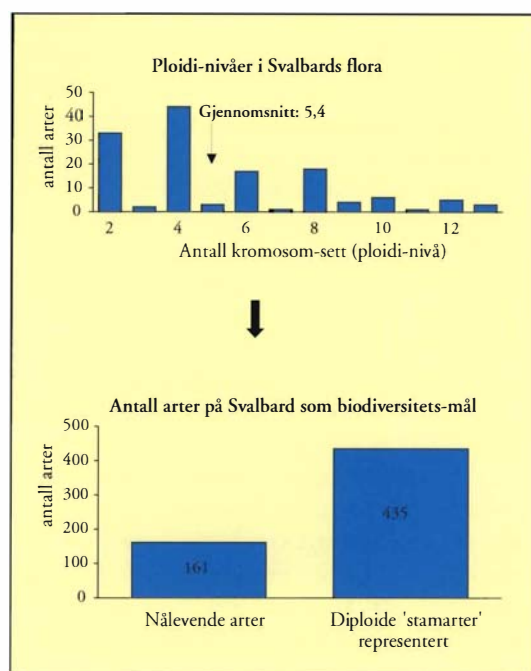
Mange plantearter avviker fra denne modellen - de har mer enn to sett av kromosomer, de er det vi kaller *polyploide*. Mange er tetraploide, dvs. med fire sett av kromosomer, f.eks. dvergmaigull *Chrysosplenium tetrandum* på Svalbard. Noen er høypolyploide, f.eks. puterublom *Draba corymbosa*, som er 16-ploid og altså har hele 16 sett av kromosomer. I hvert sett hos rublomslekta er der åtte kromosomer, slik at puterublom har $8 \times 16 = 128$ kromosomer totalt. Det finnes også diploide rublom-arrar på Svalbard, f.eks. snørublom *Draba nivalis*. Denne arten har altså to sett med åtte kromosomer i hvert, totalt 16 kromosomer (se Figur 3). En grunnleggende forskjell mellom disse to rublom-artene er at mens ett enkelt planteindivid av den diploide snørublomen, som mennesket, maksimalt kan inneholde genetisk variasjon i form av *to ulike kopier* av hvert gen, kan *ett eneste individ* av puterublomen inneholde genetisk variasjon i form av *16 ulike kopier* av hvert gen. Mens snørublomen dermed bare kan være enten homozygot (to like kopier) eller "vanlig" heterozygot (to ulike kopier) for et bestemt gen, kan puterublomen variere på en skala fra homozygot (16 like kopier av genet) til ekstremt heterozygot (16 ulike kopier av genet; se Figur 3, videre forklaring av denne figuren følger nedenfor).

En stor del av artene av blomsterplanter som er kjent på jorda er polyploide, kanskje mer enn halvparten av dem. Men andelen varierer sterkt mellom geografiske områder. Andelen polyploide arter øker mot nord, særlig områder som har vært sterkt nediset under istidene, og oppover i fjellet. For eksempel har sørlige øygrupper i Atlanterhavet mindre enn 30% polyploide arter, mens andelen på Svalbard er nærmere 80% (Tabell 1, Appendiks 1). Det finnes altså ganske få "normale" - diploide - organismer i Svalbards flora, den type organismer som klassisk evolusjonsbiologi, økologi, populasjonsgenetikk og ikke minst bevaringsbiologi er basert på.

Det vil føre for langt å utrede polyploidenes evolusjonshistorie i detalj her, men noen stikkord er som følger. Hos diploide organismer skjer det av og til en feil under dannelsen av kjønnsellene, slik at noen kjønnseller kan få to fulle sett med kromosomer, og ikke bare ett sett som er det vanlige. Hvis to diploide arter krysser seg, og en slik avvikende kjønnselle inngår, vil resultatet bli en hybrid med

Figur 4.

Hva er et rimelig estimat for arts mangfoldet på Svalbard? Arter med mer enn to sett kromosomer, polyploider, har oppstått som kryssninger mellom ulike stamarter som hadde to sett kromosomer. De fleste av disse stamartene finnes ikke på Svalbard idag - de er enten utdødd eller finnes i andre geografiske områder - men de eksisterer på Svalbard i en noe modifisert form som "del" av sine polyploide datterarter. Det genetiske mangfoldet som disse stamartene representerte er derfor i stor grad bevart, og dette er årsaken til at dagens typiske Svalbard-art inneholder høy grad av genetisk variasjon. Det er telt kromosomer for de fleste artene på Svalbard, og den "gjennomsnittlige Svalbard-arten" er mer enn pentaploid (mer enn fem sett kromosomer) og representerer derfor nesten tre stamarter. I dag finnes 161 arter og underarter på Svalbard, men et rimeligere artstall som mål for biologisk mangfold på Svalbard vil være nesten det tredoble, 435 arter.



tre sett kromosomer (triploid). Denne hybridene er overveiende ufruktbar fordi noen av kromosomene ikke har en "partner" ved kjønns-celle-dannelsen. Men hybridene vil av og til kunne slumpe til å danne kjønns-celler med all tre settene, og en slik celle kan befruktes med en vanlig kjønns-celle fra en av foreldreartene. Dermed dannes en ny plante med fire sett kromosomer, en tetraploid, som kan være fullstendig fruktbar fordi hvert kromosom nå har fått en partner - parene er igjen fullstendige. En vanlig kjønns-celle hos denne polyploiden vil derfor ha to sett kromosomer, men som hos diploide kan det igjen skje feil ved dannelsen av kjønns-cellene. Da kan kjønns-celler med hele fire sett dannes, og høyere polyploider kan oppstå i en ny polyploidiserings-syklus. Puterubloemen som ble nevnt over, som altså er 16-ploid, har gjennomgått flere slike sykler med polyploidisering (artskryssninger og kromosomfordoblinger) i løpet av sin evolusjonshistorie, men arten er likevel fullt seksuell og danner fruktbart avkom.

De fleste polyploider har oppstått som kryssninger mellom ulike diploide eller mer lavploide stamarter. I en del tilfeller eksisterer disse stamartene i dag og kan identifiseres, i andre tilfeller er de utdødd eller iallfall ukjente. På Svalbard finnes som tidligere nevnt polyploiden svalbardsildre, som utfra genetiske data høyst sannsynlig har oppstått som en kryssning mellom to andre polyploider som finnes på Svalbard, knoppsildre og bekkesildre. Den 16-ploide puterubloemen har oppstått trinnsvis fra åtte ulike diploide stamarter, hvorav fem også er stamfedre til den 10-ploide gullrubloemen *Draba alpina* på Svalbard. Genetiske data tyder på at det siste trinnet i dannelsen av den gulblomstrete puterubloemen (16 sett) var en kryssning mellom den gulblomstrete gullrubloemen (10 sett) og en ukjent, hvitblomstret rublomart (6 sett).

Men for å gjøre bildet komplett, selv om det blir mye mer komplisert: Det vi i dag kaller arten

puterubloem består av flere raser, som antakelig har oppstått uavhengig av hverandre ved liknende kryssninger på forskjellige steder og til forskjellige tider, og fra mer eller mindre like bestander av de samme eller nærstående stamarter. Puterubloem er en art av *multippel opprinnelse*. Til forskjell fra diploide arter som kan illustreres som endepunkter på en enkelt grein i et vanlig stamtre, må evolusjonen av polyploider som puterubloem illustreres ved at flere tverrlinjer tegnes mellom greinene i stamtreet - dermed blir stamtreet omgjort til et nettverk. Mange høypolyploide arter har antakelig en slik kompleks, nettverkspreget evolusjonshistorie som har resultert i mange mer eller mindre morfologisk og genetisk like produkter, som vi idag av "praktiske" taksonomiske årsaker fører til én og samme art. Slike arter kan være svært variable morfologisk, men på grunn av overgangsformer og kontinuerlig variasjon er det vanskelig å dele dem opp i flere arter. Vi bruker altså et vidt artsbegrep.

For så å forenkle bildet igjen kan vi si at puterubloemen på Svalbard er summen av sine åtte opprinnelige, diploide stamarter, enten disse er utdødd eller ikke (noen av dem finnes muligens fremdeles i de sentral-asiatiske fjellene, men dette er ikke utredet). Kromosomsettene hos stamartene finnes fremdeles, kombinert og mer eller mindre modifisert til de 16 i dagens puterubloem. Til en viss grad bevares kromosomsettene i sin opprinnelige form på grunn av fiksert heterozygoti, et fenomen som beskrives nærmere i neste avsnitt.

Hvis vi beregner det gjennomsnittlige antall kromosomsett i de 161 nålevende artene på Svalbard og bruker det som estimat for hvor mange stamarter som er representert i de nålevende artene, kommer vi fram til et mer rimelig tall for arts mangfoldet på denne arktiske øygruppen. Dette er vist i Figur 4. Når artene med usikkert ploidinivå holdes utenfor, blir gjennomsnittlig ploidinivå 5,4, dvs. at hver nålevende art i gjennomsnitt representerer $5,4 : 2 = 2,7$ diploide stamarter. Dermed blir et mer rimelig estimat av arts mangfoldet på Svalbard $161 \times 2,7 = 435$ arter.

Polyploidi - en forsikring mot genetisk utarming, innavlsskader og katastrofer

Men hvorfor er det så viktig at de fleste planteartene på Svalbard er polyploide? Svaret ligger i at det synes å være en klar sammenheng mellom polyploidi og tilpasning til sikker formering og opprettholdelse av genetisk mangfold i et "marginalt" og ustabilt klimatiske område, som har korte, ustabile og kalde vekstsesonger og et omskiftelig klima på lengre sikt. De genetiske studiene av arktiske planter viser at mange av dem, på tross av sitt sære eller sjeldne seksualliv, klarer å opprettholde høy grad av genetisk variasjon. Men denne variasjonen er fordelt på en spesiell måte: mye av den er bevart innen *enkelt-*

individer i form av høy grad av heterozygoti (mange ulike kopier av hvert gen), og mye av den finnes som ulikheter mellom forskjellige bestander (populasjoner) av samme art. Derimot er variasjonen innen bestander, dvs. mellom planteindivider i samme bestand, ofte lav - mange bestander består av individer som er genetisk identiske eller ganske like.

Hvor mye genetisk variasjon finnes i arktiske arter?

Et polyploid planteindivid kan altså teoretisk sett inneholde mange ulike kopier av hvert gen - men hvordan er dette i virkeligheten? Det finnes nå genetiske data fra enzym-elektroforese for mange arter på Svalbard, og variasjonen i ett gen er sammenlignet for 23 arter som eksempel i Figur 3. I figuren er det vist hvordan antallet forskjellige genkopier, eller alleler, kan studeres på en elektroforese-gel. Forskjellige varianter av et enzym, som er produkter av forskjellige genkopier, skilles fra hverandre ved at de vandrer forskjellig lengde gjennom en stivelsesgel i et elektrisk felt. Figuren viser en gel for den diploide snørublomen - hver plante inneholder bare et eneste allel (dvs. to like genkopier, homozygoti), og alle plantene i bestanden har den samme genkopien. Gelen for den 16-ploide puterublomen viser derimot at hvert individ av denne polyploidene inneholder fem ulike genkopier - hvert individ er svært heterozygot. Selv om alle individene av puterublomen har de samme genkopiene og dermed er genetisk identiske, inneholder bestanden av puterubloom genetisk variasjon i form av fem ulike genkopier, mot en eneste kopi hos snørubloom.

Variasjonen i alle de 23 artene er oppsummert øversr i Figur 3. Resultatet er éntydig. Det er en sterkt økende grad av genetisk variasjon innen enkelt-individer i form av heterozygositet, eller antall ulike genkopier, med økende antall kromosomsett (ploidinivå). Bestander av åtte diploide arter er undersøkt, og for syv av disse ble det bare funnet en eneste genkopi - bestandene var altså fullstendig homozygote. Disse artene er selvpollinerende. Eksempler er de tre diploide rublom-artene, samt polarskjørbusurt *Cochlearia groenlandica* og ullmyr-klegg *Pedicularis lanata* ssp. *dasyantha*. Heterozygote individer ble bare observert i én av diploidene, fjell-smelle, som er krysspollinert (gj. snitt 0,4 ulike genkopier pr. individ). Tetraploidene polarsildre *Saxifraga hyperborea* viste derimot to ulike genkopier, heksaploidene lapprubloom *Draba lactea* viste tre ulike genkopier, og det samme viste oktoploidene snøstjerneblom *Stellaria longipes* og bekkesildre *Saxifraga rivularis*. Hos den 16-ploide puterublomen ble det som tidligere nevnt funnet fem ulike genkopier. Graden av heterozygoti hos polyploidene gjenspeiler hvor genetisk forskjellige deres opprinnelige diploide stamarter var. For noen gener hadde disse stamartene like genkopier, og for andre gener

hadde de forskjellige genkopier. I tillegg kan nye genkopier ha oppstått ved mutasjoner i polyploidene etter at den ble dannet.

En rimelig konklusjon er at Svalbards flora totalt sett omfatter mye genetisk variasjon i form av antall forskjellige genkopier. Hver av disse genkopiene kan ha sine spesielle egenskaper som kan gi fordeler i ulike habitater og under ulike klimatiske forhold, og dermed sikre evolusjonær og økologisk fleksibilitet på lang sikt. Selv om alle individene i en bestand ofte inneholder de samme genkopiene, kan avvikende individer med nye økologiske og evolusjonære egenskaper dannes av og til. Den høye prosenten av polyploide arter og ikke minst det høye gjennomsnittlige ploidinivået for artene, betyr derfor at en gjennomsnittlig Svalbard-art sannsynligvis er genetisk mer variabel (hva angår antall ulike genkopier) enn en gjennomsnittlig art fra sørligere strøk. Dette kan sies å være genetisk variasjon på *individnivå* ("innen individer", heterozygoti).

Den genetiske variasjonen kan også måles på to høyere nivåer - *innen bestander* (mellom individer) og *mellom forskjellige bestander* innen hver art. Her er resultatene variable - de avhenger av hver enkelt arts forhistorie på Svalbard. De fleste artene som finnes på Svalbard er også utbredt i andre områder. Over 70% er sirkumpolare, dvs. at de finnes over hele Arktis. De fleste, kanskje alle, har spredt seg til Svalbard etter siste istid. Noen har nok vandret inn til Svalbard bare én enkelt gang, mens andre ganske sikkert har vandret inn mange ganger. Arter som har vandret inn en enkelt gang etter siste istid vil vise liten genetisk variasjon innen Svalbard, selv om arten kan være genetisk ganske variabel når hele det arktiske utbredelsesområdet undersøkes. Vi kan derfor forvente at endel av artene på Svalbard har gjennomgått en såkalt genetisk "flaskehals", dvs. tilfeldig tap av gener, ved etableringen etter istiden. Vel å merke gjelder denne flaskehals-effekten for arten totalt sett på Svalbard, og ikke for den enkelte bestand (jf. Figur 5).

I eksemplet i Figur 3 var individene innen samme bestand oftest identiske for gener studert ved enzym-elektroforese. Mer fintfølede DNA-metoder har vist at individene innen en bestand kan være noe forskjellige, også hos selv-pollinerende arter og klonale arter, men dette varierer mye fra art til art. For eksempel er individene innen de klonale mure-artenes (*Potentilla* spp.) bestander oftest identiske også for DNA-analyserte gener, mens individene innen bestander av den klonale knoppsildren kan være ekstremt forskjellige. Tilsvarende forskjeller finner en når det gjelder genetisk variasjon mellom ulike bestander på Svalbard. Noen arter består av genetisk svært forskjellige bestander, mens bestandene av andre arter er svært like i denne delen av sitt utbredelses-område.

Uansett hvor mye total genetisk variasjon en finner, er det vanligvis slik at innen en Svalbard-art finnes den *største andelen* av den genetiske variasjonen *mellom ulike bestander*, og den *minste andelen* finnes *mellom individene* innen bestandene. Merk at i dette

regnestykket er ikke heterozygositeten, "innen-individvariasjonen", tatt med. Ved beregning av genetisk variasjon i plantearter tas det ofte ikke hensyn til antall ulike genkopier som finnes i en bestand, hvis alle individene er like ved at et hvert individ inneholder alle genkopiene. Men selv når denne type genetisk variasjon utelates, er det nylig påvist at aseksuelle plantearter generelt inneholder like mye genetisk variasjon som seksuelle arter (Ellstrand & Roose 1987, Widén mfl. 1994). Det er mulig at dette også er gyldig for arktiske klonale arter, men foreløpig er for få undersøkt i større deler av sitt utbredelsesområde. Konklusjonen må uansett være at seksualitet er mye vanligere i klonale arter enn man tidligere har antatt.

Innavl og katastrofer

Figur 5 viser en vesensforskjell mellom en "typisk" Svalbard-art (polyploid) og en "typisk" sørlig planteart (diploid). Vi tenker oss en startbestand som hos begge arter inneholder to ulike genkopier (a og b) for et gitt gen. Hos den sørlige, diploide arten er denne variasjonen typisk uttrykt ved at en finner noen individer som er homozygote for den ene genkopien (aa), noen er homozygote for den andre genkopien (bb), mens noen er heterozygote og inneholder begge genkopiene (ab). Når de heterozygote plantene danner kjønnsceller vil de to kromosomene som bærer disse genkopiene fordele seg mellom kjønnscellene (a- og b-kjønnsceller). Ved normal kryssbefruktning i denne bestanden vil hver ny generasjon ha både homo- og heterozygoter, fordi alle kombinasjoner av kjønnsceller er mulig ved befruktningen. Men hvis bestanden utsettes for *innavl*, enten ved selvpollinering eller ved økende grad av kryssninger mellom nære slektninger, vil andelen heterozygoter minke og tilslutt forsvinne

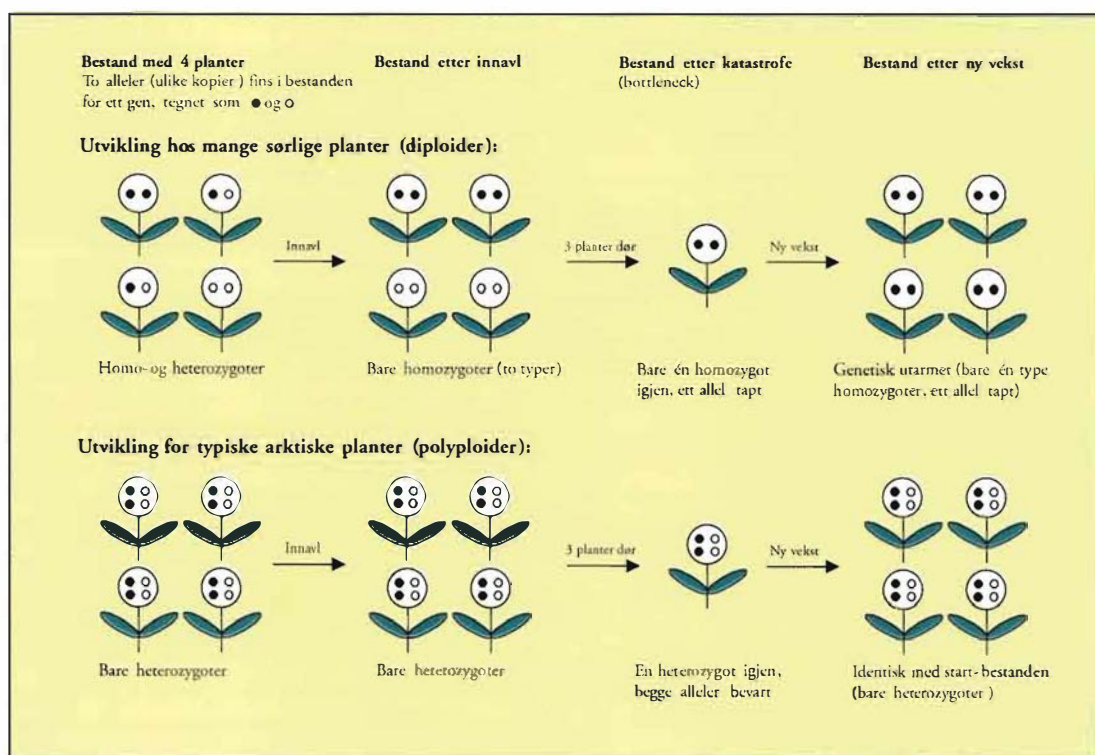
(se Figur 5). Bestanden kan da utsettes for såkalt *innavls-depresjon*, nedsatt livskraft eller fruktbarhet, fordi enkelte genkopier først kommer til uttrykk og er skadelige i homozygot tilstand. Dette er hovedårsaken til at man i klassisk bevaringsbiologi ønsker å opprettholde store bestander, slik at kryssning mellom nære slektninger kan unngås.

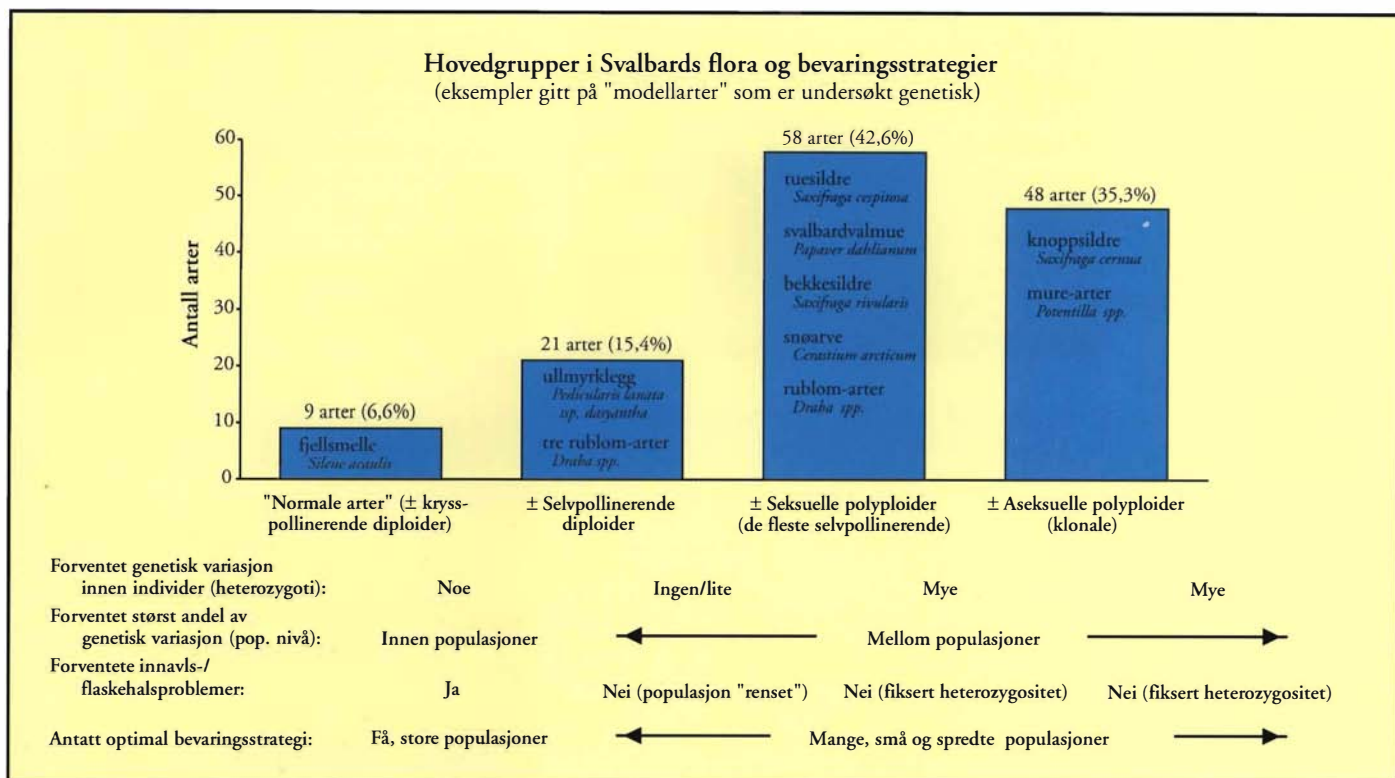
Den typiske Svalbard-arten i Figur 5 inneholder også genkopiene a og b, men begge finnes i *alle individene* (i eksemplet har arten fire kromosomsett og den heterozygote genotypen aabb). Genkopi a finnes på begge kromosomene i et kromosompar som opprinnelig ble nedarvet fra den ene diploide stamarten, og genkopi b finnes på begge kromosomene i det "tilsvarende" kromosomparet som ble nedarvet fra den andre diploide stamarten. Kromosomene i hvert enkelt par fordeles mellom kjønnscellene, dermed får alle kjønnscellene *både* en a-kopi og en b-kopi (ab-kjønnsceller). Ved befruktning gjendannes derfor alltid den opprinnelige heterozygote genotypen (ab + ab = aabb). Til og med ved ekstrem innavl (selvpollinering) bevares heterozygotien, alt avkom vil uansett få genotypen aabb.

Dette fenomenet viser den mest grunnleggende egenskap hos de fleste polyploider – *heterozygotien er fiksert* (for å være helt nøyaktig: den er *nesten* fiksert på lang sikt; den kan av og til løses opp og dermed sikre evolusjonær fleksibilitet). Slik fungerer polyploidien i Arktis som en buffer mot innavlsskader, som ellers kunne oppstått f.eks. på grunn av liten tilgang på pollinerende insekter. I polyploidene vil det altså alltid være en "frisk" genkopi til stede, som "skjuler" eventuelle skadelige genkopier som kan forekomme selv i de beste familier. Hos høyere polyploider er det enda mindre sannsynlighet for innavlsdepresjon, altså at ugunstige genkopier

Figur 5.

Hvorfor utarmes arktiske planter så lite ved innavl og katastrofer? Svaret ligger i deres "genetiske arkitektur" - mye av den genetiske variasjonen er lagret og "sikret" i hvert enkelt planteindivid, ved at kromosomtallet er fordoblet eller mangedoblet (jf. Figur 3). Kromosomtelling har vist at de fleste arktiske plantearter er polyploide, og de som er undersøkt med genetiske metoder viser overveiende "fiksert heterozygoti" - de kan dermed unngå skadelige effekter av innavl og flaskehalsar ("bottlenecks"; katastrofer som reduserer individtallet). I dette eksemplet er det vist en "typisk" art fra sørlige strøk (diploid) og en "typisk" arktisk art (polyploid, her tetraploid for enkelthets skyld). Prinsippet som illustreres blir enda mer iøynefallende, om enn mer komplekst, hos høyere polyploider enn tetraploider, som kan bevare mange ulike genkopier på tross av innavl og katastrofer (jf. Figur 3).





kommer til uttrykk ved homozygoti. I det enkle eksemplet i Figur 5 har tetraploiden genotypen *aabb*, mens for eksempel en 16-ploid plante kan ha den imponerende genotypen *aabbccddeeffgghh*.

Foruten innavl er hyppige *miljøkatastrofer* et utpreget trekk ved arktiske områder, både lokalt (f.eks. i form av flomerosjon over store områder med permafrost) og stor-regionalt (istider). Dette medfører store endringer i størrelsen av bestandene. Noen ganger vil kanskje bare ett eller få individer overleve på stedet. Andre ganger kan en helt ny bestand dannes ved at et enkelt frø spres til Svalbard etter en fullstendig nedising under en istid. Hos den typiske sørlige, diploide arten i Figur 5 vil en slik "flaskehals-situasjon" (bottleneck) medføre tilfeldig tap av genetisk variasjon, og selv etter ny vekst vil bestanden være genetisk utarmet. I tillegg vil reduksjon av antall individer føre til økt innavl, ved at kryssningene omfatter nærmere slektninger enn før. Hos den sørlige arten *må* tilfeldig utslettelse av individer medføre gentap, fordi gen-variasjonen er fordelt *mellom* individene. Hos Svalbard-arten i Figur 5 er det derimot tilstrekkelig at ett eneste individ overlever katastrofen (eller spres som frø) - fordi hvert enkelt individ er bærer av hele bestandens gen-forråd i form av fiksert heterozygoti.

Mange små bestander framfor få og store - bevaringsstrategier i Arktis

Studiene av genetikk og formering hos Svalbards plantearter har en klar forvaltningsmessig relevans som best kan belyses ved å dele artene inn i fire hovedgrupper (Figur 6). Dagens kunnskapsnivå

(Appendiks 1) muliggjør en foreløpig klassifisering av 136 av de 161 artene og underartene som finnes på Svalbard. Innen hver av de fire hovedgruppene er flere arter undersøkt ved genetiske analyser av enzymer og/eller DNA. Noen "modell-arter" er angitt i figuren. Opplysningene om genetikk og formering i det følgende er hentet fra litteraturen som er oppgitt for de enkelte artene i Appendiks 1.

Gruppe 1 (9 arter) - "Normale arter" (krysspollinerende diploider)

Det er få arter på Svalbard som kan kalles "normale", dvs. diploider som er krysspollinert (jf. "sørlig" art i Figur 5). Fjellsmelle er et godt undersøkt eksempel. Både på Svalbard og på Grønland inneholder denne arten totalt sett like mye genetisk variasjon som gjennomsnittlige sørlige arter (Hamrick mfl. 1979, Hamrick 1989, Hamrick & Godt 1989). Videre finnes langt det meste av denne variasjonen *innen* enkeltbestandene. Fordi arten normalt er utkryssende, vil innavlsdepresjon kunne forventes hvis bestandene blir små. Arten følger dermed oppskriften i klassisk bevaringsbiologi: en optimal bevaringsstrategi vil sannsynligvis være å sikre store bestander, og noen få slike bestander vil være nok til å bevare det meste av artens genetiske variasjon. Eksempler på andre arter som sannsynligvis hører til i denne gruppen på Svalbard er reinrose *Dryas octopetala*, kantlyng *Cassiope tetragona*, og arktisrosenrot. Muligens hører også rødsildre hit. Denne arten er også utkryssende og viser den samme fordelingen av genetisk variasjon som fjellsmelle, men det er uklart om Svalbard-rødsildren i hovedsak er diploid eller tetraploid. Rødsildre viser også høy grad av økologisk og morfologisk variasjon på Svalbard (Brysting mfl. 1996, Crawford 1997), noe som kan

Figur 6.

Bevaringsbiologiske hovedgrupper i Svalbards flora basert på formeringsmåte og "genetisk arkitektur". Mange av artene er studert genetisk (se Appendiks 1), og noen eksempler er listet for hver hovedgruppe. Grupperingen er foretatt for 136 av Svalbards 161 arter og underarter; 25 arter er utelatt fordi de er utilstrekkelig kjent. For tre av hovedgruppene, som omfatter 93,4% av artene på Svalbard, vil sannsynligvis den optimale bevaringsstrategien innebære å sikre mange, små og geografisk spredte bestander (populasjoner) framfor få, store bestander. Dette er basert på fordelingsmønsteret av den genetiske variasjonen innen artene samt at de fleste artene har ekstra beskyttelse mot innavlskader og tilfeldig gentap hvis det skjer en katastrofemessig nedgang i individualtallet (se Figur 5). Den minimale bestandsstørrelsen kan derfor utelukkende bestemmes utfra sannsynlighet for utdøing som følge av "demografiske" tilfeldigheter, fordi ett enkelt plante-individ oftest er tilstrekkelig til å bevare praktisk talt hele bestandens gen-forråd.

Figur 7.
Snoarve *Cerastium arcticum* og
tuesildre *Saxifraga cespitosa*.
 – Foto: C. Brøchmann og A.
 Håpnes.



være fellestrekk for denne gruppen i motsetning til de selvpollinerende diploidene.

Gruppe 2 (21 arter) - Selvpollinerende diploider

De fleste diploide planteartene på Svalbard er selvpollinerende, og de som er undersøkt hittil kjennetegnes ved både genetisk og økologisk utarming på Svalbard. Det foreligger omfattende genetiske og reproduktive analyser for fire av dem: ullmyrklegg, snørublom, alperublom *D. fladnizensis* og halvkulerublom *D. subcapitata*. Nesten alle individene er homozygote, det finnes praktisk talt ingen genetisk variasjon innen bestandene, og det er også lite genetisk variasjon mellom bestandene. De tre diploide rublom-artene har en snevrere økologisk amplitude enn de polyploide rublom-artene. De må stort sett nøye seg med ekstreme og stresspregete habitater hvor de ikke utsettes for konkurranse fra andre plantearter, f.eks. forblåste rabber og bergvegger (Brøchmann & Elven 1992). Den lave graden av variasjon mellom Svalbard-bestandene av disse vidtspredte artene kan skyldes at de har vært gjennom en "flaskehals"-situasjon. De har muligens vandret inn til Svalbard bare én eller noen få ganger, og i form av ett eller noen få individer (frø). Artene har sannsynligvis en lang forhistorie med ekstrem innavl i Arktis, og ytterligere innavl vil derfor neppe skape problemer. Bestandene er sannsynligvis "renset" for skadelige gener ved at individer som hadde disse genene i homozygot tilstand er død ut.

Gruppe 3 (58 arter) - Seksuelle polyploider

De polyploide planteartene på Svalbard fordeler seg i to store hovedgrupper, de hovedsakelig seksuelle og de hovedsakelig aseksuelle (Figur 6). De seksuelle polyploidene er den største gruppen med 58 arter, og mange av dem er undersøkt genetisk og reproduktivt. Eksempler er åtte rublom-arter (*Draba* spp.), snoarve, tuesildre (Figur 7) og svalbardvalmue. De fleste er mer eller mindre selvpollinerende. Artene som er undersøkt hittil viser fiksert heterozygoti, noen av dem i ekstremt høy grad. Det er lite eller ingen variasjon mellom individene innen bestandene for enzym-elektroforetiske gener, men noe variasjon i gener undersøkt ved DNA-fingeravtrykk (f.eks. tuesildre, snoarve og svalbardvalmue). Den genetiske variasjonen mellom bestandene på Svalbard er stor hos mange arter, både for enzym-elektroforetiske gener og DNA-analyserte gener (f.eks. noen rublom-



arter, snoarve, tuesildre). Andre arter viser ganske liten variasjon mellom bestandene (f.eks. bekkesildre og flere gras-arter).

Alle artene som er undersøkt hittil, har imidlertid den største andelen av den genetiske variasjonen fordelt mellom bestandene, og den minste andelen innen bestandene. For eksempel finner en 70-86% av den genetiske variasjonen (DNA-fingeravtrykk) hos tuesildre og snoarve fordelt mellom bestandene. Innavl er sannsynligvis lite problematisk på grunn av fiksert heterozygoti, og ett eller noen få individer fra hver bestand er bærere av praktisk talt hele genforrådet. I bevaringsbiologisk sammenheng betyr dette at for de 58 artene i denne gruppen, og de 48 artene i neste gruppe, vil mange, små og geografisk mest mulig spredte bestander med størst sannsynlighet gi best dekning av artenes genetiske variasjon.

Gruppe 4 (48 arter) - Aseksuelle polyploider

Eksempler på undersøkte arter i denne gruppen er knoppsildre, svalbardsildre og fire mure-arter (*Potentilla* spp.) som alle er studert på Svalbard, og teppesaltgras, som er undersøkt i andre arktiske områder. Gruppen viser samme trekk som de seksuelle polyploidene: høy grad av variasjon "innen individer" i form av fiksert heterozygoti, og den største andelen av variasjonen finnes mellom bestandene. Den optimale bevaringsstrategien blir dermed som for de seksuelle polyploidene. Også innen denne gruppen er det forøvrig store forskjeller mellom artene. Knoppsildre er ekstremt variabel genetisk: det er funnet ekstraordinært høyt variasjonsnivå i DNA-sekvenser til og med innen et lite geografisk område (Isfjordområdet på Svalbard), og det er funnet mange og

genetisk svært forskjellige kloner (grupper av individer) til og med innen lokale Svalbard-bestander som dekker 3 x 3 m. Dette tyder på at frekvensen av seksualitet hos knoppsildre er høyere enn tidligere antatt, at lokale bestander sannsynligvis er dannet ved innvandring til samme sted av flere, ubeslektede genotyper, og at arten knoppsildre består av flere raser med forskjellig evolusjonshistorie, som uavhengig av hverandre har spredt seg til Svalbard. Teppesaltgras viser også stor genetisk variasjon, også innen bestander, mens svalbardsildre og mure-artene viser liten genetisk variasjon på Svalbard.

Referanser

- Berg, R.Y. 1988. Spredningen - plantenes vandringer. I: Ryvarden, L. (red.), *Norges Ville Blomster. Fra Bier og Blomster til Frø og Frukt*. Aschehoug, Oslo. Pp. 141-239.
- Brochmann, C. & Elven, R. 1992. Ecological and genetic consequences of polyploidy in arctic *Draba* (Brassicaceae). *Evol. Trend. Plant.* 6: 111-124.
- Brochmann, C., Gabrielsen, T.M., Hagen, A. & Tollefsrud, M.M. 1996. Seed dispersal and molecular phylogeography: glacial survival, *tabula rasa*, or does it really matter? *Det Norske Videnskaps-Akademi, I, Matematisk-Naturvitenskapelig Klasse, Avhandlinger, Ny Serie* 18: 53-67.
- Brysting, A.K., Gabrielsen, T.M., Sørlibråten, O., Ytrehorn, O. & Brochmann, C. 1996. The Purple Saxifrage, *Saxifraga oppositifolia*, in Svalbard: two taxa or one? *Polar Res.* 15: 93-105.
- Crawford, R.M.M. 1997. Habitat fragility as an aid to long-term survival in arctic vegetation. I: Woodin, S. J. & Marquiss, M. (eds), *Ecology of Arctic Environments*, Blackwell, London. Pp. 113-136.
- Ellstrand, N.C. & Roose, M.L. 1987. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *Am. J. Botany* 74: 123-131.
- Hamrick, J.L. 1989. Isozymes and the analysis of genetic structure in plant populations. I: Soltis, D.E. & Soltis, P.S. (eds), *Isozymes in Plant Biology*, Dioscorides Press, Portland. Pp. 87-105.
- Hamrick, J.L. & Godt, M.J.W. 1989. Allozyme diversity in plant species. - I: Brown, A. H. D., Clegg, M. T., Kahler, A. L. & Weir, B. S. (eds), *Plant population genetics, breeding and genetic resources*, Sinauer, Sunderland, MA. Pp. 43-63.
- Hamrick, J.L., Linhart, Y. B. & Mitton, J. B. 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10: 173-200.
- Hestmark, G. 1991. To sex, or not to sex.... Structures and strategies of reproduction in the family Umbilicariaceae (Lecanorales, Ascomycetes). *Sommerfeltia Supplement* 3: 1-47.
- Taylor, K.C., Lamorey, G.W., Doyle, G.A., Alley, R.B., Grootes, P.M., Mayewski, P.A., White, J.W.C. & Barlow, L.K. 1993. The "flickering switch" of late Pleistocene climate change. *Nature* 361: 432-436.
- Widén, B., Cronberg, C. & Widén, M. 1994. Genotypic diversity, molecular markers and spatial distribution of genets in clonal plants, a literature survey. *Folia Geobotanica Phytotaxonomica, Praha.* 29: 245-263.

Appendiks 1.

Genetisk "arkitektur" og formeringsmåter i Svalbards flora. 161 arter og underarter er regnet som indigene. Artsurvalg, virenskapelige og norske navn, og data for geografisk utbredelse og hyppighet på Svalbard er basert på Elven & Elvebakk (1996) og Elven (1994). Data og referanser uten parentes er basert på Svalbard-materiale, mens data og referanser i parentes gjelder studier på materiale fra andre arktiske områder (i noen tilfeller muligens ikke samme underart som på Svalbard). Vurderingen av arenes formeringsmåter er i tillegg til referansen oppgitt i tabellen basert på bl. a. Lindmans (1887) omfattende arbeid og på egne feltobservasjoner.

Totalutbredelse: CP - sirkumpolar (eller sirkumboreal), AA - amfiantarktisk, EA - eurasiatisk, EN - endemisk for Svalbard, AV - avvikende utbredelse.

Utbredelse på Svalbard: B - Bjørnøya, S - Spitsbergen og omkringliggende øyer.

Hyppighet på Svalbard: SS - svært sjelden (1-4 lokaliteter), S - sjelden (5-25 lokaliteter), V - vanlig eller spredt (allfall lokalt).

Livsform: Ertårig, roårig, fl. urt - flerårig urt, fl. ved - (flerårig) vedplante.

Kromosomall: Tall basert på Svalbard-materiale er henter fra Engeskjøn (1979), Borgun & Elven (1983), Brochmann et al. (1993), Brochmann et al. (upubl.). Tall basert på materiale fra andre geografiske områder er bare oppgitt (i parentes) dersom de avviker fra Svalbard-allene, og er forenklet fra Bolkhovskikh et al. (1969), Löve & Löve (1975), Webb & Cornall (1989), og Elven (1994).

Basis-kromosomtall og ploidinivå: For det meste gitt etter vurdering av data i Bolkhovskikh et al. (1969), Löve & Löve (1975) og Webb & Cornall (1989), men for en del arter er dette korrigert etter tolkning av enzym-elektroforetiske data (se referanser i tabellen).

Derre gjelder særlig arter som tidligere ble regnet som diploide, men som nå regnes som polyploide fordi de viser ontfartende gen-doblinger på enzymgeler (f.eks. polarsildre, *Saxifraga hypniflora*, og bekkesildre, *S. rivularis*, som tidligere ble regnet som henholdsvis diploid og tetraploid, er nå tolket som tetraploid og octoploid).

Kjønnsforhold: Hermafrodit - hermafroditiske (røkjønnet) blomster; monoik - énkjønnet blomster, begge kjønn finnes på samme individ (sambu); dioik - énkjønnet individer (særbu); gynodioik - både hermafroditiske og rent humnlige individer finnes.

Selvpollinerings-effektivitet: Angitt hvor effektive blomstene er til å sette frø etter spontan selvpollinering (lange en skala fra 0 (ingen frø settes etter spontan selvpollinering) til 1 (like mye frø settes etter spontan selvpollinering som etter åpen pollinering)). * - frøene kan være utviklet uten befruktning.

Klonale formeringsmåter: Asex frø - asekuelle frø, dvs. frø utviklet uten befruktning (agamospermi); utløp - utløpene, over- eller underjordiske; ynglekne - yngleknepper i blomsterstand eller bladhjørner; skudd - skudd-deler eller blad som løsner fra morplanten.

Vitenskapelig og norsk navn		Utbredelse, livsform		Genetisk arkitektur		Reproduksjonsstrategier (kjente eller antatte på Svalbard)									
Total- ut- bred.	Utblr. Svnl- bred.	Hyp- pige- het	Livs- form	Diploid/ Poly- ploid	Kromosom- tall (2n)	Basis- kromo- somal	Sannsynl. ploidi- nivå på Svalbard	Molekylargenetiske studier, referanser	Hoved- strategi	Kjønns- forhold	Pollinerings- vektor	Selvpollinerings- effektivitet 0 = min, 1 = max	Hovedpolli- nerings- måte	Klonale formerings- måter	

Casiope tetragona - kantnyng	CP	S	V	fl. ved	D	26	13	2	37	hermafrod	insekt	(0,6)	(8)	krystpoll?	-		
Cerastium alpinum - fjellarve	AA	S	SS	fl. urt	P	72	9	8	(19, 31, 44)	hermafrod	insekt			sevpoll	-		
Cerastium arcticum - snøarve	AA	BS	V	fl. urt	P	108	9	12	19 (31, 44)	hermafrod	insekt			sevpoll	-		
Cerastium crastoides - breiarve	AA	B	S	fl. urt	P	(36)	9	4		hermafrod	insekt	(0,9)	(8)	sevpoll	-		
Cerastium regelii - polararve	CP	BS	V	fl. urt	P	72	9	8		hermafrod	insekt			sevpoll?	skudd		
Chrysosplenium tetrandrum - dvergmaigull	CP	BS	V	fl. urt	P	24	6	4		blanding	hermafrod	insekt		sevpoll?	utløp		
Cochlearia groenlandica - polarskøthuksurt	CP	BS	V	fl. urt	D	14	7	2	37	hermafrod	insekt	1,0	6, 7	sevpoll	-		
Deschampsia alpina - fjellhunk	AA	BS	V	fl. urt	P	39-50 (49-52)	13	3-4		klonal	hermafrod			?	nygleden		
Deschampsia borealis - tundrahunk	CP	S	V	fl. urt	D	26	13	2		seksuell	vind	(1,0)	(13)	sevpoll	-		
Draba alpina - gullrublum	CP	BS	V	fl. urt	P	80	8	10	13	seksuell	hermafrod	0,6	3	sevpoll	-		
Draba arctica - mjølrublum	AA	S	V	fl. urt	P	80	8	10	13, 7	seksuell	insekt	0,9	3	sevpoll	-		
Draba corymbosa - puterublum	CP	S	V	fl. urt	P	128 (144)	8	16	13	seksuell	insekt	0,6	3	sevpoll	-		
Draba daurica - skredrublum	CP	S	V	fl. urt	P	64	8	8	13, 7	seksuell	hermafrod	0,9	3	sevpoll	-		
Draba fladnizensis - alpeublum	CP	S	S	fl. urt	D	16	8	2	13, 43	seksuell	insekt	(0,7)	(3)	sevpoll	-		
Draba lactea - lapprublum	CP	S	V	fl. urt	P	48	8	6	13, 29, 43	seksuell	insekt	0,3	3	blanding	-		
Draba micropetala - polarrublum	CP	S	V	fl. urt	P	48	8	6	13	seksuell	hermafrod	insekt	0,9	3	sevpoll	-	
Draba nivalis - snørublum	CP	S	V	fl. urt	D	16	8	2	13, 29, 43	seksuell	hermafrod	insekt		sevpoll	-		
Draba norvegica - hegrublum	AA	BS	S	fl. urt	P	48	8	6	13	seksuell	hermafrod	insekt	0,9	3	sevpoll	-	
Draba oxycarpa - bleikrublum	AA?	BS	V	fl. urt	P	64	8	8	13	seksuell	hermafrod	insekt	0,1	3	blanding	-	
Draba pauciflora - tundrahblom	CP	S	V	fl. urt	P	32	8	4		seksuell	hermafrod	insekt	0,9	3	sevpoll	-	
Draba subcapitata - halvklørrublom	CP	S	V	fl. urt	D	16	8	2	13, 29, 43	seksuell	hermafrod	insekt	(0,4)	(5)	blanding	(utløp)	
Dryas octopetala - reinrose	CP	S	V	fl. ved	D	18	9	2		seksuell	herm/egn	insekt		?	utløp		
Dupontia fisheri - tundragras	CP	S	V	fl. urt	P	80-88	11? (7?)	8?		blanding	hermafrod	vind		?	utløp		
Dupontia psolosantha - spriketundragras	CP	BS	V	fl. urt	P	42-44	11? (7?)	4?		blanding	hermafrod	vind		?	utløp		
Empetrum nigrum sp. hermaphrodium - fjellkrekkling	CP	S	V	fl. ved	P	52	13	4		seksuell	hermafrod	insekt	(0,9)	(12)	sevpoll	-	
Eriogon humilis - svartbakkestjerne	AA	S	V	fl. urt	P	36	9	4		seksuell?	herm/unkj	insekt		?	-		
Eriogon uniflorus sp. eriophthalmus - ulbhakkestjerne	CP	S	SS	fl. urt	D	(18)	9	2		seksuell	herm/unkj	insekt		?	-		
Eriophorum angustifolium sp. triste - svartull	CP	S	V	fl. urt	?	60	?	?		blanding	hermafrod	vind		?	utløp		
Eriophorum schuchzeri - snøull	CP	S	V	fl. urt	?	(58)	?	?		blanding	hermafrod	vind		?	utløp		
Euphrasia frigida - fjelløyentrost	AA	S	SS	etérang	P	(44)	11	4		seksuell	hermafrod	insekt	(0,7-1,0)	(5, 8)	sevpoll	-	
Eutrema edwardsii - polarreddik	CP	S	V	fl. urt	P	(28, 42, 56)	7	6		seksuell	hermafrod	insekt		sevpoll?	-		
Festuca balfinensis - hærsvingel	CP	S	V	fl. urt	P	28	7	4	30 (3-5)	seksuell	hermafrod	vind	(0,9)	(13)	sevpoll	-	
Festuca brachyphylla - hærsvingel	CP	S	SS	fl. urt	P	42	7	6	30 (3-5)	seksuell	hermafrod	vind	(0,9)	(13)	sevpoll	-	
Festuca edlundiae	CP?	S	?	fl. urt	P	28	7	4	30 (3-5)	seksuell	hermafrod	vind		sevpoll	-		
Festuca hyperborea - polararvingel	AA	S	V	fl. urt	P	28	7	4	30 (3-5)	seksuell	hermafrod	vind	(1,0)	(13)	sevpoll	-	
Festuca rubra sp. arctica - arktisk nødsvingel	CP	BS	V	fl. urt	P	42	7	6		seksuell	hermafrod	vind		?	utløp		
Festuca vivipara - geitvingel	AA	BS	V	fl. urt	P	28, 49 (21-63)	7	4-7		klonal	hermafrod	vind		?	nygleden		
Gentianella tenella - småsote	CP	S	SS	etérang	D	(10)	5	2		seksuell	hermafrod	insekt		sevpoll	-		
Hieracloae alpina - fjellmarigras	CP	S	V	fl. urt	P	56	7	8		seksuell	herm/unkj	vind		?	utløp		
Hippuris vulgaris - hærtrumpe	CP	B	S	fl. urt	P	(32)	8	4		blanding	hermafrod	vind		?	utløp		
Homonkya perfoliata sp. diffusa - strandarve	CP	S	S	fl. urt	P	66 (68)	17?	4?		seksuell	monok	insekt		blanding?	utløp		
Juncus arcticus - linnumarksv	CP	S	SS	fl. urt	P	(80)	10?	8?		blanding	hermafrod	vind		?	utløp		
Juncus biglunius - villingsv	CP	BS	V	fl. urt	P	(60, 120)	10?	6-12?		seksuell	hermafrod	vind		sevpoll?	-		
Juncus catenatus - kettarjesv	CP	S	SS	fl. urt	P	(40, 60)	10?	4-6?		blanding	hermafrod	vind		?	utløp		
Juncus triglumis sp. albescentis - tundrasv	CP	S	S	fl. urt	P	(130-134)	11?	12?		seksuell	hermafrod	vind		sevpoll?	-		
Kobresia simpliciuscula - myrtust	CP	S	SS	fl. urt	?	(76)	?	?		seksuell	monok	vind		sevpoll?	-		
Koenigia islandica - dverggyre	CP	BS	V	etérang	P	(28)	7	4		seksuell	hermafrod	insekt		sevpoll	-		
Luzula arctica - snøfjelle	CP	S	V	fl. urt	P	(24)	6	4		seksuell	hermafrod	vind		sevpoll?	-		
Luzula arcuata sp. arcuata - budfyrdle	AN	BS?	V	fl. urt	P	(36, 42, 48)	6	6-8		seksuell	hermafrod	vind		sevpoll?	(utløp)		
Luzula arcuata sp. confusa - varddefyrdle	CP	BS?	V	fl. urt	P	(36)	6	6		seksuell	hermafrod	vind		sevpoll?	(utløp)		
Luzula wahlenbergii - reinfjelle	CP	S	S	fl. urt	P	(24)	6	4		seksuell	hermafrod	vind		sevpoll?	-		
Mertensia maritima - snøerurr	AA	S	V	fl. urt	P	(24)	6	4		seksuell	hermafrod	insekt		?	-		
Minuartia biflora - tuearve	CP	S	V	fl. urt	D	(26)	13	2	12	seksuell	hermafrod	insekt		sevpoll	-		
Minuartia rossii - putearve	AN	S	V	fl. urt	P	(60)	15	4	12	klonal	hermafrod	insekt		sevpoll	skudd		
Minuartia rubella - nellarve	CP	S	V	fl. urt	D	(24)	12	2	12	seksuell	hermafrod	insekt	(1,0)	(12)	sevpoll	-	
Minuartia stricta - grannarve	CP	S	SS?	fl. urt	D	(26, 30)	15? 13?	2		seksuell	hermafrod	insekt		sevpoll	-		
Oxynria digna - fjellgyre	CP	BS	V	fl. urt	D	14	7	2		seksuell	grø/dioik	vind, insekt?	(0,7)	(5)	blanding	-	
Papaver dahlianum - skalbarvalmue	AA	BS	V	fl. urt	P	70	7	10	37	47	seksuell	hermafrod	insekt	0,9	1,1	sevpoll	-
Pedicularis hirsuta - lodnemyrkeklegg	AA	S	V	fl. urt	D	(16)	8	2		seksuell	hermafrod	insekt	(1,0)	(4, 5)	sevpoll	-	

Pedicularis lanata ssp. dasycantha - ullmyrklegg											
CP	S	S	V	fl. urt	D	16	8	2	41	49	seksuell
EA	S	S	V	fl. urt	P	(60)	10	6			blanding
Petasites frigidus - fjellpestrot	CP	BS	V	fl. urt	P	28	7	4	1, 46		hermafrod
Phlipissia alpestris - snegras	EA	BS	V	fl. urt	P	28, 29	7	4	1, 46		hermafrod
Phlipissia confinis - språksemegras	CP	S	S	fl. urt	P	(40)	10?	4?			seksuell
Pleurogogon sabinii - sabinegras	CP	S	V	fl. urt	P	76? (42)	7	6?	38	(28)	blanding
Poa abbreviata - puterapp	CP	S	V	fl. urt	P	37, 44 (21-66)	7	5-6	(40, 20)		hermafrod
Poa alpina - fjellapp	AA	BS	V	fl. urt	P	(38-92)	7	5-13	38	(28)	hermafrod
Poa arctica - jervapp	CP	S	V	fl. urt	P	56	7	8	38		hermafrod
Poa arctica ssp. crispata - tuerapp	CP	S	V	fl. urt	P	70-72 (42-78)	7	10	38	(28)	hermafrod
Poa glauca - blåapp	CP	S	V	fl. urt	P	(70)	7	10	38	(28)	hermafrod
Poa pratensis ssp. alpestris - scterrapp	CP	BS	V	fl. urt	P	44-84 (35-84)	7	6-12	38		hermafrod
Potentilla borealis - polarblokk	CP	S	V	fl. urt	D	18	9	2			seksuell
Potentilla chinensis - flammur	AA	S	S	fl. urt	P	(56)	7	8	34	35	hermafrod
Potentilla crantzii - flammur	AA	S	V	fl. urt	P	(42)	7	6	34		hermafrod
Potentilla hyparctica - ragnmur	CP	S	V	fl. urt	P	42	7	6	34		hermafrod
Potentilla inularis - subuldmur	EN	S	S	fl. urt	P	?	?	?	34	35	hermafrod
Potentilla nivea ssp. subuldmur	AA	S	S	fl. urt	P	(49-70)	7	7-10	34	35	hermafrod
Potentilla pulchella - tuermur	CP	S	V	fl. urt	P	(28)	7	4	34	35	hermafrod
Puccinellia angustata ssp. angustata - polaralgras	CP	S	V	fl. urt	P	42	7	6			seksuell
Puccinellia angustata ssp. pallidula - kildsalgras	AN	S	SS	fl. urt	P	?	?	?			seksuell
Puccinellia crantzii - tressalgras	AA	BS	SS	fl. urt	P	(42)	7	6			seksuell
Puccinellia phragmites - tressalgras	CP	BS	V	fl. urt	P	28 (21, 28)	7	4	(39)		hermafrod
Puccinellia subuldmur - subuldmur	EN	S	SS	fl. urt	P	42	7	6			seksuell
Puccinellia vahlana - fimbulgras	CP	S	V	fl. urt	D	14	7	2	46		hermafrod
X Puccinellia vahlana - fimbulgras	AN	S	V	fl. urt	P	?	?	?	46		hermafrod
Ranunculus affinis - fliskoleie	CP	S	S	fl. urt	P	32	8	4			hermafrod
Ranunculus glacialis - isolieie	AA	S	S	fl. urt	D	(16)	8	2			seksuell
Ranunculus hyperboreus ssp. andellii - tundrasoleie	AN	S	V	fl. urt	P	32	8	4			blanding
Ranunculus hyperboreus ssp. hyperboreus - sctersoleie	CP	BS	S	fl. urt	P	(32)	8	4			blanding
Ranunculus lapponicus - lappsoleie	CP	S	V	fl. urt	D	16	8	2			seksuell
Ranunculus nivalis - sniskoleie	CP	S	V	fl. urt	P	48	8	6			hermafrod
Ranunculus pallasi - glimesoleie	CP	S	S	fl. urt	P	32	8	4			hermafrod
Ranunculus pygmaeus - dværgsoleie	CP	BS	V	fl. urt	D	16	8	2	11		seksuell
Ranunculus sibiricus - svalbardsoleie	AA	S	V	fl. urt	P	24	8	3			hermafrod
Ranunculus sulphureus - polarsoleie	CP	BS	V	fl. urt	P	96	8	12			hermafrod
Ranunculus wilianderi - wiliandersoleie	CP	S	SS	fl. urt	P	(32)	8	4			hermafrod
Rhodola rosea ssp. arctica - arktisrosestrot	AA	BS	S	fl. urt	D	22	11	2			seksuell
Rubus chamaemorus - molle	CP	S	S	fl. urt	P	(56)	7	8			hermafrod
Sagina cespitosa - stuttarve	AA	S	SS	fl. urt	P	(84, 88)	7	12			seksuell
Sagina nivalis - jökullarve	CP	BS	V	fl. urt	P	(56)	7	8			hermafrod
Salix arctica - tundravet	CP	S	SS	fl. ved	P	(76)	19	4			seksuell
Salix herbacea - musroie	AA	BS	S	fl. ved	D	(38)	19	2			blanding
Salix polaris - polarvet	EA	BS	V	fl. ved	P	ca 112 (114)	19	6			blanding
Salix reticulata - nykjeviet	CP	BS	V	fl. ved	D	(38)	19	2			seksuell
Saxifraga aizoides - gulstidre	AA	BS	V	fl. urt	D?	(26)	13? (62)	2? (4)			seksuell
Saxifraga cernua - knoppstidre	CP	BS	V	fl. urt	P	(24-72)	6?	4-12?	37 (8)	16, 26 (10, 45)	hermafrod
Saxifraga cespitosa coll. - tuesidre	CP	BS	V	fl. urt	P	80	8	10	37	48, 36	hermafrod
Saxifraga flagellata ssp. plurespala - tråkstidre	CP	S	V	fl. urt	P	32	8	4			blanding
Saxifraga hibernica - grønnstidre	CP	BS	V	fl. urt	P	112 (100-120)	5?	22?	56		hermafrod
Saxifraga hibernica - stivstidre	CP	S	V	fl. urt	P	32 (16)	8	4			seksuell
Saxifraga hibernica - nyssidre	CP	BS	V	fl. urt	P	26	6?	4?	17	16, 17	hermafrod
Saxifraga hyperborea - polarstidre	CP	BS	V	fl. urt	P	60	5	12			hermafrod
Saxifraga nivalis - sniskidre	CP	BS	V	fl. urt	P	52 (26, 52)	13? (62)	4? (8)	2, 27		seksuell
Saxifraga oppositifolia - rodstidre	CP	BS	V	fl. urt	P	52	6?	8?	17	16, 17	seksuell
Saxifraga rostrata - bekkestidre	EN	S	V	fl. urt	P	ca 64	6?	11?	16		hermafrod
Saxifraga subuldmur - svalbardstidre	CP	BS	V	fl. urt	P	20	5	4			seksuell
Saxifraga tenuis - grønnstidre	CP	S	SS	fl. urt	D	(14)	7	2	2, 37 (42)	2	blanding
Silene acaulis - fjellmellem	AA	BS	V	fl. urt	D	24	12	2			seksuell

Selvpollinerings-effektivitet, referanser

1. Berggren, M. & Haugset, T. 1994. Cand. scient. avhandling, Universitetet i Oslo.
2. Brochmann, C. & Håpnes, A. (unpubl.).
3. Brochmann, C. 1993. *Pl. Syst. Evol.* 185: 55-83.
4. Eriksen, B., Molau, U. & Svensson, M. 1993. *Ecography* 16: 154-166.
5. Molau, U. 1993. *Arctic Alpine Res.* 25: 391-402.
6. Nordal, I. & Laane, M.M. 1990. *Sommerfeltia* 11: 147-158.
7. Nordal, I. & Stabberop, O. 1990. *Nord. J. Botany* 10: 249-263.
8. Nylén, J. 1994. Cand. scient. avhandling, Universitetet i Oslo.
9. Odasz, A.M. 1988. Universitetet i Trondheim, Vitenskapsmuseet, Rapport Botanisk Serie 1988 I: 111-131.
10. Philipp, M., Bocher, J., Mattsson, O. & Woodell, S.R.J. 1990. *Meddelelser Grønland, Bioscience* 34: 1-60.
11. Steen, S.W. 1998. Cand. scient. avhandling, Universitetet i Oslo.
12. Tikhmenev, E.A. 1984. *Soviet Journal of Ecology* 15: 166-172. (1985: Translation from the Russian original; *Ekologiya* 4: 8-15).
13. Levkovsky, V.P., Tikhmenev, E.A. & Levkovsky, E.P. 1979. *Botanicheskij Zhurnal* 66: 166-180.

DEN FARGERIKE ULLMYRKLEGGEN

Et eksempel på en arktisk diploid plante med begrenset genetisk variasjon

Ann Marie Odasz-Albrigtsen

Innledning

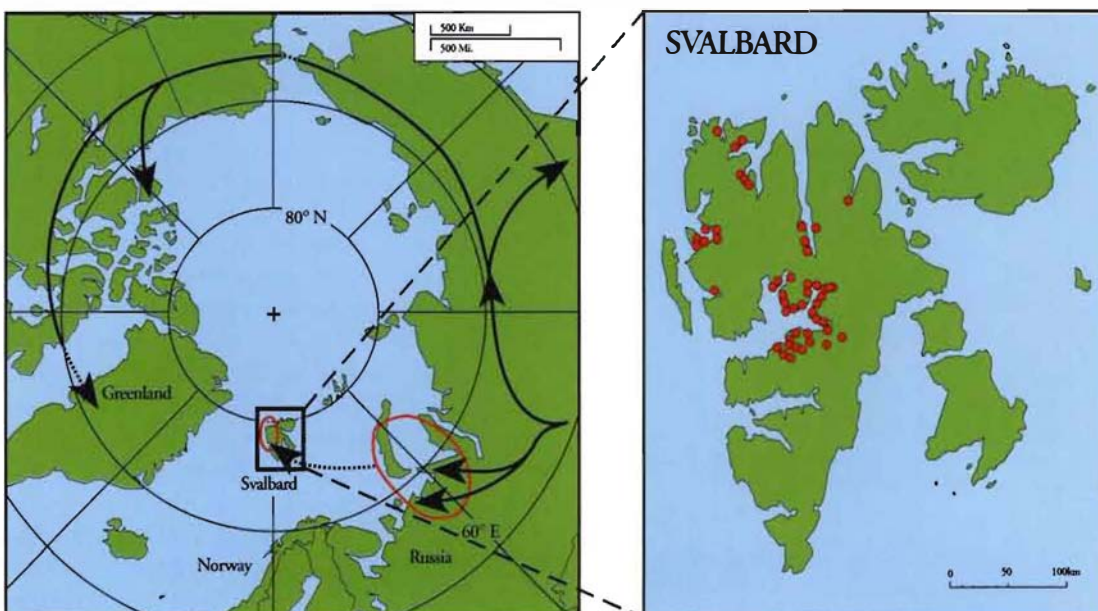
En viktig faktor i bevaringsbiologien er kunnskap om populasjonsgenetikk. Særlig er kunnskap om genetisk fordeling innen og mellom populasjoner meget viktig. Små atskilte arktiske plantepopulasjoner er spesielt sårbare fordi tap av genetisk variasjon pga. genetisk drift og innavl kan føre til at individenes overlevelsessevne (fitness) blir dårligere. Dette øker også sannsynligheten for at populasjonen utrykkes.

Tap av genetisk variasjon minker potensialet for evolusjonær tilpasning til miljøendringer. Klimaet har blitt varmere på Svalbard, som i andre arktiske områder, i løpet av de siste århundrer. Temperaturmålinger siden 1930-tallet og målinger av tilbaketrekning av breer siden slutten av 1800-tallet har vist økt temperatur siden "Little Ice Age" (Hagen mfl. 1993). Dette fører til store lokale miljøendringer, f.eks. minkende breer og mindre snødekke. Dette øker landarealet som kan koloniseres av nye genotyper og arter som er tilpasset høyere temperaturer og lengre vekstsesonger.

Mens de fleste frøplantene i Arktis er polyploide, tilhører den fargerike ullmyrkleggen *Pedicularis lanata* ssp. *dasyantha* gruppen av

selvpollinerende diploider, som på Svalbard omfatter minst 21 arter. Diploide planter har bare to sett kromosomer. Ullmyrklegg har 2×8 kromosomer. Den har derfor ikke de teoretiske fordelene av høy genetisk diversitet på grunn av et stort antall ulike kopier (alleler) av gener som polyploide planter har. Polyploidi er en fordel i arktiske strøk fordi mange sett med kromosomer gir mye variasjon. Dermed har polyploide planter fordeler i forhold til diploide planter i deres evne til å motstå miljøendringer og til å invadere nye områder i ustabile arktiske miljøer. For eksempel blir nye overflater eksponert og tilgjengelig for etablering av frø (til og med utenfor de toleransene som trengs i det gamle miljøet) når breer trekker seg tilbake.

Flere økologer mener at diploide arter som ullmyrklegg har begrenset evolusjonært potensiale og dermed mindre sjanse til å eksistere i Arktis. Siden miljøforholdene varierer mye over rom og tid, er det nødvendig å opprettholde et kritisk minimum av genetisk variasjon for å overleve i det arktiske miljøet.



Figur 1. Utbredelsen av den arktiske endemiske planten ullmyrklegg *Pedicularis lanata* ssp. *dasyantha* i dag (røde ringer), og detaljkart for Svalbard. Piler viser Saviles, 1977, hypotetiske migrasjonsrute for myrkleggslekten fra sørøst-Asia, nordvestover til Svalbard og nordøstover til Grønland. – Figur: H. Albrigtsen.

Figur 2.
Ullmyrkleppplanter fra Svalbard
med diverse blomsterfargemorfer. –
Foto: A.M. Odasz-Albrigtsen.



Utbredelse og biologi på Svalbard

Den nydelige fiolett-fargede ullmyrkleppen tilhører maskeblomstfamilien (Scrophulariaceae). Ullmyrklepp er en sårbar arktisk karplante som forekommer i mange atskilte populasjoner på Svalbard (Figur 1). Pilene på kartet av det sirkumpolare arktiske området (Figur 1) viser den hypotetiske migrasjonsruten for ullmyrkleppslekten fra en antatt opprinnelse i Sørøst-Asia der slekten har hundrevis av forskjellige arter. I dag har den en begrenset utbredelse på Svalbard, Novaja Semlja og i det nordlige Sibir (Figur 1).

Utbredelsen til ullmyrklepp i vest og nordvest på Spitsbergen er begrenset til områder innerst i fjordene. På vestkysten er populasjonene avgrenset av fjorder, fjelltopper og isbreer. Ullmyrklepp er mest vanlig i kantlyngvegetasjonssonen der den varmeste delen av sonen følger 6 °C juli isotermin. Ullmyrklepp forekommer på tørre kalksteinrabber, på flat mark og i sørvendt terreng som har helning fra 5° til 60° og opp til 300 m over havet. Ullmyrklepp kan finnes i store mengder i de fire *Dryas* dominerte plante-samfunn (assosiasjoner) som plantesosiologer kaller for *Dryadion*-samfunn.

Tabell 1.
Identifikasjons-nummer til
populasjoner (som i Figur 3a),
lokalitetsnavn på Svalbard,
blomsterfargemorfer, forekomst av
klassisk isozymanalysemarkør(er),
og moderne molekylergenetiske
teknikker brukt for å avsløre
genetisk variasjon innen og
imellom 17 atskilte populasjoner
av Ullmyrklepp *Pedicularis lanata*
ssp. *dasyantha*.

Lokalitets- navn	Populasjon nummer	Blomster farge- morf	Isoenzym markør ²	Teknikk 2 ⁴	Teknikk 1 ³
Blomstrandhalvøya	101	M	1		S
Gåsebu	102	M	1		S
Engelsbukta	103	M	1		
St. Jonsfjorden	104	M	1		
Endalen	201	L	2	1	S*
Rosebu	202	L	2		
Fjordnibba	203	L,M	1,2		S*
Bjonahamna	204	M	1		
Gipshuken	205	L,M	1,2		
Kapp Thorsen	206	1	2	1	
Hagahytta	207	3	1,2	1	S*
Kapp Smith	208	5	1,2	1	S
Ebbadalen	209	2	1,2	1	S
Bockfjorden	301	M	1	1	S
Wulberget	302	M	1	1	S
Texas Bar	303	M	1	1	
Reinbuksdalen	304	M	1		S

¹ M - alle er mørk rødlig fiolett, L - alle er lys fiolett, ellers er antall blomsterfargemorfer i populasjonen gitt (se Figur 3a)

² ingen isozym data for populasjon 304 (se Figur 3b)

³ 1 - ingen genetisk forskjell påvist med teknikk 1 (ITS-1) for åtte analyserte populasjoner (se Figur 4a)

⁴ S - spatial populasjon inspeksjon for teknikk 2 (RAPDs)

* avslørte variasjon for to markører for C-04 primer mellom populasjoner (se Figur 4b)

Olaf I. Rønning beskriver ullmyrkleppen slik i sin Svalbards Flora (Rønning 1996): "Kraftige planter, 10-15 cm, som vokser enkeltvis eller flere fra samme rot. Kraftig pelerot som er sterkt gul. Bladene i en eller flere rosetter. Bladene er finnete med forholdsvis smal midtakse. Stammen med mange blad og ullhåret øverst mellom blomstene i akslinknende blomsterstand. Blomstene er store, røde til mørkerøde og med hår på overleppen. Kronrøret er lenger enn begeret. Vokser på fuktig mark, særlig lyng- og grasmark. Ikke vanlig."

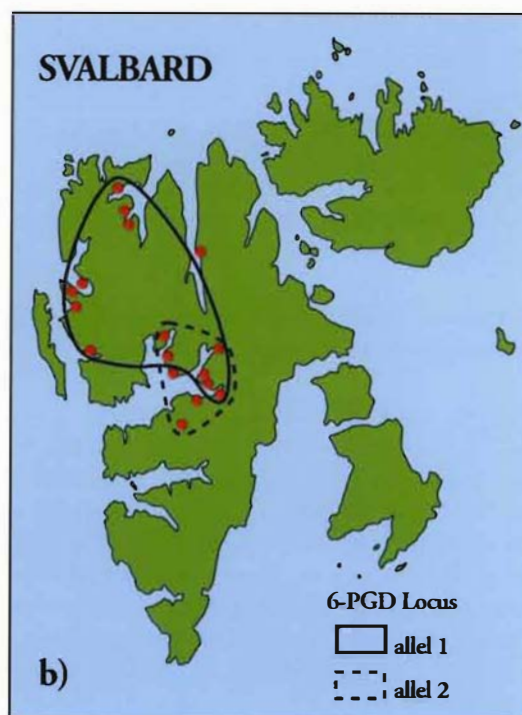
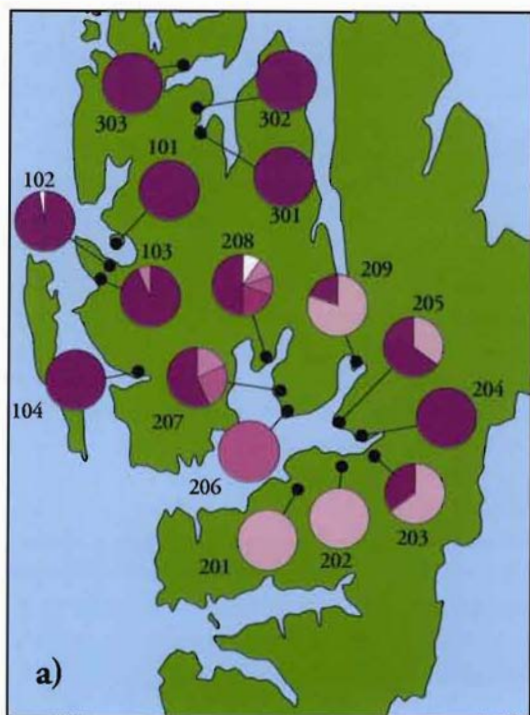
Ullmyrklepp er en semi-snylter som trekker næring og vann fra sin vertsplante reinrose *Dryas octopetala*. Ullmyrklepp er en selvpollinerende arktisk plante som reproduseres fra frø og ikke vegetativt som mange andre arktiske plantearter. Frøene vokser og blir til bladrosetter som får blomster etter 3-4 år, avhengig av vekstvilkårene i habitatet. Deretter, blomster den hvert 2-5 år og individer kan bli minst 50 år gamle.

Blomstene til ullmyrkleppen viser en flott fargerik variasjon i de ulike populasjonene på Svalbard (Figur 2). Blomster i populasjoner finnes i en eller flere farger-former der kronblad har en distinkt blomsterfargemorfologi: mørkt rødlig fiolett, lys fiolett, lys rosa, mørk rosa, sterkt rød eller med hvit galea og fiolett underleppe, eller fiolett galea og hvit underleppe.

Liten genetisk variasjon

Bruk av klassisk isozym-analyseteknikk, som avslører genetisk variasjon mellom individer, har overraskende vist at ullmyrkleppen er genetisk utarmet, selv for en diploid art med to sett kromosomer. Det er ekstremt lite variasjon innen og mellom alle ullmyrklepppopulasjonene på Svalbard (Odasz & Savolainen 1996). Bare en av 31 analyserte loci i 400 individer fra 13 atskilte populasjoner viste variasjon. Alle plantene var homozygote. Ullmyrklepp har mindre genetisk variasjon enn andre diploide høyarktiske (nord for 76° N) plantearter analysert pr. i dag, f.eks. fjellsmelle *Silene acaulis* og rødsildre *Saxifraga oppositifolia*.

Isozymanalysene viste god korrelasjon mellom det genetiske mønsteret (i ett eneste variabelt locus) og blomsterfarge. F.eks. var den genetiske markør #1 (6-Pgd allele 1) alltid funnet i mørkt rødlig fiolette morfer, mens den genetiske markør #2 (6-Pgd allele 2) bestandig var i populasjoner med lyse fargemorfer (Figur 3). Markør 1 ble funnet i nordlige og markør 2 i sydligere populasjoner. Navn på populasjonenes lokalitet er gitt i Tabell 1. Antall blomsterfargemorfer innen hver atskilt populasjon varierte fra en til fem. To populasjoner, Endalen og Rosebu, hadde bare den lyse fargemorfen (L i Tabell 1). Åtte populasjoner hadde bare den mørke fargemorfen (M i Tabell 1). Andre populasjoner som f.eks. Hagahytta hadde flere fargemorfer, mens Kapp Smith hadde størst diversitet med fem fargemorfer.



Figur 3.
a) Utbredelse av blomsterfargemorfer i 16 ullmyrklegg-populasjoner på Svalbard.
b) Utbredelse av genetisk markør 1 og genetisk markør 2 i geografiske adskilte ullmyrklegg populasjoner. Lokaltetsnavn for hver populasjon er gitt i Tabell 1.
– Figur: H. Albrigtsen.

Problemstillinger

Under TERRØK-programmet ble fire hovedproblemstillinger belyst hos ullmyrklegg på Svalbard:

1. Gir moderne DNA fingeravtrykkteknikker mer genetisk informasjon innen og mellom de geografisk atskilte populasjonene av ullmyrklegg på Svalbard enn klassiske isozymgenetiske analyser? Er det samsvar mellom romlig fordeling og utbredelse av molekylærgenetiske markører, isozymanalyser og observert fenotypisk blomsterfargevariasjon?

Siden blomsterfargemorfvariasjon og utbredelse var i samsvar med genetisk markør 1 og genetisk markør 2 (Figur 3), ville muligheten til å avsløre genetiske mønstre bli bedre dersom vi kunne lokalisere flere markører. Ved bruk av molekylære teknikker har andre forskere vist genetisk variasjon som ikke lot seg gjøre å identifisere med isozymteknikker.

Ved analyse av ullmyrkleggpopulasjonene med molekylærgenetiske teknikker, var det mulig å påvise flere markører enn ved bruk av klassiske isozym-analyseteknikker (Tabell 1 og Figur 4). De nye dataene var mer detaljerte og viste større variasjon innen populasjonene enn isozym-analyseteknikkene (Odasz-Albrigtsen, Gemmill & Ranker, upubl.).

Resultatene avslørte også større genetisk forskjell mellom atskilte populasjoner. Genetisk likhet var minst mellom populasjoner i sørøst og helt nord ved kysten. Genetisk likhet var størst mellom Kapp Smith og Bockfjorden (Dices likhetsindeks: 0.6). Dices likhetsindeks er et mål på hvor like to populasjoner er. Den er en funksjon av antall markører som er like og antall markører som er like multiplisert med antall markører som er ulike. Mellom Kapp Smith og Endalen er likheten bare 0,2. Likheten var

enda mindre mellom de mest atskilte populasjonene i Bockfjorden og Endalen: likhetsverdi: 0.1. Dette kan kanskje forklares med at det finnes en sammenhengende fjellkjede fra Kapp Smith til Bockfjorden, mens den store Isfjorden holder Kapp Smith og Endalen atskilt.

Det geografiske mønsteret og utbredelsen av den molekylærgenetiske informasjonen er i samsvar med de opprinnelige resultatene fra klassiske isozymanalyser og blomsterfargevariasjonen (Figur 3 og 4).

2. Er populasjonene isolerte eller er det genetisk utveksling mellom dem?

Til tross for at det er delvis overlapping i den geografiske utbredelsen av de genetiske markørene (Figur 3), viser statistiske analyser av de genetiske resultatene at genetisk flyt mellom populasjonene er lik null. Tilstedeværelsen av samme blomsterfargemorf eller genetiske markører i mer enn en populasjon, kan skyldes lite genetisk utveksling mellom populasjoner eller historiske migrasjonsbegivenheter. Det kan også skyldes at populasjoner har beholdt lik genetisk sammensetning fra den opprinnelige koloniseringen og avledninger av denne. Imidlertid, tilstedeværelsen av unike fargemorfer i fire populasjoner kunne tyde på at disse er et resultat av forskjellige lokale mutasjoner.

Andre forskere har vist at det i dag forekommer genflyt mellom populasjoner av rødsildre og fjellsmelle på både Svalbard og f.eks. Island, Norge og Skottland. Abbott mfl. (1995) mener at slik genetisk flyt er vanlig fordi fuglene migrerer mellom områdene samtidig som planter produserer frø. Andre lokale frøspredere er rein, rev, ryer, gress og vind. Det er

imidlertid ikke påvist genetisk flyt mellom ullmyrkleggpopulasjoner på Svalbard i dag, ikke engang over smale fjorder som f.eks. mellom populasjonene i Fjordnibba og Bjonahamna ved Tempelfjorden, Blomstrandhalvøya og Gåsebu ved Kongsfjorden eller Hagahytta og Kapp Smith ved Dicksonfjorden. Noen blomsterfargemorfer begrenset til kun en side av disse fjordene.

3. Hvorfor finnes det så liten variasjon innen og mellom atskilte ullmyrklegg-populasjoner?

Den totale utbredelsen av ullmyrklegg er begrenset, og det er sannsynlig at arten ble etablert på Svalbard etter spredning/migrasjon av ett eller få frø fra en fjerntliggende lokalitet. Dette fører til "founder-effect" og resulterer nødvendigvis i genetisk utarmede populasjoner. Genetisk drift er sterk i nye lokale miljøer, der omgivelsene kan true overlevelsen gjennom det lange livsløpet til ullmyrkleggindivider (ca. 50 år). I tillegg er det lite sannsynlig at sjeldne migrasjonsepisoder blir kilde til ny genetisk diversitet. Videre fører det naturlige utvalget i det nye habitatet sannsynligvis til tap av enda mer genetisk variasjon. Etablering og kolonisering av nye plantearter i nylig eksponerte habitater omfatter få immigranter. Påfølgende miljøforstyrrelser i det variable miljøet fører også til mindre genetisk variasjon.

I dag har ullmyrklekken en begrenset utbredelse. Dette fører til få populasjoner som igjen fører til liten genetisk variabilitet. Sjeldne karplanter med begrenset utbredelse pleier å ha lavere nivå av genetisk diversitet enn arter som er tallrike og har større utbredelse. Imidlertid har ullmyrklekken noe mer variasjon enn åtte andre endemiske selvpollinerende plantearter med snever utbredelse som vokser i sørlige strøk.

Man venter større variasjon mellom enn innen

populasjoner, fordi atskilte populasjoner differensierer under mikrohabitat-seleksjon. I tillegg begrenser selvbestøvning og lokal frøspredning blanding av genetisk informasjon mellom populasjoner, men fører til divergens fordi ikke-dødelige mutasjoner forblir lokalt. Alle analyserte individer var homozygote. Det tyder på at kryssbestøvning mellom individer er meget sjeldent. Imidlertid er det noen ullmyrkleggindivider som har kronblad som avviker fra det normale. Det er mutasjoner som innebærer mulige selvpollinerende modifikasjoner som gir et evolusjonært tap når det gjelder tilpasninger for å tiltrekke insekter. Det innebærer at støvbærerne forblir innesluttet i galean (øverste kronblad) og berører stigman inne i galean når støvet modner. Fordi planten ikke trenger å tiltrekke bestøvere for å reproducere seg, forblir slike mutasjoner i populasjonen. Den nye genetiske informasjonen kan føre til nye fenotypiske varianter, som har bedre reproduksjonssuksess og mulig høyere overlevelsessevne i et hardt arktisk miljø, der bestøvere ikke greier seg.

Et reproduksjonssystem basert på selvbestøvning kan også føre til liten genetisk variasjon. Selvpollinerende planter har som oftest mindre variasjon enn krysspollinerende planter, fordi det blir en høy grad av innavl og lite blanding av genetisk informasjon med naboer. Men selvbestøvning er en fordel eller helt nødvendig når en plante må reproducere alene fordi det finnes få eller ingen bestøvere i nærheten.

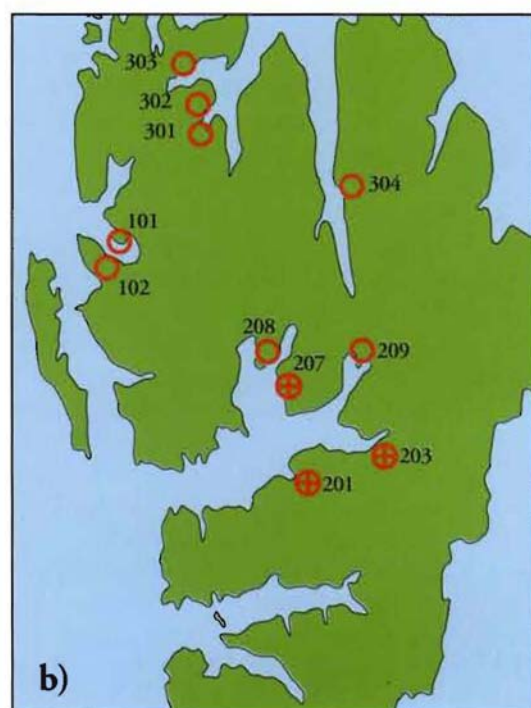
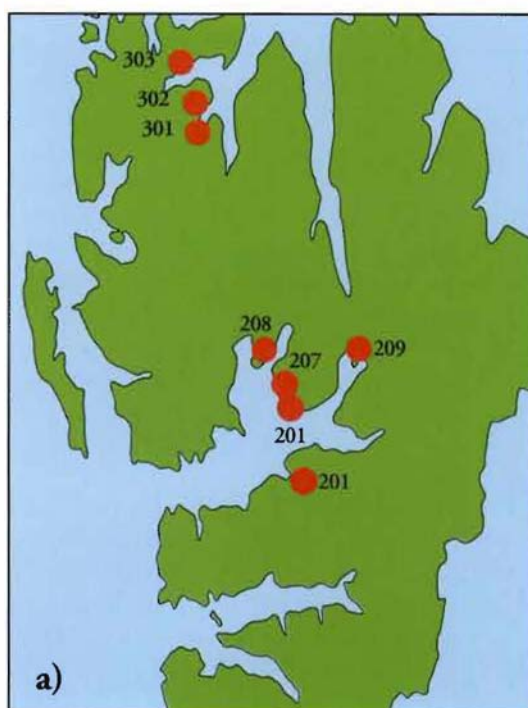
Imidlertid har mange selvpollinerende planter mye genetisk variasjon mellom atskilte populasjoner. Den unike selvpollinerende blomsterplantearten, *Asphodelus tenuifolius*, i slekten av ellers krysspollinerende arter, har den høyeste genetiske variabiliteten mellom populasjonene av alle artene i slekten. I tillegg viste genetiske analyser på en selvpollinert kløverart, *Medicago truncatula*, i Sør-Frankrike, at det er større

Figur 4.

a) Utbredelse av 8 populasjoner som ikke viser genetisk forskjell for molekylargenetisk teknikk 1.

b) Resultater for molekylargenetisk teknikk 2. Reinbuksdalen var ikke inkludert i molekylargenetisk teknikk 2 analyser, men fargemorf og utbredelse antyder at den også har genetisk markør 1.

—Figur: H. Albrigtsen.



variasjoner mellom populasjoner som er så mye som 200 km atskilt. Dette er det vanlige mønsteret i selvpollinerende plantearter.

4. Kan ullmyrklegg ha overlevd lenge på Svalbard?

Dagens geografiske genetiske mønster hos ullmyrklegg er mest sannsynlig påvirket av historiske faktorer fordi statistiske analyser utelukker genflyt i dag. Siden klima og miljø i Arktis er i stadig endring, er det sannsynlig at populasjoner av ullmyrklegg har overlevd mange perioder med større eller mindre endringer i klima- og miljøforhold. Klimaet på Svalbard har variert både over lange og korte tidsperioder. Gjentatte variasjoner i isutbredelsen i kvartærtiden kan ha påvirket ullmyrkleggpopulasjonens divergens og evolusjon i atskilte geografiske områder.

Geologer, som studerer klimaendringer over tid, hevder at det har vært to perioder i løpet av de siste 200 000 år med et varmere klima enn i dag på Svalbard. Eemian interglasiale periode, for ca. 125 000 år siden, var varmere enn idag, og den tidlige Holocene perioden for ca. 11 000-9 000 år siden var også varmere enn idag. Siden ullmyrklegg tilhører en vanligvis selvinkompatibel slekt som viser sterk samevolusjon mellom kronbladutvikling og insektbestøvning, er det naturlig å tenke seg at ullmyrklegg og humler (*Bombus*-arter) koloniserte Svalbard under en varm periode. Dette fordi det i dag ikke finnes noen naturlige humlepopulasjoner på Svalbard. Alternativet er at selvkompatibilitet og selvbestøvning ble utviklet et annet sted og at selvkompatible frø koloniserte Svalbard.

Myrkleggselektens hypotetiske migrasjonsrute fra Sørøst-Asia innebærer nødvendigvis mange episoder av spredning over lange avstander (Figur 1). Ruten går mot øst og nord til Kina og Sibir. Derfra går den både vestover til Novaja Semlja og Svalbard, og østover gjennom Beringia til Nord-Amerika, og så videre over til Grønland. De siste istidene gjorde tilgjengelighet og distribusjon av potensielle habitater for etablering av ullmyrkleggfrø vanskelig. Kolonisering av ullmyrkleggfrø fra russiske kilder har sannsynligvis skjedd mellom istidene, fordi det var mindre isutbredelse i øst.

Geologer hevder at mesteparten av lavlandet på Svalbard var dekket av snø, is og breer under Weichselian-istiden (ca. 120 000 -15 000 år siden). Planter som var representert måtte klare seg i habitater i høyereliggende områder. Eilif Dahl (1946) framholdt ullmyrklegg som et godt eksempel av en art som kunne trives i slike "kontinentale tundra refugier" gjennom siste istid. Dette fordi ullmyrklegg tåler tørre habitater på kalkrabber og korte kalde somre, forhold vi kan finne også i høyereliggende områder på Svalbard i dag. Slike forhold skulle i tillegg være en fordel for ullmyrklegg, fordi tørre habitater hindret utvikling av tett vegetasjon. Dermed hadde ullmyrklegg liten konkurranse fra andre planter. Ullmyrklegg er fortsatt godt tilpasset korte vekstsesonger. Den er rask til å blomstre og lager frø tidlig

om sommeren.

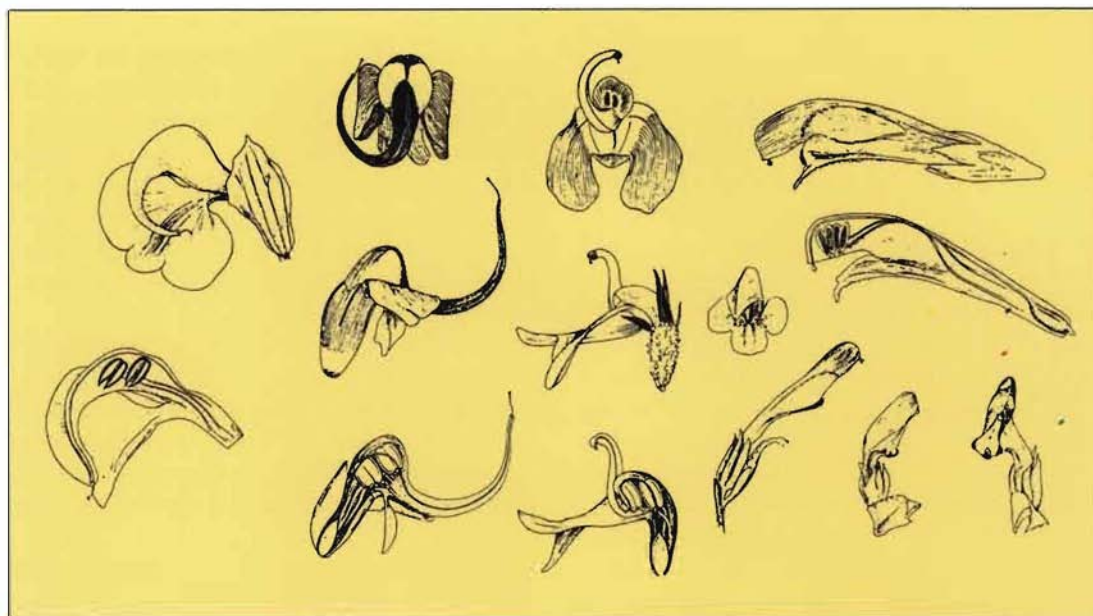
Det er vist at andre myrkleggarter har overlevd istider i andre arktiske områder. I Alaska for eksempel, er det funnet fossilt blomsterstøv av myrklegg i sedimenter datert omkring siste istids maksimum og tidlig deglasiasjon (25 000 - 12 000 år siden). Den er også funnet i tidlige glasiale sedimenter datert 105 000 – 80 000 år gamle. Frø som ligner ullmyrklegg-frø, fantes i Midt-Weichsel sedimenter i Earith, Huntingdonshire i England.

Kritiske faktorer for etablering og overlevelse for ullmyrklegg etter migrasjon til Svalbard, var lengden av og temperaturen gjennom vekst-sesongen. Under siste istid var Nord-Atlanteren stort sett dekket av havis som meteorologisk sett fungerte som land, og derfor minsket innflytelsen av fuktighet fra åpent hav. Dette skapte "kontinentale forhold" (der vintrene er tørre og somrene er varme). Dersom ullmyrklegg var til stede på isfrie refugier under istiden, er det sannsynlig at området hadde et kontinentalt klima og at vekstsesongen ikke var helt ulik den i dag. Det er også sannsynlig at dagens maritime kystområder var mer kontinentalske under siste istid pga. den lange avstanden til åpent hav. Imidlertid viser nye geologiske resultater av Dokken & Hald (1996) at den Nordatlantiske havstrømmen (Golfstrømmen) har gått helt opp i Framstredet, vest for Svalbard, mange ganger de siste 60 000 år. Dette tyder på perioder med varmere og kanskje fuktigere somre.

En annen hypotese er at ullmyrklegg har immigrert til Svalbard sent under tidlig Holocen. Flere norske geologer har foreslått dette som den viktigste perioden for innvandring av flertallet av arktiske plantearter. Temperaturen var 2 °C varmere enn i dag. Dette kunne ha ført til migrasjon av ullmyrklegg nordover fra de russiske arktiske øyene til Svalbard (Figur 1). Her fantes varme og tørre kalkrabber i sørvente skråninger som var veldrenerte, og som ble tidlig isfrie om sommeren. Solstrålingen var 10% sterkere enn idag. Dette ga varme sørvente habitater, med høyere temperaturer enn dagens gjennomsnitt. Vestkysten av Svalbard var dekket med varmekrevende kantlyngvegetasjon *Cassiope tetragona*, som nå finnes inne i den varme kontinentale sonen innerst i fjordene. Også på Edgeøya har geologer funnet marine sedimenter som viser at dagens planteartsdiversitet, habitater og plantesamfunn var etablert tidlig i Holocen. Som eksempel kan nevnes at funn av blåskjell *Mytilus edulis*, som er "varmekrevende", indikerer hevede marine sedimenter i dette området, et varmt maksimum i tidlig Holocen (Salvigsen mfl. 1992).

En varm periode som så ble etterfulgt av en kald periode, kan være det mest sannsynlige scenario for etablering av ullmyrklegg på Svalbard. Dette fordi planten er en sjelden selvpollinerende art i en slekt av over 800 arter som har endret seg i takt med sine bestøvningsinsekter. Slekten har utviklet en kompleks og variert kronbladmorfologi, slik at bare en bestemt humle kan bestøve en bestemt art (Figur 5). Selv om ullmyrklegg på Svalbard er selvpollinerende (Figur

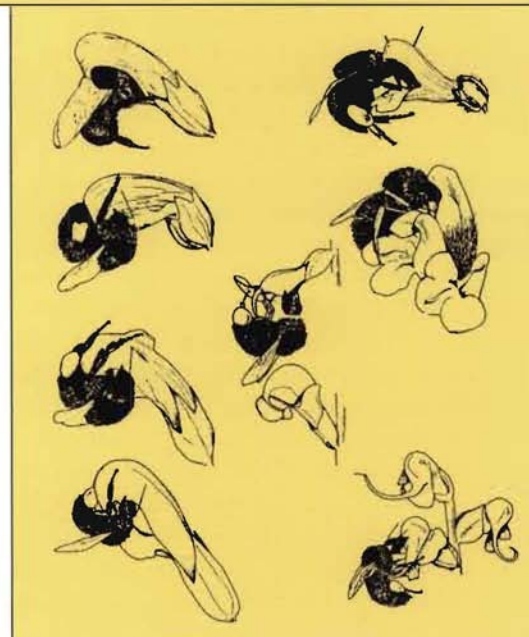
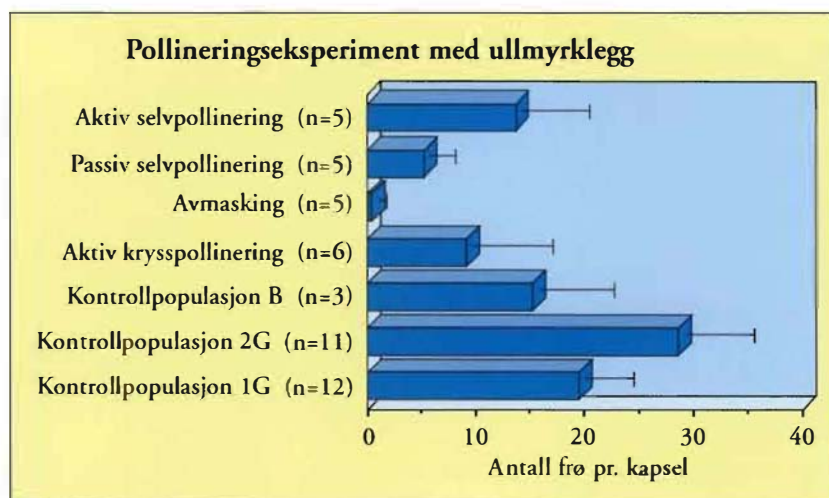
Figur 5.
Øverst: Kronbladmorfologi hos
amerikanske myrkeleggartar som
har artsspesifikk insektbestøvning.
Nederst: Blomstermorfologi hos
åtte arter av myrkelegg som bestøves
av humler (etter Macior 1982).



6), fortsetter den å lage nektar i like store mengder som andre humleavhengige myrkeleggartar. Dette til tross for at det ikke finnes humler på Svalbard. Dersom ullmyrkeleggen sammen med sine humler etablerte seg under en varmere periode, etterfulgt av gradvis kaldere somre, kan det over tid ha ført til en dominans av selvpollinerende individer, samtidig med at humlenes aktivitet avtok. Dette førte etter hvert til at det bare var selvpollinerende populasjoner igjen på Svalbard. Siden nektarproduksjon ikke har forsvunnet, kan det tyde på at arten kun har eksistert på Svalbard i en kortere periode, altså en Holocen kolonisering.

Det er flere kritiske livshistoriefaktorer som kan ha bidratt til ullmyrkeleggens overlevelseevne i det variable arktiske miljø. Plantene er små i den første vekstsesongen. Mens de har små bladrosetter, samler de opp karbohydrater i sine tykke røtter. De vil først blomstre etter flere år (Figur 7). Ullmyrkelegg lever lenge og det fører til at flere generasjoner, og dermed flere livsstadier eller former, opplever seleksjon samtidig. Det variable og harde arktiske miljøet gir ulikt selektivt press til forskjellige generasjoner. Naturlig

Figur 6.
Resultater fra et felt-bestøvnings-
eksperiment på ullmyrkelegg fra
Brøggerhalvøya, Svalbard.
Figuren viser antall frø (middell
+ standardavvik) pr. blomster-
knopp i selvbestøvede, kryss-
bestøvede behandlinger i områder
som var avsperrert for vind og
insekt-bestøvning, og kontroll-
populasjoner som ble naturlig
bestøvet. Resultatene viser at
ullmyrkelegg er selv-kompatibel.

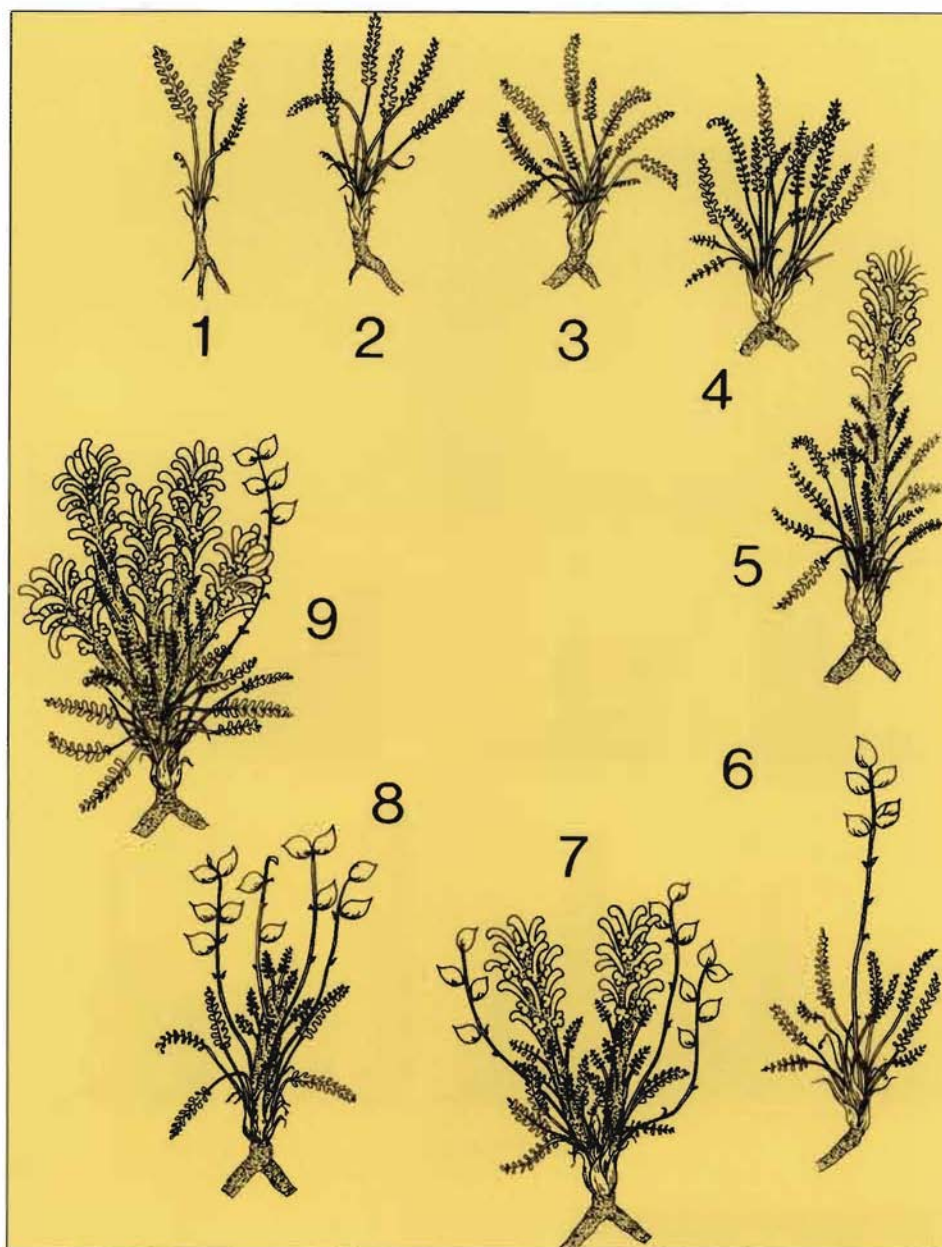


seleksjon i forskjellige veksthabitater kan opprettholde en begrenset genetisk variasjon gjennom evolusjon av lokalt tilpassede økotypen (Figur 8).

Ullmyrkelegg tar opp næring fra sin vertsplante, reinrose (Figur 9), i tillegg til fra sine egne røtter. Ullmyrkelegg mister hele tiden vann fra blad, stengel og blomster-overflater, og trekker dermed kontinuerlig vann og næring fra sin vertsplante. Dette skyldes at den har liten evne til å kontrollere sine spalteåpninger. Dette resulterer i at ullmyrkelegg har mye høyere næringsinnhold enn de fleste andre arktiske plantearter, til tross for at jorden i Arktis er næringsfattig.

Ullmyrkelegg er som artsnavnet beskriver, behåret med tykk ull. Dette fører til en "mini-veksthuseffekt". Temperaturen i ullbehårete blomster og ullbehårete bladrosetter blir høyere enn i omgivelsene (Figur 10), noe som har positivt betydning for blomstring, plantevekst og utvikling.

Ullmyrkelegg har mange og uvanlig store frø (3-4 mm) i forhold til andre arktiske arter (Figur 11).



Figur 7.

Ullmyrkleggens livs-stadier:

- 1 - ung plante, små sterile bladrosetter med tre til ti blad,
- 2 - unge plante med større sterile bladrosetter med 8-12 blad,
- 3 - store sterile bladrosetter med 14-27 blad,
- 4 - flere sterile bladrosetter,
- 5 - første blomstring,
- 6 - året etter første blomstring, ingen blomster,
- 7 - andre blomstring, flere gamle blomsterskudd,
- 8 - flere gamle blomsterskudd, ingen blomstring,
- 9 - blomstring, mer enn fire gamle blomsterskudd.

Frøene har et foldet ytre (exocarp), og blir sittende på den gamle blomsterstilken til neste vår. Den "balistiske" formen gjør at det oppstår en spenning som bidrar at frøet kan kastes et stykke vekk når skallet sprekker. Det vil da lande i området ikke langt fra morplanten og forhåpningsvis innen rekkevidde for den nødvendig vertsplanten, reinrose. Frøet vil ved kontakt med fuktig jord og regnvann trekke vann som en svamp (Figur 11b). Dette gjør at den fordelaktige perioden med fuktig mikroklima forlenges for frøet på fuktig jord, også etter at det har regnet i de ellers så tørre halvørkenområdene. Årlig nedbør i området er 380 mm, og mindre enn 50 % kommer som regn.

Forvaltningsmessige konsekvenser

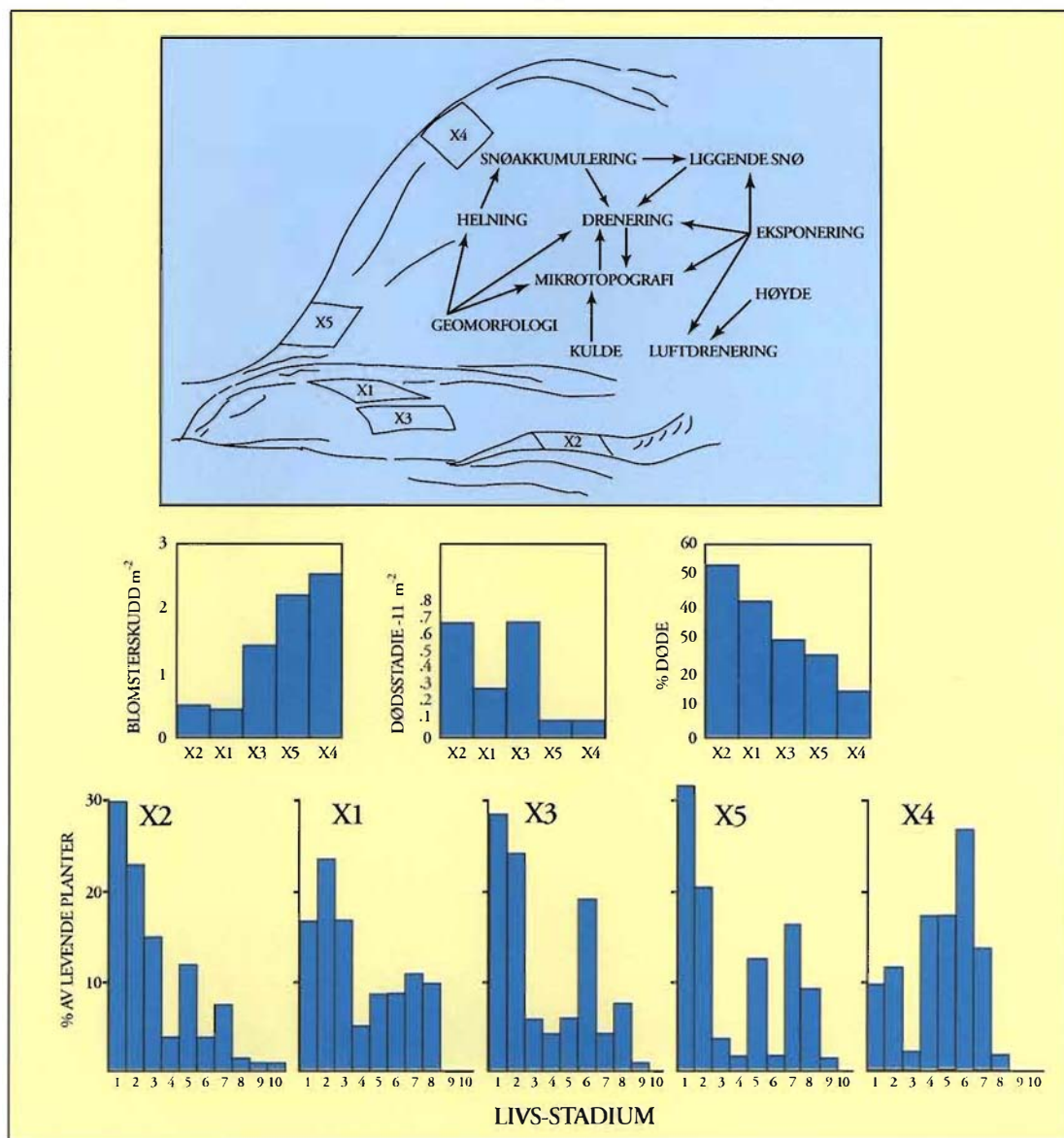
Forvaltningsstrategier for arktiske diploide planter slik som ullmyrklegg (som har begrenset genetisk variasjon, og dermed et begrenset

evolusjonsmessig potensiale i et variabelt miljø) krever kunnskap om populasjonsgenetikk og romlig genetisk variasjon. Dette er særlig viktig fordi kunnskap om homogenetiske mønstre og potensiell fragmentering av genresevoarer kreves for å bestemme forvaltningsstatus (dvs. om den er truet, sårbar, e.l.).

Til tross for at det finnes teoretiske forhold mellom genetisk diversitet og en arts kapasitet til å overleve, finnes det ingen empiriske data som viser et slikt direkte forhold mellom genetisk sammensetning og en arts kapasitet til å overleve. Flere har forsøkt å tallfeste hvor mange populasjoner som bør vernes for å bevare en viss andel av den genetiske variasjonen. Slike modeller er basert på sannsynlighetsberegninger og er avhengig av faktorer som hvordan prøvene er samlet inn og analyseteknikker som desverre påvirker nivået av den observerte genetiske variasjonen.

Noen av de mest sårbare plantene når det gjelder tap av genetisk variasjon i Arktis, er sjeldne diploide arter med lav genetisk variasjon. Global

Figur 8.
Diverse topografiske lokaliteter av ullmyrklegg-populasjoner, rute X1- X5 (øverst), og fordeling av individer, planter pr. m² for blomsterskudd, døde individer som hadde blomstret bare en gang pr. m² og % av total ullmyrklegg-individer som er døde i rute X1-X5 (midten). Modellen med piler viser forhold mellom viktige miljøfaktorer blant habitater. Rute X5 og X4 er 30m og 50m over breer og havoverflata. Populasjons-fordeling mellom livs-stadier for rute X1-X5. Rutene er i den nedre del av figuren ordnet etter demografisk mønster.

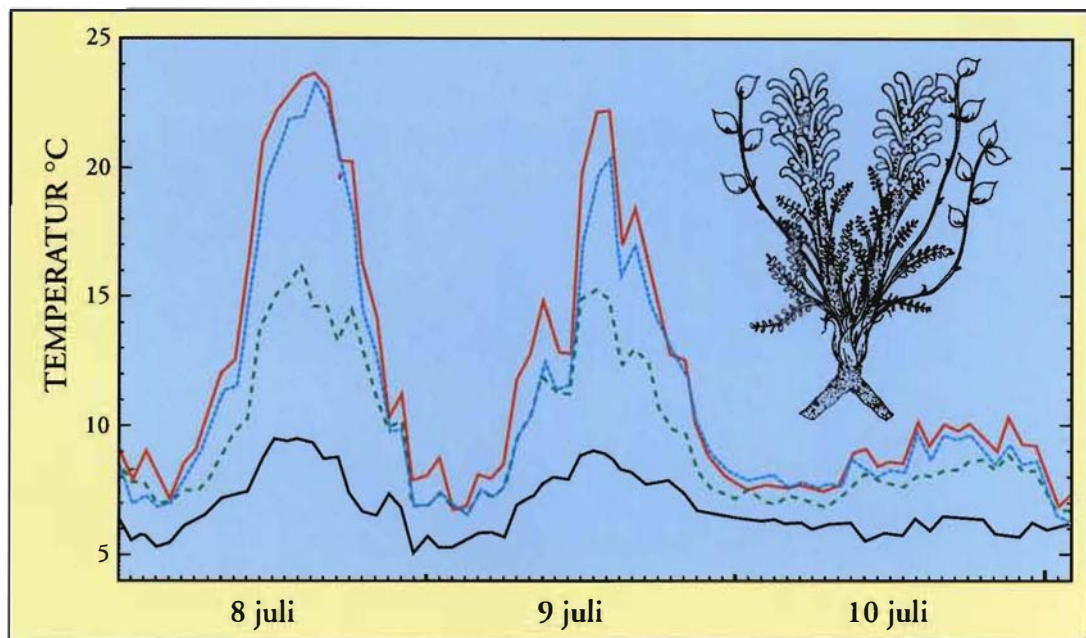


Figur 9.
Ullmyrklegg (mørk fargemorf) og vertsplanten reinrose Dryas crocoperata på Brøggerhalvøya.
– Foto: A.M. Odasz-Albrigten.

oppvarming kan også være en stressfaktor. Abbott mfl.(1995) har antydnet dette som en forklaring på de raske endringer vi ser i floraen av arktiske frøplanter mot genotyper og arter som er tilpasset høyere temperaturer og dermed lengre vekstsesong.

Hardt beitepress av reinsdyr synes å være den eneste umiddelbare trussel mot overlevelse i enkelte ullmyrkleggpopulasjoner. Fra et forvaltningsmessig synspunkt vil den lave genetiske variasjonen og mangel på genflyt mellom atskilte populasjoner føre til at man må bevare flere atskilte populasjoner. En slik strategi vil være viktig for å bevare en arts genetiske ressurser ved at genflyt kan forekomme. Opprettholdelse av den oppnådde genetiske diversitet vil være avgjørende for overlevelsen i omgivelser som kan variere mye fra år til år.

Dersom forvaltningens beslutninger baseres på klassiske isosymteknikker eller moderne molekylærteknikker, må man ta hensyn til at diploide planter med liten genetisk variasjon kan ha spesielle tilpasninger til sitt leveområde, og kan ha morfologiske og fysiologiske karakterer som ikke kommer fram gjennom analysene. Kunnskap om



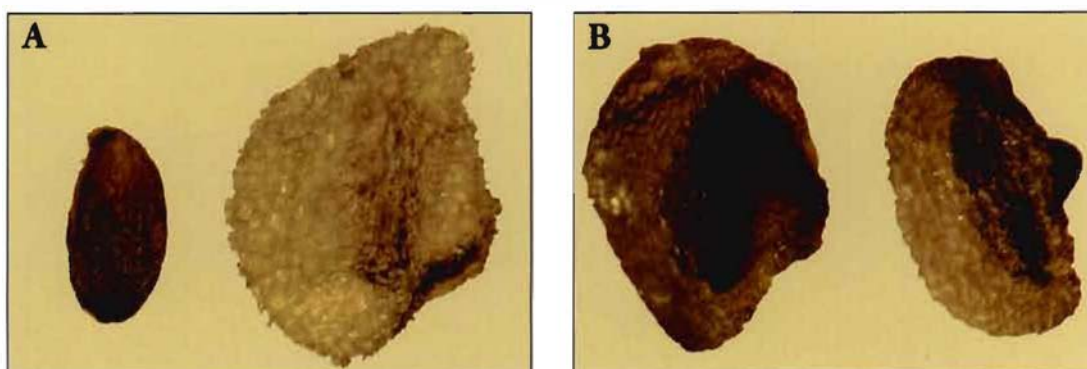
Figur 10.

Luft-temperaturer 2 m (sort sammenhengende linje), og 0.1 m (grønn stiplet linje) over bakken, temperaturen i bladrosett 0.03 m over jordnivå (blå prikket linje, gjennomsnitt av to målinger), temperatur i blomster 0.1 m over bakken (øverste røde linje, gjennomsnitt av tre målinger) på Brøggerhalvøya, 8-10. juli 1986 i blomstringsperioden.

livshistorie, reproduksjonsøkologi og populasjonsbiologi kan også bidra til å utforme en forvaltningsplan for arktiske diploide arter.

Referanser

- Abbott, R.J., Chapman, H.M., Crawford, R.M. M. & Forbes, D.G. 1995. Molecular diversity and derivations of populations of *Silene acaulis* and *Saxifraga oppositifolia* from the high Arctic and more southerly latitudes. *Mol. Ecol.* 4: 199-207.
- Dahl, E. 1946. On different types of unglaciated areas during the ice ages and their significance to phytogeography. *The New Phytologist* 42 (2): 225-242.
- Dokken, T.M. & Hald, M. 1996. Rapid climatic shifts during isotope stages 2-4 in the Polar North Atlantic. *Geology* 24: 599-602.
- Hagen, J.O., Liestøl, O., Roland, E. & Jørgensen, T. 1993. Glacier Arlas of Svalbard and Jan Mayen. *Norsk Polarinstitutt Meddelelser* No. 129.
- Macior, L.W. 1982. Plant community and pollinator dynamics in the evolution of pollination mechanisms in *Pedicularis* (Scrophulariaceae). I: Armstrong, J.A., Powell, J.M., & Richards, A.J. (eds), *Pollination and Evolution*. Sydney, Australia: Royal Botanic Gardens. Pp. 29-45.
- Odasz, A.M. & Savolainen, O. 1996. Genetic variation in populations of the arctic perennial *Pedicularis dasyantha* (Scrophulariaceae), on Svalbard, Norway. *Am. J. Botany* 83: 1379-1385.
- Rønning, O.I. 1996. *Svalbards flora. Polarhåndbok* Nr. 9. (3. reviderte utgave). Norsk Polarinstitutt, Oslo.
- Salvigsen, O., Forman, S.L. & Miller, G.H. 1992. Termophilous molluscs on Svalbard during the Holocene and their paleoclimatic implications. *Polar Res.* 11: 1-10.
- Saviles, D.B.O. 1977. Leaf form and evolutionary patterns in *Pedicularis*. *Proc. Indian National Sci. Acad.* 43B: 223-227.



Figur 11.

A. Frø fra ullmyrklegg til høyre og den andre myrklegg-arten på Svalbard, lodnemyrklegg *Pedicularis hirsuta*, til venstre. Ullmyrklegg vokser på tørre kalkrabber og frøene har et tykt hvitt belegg. Hos lodnemyrklegg som har polarvier *Salix polaris* som vertsplante og vokser i fuktige habitater, har ikke frøene et tilsvarende hvitt belegg.

B. To ullmyrkleggfrø. Det til høyre er tørt, mens det til venstre er fullt av vann (som en svamp).

SVALBARDREINENS PÅVIRKNING AV TUNDRAVEGETASJONEN

Er det overbeiting?

Ann Marie Odasz-Albrigtsen

Innledning

Svalbardreinen *Rangifer tarandus platyrhynchus* er det eneste beitende pattedyret som finnes naturlig på Svalbard. Rein har levd på Svalbard lenge og bestanden i dag teller omkring 10 000 dyr. Fordi beitepress er tydelig mange steder på Svalbard har det vært en økende bekymring for overbeiting av vegetasjonen som utnyttes av reinsdyr. Før det kan gjøres politiske beslutninger om tiltak for forvaltning av svalbardreinen og dens habitat, er det nødvendig med undersøkelser av vegetasjonen i beitede og ikke-beitede områder.

Det er gode muligheter for å undersøke vegetasjonens respons på samspillet mellom planter og reinsdyr på Svalbard, hvor det finnes eksempler på ulike grader (gradient) i beitetrykk (Figur 1). I 1978 ble det satt ut 15 reinsdyr på Brøggerhalvøya, Kongsfjorden. I 1994 var bestanden økt til nesten 400 dyr. Her er det derfor gode forutsetninger for å studere effektene av en raskt voksende reinsdyrpopulasjon. I Isfjord-området har det vært langvarig beiting av reinsdyr i Adventdalen (Figur 1).

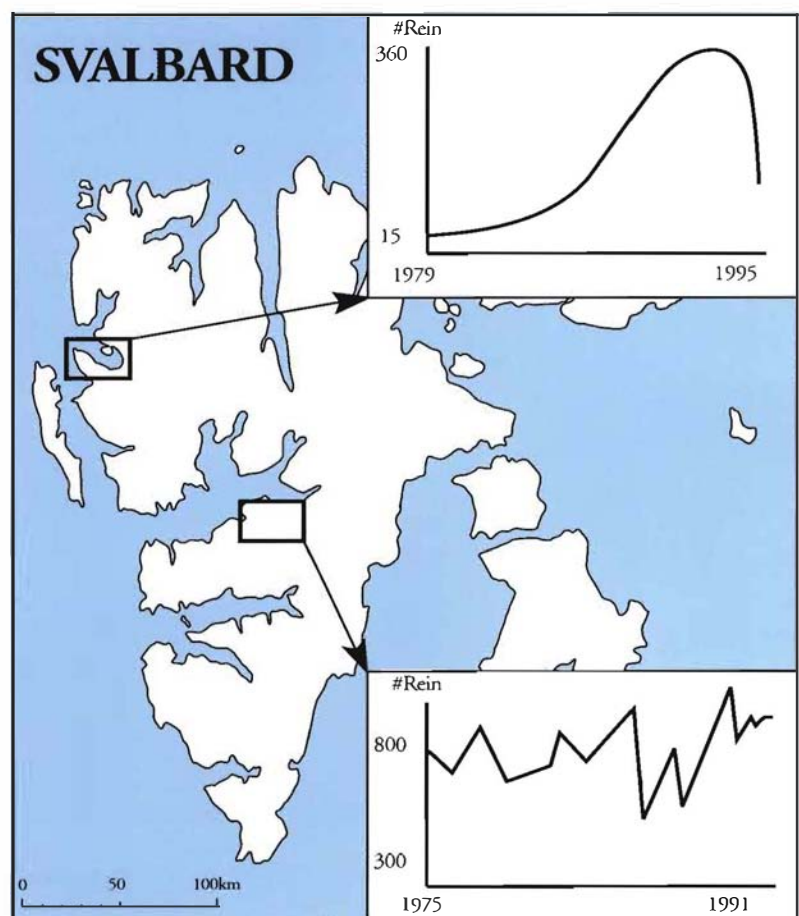
Arktiske reinbeiteplanter har spesielle og effektive mekanismer for næringsopptak i habitat hvor de arktiske jordtypene vanligvis inneholder begrenset mengde næring. Karplantearter med forskjellige livshistorie-strategier og vekstformologier, inneholder en variert rekke av næringsstoffer. De reagerer forskjellig på reinbeiting gjennom korte vekstsesonger. Justeringer av karbohydratallokering og næringsopptak er kompensatoriske mekanismer som virker inn ved reinbeiting i arktiske strøk.

Problemstillinger

Muligheten for å studere vegetasjonens respons på reinbeiting i disse to økosystemene med svært ulik populasjonsutvikling hos reinsdyr, og dermed også beitetrykk, kan gi oss svar på en rekke viktige spørsmål angående samspillet mellom reinsdyr og arktiske rundplanter som beites. I de undersøkelsene vi har gjennomført på Brøggerhalvøya og i Adventdalen har vi søkt svar på følgende:

1. På Brøggerhalvøya:
Hvordan påvirker populasjonseksplosjonen hos svalbardrein biodiversiteten i vegetasjonen og jordsmonnets struktur og egenskaper på den arktiske tundraen?
2. I Adventdalen:
Hvordan påvirker den relativt stabile svalbardreinpopulasjonen gjenvekst og biomasse hos beiteplantene?

Figur 1.
Brøggerhalvøya og Adventdalen, Svalbard. Reinsdyrpopulasjonsdynamikk er vist for hvert studieområde (Kapittel 13).
– Figur: H. Albrigtsen.



Figur 2.
Rein som beiter på Brøgger-
halvøya.
– Foto: A.M. Odasz-Albrigtsen.



Studier av effekter av reinbeiting

Brøggerhalvøya

Etter ca. 100 år uten rein på Brøggerhalvøya ble det i 1978 satt ut 15 dyr i området. Brøggerhalvøya omfatter ca. 180 km², hvorav 25% er isbreer, 50% bar mark uten sammenhengende vegetasjon og ca. 25% vegetasjonsdekket mark som er potensielt beite for rein. Reinbestanden økte til ca. 31 dyr i 1980, 200 dyr i 1989, og til en topp på mer enn 360 individer i 1994 (N.A. Øritsland pers. medd.). Deretter ble det et sammenbrudd i bestanden (Figur 1). I forbindelse med økningen i reinbestanden, analyserte vi hvordan beiting av rein påvirket vegetasjonen og jordsmonnet i et område med reinrosehei-vegetasjon. Reinrosehei-vegetasjon forekommer på kalkholdige strandrabber. Reinrosehei-vegetasjon er dominert av reinrose *Dryas octopetala* og andre plantearter som trives på tørr kalkholdig berggrunn. Plantesosiologer kaller reinrosehei for *Dryadion*-samfunn (assosiasjoner). Eksponerte rabber med reinrosehei i studieområdet er viktige beiteområder

Overbeiting

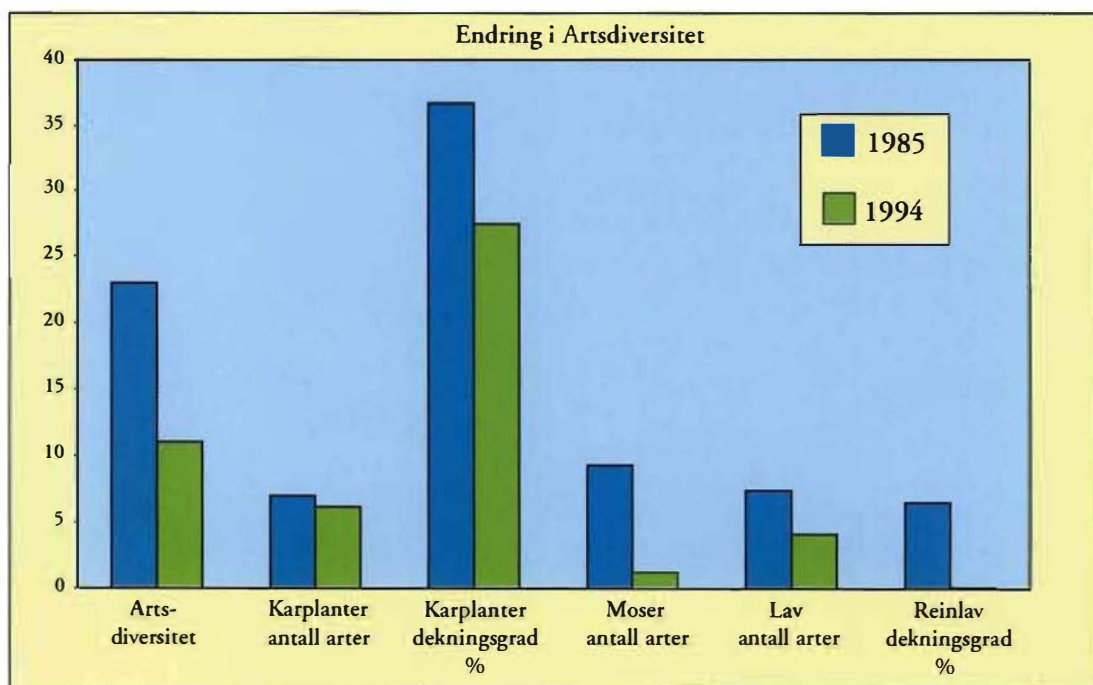
Overbeiting kan defineres som en grad av beiting som fører til reduksjon/degradering av plante- og jordressurser i et bestemt habitat. Begrepet overbeiting kan bare defineres av mennesker som evaluerer et habitat og som oftest i forhold eller kontrast til et annet habitat eller tidspunkt. Overbeiting kan derfor bare relatere seg til økosystemer hvor mennesker forandrer eller evaluerer naturlige prosesser. For å kunne påvise og definere overbeiting er det nødvendig å forstå hvordan planter og jordsmonn responderer på klima og andre miljøfaktorer, herunder samspillet mellom naturlige planter og herbivorer både på kort og lang sikt. Bruken av begrepet overbeiting avhenger spesielt av vår evne til å identifisere naturlige prosesser og mekanismer knyttet til regulering av plante- og dyrepopulasjoner. Muligheten for å påvise overbeiting avhenger derfor i betydelig grad av vår økologiske kunnskap.

for rein på sen vinteren og tidlig om våren når snøen blåses vekk. På dette tidspunktet er mye av vegetasjonen for øvrig dekket av snø og is. I tillegg er reinen ekstra sulten etter en lang vinter.

I 1985 analyserte vi sammensetning og dekning av plantearter i reinrosehei-vegetasjon samt samlet inn jordprøver for kjemiske og fysiske analyser. Reinbeitepresset var moderat med omtrent 2,3 rein pr. km². Fra de samme områdene ble sammensetning og dekning av plantearter og jordprøver analysert igjen i 1994 da beitepress hadde økt til omtrent 8 dyr pr. km².

Nedgang i total plante-biodiversitet

Total artsdiversitet i reinrosehei-vegetasjonen ble redusert fra 1985 til 1994 (Figur 3). Diversiteten til karplantene holdt seg konstant mens den største nedgangen ble funnet hos moser og lav, inkludert total dekningsgrad av reinlav (*Cetraria*-



Figur 3.
Forandring i reinrosehei
(*Dryadion*-samfunn) vegetasjon
på Brøggerhalvøya fra 1985 til
1994.

arter). Hard beiting og nedtramping av vegetasjonen av den økende reinsdyrpopulasjonen førte til en forverring av livsvilkårene til plantene. Hele planter som blir trukket opp med røttene, og gjentatt eller kontinuerlig beiting fører til slutt til lokal utryddelse av plantearter, uten at de har mulighet til å rekolonisere området mellom beiteperioder. Total planteartsdiversitet avtok fra 23,6 arter pr. m² i 1985 til 11,5 arter pr. m² i 1994, for moser fra 9,3 arter pr. m² til bare 1,2 arter pr. m², og for lav fra 7,4 arter pr. m² til 4,2 arter pr. m². I samme området har de viktige reinlavartene smalislandslav *Cetraria ericetorum* og snølav *C. nivalis* forsvunnet på grunn av beiting. Den gjenværende reinbestanden er nå tvunget til å beite på planter som de har mindre preferanse for.

De fleste karplanter var fortsatt til stede på rabbene i 1994, maksimum 10 arter pr. m² både i 1985 og 1994, men dekningsgraden hadde gått ned (Figur 3). Kantlyng *Cassiope tetragona* har antibeitestoffer som reinsdyr ikke liker og viser derfor liten endring som følge av økt reinbestand.

Moseartene var sterkt påvirket av beiting. Artsdiversiteten sank fra et maksimum i 1985 på 13 arter pr. m² til maksimum 4 arter pr. m² i 1994.

Diversiteten av lavarter ble redusert fra et maksimum på 13 arter pr. m² til maks. 6 arter pr. m². Virkningen av hard beiting og tramping fra reinen har fordrevet og fjernet spesielt de viktige reinlavartene smalislandslav og snølav. Fjerningen av disse lysegule lavartene og økningen i eksponert svart jord etterlater et mørkt landskap som tidligere også var livfullt av fargerike blomster. I tillegg forsvant ikke den mørke lavarten fliket islandslav *Cetraria delesii*. Den er bitter og beites ikke av reinsdyr. En annen lavart, praktlav *Xanthoria elegans* som ses som små oransje klumper, trives som en opportunist på jord med mye reinsdyrmøkk. Fjellsaltlav *Stereocaulon alpinum* er også en opportunist som trives i forstyrrete

områder og har erstattet den oransje arten tosporsaffranlav *Solarina bispor* og den hvite makklav *Thamnolia vermicularis*.

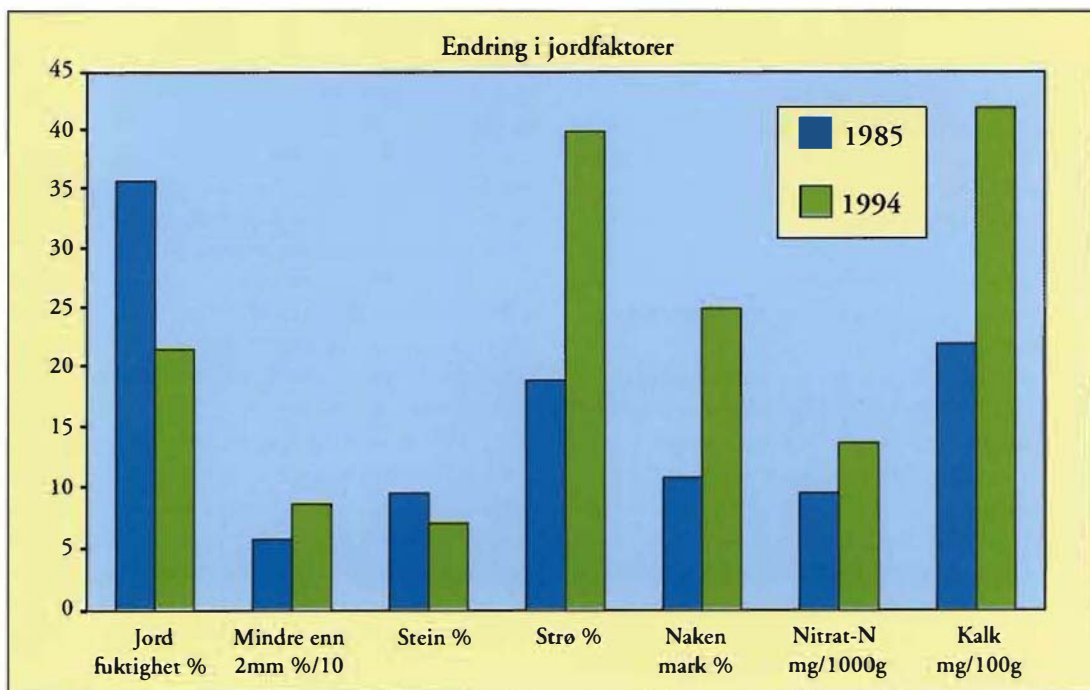
Endring i jordegenskaper

Den betydelige reduksjonen i vegetasjonen og den mekaniske forstyrrelsen av jordsmonnet på grunn av beiting og nedtramping førte også til betydelige forstyrrelser på jordoverflaten som ødelegger jordprofilutviklingen. Dette førte til signifikante endringer i jordkjemi-egenskapene (Figur 4). I tillegg ble det påvist en økning i dekningsgraden av strøfall og bar mark pga. nedtramping og plantedød. Temperaturen ved jordoverflaten og svingningene i denne økte fordi den mørke jorda ble varmet opp og tørket ut (økt fordampning) av solen om dagen, mens den bare marken ble kjøligere når solen var borte som en følge av reduksjon i isolasjonen ved redusert plantedekke. Forstyrrelse av det tynne humuslaget, som er typisk for arktisk tundra, resulterte i en større andel av jordpartikler mindre enn 2 mm i 1994 (Figur 4) og høyere innhold av kalsium og magnesium, som stammer fra kalksteinsberggrunnen i området.

Pga. sen utvikling av jordprofiler i arktiske habitater kan man anta at stabilisering av jord og vegetasjon i området kommer til å ta tid.

Adventdalen

I motsetning til Brøggerhalvøyas bestands-eksplosjon av rein, er reinbestanden som beiter i Adventdalen mer stabil i størrelse (Figur 1) (Kapittel 13). I dette området har vegetasjonen i flere hundre år blitt beitet av en reinbestand som i de siste tiårene har fluktuert mellom 400 og 800 dyr. Dette tilsvarer gjennomsnittlig ca. 4 dyr pr. km².



Figur 4.
Endringer i jordegenskaper i studieområdet på Brøggerhalvøya fra 1985 til 1994.

Figur 5.

Proveflater (1 m²) i Adventdalen, beskyttet med hønsenetting mot beiting fra reinsdyr.
– Foto: A.M. Odasz-Albrigtsen.



Vi ønsket å sammenligne kvantitet av reinbeiteplanters primærproduksjon over bakken i områder med ulike beitetrykk i Adventdalen. Vegetasjonskart (Brattbakk 1984) var grunnlag for å velge ut viktige beiteområder der. For å holde reinen unna, var bur (1 m²) av hønsenetting (Figur 5) blitt etablert i 1992 i ni vegetasjonsenheter; *Salix*-hei, *Cassiope*-hei, *Luzula*-mark, *Alopecurus*-eng, *Dupontia*-eng, våtmark, *Racomitrium*-hei, rabbe og leside. Prosentvist areal av viktige vegetasjonsenheter viser stor variasjon i Adventdalen (Figur 6). Halvparten av plottene med og uten bur av hønsenetting ble analysert i slutten av juli 1994, den andre halvdel i 1996. Alt levende karplantemateriale ble klippet til grunnen, tørket ved 60 °C i 24 timer og veid.

Biomasse og planteproduksjon i ulike vegetasjonstyper

Plantebiomasse som vokser over bakken i vegetasjonen i Adventdalen varierte fra ca. 31 til 110 g pr. m² (Figur 7). Til tross for stor forskjell i biomasse mellom de undersøkte vegetasjonstypene, ble det ikke oppdaget noen effekt av beiting på den levende plantebiomassen. Dette er i strid med modeller som predikerer at innenfor visse terskler vil herbivore dyr kunne regulere plantebiomassen til et nivå som er uavhengig av planteproduktiviteten.

Våre biomasse-resultater indikerer derimot at svalbardreinen ikke regulerer biomassen av karplanter i Adventdalen, selv om det ikke er rein-predatorer til stede. Vi forventet det motsatte resultat; at den høye tettheten av rein i Adventdalen og den relativt stasjonære atferden til dyrene skulle redusere plantebiomassen, spesielt i de mest produktive vegetasjonstypene. En mulig forklaring kan være at gjenveksten av plantematerialet (kompensatorisk vekst) over bakken etter beiting kan overskygge alle

spor av beiting. I tillegg kan ekstra vekst hos naboplanter (som ikke har vært utsatt for beiting) nytte et konkurransemessig fortrinn ved ekstra sol og næring pga. mindre konkurranse fra naboplanter. En annen mulig forklaring kan være at reinsdyrbestandens størrelse ligger under bæreevnen til området pga. værforholdene om vinteren, redusert fødselsrate og overleving av kalver, eller at parasitter induserer en tetthetsavhengig reduksjon i reinens fruktbarhet. Imidlertid, var våre resultater i overensstemmelse med Punsvik mfl. (1980) som ikke fant noen indikasjon på overbeiting i Adventdalen.

Kvalitet og kvantitet på beiteplanter

– kompensatorisk vekstrespons

Skillet mellom bærekraftig beiting og overbeiting er ikke skarpt fordi beitetrykket varierer langs et kontinuum. Mange samspill mellom planter og dyr er tilpasset beiting slik at planter og herbivore dyr til en viss grad lever i et gjensidig forhold. Ammonium og urea tilført fra reinsdyr og den påfølgende nitrifikasjon og hydrolyse, gjør flere nitrogenkilder tilgjengelige for plantevekst. Andre forskere foreslår at effekter av beiting som vanligvis oppfattes som negative for planten, i virkeligheten kan stimulere planten til å overkompensere for skaden og øke plantens overlevelsese- og reproduksjonsevne ("fitness") (McNaughton 1983, Stenseth 1978). Langs en "beite" gradient fra svak beiting til moderat beiting til stort beitepress mister imidlertid planteartene evnen til å kompensere for tap av plantedeler over bakken og skadene blir ubotelige.

Forskjellige livsformer responderer forskjellig på beiting. Blad varierer betydelig i fysiske og fysiologiske egenskaper, noe som både er relatert til miljøets ressurstilgjengelighet og til beitemønster. Mekanismer som er involvert i plantenes næringsopptak i perioder med beiting og kompensatorisk vekst, er viktige for dynamikken i beitede økosystemer. Plantearter som er i stand til å skaffe næring til vevsvekst under intens beiting vil raskere kunne gjenopprettes. Også på denne måten kan reinsdyrenes beiteaktivitet øke hastigheten i økosystemets næringscyklus. Det kan være spesielt viktig for planteveksten fordi arktisk jordsmonn typisk har lavt innhold av nitrogen, noe som reduserer nedbrytningshastigheten av organisk materiale.

Mekanismer som fører til kompensatorisk vekst hos planter etter beiteskader er komplekse. Mekanismen involverer endringer i fysiologi og utvikling. Beiteresponser er sammensatt av et nettverk av samspillende prosesser.

En av våre hypoteser er at karplanter på Svalbard er tilpasset beiting og har utviklet en evne til å overkompensere for beitet vev ved moderate beitetrykk. Slike mekanismer i planter sørger for at beiting øker primærproduksjonen: Ved beiting allokteres mer av plantens ressurser til biomasse som vokser over bakken og næringsopptaket og fotosynteseraten stimuleres.

Plantedeler som vokser under bakken utgjør en stor andel av mange arktiske plantearter. Næringsstoffer og karbohydrater er lagret her i bl.a. røtter og rhizomer. Når blad og blomster av en plante spises, vil røttene mobiliseres og sende byggestoff opp til de plantedeler som vokser over bakken, slik at planten kan lage nye blad. Nye blad er viktige fordi, ved fotosyntesen, kan de akkumulere energi og fornye røttene med næringsstoffer og karbohydrater til videre vekst. I Arktis er det en fordel med en stor andel av biomasse under bakken fordi et stort reservelager øker sannsynligheten for at en plante skal overleve vanskelige perioder med liten næringsstilgang eller tørkeperioder eller en ekstremt kort arktisk vekstsesong.

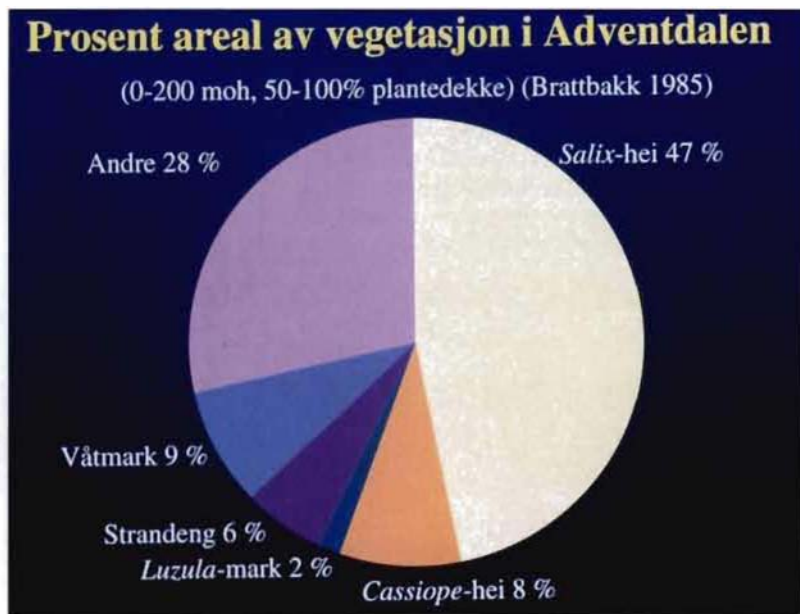
Vi ville teste hypotesen om det er mulig at kompensatorisk gjenvekst av beiteplanter for rein i Adventdalen også øker næringsstrømmen til reinsdyr. Derfor gjennomførte vi forsøk med simulert beiting på sju gressarter. I forsøkene registrerte vi planteproduksjon og fordeling og innhold av nitrogen i plantedeler som vokser over og under bakken, og fotosyntese i planter som var utsatt for ulik grad av beiteintensitet. Tre ulike grupper av planter besto av ikke-beitete kontrollplanter og planter som var utsatt for henholdsvis lav og høy beiteintensitet.

Til undersøkelsen av beiterespons hos gressplanter ble det valgt arter som er vanlige beiteplanter for rein og som varierer i vekstformologi, reproduksjonsstrategi, livslengde og næringskvalitet. Disse var: polarreverumpe *Alopecurus borealis*, rødsvingel *Festuca rubra*, jervrapp *Poa arctica*, fjellbunke *Deschampsia alpina*, smårørkvein *Calamagrostis stricta*, småtundra-gras *Dupontia fisheri*, og vardefrytle *Luzula arcuata* ssp. *confusa*.

Beiterespons hos enkeltarter av gress

Polarreverumpe

I felt observerte vi reinsdyr som plukket ut næringsrike blomster og etterlot seg de nakne stengelenes. Polarreverumpe vokser på fuktige steder, særlig langs elver og tjern og ved foten av fuglefjell. Den vokser ofte i tette bestander og med andre karplanter, hare-rug *Bistorta vivipara*, snøstjerneblom *Stellaria longipes*, snøarve *Cerastium arcticum*, polarblindurt *Silene uralensis* ssp. *arctica*, og vardefrytle. I næringsrike områder kan individene vokse til dobbelt størrelse, f.eks. ved fuglereir på tundraen og i skråninger under fuglefjell. Dette kan forklare hvorfor biomassen over bakken hos vegetative planter som ble klippet en gang i løpet av sesongen økte i forhold til kontrollplantene i "høyt nitrogen" behandlingen (Figur 9). Resultatene antyder at de plantereservene som er under bakken kan reallokeres til strukturer over bakken når plantene blir beitet. Polarreverumpe har høyest innhold av råprotein og høyest fordøyelighet av de sju beiteplantene i dette studiet (Figur 8). Blomstrende individer økte sin biomasse som vokser over bakken



signifikant når de ble klippet 6 cm over bakken én gang i sesongen. Derimot førte tilsvarende klipping 3 cm over bakken til en signifikant reduksjon i plantebiomasse (Skjevik 1994).

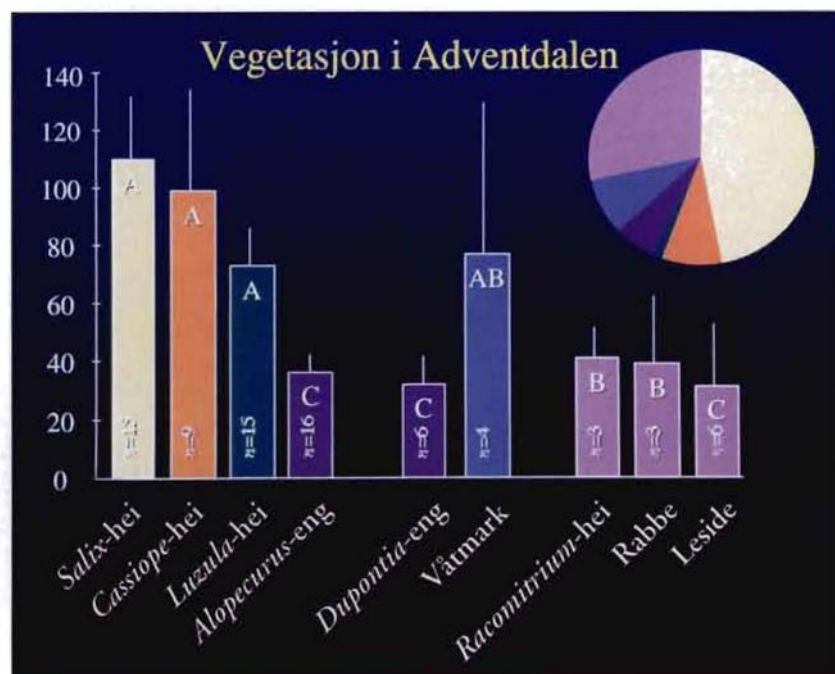
Jervrapp, rødsvingel, og fjellbunke

De neste tre gressartene i Figur 8 har høy fordøyelighet, men innholdet av råprotein er bare ca. halvparten av det man finner hos polarreverumpe. Alle tre artene økte sin gjennomsnittlige akkumulerte blad-biomasse etter beiting ved lav intensitet, hvilket antyder at dette er en viktig kompensatorisk respons på lavt beitetrykk (Wegener & Odasz 1997c).

Plastisitet i allokering av ressurser mellom røtter og skudd gjør planter i stand til raskt å kunne utnytte sollys, fuktighet eller næringsstoffer når de blir tilgjengelige. Rask gjenvekst av røtter og transport av næringsstoffer fra røtter til skudd, muliggjør en rask

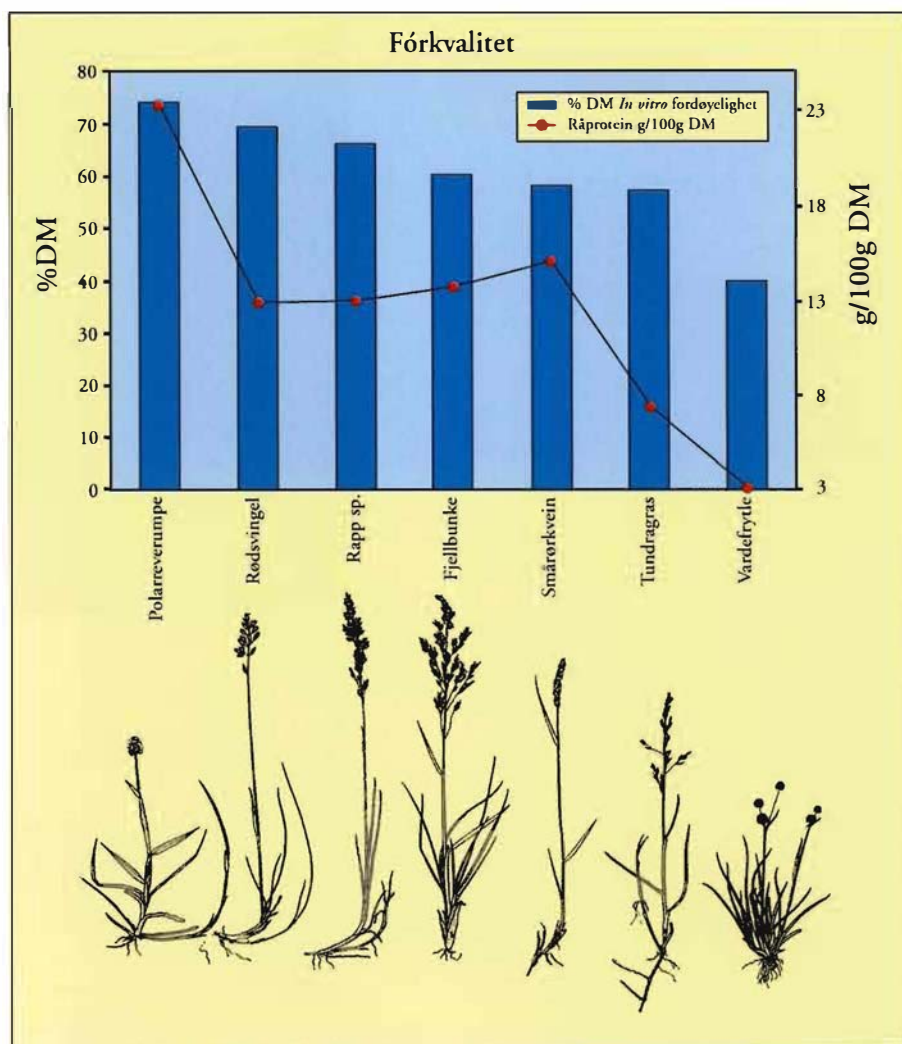
Figur 6. Prosent areal av viktige vegetasjonsheter; ; Salix-hei, Cassiope-hei, Luzula-mark, Alopecurus-eng, Dupontia-eng, våtmark, Racomitrium-hei, rabbe, og leside i Adventdalen (Wegener & Odasz-Albrigtsen 1998).
– Figur: A. Igesund.

Figur 7. ●verjordisk plantebiomasse (g pr. m²) for vegetasjon i Adventdalen. (Wegener & Odasz-Albrigtsen 1998).
– Figur: A. Igesund.



Figur 8.

In vitro fordøyelighet (% DM) og råprotein (g/100g DM) avtar generelt fra venstre til høyre i diagrammet (Staaland 1984) for gressarter fra Advenidalen, polarreverumpe *Alopecurus borealis*, rødsvingel *Festuca rubra*, rapp sp. *Poa sp.*, fjellbunke *Deschampsia alpina*, smårørkvein *Calamagrostis stricta*, småtundragras *DuPonria fisheri*, vardefrytle *Luzula arcuata subsp. confusa*. Tegninger av Dagny Tande Lid i Rønning (1996).



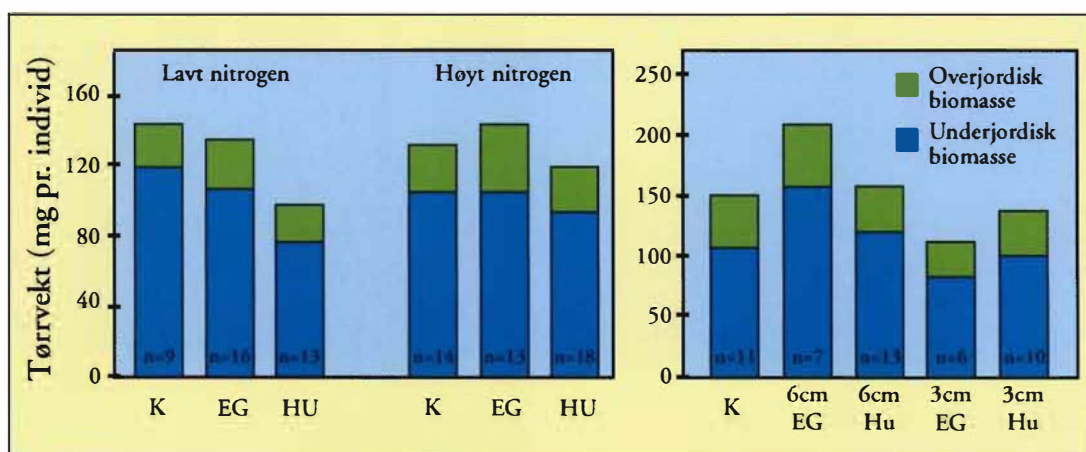
respons til endringer i tilgjengeligheten på ressurser. Et eksempel er når en plutselig reduksjon av bladareal forårsaker et skifte fra vannbegrensning til lysbegrensning. Dette stimulerer en rask tilførsel av ressurser til skuddene.

Jervrapp og rødsvingel er små planter med liten biomasse. De er mindre iøynefallende enn fjellbunke for reinen og gir mindre utbytte i forhold til den energien som kreves til å beite på den. Forholder mellom plantebiomasse som vokser over og under bakken hos hhv. klypte og uklypte individer av

gressartene langs en snøleiegradient er vist i Figur 10. Jervrapp og rødsvingel responderte på sterkt beitepress ved å øke andelen av biomasse som vokser under bakken. Dermed hindret de et betydelig tap av biomasse i tilfelle reinen kommer tilbake og beiter igjen på de samme plantene. De oppsparte reservene kan dermed brukes til vekst i senere år. Begrenset vekst over bakken er et typisk trekk hos stresstolerante planter fordi det reduserer deres sårbarhet overfor lave temperaturer, hyppig uttørring av jordsmonnet, sterke vinder og stort beitetrykk. Denne strategien

Figur 9.

Fordeling av overjordisk og underjordisk biomasse hos vegetative (til venstre) og fertile (til høyre) individer av polarreverumpe *Alopecurus borealis* ved ulike nivåer av klippefrekvens og klippehøyde i simulert beiteforsøk. K=kontroll, EG=klippe en gang -, HU= klippe hver uke -, 6 cm eller 3 cm over jordoverflata. (Skjevik 1994).



kan være fordelaktig i år hvor tettheten av den fluktuierende reinsdyrpopulasjonen er høy. Stresstolerante arter allokere relativt mer ressurser til vedlikehold enn til vekst. Dette gjør dem i stand til å overleve under vanskelige miljøforhold. Etter to vekstperioder hadde disse artene en uforandret total akkumulert biomasse. Årsaken er muligens at de har store rotsystemer og at den relativt lille biomassen som vokser over bakken var klippet av.

I motsetning til de to andre artene, økte fjellbunke sin andel av biomasse over bakken i respons til høy klippefrekvens og lav klippehøyde. Økning i blad-biomasse etter klipping hos fjellbunke tyder på en raskere vekstrespons, hvilket kunne forventes av en snøleie-art tilpasset en meget kort vekstsesong.

Smårørkvein

Hos smårørkvein var den gjennomsnittlige akkumulerte biomasse høyere i beitede enn i ikke-beitede planter. Rot-biomassen derimot ble redusert med 18-35%, hvilket antyder en reallokering til strukturer som vokser over bakken. Planter som mister plantemateriale over bakken gjennom beiting kan overkompensere for tapet av nitrogen gjennom økt nitrogenopptak. Det resulterer i mer totalt nitrogen i blader og stengler.

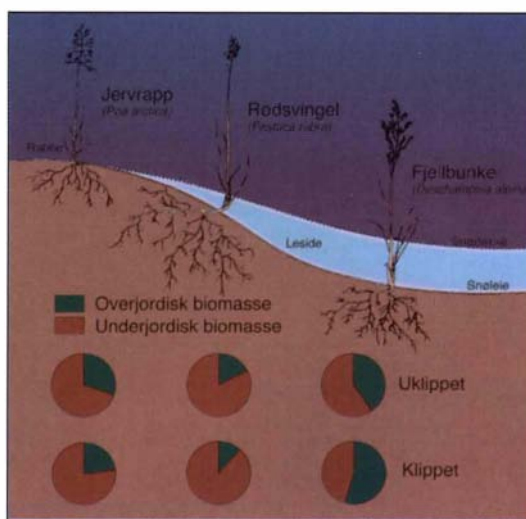
Fotosyntesekapasiteten hos planter kan variere med en faktor på opp til to. Bladenes iboende fotosyntesekapasitet er generelt lineært korrelert med bladets levetid som igjen er begrenset av tilgjengeligheten av ressurser i habitatet. Generelt er det større beiteintensitet på blad med høy fotosyntesekapasitet, siden begge faktorer er avhengige av høyt nitrogeninnhold. Etter beiting økte fotosyntesen hos smårørkvein til over nivået hos kontrollgruppen og holdt seg høy i minst tre uker (Figur 11) (Wegener & Odasz 1997b).

Småtundragras

Denne arten vokser langs slettene omkring Adventelva der næringsstoffer avsettes, særlig tidlig på sommeren. Småtundragras inneholder bare 1/3 råprotein i forhold til polarreverumpe (Figur 8). Responsen til simulert beiting var større etter tilførsel av et høyt nivå av næringsstoffer det andre året. Gjenveksten til planter behandlet med høy næringsstilsetning hadde høyest nitrogeninnhold. Beitede planter hadde 69% høyere akkumulert plantebiomasse over bakken og ingen reduksjon i biomasse som vokser under bakken (Wegener & Odasz 1997a).

Vardefrytle

Vardefrytle har lavest fordøyelighet og lavest innhold av råprotein av de sju studerte gressartene (Figur 8). Reinen stimulerer plantevekst over bakken gjennom beiting, men det ble ikke påvist noen stimulerende effekt på veksten av økt næringsstilførsel (Bråthen 1995). Vardefrytle er vanlig i de mer fattige habitatene på tundraen der veksten er begrenset. Disse områdene ligger ofte høyt i terrenget og eksponeres for beiting i vintermånedene. Strøfall av stengel og



Figur 10.

Biomasse som vokser over og under bakken (tørrvekt mg pr. individ) i simulert beitet (klippet) og ikke beitet jervrapp *Poa arctica*, rødsvingel *Festuca rubra*, og fjellbunke *Deschampsia alpina* langs en snøleiegradient (Wegener & Odasz 1997c).

– Figur: A. Igesund.

blad fra vardefrytle i beitede ruter var redusert i motsetning til ubeitede etter vinteren 1994 da reinpopulasjonen i Adventdalen hadde en topp på ca. 800 dyr (Figur 12). Vi fant imidlertid ingen forskjell i biomasse som var levende fra 1992 til 1994 eller 1996 mellom beitede og ikke-beitede prøveflater. Til tross for at rein fjerner vardefrytle-biomasse i Adventdalen (som reduserer strøfall), kan planten kompensere over minst 4 år med like mye biomasse som ubeitede planter.

Forvaltningsmessige implikasjoner

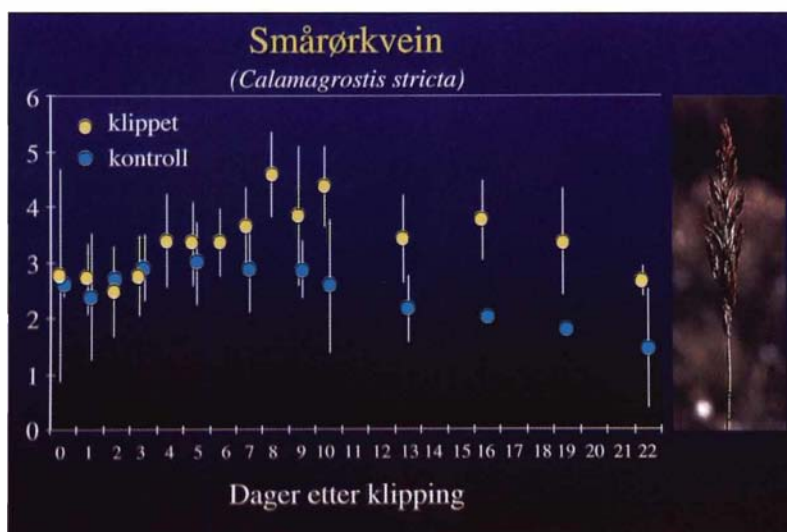
Gress og gressetende større dyr har påvirket hverandre gjennom utviklingen (samevolusjon). Gress skiller seg markert fra tofrøbladete planter ved at de mangler kjemiske forsvarsmekanismer mot beiting. Moderat beiting kan ha en langsiktig positiv virkning på gress ved å øke den vegetative veksten og dermed "fitness". Hvis dette er tilfelle vil seleksjonen favorisere en moderat beiting på gress.

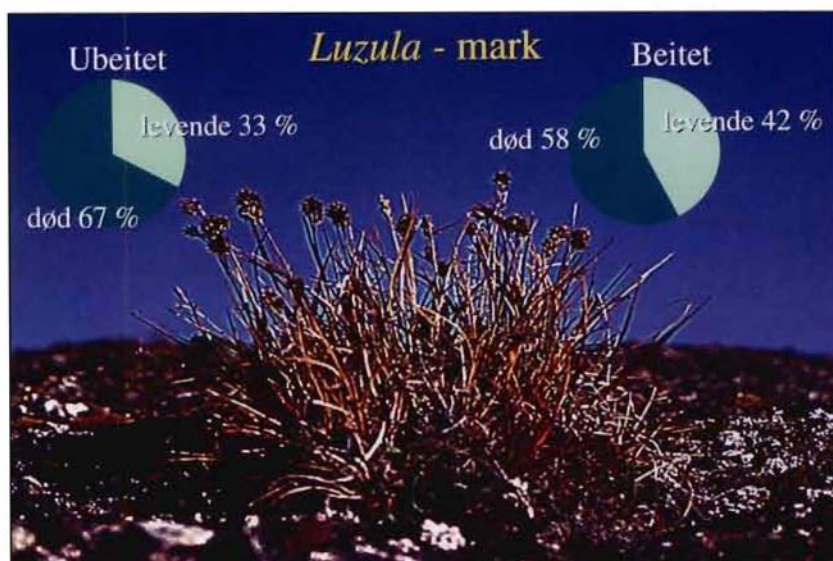
Om vinteren er de fiberrike plantene i reinroseheien, som vardefrytle, tilgjengelige for reinsdyrene, mens lav bare finnes sparsomt og er

Figur 11.

Fotosyntese hos smårørkvein *Calamagrostis stricta* i simulert beitede og ikke beitede planter fra Adventdalen (Wegener & Odasz, 1997b).

– Figur: A. Igesund.





Figur 12.
Prosent levende og død stående
biomasse i beitet og ubeitet
vardefrytke *Luzula arcuata* ssp.
confusa (Wégener & Odasz-
Albrigtsen 1998).

ernæringsmessig uviktig på Svalbard. Mikrofloraen i svalbardreinens vom indikerer at den har en meget effektiv fiberfordøyelse og nitrogenmetabolisme, noe som gjør den i stand til å overleve under de ekstreme næringsforholdene (Orpin mfl. 1985). Staaland og medarbeidere (1983) viste at beiteplantene på Svalbard har høyere innhold av Na, Ca, Mg, Cl, Fe og Co enn i Fastlands-Norge. Plantene som vokser på kalkrike rygger (reinrosehei), hadde det høyeste innhold av kalsium og magnesium. Plantene som vokser under fuglefjell, som beiteplanten polarrevetumpe, hadde høye næringsverdier.

Svalbardreinens preferanse for ulike plantearter varierer gjennom vekstsesongen. Etter hvert som snøen smelter gjøres stadig nye plantearter tilgjengelige for beiting gjennom sommeren. Denne "grønne bølgen" som løper over tundraen gjennom vekstsesongen og gjør nye beiteplante-arter tilgjengelige for reinen, er trolig bestemmende for reinens lokale bevegelser sommerstid. Samtidig har mønsteret av biomasse-allokering og beiterespons hos beiteplantene langs en snøleie-gradient trolig en viktig betydning for den arktiske vegetasjonen der plantebiomasse som vokser over bakken er ekstrem lav og allokeringen av biomasse enda mindre.

Dette tyder på at kompensasjon av plante-materialet som vokser over bakken hos viktige beiteplanter balanserer beitingen fra reinsdyr. Fordi beiting kan føre til reduksjon i biomassen av plante-materiale som vokser under bakken hos mange arter, kan de langsiktige virkningene av beiting være negative. De sykliske variasjonene i reinsdyrbestandens størrelse kan imidlertid føre til at vegetasjonen kan hente seg inn igjen i perioder med relativt liten reinbestand og dermed lite beitepress. Denne fine balansen kan ødelegges hvis man innfører en praksis med å legge ut føringstilskudd til reinen i perioder med strenge vintre.

Undersøkelser av simulert beiting er gjennomført også i andre deler av verden. Et eksempel på simulert beiting på et halvgress fra Serengetis kortgress-savanne viste økt biomasse- og nitrogentilførsel til gressende dyr gjennom en signifikant økning i nitrogenopptak i

skudd ved gjenvekst. Disse vekstresponsene representerer et potensielt større nitrogenopptak og gir på den måten mer næringsrikt fôr til beitedyrene. Allokering til produksjon av grønne blad økte på bekostning av vegetativ og seksuell reproduksjon. Ureagjødsling økte næringen til beitedyrene ved å stimulere planteveksten i de delene som vokser over bakken gjennom dannelse av sideskudd. Urea og beiting fortetter herbivor-plante-syklusen ved å signifikant redusere massen av nitrogen og karbon i strø. Næringsstatus i beitede og ikke-beitede områder indikerte at urea stimulerer en positiv tilbakeførsel av nitrogen til herbivore dyr.

En annen undersøkelse, i Yellowstone nasjonalpark i USA, viste at rot-biomasse hos flerårige arter ikke ble påvirket av vinterbeiting av elg. Da nitrogenkonsentrasjonene økte i plantene etter beiting, indikerer dette en netto effekt i omdirigering av biomasse-flyt fra nedbrytere til elgen (Coughenour & Singer 1991).

Sett under ett betyr resultatene fra Adventdalen at forholdet mellom planter og reinsdyr på Svalbard, under visse betingelser, kan karakteriseres som mutualistisk (til gjensidig nytte). Mange av de indte responsene og tilpasningene til beiting kan ha oppstått ved et annet seleksjonstrykk enn beiting. Imidlertid kan de ha blitt utvalgt senere, kombinert med eller forsterket gjennom plante-herbivor samevolusjon.

Avsluttende kommentarer

På Brøggerhalvøya fant vi en signifikant nedgang i artsdiversitet hos planter som følge av beiting fra reinsdyr i forbindelse med bestandseksplasjonen av rein i perioden mellom 1985 og 1994. Videte var det markerte endringer i jordsmonnet forårsaket av nedtramping fra rein. Et spørsmål det er naturlig å stille i denne sammenheng er om dette sterkt forstyrrede økosystemet på Brøggerhalvøya er representativt for "Arktis" og rettferdiggjør den store interesse fra internasjonale forskningsmiljøer når det gjelder å satse på terrestrisk økologisk og botanisk forskning ved den internasjonale forskningsstasjonen i Ny-Ålesund?

Et annet spørsmål som melder seg er om naturforvaltningsmyndighetene bør kreve obligatoriske miljøkonsekvensanalyser ved stor-skala eksperimenter slik som utsetting av rein til nye områder.

Beiting av reinsdyr i Adventdalen ser ikke ut til å begrense plantebiomasse som vokser over bakken eller produksjon av katplanter. Abiotiske faktorer, inkludert snø- og isdekke, er trolig viktigere påvirkningefaktorer på reinens populasjonsdynamikk. Forfattere i TERRØK rapporten beskriver andre faktorer, som f.eks. parasitter på rein (Kapittel 14) og reinpopulasjonens tetthetsavhengige demografiske mønster som regulerer reinbestanden

(Kapittel 13) og dermed modererer reinbeiteintensiteten i Adventdalen. Arktiske gressarters evne til å respondere på beiting gjennom økt planteproduksjon, som vi har vist ved våre laboratorieeksperimenter av simulert beiting, kan trolig motvirke de negative effektene av beiting på vegetasjonen i Adventdalen.

Referanser

- Brattbakk, I. 1984. Brøggerhalvøya, Svalbard. Vegetasjonskart 1:50000. Det Kongelige Norske Videnskabers Selskab, Trondheim.
- Bråthen, K.A. 1995. Growth response of an arctic graminoid (*Luzula arcuata* Swartz subsp. *confusa* (Lindeb.) Blytt) to simulated grazing and increased nitrogen availability in two growing seasons. Cand. scient. oppgave, Universitetet i Tromsø.
- Coughenour, M.B. & Singer, F.J. 1991. The concept of overgrazing and its application to Yellowstone's northern range. I: Keiter, R. & Boyce, M. (eds.), *The Greater Yellowstone Ecosystem: Redefining Americas' Wilderness Heritage*. Yale Univ. Press, New Haven. Pp. 209-230.
- McNaughton, S.J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329-336.
- Orpin, C.G., Mathiesen, S.D., Greenwood, Y. & Blix, A. S. 1985. Seasonal changes in the ruminal microflora of the higharctic Svalbard reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus*). *Appl. Envir. Microbiol.* 50: 144-151.
- Punsvik, T., Syvertsen, A. & Staalnd, H. 1980. Reindeer grazing in Adventdalen, Svalbard. I: Reimers, E., Gaare, E. & Skjenneberg, S. (eds.), *Proc. 2nd Int. Reindeer/Caribou Symp.* Pp. 115-123.
- Rønning, O.I. 1996. *Svalbards flora. Polarhåndbok Nr. 9.* (3. reviderte utgave). Norsk Polar-institutt, Oslo.
- Skjevik, K. 1994. Vekstrespons på simulert beiting hos det arktiske gresset polarreverumpe (*Alopecurus borealis*). Cand. scient. oppgave, Universitetet i Tromsø.
- Staalnd, H., Brattbakk, I., Ekern, K. & Kildemo, K. 1983. Chemical composition of reindeer forage plants in Svalbard and Norway. *Holarct. Ecol.* 6: 109-122.
- Staalnd, H. 1984. On the quality of Svalbard reindeer pasture in the summer and autumn. *Rangifer* 4: 16-23.
- Stenseth, N.C. 1978. Do grazers maximize individual plant fitness? *Oikos* 31: 299-306.
- Wegener, C. & Odasz, A.M. 1997a. Effects of laboratory simulated grazing on biomass of the perennial Arctic grass *Dupontia fisheri* from Svalbard: evidence of overcompensation. *Oikos* 79: 496-502.
- Wegener, C. & Odasz, A.M. 1997b. Biomass allocation and photosynthesis responses to simulated reindeer grazing in the perennial grass *Calamagrostis stricta* from Svalbard. C. Wegener. Dr. scient. avhandling, Universitetet i Tromsø.
- Wegener, C. & Odasz, A.M. 1997c. Grazing response strategies along a snow deposition gradient: A laboratory experiment on three grasses from Svalbard. *Can. J. Botany* 75: 1685-1691.
- Wegener, C. & Odasz-Albrigtsen, A.M. 1998. Do Svalbard reindeer regulate standing crop of vascular plants in the absence of predators? *Oecologia* 116: 202-206.

MONOGAMI HOS FJÆREPLYTTEN PÅ SVALBARD

En studie av kjønnsroller, slektskapsforhold, steds- og partnertrohet

Elin Pilar Pierce

Innledning

Mye av Svalbards vakre natur består av høyarktisk tundra som strekker seg fra kysten og langt innover dalførene og opp på de fleste platåene. Tundrahabitat utgjør faktisk storparten av den biologisk aktive del av Svalbards natur. Tundra-økosystemet på Svalbard er enkelt med relativt få komponenter til tross for at produktiviteten tilsvarer tundraer lenger sør. Det er et relativt få antall dyrearter og noen av disse er ganske utbredte og tallrike. Det finnes heller ingen hekkende rovfuglarter eller utbredte smågnagerarter. Til tross for særpregheten har dette tundrahabitatets dyrearter hittil vært forholdsvis lite studert, med noen få unntak.

Fjæreplytten *Calidris maritima*, en liten, kompakt vadefugl, er én av de tallrike artene på Svalbards tundra. Den har en imponerende utbredelse — den finnes hekkende eller furasjerende stort sett overalt på Svalbard der tundraen blir snøfri om sommeren (Løvenskiold 1964). Fjæreplytten er meget godt tilpasset det arktiske miljøet: den er en av de nordligst hekkende og overvintrende arter blant verdens 214 vadefuglarter, og er den vanligste av de 6 vadefuglartene som hekker regelmessig på Svalbard (Bengtson 1975a; Cramp & Simmons 1983). Selv om hekkeutbredelsen og ressursutnyttelsen tilsier at de utgjør en viktig del av det terrestriske økosystem i Arktis, er arktiske vadefugler generelt lite studert på verdensbasis. Fjæreplytten er en av vadefuglartene som var lite studert fra før. Tidligere vitenskapelig litteratur om den består bare av noen hekkebiologiske observasjoner fra det svenske høyfjellet (Swanberg 1945), Hardangervidda (Cresswell & Summers 1988), Svalbard (Løvenskiold 1964) og Frans Josef Land (Tomkovich 1985), samt et kort hekkebiologisk studium fra Svalbard (Bengtson 1975b). Siden det er et mål å øke forståelsen av dynamikken og stabiliteten av terrestre økosystemer på Svalbard, er det naturlig å søke kunnskap om en av tundraens viktige komponenter, nemlig fjæreplytten.

Studiespørsmål

Hos fjæreplytten ser kjønnene stort sett like ut, men det er hunnen som gjennomgående er noe større enn hannen. I tidligere publikasjoner ble det rapportert at fjæreplythannen sto for mesteparten av rugingen og tok seg av alt ungepasset alene. Denne fordelingen av foreldreomsorgen er høyst uvanlig i dyreverdenen. Et spørsmål var derfor om dette skjer bestandig hos alle parene, og hvis så er tilfelle, hvilke faktorer har bidratt til utviklingen av en slik reproduksjonsstrategi hos denne arten? Er arten monogam og trofast, eller får noen hanner avkom i andres kull? Som en del av TERRØK-programmet ble det utført et treårig forskningsprosjekt (1994-1997) på fjæreplytten. Resultatene fra prosjekter ble presentert i fire delstudier i forfatterens doktorgrad-avhandling (Pierce 1997). Det første generelle mål i **Delstudium 1** var å øke kunnskapen om fjæreplyttens hekkebiologi og kjønnsrollemønster gjennom å samle kvantitative data. Arbeidet bygde på data samlet over totalt fem år (Ny-Ålesund 1986-1987 og Adventdalen 1988, 1993-1994), hvorav de tre første var del av et tidligere studium (Pierce 1993). I **Delstudium 2** var målet å undersøke i hvilken grad fuglene vender tilbake til samme område, territorium og makker hvert år. Dataene, som ble samlet over sju

Figur 1.
Fjæreplytten *Calidris maritima*,
en kjent art i Svalbards
fuglefauna.
– Foto: E. Pierce.



år (1986-1988, 1993-1996), ble brukt til å teste en hypotese om kjønnsforskjeller i tilbakevendingshyppighet (Greenwood 1980) og bidro dessuten til en økt forståelse av hvordan forflytningsmønsteret er relatert til artens sosiale struktur. For å undersøke parringsstrategier hos fjæreplytten, ble det i Delstudium 3 utført slektskapsanalyser i 1994-1995 ved hjelp av såkalt «DNA-fingerprinting». Hensikten var å finne ut om det forekom kopulasjoner utenfor parbåndet, noe som ofte er vanskelig å oppdage ved observasjoner alene. Fører slike kopulasjoner til befruktning, kan det være en påvirkende faktor i evolusjonen av artens pardannelsessystem. Til slutt, i Delstudium 4 ble det utført et eksperiment (1995) for å undersøke om hunner var villige og i stand til å ta seg av ungene. Dette blant annet for å teste hypotesen om at hunnen forlater ungene ved klekkingen fordi de er for «stresset» fysiologisk etter egglegging og ruging til å kunne klare en videre innsats i foreldreplass.

Resultater

Delstudium 1. Fjæreplyttens hekkebiologiske kjønnsrollemønster

Fjæreplyttene ankom Svalbard fra slutten av mai til tidlig i juni og danner flokker på strendene og mudderflatene. Etter kort tid (tidlig i juni), begynte de med kurtise og aggressiv atferd i flokkene, som stort sett besto av like mange hunner som hanner. Kurtisen, som ble initiert av hannen, besto av å jage hunnen på bakken eller i luften, ofte med en eller begge vinger holdt strakt oppløftet og stadige vokaliseringer. Hannene opprettet store territorier på tundraen, hvor de tidlig i sesongen utførte langsomme fluktoppvisninger høyt oppe i luften og lave territorielle flukter med en særpreget låt. De forsvarte territoriene sine aktivt overfor inntrengere, med jaging og fekrektig atferd. Territorielle konflikter kunne av og til trappes opp til regelrett slåssing og jaging i opptil en times tid. Av og til hjalp makkeren også til med jaging av inntrengere.

Som mange andre vadefugler legger fjæreplytten nesten alltid fire store egg. Reiret består av en grop som er skrappt ut av bakken i heivevegetasjonen. En rugende fjæreplytt trykker intenst og letter som regel ikke før man er mindre enn 50 cm fra reiret. Når de blir skremt av reiret utfører både hunner og hanner en smånagerlignende avledningsatferd som er helt spesiell for arten.

Ruging av kullet tok til allerede i eggleggingsfasen. Gjennom rugeperioden (gjennomsnitt: 21,5 dager) delte hannen og hunnen rugingen stort sett likt seg imellom, med lange rugeintervaller (gjennomsnitt: 15 timer). Detaljerte analyser viste imidlertid at hannene ruget lite de første dagene for så raskt å øke rugeandelen til over 50% i løpet av første halvdel av rugeperioden. Det var ingentydelig døgnrytme i rugemønsteret hos hannen eller hunnen, og reiret var nesten aldri forlatt. Hunnene fortsatte å ruge på eggene frem til klekkedagen eller dagen etter klekking. Når ungene forlot reiret omtrent ett døgn etter klekking, ble de passet på av kun én av foreldrene. I 95% av tilfellene var dette hannen. Hannen tok vare på ungekullet i 28-34 dager, dvs. også etter at ungene hadde nådd flyvedyktig alder. Hunnene forlot området gjennomsnittlig 3-4 dager etter klekking, og bare i meget sjeldne tilfeller passet de på ungene sine alene senere enn dagen etter klekking. Fjæreplytten har derfor et foreldreomsorgsmønster som avviker fra de fleste andre arktiske vadefuglarter (og dyrearter generelt).

Delstudium 2. Fjæreplyttens årlige trohet til hekkested, territorium og makker

I et anerkjent arbeid fremmet Greenwood (1980) følgende hypotese: hos arter hvor det ene kjønn skaffer seg makker(e) gjennom å få kontroll over en ressurs, vil dette kjønn vise sterkere stedstrohet som unge og som voksen enn det motsatte kjønn, blant annet pga. fordeler i ressurs-anskaffelse ved tidligere kjennskap til området.

Fjæreplytten lever relativt lenge (mange i studiet levde i mer enn sju år) og viser sterk stedstrohet.

Tabell 1.
Årlig hekkestedstrohet til voksne fjæreplytter som ble fargeringsmerket og/eller observert igjen på hekkeområdet på Svalbards tundra. Utvalgsstørrelsen, angitt i parenteser, er antall individer som inngikk i overvåkingen.

STUDIEOMRÅDE	ÅR	PROSENT TILBAKEVENDING TIL STUDIEOMRÅDET		
		HANNER	HUNNER	BEGGE KJØNN
Ny-Ålesund	1986-1987	80,0 (5)	83,3 (6)	81,8 (11)
Adventdalen	1993-1994	81,0 (21)	50,0 (8)	72,4 (29)
Adventdalen	1994-1995	61,9 (42)	55,6 (18)	60,0 (60)
Adventdalen	1995-1996	48,0 (50)	48,0 (25)	48,0 (75)
Begge områdene	Alle år	60,2 (118)	54,4 (57)	58,3 (175)

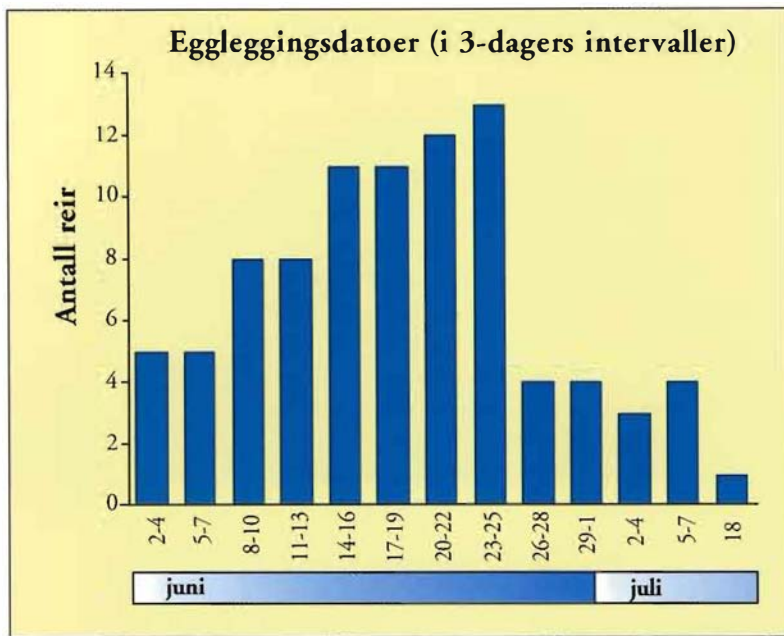
I løpet av studiet vendte fra 50% til over 80% av fuglene tilbake hvert år til hekkeområdet (Tabell 1). Det ble ikke funnet noen signifikante kjønnsforskjeller i årlig tilbakevendingshyppighet, og kjønnene hadde like stor tendens til å vende tilbake når hekkingen ble mislykket året før. De aller fleste tilbakevendende par bygde reir i samme territorium som året før. Reirskålen ble alltid laget på nytt og plassert innenfor 200 meter og ofte bare 10-30 meter fra fjorårets reirskål. Nesten alle par med kjent hekkestatus ble gjenforent hvert år. Blant 13 par som hekket sammen i ett år og hvor begge returnerte i det påfølgende år, ble det bare registrert én skilsmisse. I tillegg har tre av disse parene hittil hekket sammen tre år på rad (med mulighet for ytterligere år fremover). I alle tilfeller av gjenforening hekket paret i samme territorium. Selv om fjæreplytten bare gjør ett hekkeforsøk hvert år, hadde ikke hekkesuksessen foregående år noen signifikant påvirkning på graden av partnertrohet. Dette kan være fordi fuglene har større fordel av å gjenforenes med en makker de kjenner fra før, enn å etablere parbånd med en ny makker. Eldre og/eller mer erfarne par la sine egg betydelig tidligere enn yngre/mindre erfarne par. I noen tilfeller mistet fugl makkeren sin ved at makkeren ikke vendte tilbake et påfølgende år. Den enslige fuglen ble allikevel på det gamle territoriet sitt. I over halvparten av tilfellene (7 av 12) klarte fuglene tydeligvis ikke å skaffe seg ny makker og fikk dermed ikke hekke det året. Dette var likt for hunner og hanner.

Både hunn- og hann-fjæreplytter hadde en utstrakt bruk av territoriene sine, som de inntok så mye som tre uker før eggene ble lagt. Etter klekking var de innenfor territoriegrensene i mer enn to uker i gjennomsnitt, selv om hannene forflyttet seg med ungene sine gradvis lenger fra reiret. Hanner med kull lagt tidlig i sesongen forble på territoriet sitt i signifikant lengre tid enn hanner med kull lagt sent. Fugler som fikk reirene sine predatert ble også igjen på territoriene sine i tilsvarende lang tid. Dessuten forble de fuglene som ikke hekket pga. en forsvunnet partner på territoriene sine i en periode på over 44 dager i gjennomsnitt. Det er derfor åpenbart at territoriet spiller en viktig rolle hos fjæreplytten. Alt i alt ga ikke dataene noe støtte for Greenwoods (1980) hypotese når det gjaldt graden av stedstrohet hos voksne fjæreplytt. Det kan være riktig at det er fordelaktig for hanner å være kjent med hekkeområdet og med territoriet i kampen om kontroll over ressursene. Men mangelen på kjønnsforskjeller i stedstroheten tyder på at hunnen har like gode grunner for å vende tilbake til et kjent hekkeområde og territorium, muligens fordi kjennskap til området og gjenforening med en tidligere partner øker sjansene for å oppnå en vellykket hekking.

Delstudium 3. Slektskapsmonster og makevoktingsatferd hos fjæreplytten

Blant alle fuglegrupper viser vadefuglene den største spennvidde når det gjelder reproduksjonsstrategier (paddannelsessystemer) og hvor mye hunner og hanner relativt sett investerer i avkommet sitt (Oring 1982). Den relative investeringen til kjønnene har stor betydning for intensiteten av den seksuelle seleksjonen (Trivers 1972), dvs. naturlig seleksjon som drives av utfallet av makevalg og/eller konkurranse innen kjønn om tilgang til maker/parringer (Andersson 1994). For eksempel, desto mer hunnen investerer i avkommet i forhold til hannen, desto mer vil seksuell seleksjon påvirke intensiteten av hannenes konkurranse over makkere (eller omvendt) og dermed også artens reproduksjonsstrategi generelt. Foreløpig er det er ytterst få studier på monogame vadefugler hvor man har undersøkt både hekkeatferd og parringsstrategi (slektskapsforhold). Tidligere antok man at individer hos sosialt monogame arter parret seg utelukkende med partneren sin. Nyere studier har imidlertid vist at hos mange fuglearter forekommer det kopulasjoner utenfor parbåndet (Westneat 1993, Birkhead & Møller 1992). Samtidig hevdes det i litteraturen at hanner som investerer mye i avkommet må være under sterkt seleksjonspress til å aktivt forhindre at de oppfostrer andres unger. Teorien tilsier at for å utvikle en strategi med et høyt foreldre-investeringsnivå må hanner være forholdsvis sikre på farskapet sitt. Det kan de kanskje oppnå ved å utføre visse typer atferd, som for eksempel make-vokting i tiden hunnen er fruktbar og hyppige kopulasjoner for å øke befruktningssjansene. Først da, ifølge denne teorien, vil hannen være mer villig til å investere mye i avkommet i reiret (se Birkhead & Møller 1992).

Slektskapsforhold og dermed parringsstrategier hos fjæreplytt ble undersøkt ved hjelp av genetiske analyser (DNA-fingerprinting) av orsmå mengder blodprøver tatt fra en vene i vingen uten å skade fuglen. Samtidig ble atferden hos par registrert i tiden hunnen var fruktbar og sammenlignet med atferden registrert i tiden før dette for å konstatere om hannen virkelig utfører farskapssikringsstrategier. Slektskapsanalysene viste at alle de 82 ungene i utvalget var i slekt med sine antatte mødre og at 26 av de 27 antatte fedre hadde oppnådd fullt farskap i kullet sitt. Bare én av ungene (1,2%) var antagelig et resultat av en kopulasjon utenfor parbåndet. Dermed må konklusjonen være at parbåndet hos fjæreplytten i studiepopulasjonen på Svalbard er både sosialt og seksuelt monogamt. Til tross for dette indikerte analysen av atferdsdataene at fjæreplytthannen har få eller ingen farskapssikringsstrategier, dvs. forsøk å hindre muligheten at hunnen parrer seg med andre. Det ble ikke funnet noe støtte for at hanner voktet over hunnen i deres fruktbare periode (eller omvendt). Det var ingen signifikant økning i a) andel tid paret tilbrakte tett sammen (< 5 m), b) andel forflytninger



Figur 2.
Antall eggkull hver fjæreplytt hunn la for hvert tre-dagers intervall gjennom hekkesesongen i 1994 og i 1995 i Adventdalen, Svalbard. Det tar 4-5 dager for en hunn å legge alle egg i kullet, og derfor er eggleggingsdato definert som datoen kullet ble fulllagt.

initiert av hunnen og i c) andel ganger hanner fulgte hunnens forflytninger eller omvendt, mellom perioden før hunnen var fruktbar og under den fruktbare perioden. Selv om fuglene viste en lav kopulasjonsfrekvens, var befruktningen nesten 100% vellykket. Videre ble kullene i de forskjellige reirene lagt veldig asynkront i løpet av hekkesesongen (Figur 2), noe som resulterte i at det på en gitt dag i gjennomsnitt bare var 26% av hunnene i populasjonen som var fruktbare. Dermed støtter ikke dette teorien om at liten hekke-synkronisering gir økt sannsynlighet for kopulasjoner utenom parbåndet (van Rhijn 1991, Birkhead og Møller 1992, Westneat 1993).

Selv om fjæreplytten har en vid utbredelse på Svalbard, forekom reirene med lav tetthet på tundraen. I gjennomsøkte, avgrensede områder ($n = 11$) på totalt 31,0 km², ble det funnet mellom 0 og 2,9 reir pr. km² (et gjennomsnitt på bare 1,1 reir pr. km²). Denne reirtetthet er svært lav i forhold til de fleste andre vadefuglarter som er studert, men dette kan ikke være den eneste årsaken til mangelen på farskapsikring fra hannens side. Hovedkonklusjonen fra dette studiet er at det ikke er nødvendig for hannlige fjæreplytter å utføre atferdsstrategier for å sikre farskapet sitt eller befruktningssuksess, og dermed kan ikke disse strategiene sies å være nødvendige for at det utvikles en høy foreldreinvesterings-strategi hos hannen.

Delstudium 4: Fjæreplyttens kjønnsroller under foreldreomsorg: et make-fjerningseksperiment

For å analysere faktorene som har påvirket evolusjonen av kjønnsrollene under ungepass hos fjæreplytten, hvor hannen tar seg av ungene alene, ble det utført et manipuleringsseksperiment. Like før ungene ble klekket, ble noen hanner fjernet fra reirene

sine for å kunne a) fastslå hvorvidt hunnen (makkeren) var villig til bli igjen og påta seg ungepass, og hvis hun var, så b) undersøke om hunnens evner til ungepass var mindre egnet enn hannens enten på grunn av dårligere iboende atferdsmessige evner eller en fysiologisk stresset tilstand. Det ble utført totalt 12 vellykkede fjerningseksperimenter rundt klekketiden: i 8 reir ble hannen fjernet («eksperiment-forsøk») og i 4 reir ble hunnen fjernet («kontroll-forsøk») for å kunne kontrollere at selve manipuleringen ikke hadde noen effekt på det naturlige hekkeforløpet. Det ble funnet et langt større antall reir ($n = 34$) enn det som ble brukt i eksperimentet, men mange ($n = 22$) ble utelatt fra analysen pga. predasjon før klekking, mislykkede makefjerningsforsøk, for sen leggedato eller for liten kullstørrelse. Fugler som ble fjernet ble holdt i fangenskap ett døgn, og ble så sluppet ut ved stranden med håndsvingfjærene klippet slik at de ikke kunne fly tilbake til reiret (de aller fleste av disse kom tilbake neste år).

Generelt viser hunner ofte omsorgsattferd mot ungene i reiret, ved f.eks. at de blir i reirområdet en stund etter klekking, ruger ungene i reiret eller viser sterk avledningsattferd fra reiret overfor mulige predatorer. Observasjoner av umanipulerte par under klekkedøgnet tydet på at hunnen ikke forlot ungene sine. Det var heller slik at hannen ikke lenger skiftet på rugingen med hunnen, men holdt seg på reiret selv om hunnen kom tilbake og sto ventende i området. Etter at hannene ble fjernet i eksperiment-reir, fortsatte samtlige hunner å passe ungene sine alene kontinuerlig til de forlot reiret, noen opptil to døgn senere ($n = 3$; Tabell 2). I tillegg ventet de ikke på avlastning fra makkeren, men forlot reiret med ungene til samme tid etter klekking som umanipulerte hanner. Hunnene utførte ungepass-jobben tilnærmet like bra som hannene. Selv om halvparten av eksperiment-hunnene viste svakere anti-predator atferd enn kontroll-hunnene de første seks dager etter klekking, var det ingen signifikante forskjeller mellom kjønnene i anti-predator responsene i noen av de tre perioder etter klekking eller totalt sett (Tabell 2). Etter at de forlot reiret, oppførte eksperiment-hunnene seg som hanner med unger normalt gjør, og ungenes vektøkning avvok ikke fra den til umanipulerte unger. Eksperiment-hunnene passer faktisk også på ungene sine like lenge som kontroll-hunnene, mellom 19-30 dager, frem til ungene nådde flygedyktig alder og vel etter det (Tabell 2). Dette tross muligheten for å kunne forlate ungene ved 17 dagers alder når de begynner å ha evne til å overleve alene. Hvis kriteriet for suksess er å få fram minst én flyvedyktig unge, oppnådde de fleste eksperiment-hunner det (fem eller seks av åtte). Bare én eksperiment-hunn forlot tilsynelatende kullet sitt fire dager etter at makkeren ble fjernet, og kullet til en annen ble sannsynligvis tatt av en predator. Totalt sett var eksperiment-hunnene like suksessrike som kontroll-hunnene. Overlevelseshraten av unger til eksperiment-hunner ble vurdert ut fra observasjoner av flyvedyktige unger og ved å sammenligne antall

Dager fra makeffjerner til klekking	ANTI-PREDATOR RESPONS				Tid på territoriet (dager etter klekking)	Siste dag foreldre sett med kullet	Kullets skjebne
	antall dager etter klekking:						
	0 - 3	4 - 6	> 7				
(respons kategori)							
HANNER							
#1	0-1	Sterk	Middels	----	---	7	predatert ?
#2	1	Sterk	Sterk	Sterk	14	29	flygeferdig
#3	2	Sterk	Sterk	Sterk	21	19	flygeferdig
#4	2	Sterk	(ingen data)	Sterk	10,5	33	flygeferdig
HUNNER							
#1	0	Sterk	Sterk	Sterk	11	30	flygeferdig
#2	0	Sterk	(ingen data)	Sterk	4	22	flygeferdig
#3	0-1	Sterk	Sterk	Sterk	21	27	flygeferdig
#4	1	Sterk	(ingen data)	Sterk	1	19	flygeferdig
#5	1	Svak	Svak	Sterk	21	21	antagelig flygeferdig
#6	2	Middels	Middels	Sterk	3	21	flygeferdig
#7	2	Sterk/Svak	---	---	---	2	predatert ?
#8	2	Svak	---	---	---	3	forlatt ?

Tabell 2.

Atferd til hekkende hunn- og hann-fjæreplytter på Svalbard i tiden fra makkerne deres ble eksperimentelt fjernet fra reiret rundt klekkedagen til den gjenværende voksne forlot ungene. (En hunn (#7) ble observert to ganger i løpet av et 3-dagers intervall; begge responsene er vist.) Tiden brukt på territoriet er antall dager en voksen med ungekullet sitt ble observert innen 600 m av reirskålen. Skjebnen til noen ungekull (angitt med spørsmålstegn) ble ikke observert, men ble antatt på grunnlag av atferden den overvåkende foreldre viste siste dagen den ble sett (se teksten).

unger i kullet med gjennomsnittet hos umanipulerte kull i samme aldersgruppe. Deres unger så ut til å ha overlevd like bra.

Dataene viste at hunnene antagelig ikke hadde noen tydelige store kostnader ved å påta seg ungepass istedenfor å dra sin vei. Eksperiment-hunner tapte i gjennomsnitt 14% av kroppsvekten mellom ruge- og ungepass-perioden, men dette var ikke svært forskjellig fra vektetapet til umanipulerte hanner med unger under samme tidsrommet i hekkingen. I den påfølgende hekkesesongen ble det også utført feltarbeid, men i et mye kortere tidsrom enn eksperiment-året. Likevel tydet de samlede observasjoner på at minimums-andelen av fugler som vendte tilbake var lik for eksperiment-hunner (4 av 8) som for kontroll-hanner (2 av 4). Av de fire tilbakevendende eksperiment-hunnene inntok minst tre sitt gamle territorium, og av disse, hekket to hunner innenfor 100 m av fjorårets reirskål — med samme makker som hadde «forlatt» dem med ungene året før — og la like mange egg innen en uke av fjorårets leggedato.

I alt tyder resultatene fra eksperimentet på at fjæreplytt-hunner a) er villige til å påta seg ungepass, b) ikke er så fysiologisk stresset etter klekking at de ikke kan utføre ungepass, og c) atferdsmessig klarer ungepass-oppgavene tilsynelatende like bra som hanner. Dog ble få eksperimenter gjennomført, og mer data om ungenes overlevelse behøves for å kunne fastslå med sikkerhet hvorvidt hunner oppnår like stor reproduktiv suksess som hanner. Hos en art med så lang leverid kan selv små forskjeller i den årlige reproduktive suksessen utgjøre en betydelig forskjell over en hel livslengde og da kunne påvirke utviklingen av kjønnsrollene.

Konklusjoner

Den reproduktive strategien til fjæreplytten på Svalbard må sies å være strengt monogam og territoriell, med langvarige parbånd og et høyt nivå av foreldreinvestering hos hannen, om ikke også hos hunnen. Siden kjønnsfordelingen på hekkeplassen var nokså jevn hadde de fleste fuglene antagelig mulighet til å få seg makker. Hannens kjønnsrolle tidlig i hekkefasen var preget av territorialitet og av kurtise av hunnen, med mye jaging i begge aktivitetene. Territorielle visninger og flukter, jaging og slåssing over lengre tid med andre hanner utgjorde en stor del av hannens aktivitet på tundraen. Noen ganger kunne hunnen hjelpe hannen med å være aggressiv mot inntrengere. Før hekking tok til, furasjerte par sammen på territoriet sitt, og hunnen fulgte tilsynelatende noen ganger etter makkeren sin (og ikke omvendt, som forventet hvis hannen drev med makevokting). I tillegg viste hannene få eller ingen tegn til makevoktingarferd, og de fulgte sjelden makkeren sin når hun forlot territoriet. Siden alle hanner unntatt én fikk fullt farskap i kullet sitt, er det mest sannsynlig at hunner generelt ikke søker kopulasjoner utenfor parbåndet og heller ikke ville ha fordeler av det.

Hunnene la kull med et nesten konstant antall egg (fire, men noen få ganger tre) som i tillegg var tunge i forhold til hennes kroppsvekt. En del hunner la kullet sitt sent i sesongen, kanskje fordi de under eggdannelsen hadde vanskeligheter med å finne de nødvendige ressurser og mineraler på Svalbards høyarktiske tundra. Den påfølgende store spredning i leggedatoer (Figur 2), dvs. den veldig asynkrone hekkingen, er ganske uvanlig blant arktiske fugler

generelt. Miljøfaktorer har antagelig gjort det nødvendig for begge kjønn å ruge eggene i reiret, hvilket de delte stort sett likt. Dette har, i sin tur, trolig bidratt til opprettholdelse av den monogame reproduksjonsstrategien. I løpet av studiet ble det aldri observert fjæreplyttpar som la mer enn ett kull eller som hekket om igjen etter tap av deres eneste kull. I kull som overlevde til klekking var det imidlertid en svært høy andel egg som klekket; det var meget sjeldent at ikke alle egg i reiret ble klekket ut. Hunnene forlot territoriene sine rundt klekketiden, mens hannene overtok all ungepass i tre-fire uker. En årsak til dette er antagelig at én voksen fugl kan utføre ungepass-oppgavene like bra som to kan. Men det forklarer ikke hvorfor *hannen* og ikke hunnen overtar ungepasset.

Etter at hanner ble eksperimentelt fjernet fra reiret ved klekking, overtok nesten alle hunnmakkerne ungepasset tross at de normalt forlater ungene sine (Tabell 2). I motsetning til en teori i litteraturen, tydet dataene ikke på at ungepass gikk på bekostning av hunnens fysiske tilstand eller fremtidige overlevelse og reproduksjon, og de utførte ungepass omtrent like bra som hanner. Da kan det konkluderes med at fjæreplyttens kjønnsroller under ungepass ikke oppsto fordi hunner er i svekket fysiologisk stand etter energikrevende egglegging og ruging. Videre er ungepass sannsynligvis noe som heller ikke nødvendigvis medfører store kostnader for hunner. Hvis en ser bort fra muligheten at utviklingen av hannlig ungepass hos fjæreplytt har skjedd ved tilfældigheter, kan mulige faktorer som har påvirket evolusjonen enten være at a) ungepass, for hunnen, har små men betydelige kostnader som krever større mengde data eller langtidsstudier for å oppdages, eller at b) *hannen* har fordeler ved å forlenge oppholdet på territoriet og derfor er mer villig enn hunnen til å bli på stedet og dermed overta ungepass. Det kan også være at begge disse mulige faktorer virker samtidig.

I alt kan både hannens og hunnens strategier under pardannelse og foreldreomsorg sies å bære preg mer av samarbeid enn konflikt (dvs. strategier der det er om å gjøre å få størst mulig netto gevinst selv om det motsatte kjønn får større kostnader). Samarbeid under hekking kan være den mest tilpassete strategi for individer av begge kjønn hos langlivete arter med lav reproduksjonsrate og et høyt nivå av foreldreinvestering i avkommet. En stor andel av fjæreplyttene i studiepopulasjonen vendte tilbake til studieområdet år etter år (Tabell 1) og var veldig trofaste mot den tidligere makkeren sin. Antagelig danner de parbånd som varer helt til en av fuglene faller fra, siden all partnerbytting, unntatt en, skjedde etter at en av partnerne ikke kom tilbake til studieområdet. Det kan være fordelaktig for fuglene å ha livsvarige parbånd ettersom eldre eller mer erfarne par hadde signifikant tidligere legge-datoer enn unge eller mindre erfarne par, og i hvert fall i noen år ble sentlagte reir oftere plyndret av predator enn tidliglagte reir. I tillegg ble fordelene ved partner-

gjenforening illustrert ved det faktum at noen individer ikke klarte å skaffe ny makker i løpet av sesongen når den tidligere partneren ikke kom tilbake til hekkeplassen.

Begge kjønn viste en høy grad av trohet til akkurat samme territorium fra fjoråret. Det var ingen forskjeller mellom kjønnene i hvor stor andel som vendte tilbake til området eller territoriet. Dette skjer antagelig fordi i likhet med territorielle hanner kan hekkende hunner også ha store, men kanskje andre, fordeler av å ha tidligere kjennskap til hekkeplassen. Det var vanskelig å konstatere hvorvidt trohet til partneren var et resultat av trohet til territoriet eller omvendt, men det var noen indikasjoner på at hunner først og fremst vendte tilbake til det gamle territoriet sitt. Begge kjønn benyttet seg av territoriet sitt i stor grad og over lengre tid gjennom hekkesesongen, fra ankomst til litt tid før avreisen. Særlig hannene investerte mye i territoriet, og noen ble igjen der i lang tid selv etter å ha mistet reiret til en predator. Dermed er det av flere grunner sannsynlig at hekke-territoriet spiller en viktig og sentral rolle i den reproduktive strategien til hunner og hanner av fjæreplytt. Foruten det å ha dyktige foreldre, en faktor som antagelig er kritisk for ungenes overlevelsesmuligheter, er det viktig å klekke ut i et territorium av høy kvalitet (dvs. med mye matressurser). Ungene er født velutviklet og mater seg selv, men kan ikke gå langt de første levedagene. I tillegg kan territoriets lokalitet, og dermed mikroklimaet, påvirke energiforbruk hos foreldrene under ruging av både egg og unger. Det kan også påvirke hvor stor predasjonsrisikoen er for voksne under ruging og til ungene etter klekking. Videre utnytter de voksne matressursene i territoriet når de ikke kan beite på stranden ved høyvann. Hvis territoriet er av høyest betydning for fjæreplyttens reproduktive suksess, kan det være at hunner velger makkeren ut fra kvaliteten på deres territorium. I så fall ville territoriet være den aller viktigste faktor for hannene, ikke bare for furasjering og ungeoverlevelse, men også for å få seg makker. Territoriets betydning kan være en forklaring på hvorfor hanner påtar seg ungepass. Den asynkrone hekkingen kan gjøre det lønnsomt for hannen å hevde territoriet sitt så lenge som mulig, for å unngå fremtidige konflikter med inntrengende hanner som hekker sent. Hvis der er mulig å hevde territoriet og passe på ungene samtidig, vil hannen være mindre villig å forlate området enn hunnen, og dermed vil dette kunne føre til dagens reproduktive strategi med enslig foreldreomsorg av hannen.

Referanser

- Andersson, M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Bengtson, S.-A. 1975a. Timing of the moult of the Purple Sandpiper *Calidris maritima* in Spitsbergen. *Ibis* 117: 100-102.

- Bengtson, S.-A. 1975b. Observasjoner av hekkebiologien hos fjæreplytt, *Calidris maritima*, på Svalbard. *Fauna* 28: 81-86.
- Birkhead, T.R. & Møller, A.P. 1992. Sperm competition in birds. Evolutionary causes and consequences. Academic Press, London.
- Cramp, S. & Simmons, K.E.L. (eds.) 1983. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic Vol. III. Oxford University Press, Oxford.
- Cresswell, B.H. & Summers, R.W. 1988. A study of breeding Purple Sandpipers *Calidris maritima* on the Hardangervidda using radio-telemetry. *Fauna norvegica Ser. C, Cinclus* 11: 1-6.
- Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.* 28: 1140-1162.
- Løvenskiold, H.L. 1964. Avifauna Svalbardensis. *Norsk Polarinstitutt Skrifter*. No. 129.
- Oring, L.W. 1982. Avian mating systems. I: Farner, D.S., King, J.R. & Parkes, K.C. (eds.), *Avian biology* 6: 1-92. Academic Press, New York.
- Pierce, E.P. 1993. The breeding biology and behavior of the Purple Sandpiper (*Calidris maritima*) in Svalbard. Cand. scient. oppgave, Universitetet i Bergen.
- Pierce, E.P. 1997. Monogamy in the Purple Sandpiper (*Calidris maritima*) in Svalbard: Sex roles, fidelity, and parentage. Dr. scient. avhandling, Universitetet i Oslo.
- Swanberg, P.O. 1945. Om skärnsnäppan, *Calidris maritima* (Brünnich), i de svenska fjällen och dess häckningsbiologi. *Fauna och Flora* 40: 108-133 og 154-169.
- Tomkovich, P.S. 1985. Sketch of the Purple Sandpiper (*Calidris maritima*) biology on Franz Josef Land. *Ornitologiya* 20: 3-17. (På russisk).
- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. I: Campbell, B. (ed.), *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971*. Aldine-Atherton, Chicago. Pp. 136-179.
- van Rhijn, J.G. 1991. Mate guarding as a key factor in the evolution of parental care in birds. *Anim. Behav.* 41: 963-970.
- Westneat, D.F. 1993. Polygyny and extrapair fertilizations in eastern Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Behav. Ecol.* 4: 49-60.

REPRODUKSJONSØKOLOGI HOS HVITKINNGÅS

Ingunn Tombre og Kjell Einar Erikstad

Generell bakgrunn

Hvitkinngås *Branta leucopsis* er en av tre arktiske gåsearter som hekker på Svalbard (Figur 1). I tillegg til kortnebbgås *Anser brachyrhynchus* og ringgås *Branta bernicla brota* ankommer hvitkinngjessene øygruppen hver vår for å reproducere i en kort og hektisk sommersesong. I 1940-årene talte hele Svalbard-bestanden av hvitkinngjess trolig ca. 300 individer (Owen 1984). Siden den gang har bestanden økt betraktelig. Endret landbruk med bedre beiteforhold og en vellykket forvaltning med opprettelse av naturreservater både på vinterområdene i Solway Firth i Sørvest-Skottland/Nordvest-England og i hekkeområdene på Svalbard gjør at bestanden i dag består av mer enn 30 000 individer (J.M. Black pers. medd.). Hvitkinngjess er i dag fredet.

På Svalbard hekker hvitkinngjessene i kolonier, og kolonien i Kongsfjorden ved Ny-Ålesund er en relativt ny koloni med de første reirene etablert i 1980 (Tombre mfl. 1998a). Kolonien har vært overvåket siden da, og siden 1989 har det også vært gjennomført mer intensive studier i kolonien (se f.eks. Tombre 1995, Loonen 1997, Figur 2). I dag er det nærmere 800 individer i kolonien og mer enn 70%



Figur 1.
Hvitkinngås *Branta leucopsis* på Juttaholmen i Kongsfjorden, Svalbard.
– Foto: G.N. Christensen.

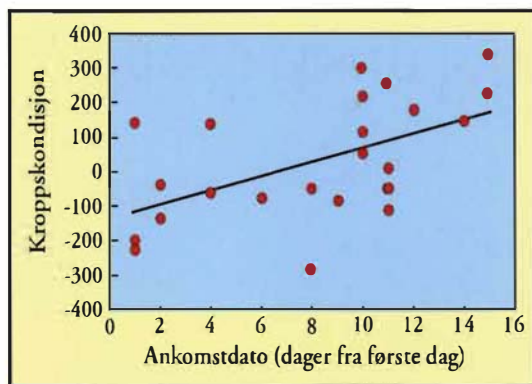


av de voksne fuglene er individmerket med fotringer (Loonen 1997). Gjessene har hovedsakelig reir på holmene i fjorden, en tilpasning først og fremst for å unngå egg-predasjon av fjellrev. Hunnen ruger i ca. 24 dager og selv om hun jevnlig forlater reiret for å beite, tæres det på kroppsreservene. Hannen hjelper til med å vokte reiret, og ved klekking tar foreldrene ungene med inn til fastlandet for å beite. I løpet av en 6-8 ukers periode må ungene beite intensivt for å nå flygedyktig alder. Foreldrene skal også skifte vingefjær og bygge opp nye fettreserver før migrasjonen. Høsttrekket virker derfor som en flaskehals på bestanden, der individer som ikke har nok kroppsreserver, eller er flygedyktige, faller fra (Owen & Black 1989).

Karakteristisk for dyr som reproducerer i arktiske strøk er de uforutsigbare miljøforholdene. Isforholdene i Kongsfjorden er av avgjørende betydning for gjessenes hekkesuksess, da sen oppbrekking av is rundt holmene medfører at fjellrev har tilgang til holmene etter at gjessene har kommet i gang med eggleggingen. År med mye is kan faktisk medføre en totalt mislykket årsproduksjon for hele kolonien (Tombre & Erikstad 1996). Foruten uforutsigbare

Figur 2.
Hvitkinngås-par med reir på Storholmen i Kongsfjorden, Svalbard. Gjessene i Kongsfjord-kolonien har etterhvert blitt svært så vant til mennesker og skremmes ikke nødvendigvis så lett når hunnen skal veies på reiret med en elektronisk reirvekt.
– Foto: G.N. Christensen.

Figur 3.
Lineær regresjon mellom kroppskondisjon (kroppsmasse korrigert for kroppsstørrelse) ved ankomst og for hvitkinngåshunner fanget i Ny-Ålesund, Svalbard, innen tre dager etter ankomst. Data fra to sesonger er sammenstilt (1993 og 1994) og ankomstdatoene er justert ut fra første ankomstdato i hvert år ($r^2=0.29$, $n=24$, $p<0.007$, $Y=20.7x-136.6$). Etter Tømbre mfl. 1996.



isforhold kan mengde snødekke på bakken variere mye fra år til år. En sen snøsmelting vil påvirke planteveksten som senere kan gi store utslag for ungenes vekst (Prop & de Vries 1993). Likevel er det ikke gitt at mye snø tidlig i sesongen gir en dårlig sesong i sin helhet. Temperatur og vindforhold vil påvirke hvordan den totale sesongens kvalitet blir.

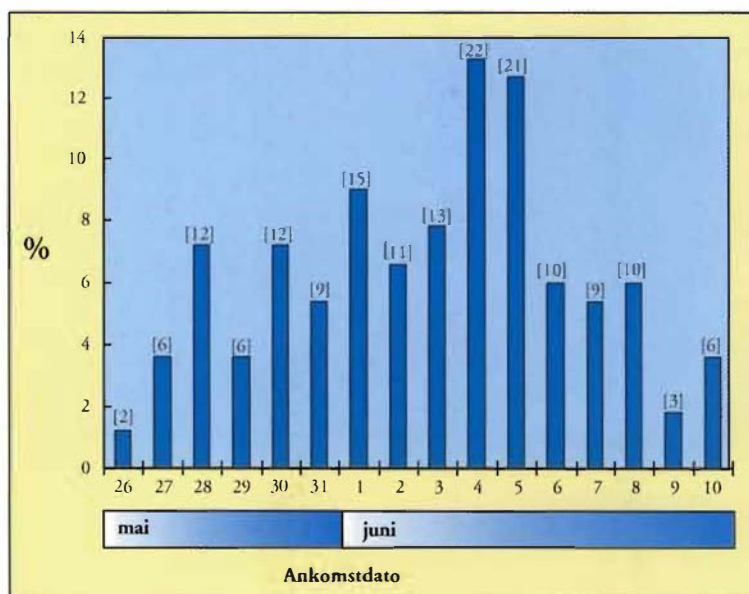
Hvitkinngås er en langlevende art med gjennomsnittlig levealder på 10-15 år. En liten reduksjon i individets overlevelsesrate vil derfor ha stor negativ effekt på fremtidige hekkemuligheter og dermed individets totale reproduktive suksess (Charlesworth 1980). Følgelig forventer vi at langlevende arter skal unngå å «ofre» egen overlevelse og fremtidige hekkesuksess for investering i det nåværende avkom. I den korte hekkesesongen på Svalbard forventer vi derfor at hvitkinngjess skal respondere til det eksisterende miljøet ved å gjøre strategiske valg. Tidsbesparende strategier vil være svært fordelaktige, særlig for gjess som kommer sent i gang med hekkingen. Sene par har en kortere periode før høsttrekket til å gjenoppbygge kroppreservene etter rugeperioden. Jo senere i sesongen en starter hekkingen, desto mindre er sannsynligheten for at ungene overlever. Sent klekkede unger har ikke bare en kortere periode å vokse på, de beiter også på planter av dårligere kvalitet (lavere nitrogeninnhold) senere i sesongen (Lindholm mfl. 1994). Ungenes

«verdi» for foreldrene blir derfor mindre utover i sesongen og balansen mellom å investere i unger og egen opprettholdelse forskyves mot en økt investering i egen opprettholdelse (jmf. argumentet om langlevende arter ovenfor).

I lys av ovenstående teorier ønsket vi i dette prosjektet å studere hvordan hvitkinngjessene atferdsmessig er tilpasset det stokastiske miljøet på Svalbard. Vi ønsket å finne svar på følgende spørsmål: 1) Hvordan fordeles kroppreservene på ulike aktiviteter gjennom sesongen; eggproduksjon, ruging, egen opprettholdelse? 2) Hvilke individuelle forskjeller finnes og hvordan er de ulike strategier bestemt ut fra mengde kroppreserver og tidspunkt for hekkstart? 3) Hvor fleksible er gjessene i sin atferd når betingelsene for hekking endres? 4) Hvilken betydning har vegetasjonen for hunnene i rugeperioden og hvilke forskjeller er det i næringsrilgang mellom tidlig- og sent-hekkende hunner? 5) Hvordan etablerer gjessene seg i forhold til snøsmeltingen, og hvordan påvirkes diett og atferd ut fra fødetilgjengeligheten? Prosjektet startet i juni 1992 og ble avsluttet i desember 1995.

Vårtrekk, ankomst til hekkeplassen og bruk av kroppreserver

Hvitkinngjessene ankommer Kongsfjord-området i slutten av mai/begynnelsen av juni. I 1993 og 1994 ble hvitkinngjess fanget, ved hjelp av såkalte kanon-nett, like etter de ankom Ny-Ålesund-området. Ved fangst ble gjessene veid og ulike biometriske målinger ble gjort. Ved å korrigere kroppsmasse for kroppsstørrelse får vi en indikasjon på fuglens kondisjon (se Dalhaug mfl. 1996, Tømbre & Erikstad 1996), og det viste seg at hunner som ankom hekkeplassen sist hadde bedre kondisjon enn hunner som ankom tidlig (Tømbre mfl. 1996, Figur 3). Før gjessene ankommer Svalbard tilbringer de ca.

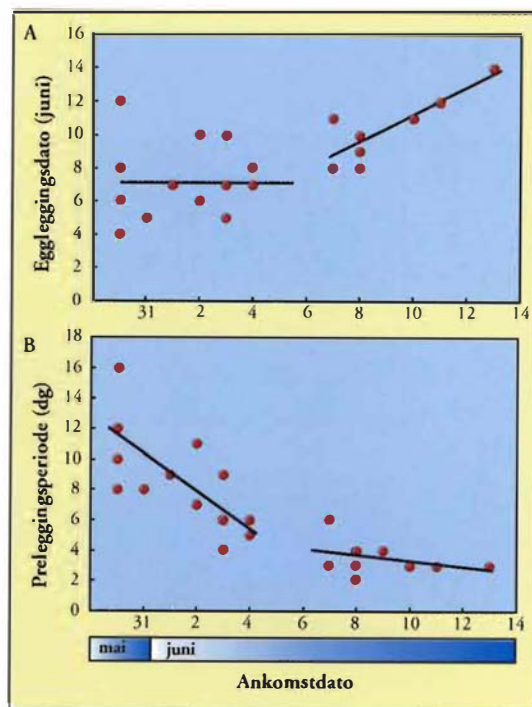


Figur 4.
Frekvensdiagram som viser når individuelle hvitkinngjess ankommer Kongsfjorden, Svalbard, om våren. Registreringene er fra 1992-1995 og bare hunner som senere ble registrert med reir er tatt med i diagrammet. Det er liten variasjon mellom år i spredning i ankomstdato og gjennomsnittlig ankomstdato (1992: gj.sn. = 5.juni, min=28.mai, max=9.juni, 1993: gj.sn. = 5.juni, min=30.mai, max=11.juni, 1994: gj.sn. = 4.juni, min=26.mai, max=10.juni, 1995: gj.sn. = 4.juni, min=29.mai, max=9.juni). Antall gjess i klammer på hver søyle.

en måned på sin tradisjonelle rasteplass på Helgelandskysten. Her legger de opp kroppsreserver for videre ferd til Svalbard. Forskere fra England (The Wildfowl and Wetlands Trust) og Nederland (Universitetet i Groningen) har i flere år gjort intensive studier av gjessenes atferd og områdebruk på Helgeland. Vi kan derfor få nøyaktig informasjon om når individuelle gjess forlater Helgeland og kan sammenstille dette med når de ankommer hekkeplassen på Svalbard. Til tross for at gjessene bare trenger en dag eller to på å nå Kongsfjorden fra Helgeland brukte de gjennomsnittlig over tre uker på denne distansen (gj.sn. 22,4 dager \pm 0,8, en spredning fra 10 til 33 dager, $n=51$), og de som ankom sist til Kongsfjorden hadde også brukt lengst tid på trekket nordover ($p<0.0001$). Mest sannsynlig beiter gjessene i en periode i sørvendte skråninger og under fuglefjell i sørligere deler av Svalbard. Under Ingeborgfjellet på Nordenskiöldkysten ses store flokker hvitkinngjess i mai hvert år (J.M. Black og J. Prop, upublisert materiale), og gjess fra Kongsfjordkolonien er også registrert her (G. Bangjord, J.O. Scheie og J.C. Roberts, pers. medd.). Dette demonstrerer at også Svalbard er et viktig område for gjessene til opplagring av reserver om våren, ikke bare de tradisjonelle vårbeiteområdene på kysten av Fastlands-Norge. Økt kunnskap om gjessenes vårbeiteområder, områder som kan ha en avgjørende betydning for populasjonens reproduksjon og generelle tilvekst, gjør oss bedre i stand til å forvalte denne bestanden på en forsvarlig måte.

Når gjessene ankom Kongsfjord-området ble Ny-Ålesund og holmene i Kongsfjorden intensivt undersøkt, og gjessenes individ-ringer ble avlest etterhvert som de ankom. Gjessene ankommer i par, og videre resultater henviser bare til hunner. Avlesninger fra 1992-1995 viser en stor spredning i ankomsttidspunkt mellom individuelle hunner (Figur 4). Det er en tidsforskjell på over to uker mellom de første og siste hunnene, og de som ankommer sist er også de som starter eggleggingen sist (Dalhaug mfl. 1996, Figur 5A). Men de siste parene begynner ikke bare å legge egg senere, de kommer også i gang med eggleggingen relativt raskere enn de tidlige parene (Figur 5B).

Medbrakte kroppsreserver til hekkeplassen har en avgjørende betydning for reproduksjonen til gjess som hekker i arktiske strøk. Vanligvis er det meste av vegetasjonen dekket av snø når gjessene ankommer hekkeområdet, og den korte sommer-sesongen gjør det viktig å komme i gang med eggleggingen så snart som mulig. Disse kroppsreservene, bygget opp på vårbeite underveis nordover, må derfor brukes til eggproduksjon. Tradisjonelt har en ment at mengden av disse kroppsreservene direkte begrenser hvor mange egg en gås kan legge, den såkalte «egg formation ability» hypotesen (Lack 1967, Ryder 1970, Winkler & Walters 1983). Dette har også vært den vanligste forklaringen til den sesongmessige nedgangen i kullstørrelser funnet hos



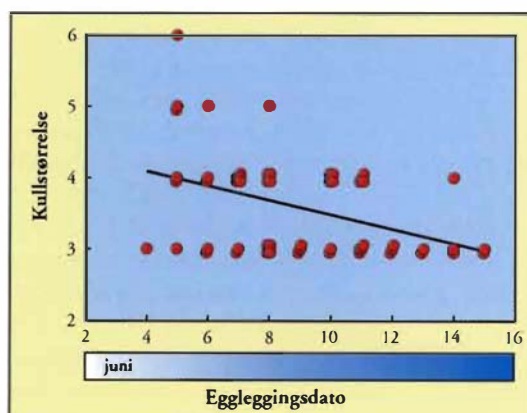
Figur 5.

Figurene viser sammenhengen mellom

A) Eggleggingsdato og ankomstdato til hekkeplassen, og mellom B) Lengden på preleggingsperioden (antall dager mellom ankomst og eggleggingsdato) og eggleggingsdato for hvitkinngjess i Kongsfjord-kolonien på Svalbard (Lineære regresjoner: A. Tidlige hunner: $r^2=0,001$, $n=15$, $p=0,91$, $Y=8,3-0,04X$, Sene hunner: $r^2=0,70$, $n=10$, $p=0,003$, $Y=0,79X-19,63$, B. Tidlige hunner: $r^2=0,55$, $n=15$, $p=0,002$, $Y=46,5X-1,25$, Sene hunner: $r^2=0,14$, $n=10$, $p=0,29$, $Y=11,4-0,2X$). Etter Dalhaug mfl. 1996.

arktiske gjess der sene hunner som har ventet med eggleggingen legger færre egg fordi en del av reservene måtte reallokeres til generell opprettholdelse i perioden før egglegging (Barry 1962, Figur 7A). I Kongsfjord-kolonien er det også funnet en sesongmessig nedgang i kullstørrelser (Figur 6), men det foreslås en alternativ forklaring til dette (Figur 7B). Sene hunner går i gang med eggleggingen bare noen få dager etter ankomst (Figur 5B). Uavhengig av ankomstkondisjon vil sene hunner derfor bruke mindre reserver i denne preleggingsperioden og ved å legge færre egg kan de også starte å ruge ut eggene i bedre kondisjon enn de tidlige hunnene.

Ved å legge færre egg spares både tid (ca. 30t per egg produsert) og reserver, klekkingen blir mer synkron med de andre hunnene, noe som vil være en fordel for kolonihekkere da sannsynligheten for at ens egne unger tas av predatorer reduseres når mange unger klekker samtidig (Findlay & Cooke 1982). I tillegg vil mye kroppsreserver ved rugestart være en fordel da hunnene kan ruge mer kontinuerlig og redusere beitepausene under rugeperioden, noe som både kan redusere eggpredasjonen og korte ned



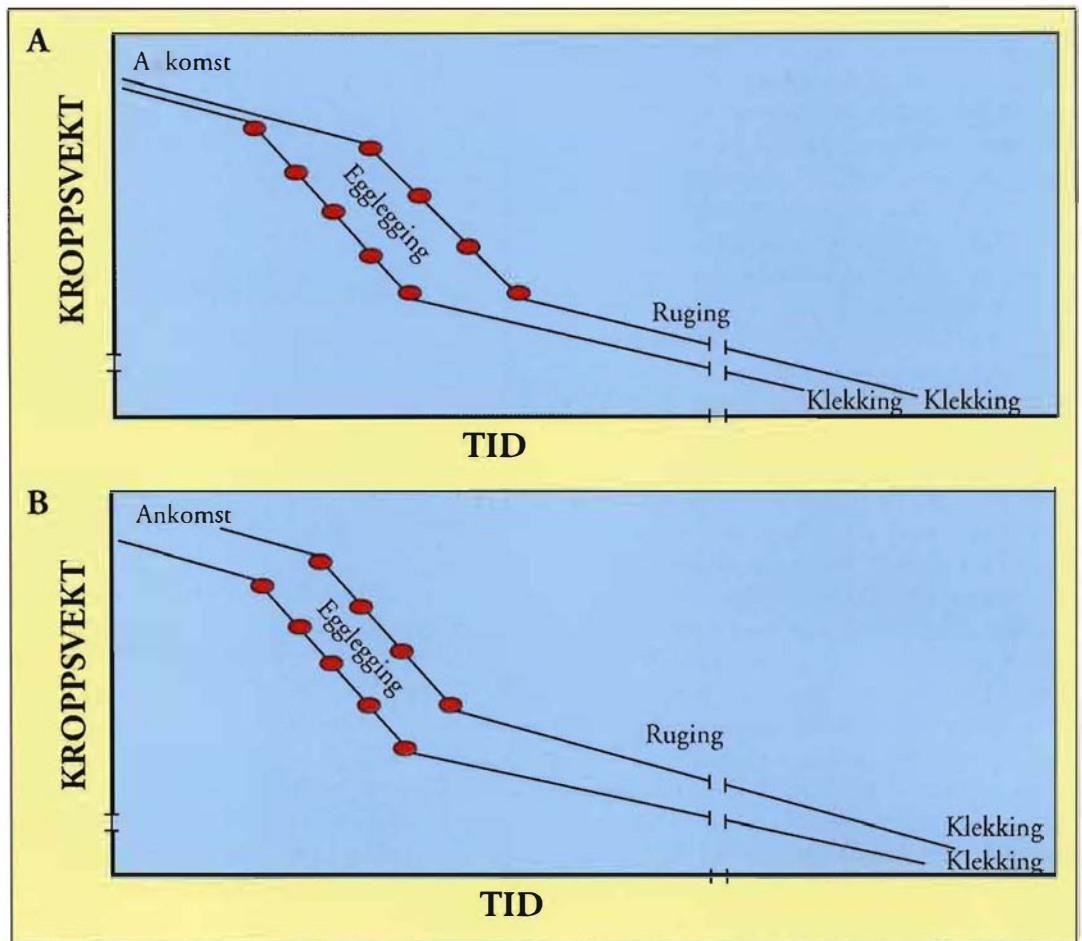
Figur 6.

Sammenhengen mellom kullstørrelse og leggedato for hvitkinngjess i Kongsfjord-kolonien, Svalbard, 1993 ($r^2=0,17$, $n=61$, $p=0,001$, $Y=4,5-0,1X$). Etter Dalhaug mfl. 1996.

Figur 7.

A) En grafisk fremstilling av den tradisjonelle forklaringen på sesongmessig nedgang i kullstørrelse hos fugler (fra Rowher 1992). En hunn med sen leggedato legger f.eks. bare fire egg da lagrede reserver har blitt brukt til generell opprettholdelse. I denne modellen antas at alle individene ankommer samtidig og har like mye kroppsreserver ved ankomst til hekkeplassen, etter egglegging og ved klekking.

B) En grafiske modell basert på resultatene fra en studie på hvitkinngjess i Kongsfjorden, Svalbard. De gjess som venter lengst før de legger egg produserer større kull, er i dårligere kondisjon etter egglegging og ved klekking og har lengre rugetid. Sene gjess med kort preleggingsperiode allokere færre reserver til egg, begynner rugeperioden med mer kroppsreserver og er i bedre kondisjon ved klekking sammenlignet med tidlige hunner. De allokere derfor mer reserver til ruging, egen overlevelse og fremtidig reproduksjon. Etter Dalhaug mfl. 1996.



rugetiden (Aldrich & Raveling 1983, Harvey 1971, Erikstad & Tveraa 1995). I den alternative hypotesen ankommer ikke gjessene samtidig til hekkeplassen, men på forskjellig dato med ulik kroppskondisjon. Følgelig allokere også kroppreserverne forskjellig i løpet av sesongen.

Endrede betingelser for reproduksjon; fleksibel foreldreinnsats

Den alternative hypotesen til sesongmessig nedgang i kullstørrelse innebærer en antakelse om at gjessene har en fleksibel tilpasningsevne der de kan justere sin bruk av kroppsreserver for reproduksjonen ut fra de eksisterende forhold (tidspunkt i sesongen og kroppskondisjon ved hekkestart). For å teste om gjessene hadde mulighet til å respondere til endrede hekkebetingelser, manipulerer vi hunnens ungeinvestering. Selv om gjessene tildels forlater reiret i rugeperioden for å kompensere for massetapet ved å beite, tærer de på sine kroppsreserver mens de ruger. Ved eksperimentelt å justere lengden på rugeperioden manipulerer vi derfor også hunnens kroppsreserver. De «normale» hekkebetingelsene endres, og hunnene står overfor nye valg og muligheter. Selve manipuleringen ble gjennomført som følger: I rugeperioden byttet vi hele kull parvis mellom reir med lik kullstørrelse som hadde fem dagers forskjell i leggetidspunkt. På denne måten fikk

vi en gruppe med hunner som fikk egg som var ruget i fem dager lengre enn sine opprinnelige egg og en gruppe hunner som fikk rugetiden forkortet med fem dager. Umanipulerte hunner ble brukt som kontroller.

Hvis mengde kroppsreserver direkte bestemmer hvor mange egg gjessene produserer, at alle reserver hunnen kan «avse» brukes på eggproduksjon, vil hunner som må ruge fem dager lengre ikke ha mulighet for å bruke mer reserver når denne forlenges utover det normale. Hun må da forlate reiret mer for å beite for å få ekstra energitilskudd på denne måten. Flere egg ble predert av polarmåke *Larus hyperboreus* og tyvjo *Stercorarius parasiticus* fra reir med forlenget rugetid enn fra manipulererte reir og reir med forkortet rugetid (variansanalyse: ANOVA, $F=2,43$, $p=0,046$). Dette var først og fremst et resultat av en lengre rugeperiode, da hunnene med forlenget rugetid ikke forlot reiret mer enn de andre hunnene når rugetiden gikk ut over den normale lengde (Gj.sn. totalt antall minutter av reiret per døgn i perioden fem dager før klekking: forkortet rugetid; 142 ± 21 , $n=11$, manipulererte reir; 151 ± 8 , $n=76$, forlenget rugetid; 146 ± 27 , $n=11$, ANOVA, alle p -verdier mellom 0,4 og 0,9). Følgelig hadde hunner med forlenget rugetid dårligere kondisjon når eggene klekket enn manipulererte hunner, som igjen hadde dårligere kondisjon enn hunner med forkortet rugetid ($F=4,8$, $df=1$, $p<0,04$, Figur 8). Gjessene hadde derfor mer reserver tilgjengelig i utgangspunktet og var også villige til å investere mer i reproduksjonen gjennom en forlenget rugetid.

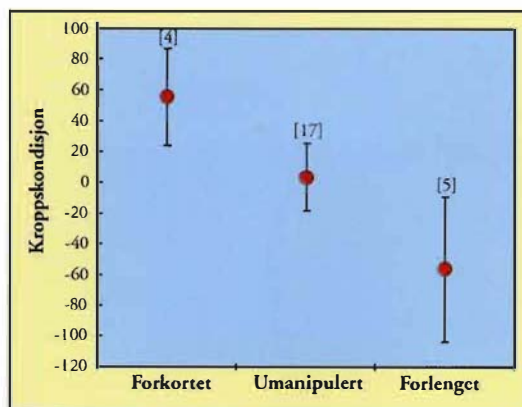
Den økte innsatsen i ruging hadde ingen konsekvenser den påfølgende sesongen. Andel par som kom tilbake til hekkeplassen var likt fordelt over de tre eksperimentelle gruppene, og den relative ankomstdato til hekkeplassen var heller ikke påvirket av eksperimentet foregående sesong.

Ut fra dette eksperimentelle studiet ser vi at hunnene har mer reserver å bruke på ruging enn det de vil trenge i en normal sesong. Ved å holde igjen noe av reservene kan de starte rugeperioden i bedre kondisjon. Kanskje finnes det en nedre kroppskondisjons terskel, når hunnene er over denne vil overlevelsen ikke påvirkes. Under denne terskelen, derimot, bør økt investering unngås da sannsynligheten for overlevelse og fremtidig hekkesuksess reduseres. Hvitkinngjess lever i et ekstremt og uforutsigbart miljø med store sesongmessige variasjoner. Ekstra reserver kan derfor virke som en buffer mot økt energibehov under perioder med dårlig vær. I dårlige sesonger vil gjessene være nærmere kroppskondisjonsterskelen enn i gode sesonger. I 1993, året vi utførte dette eksperimentet, var det en god sesong med høye lufttemperaturer i hele juni og juli (data fra Det norske meteorologiske institutt). Hadde eksperimentet blitt utført i en sesong med dårlig vær, ville vi mest sannsynlig ikke sett denne evnen og villigheten til å investere i ruging på bekostning av hunnens egen kroppskondisjon. Det er også nylig vist i et teoretisk arbeid at for langtlevende arter som hekker i et variabelt miljø vil det være fordelaktig å maksimere reproduksjonen i gode år og egen overlevelse i dårlige år (Erikstad mfl. 1998). En slik differensiert investering medfører terskeverdier med hensyn til kvalitet i miljøet for når det lønner seg å reproducere eller gi opp reproduksjonen.

Vegetasjonens betydning i rugeperioden

Til tross for viktigheten av medbrakte kroppsreserver til hekkeplassen, er gjess også avhengige av daglig fødeinntak i rugeperioden. Særlig gjelder dette for små gåsearter som hvitkinngjess (Prop & de Vries 1993). Gjessene som hekker på Storholmen, den største av holmene i Kongsfjorden (30 ha), beiter i territorier rundt reirene. Vegetasjonen i territoriet vil derfor begrense diett-mulighetene i rugeperioden. I de første ukene etter snøsmeltingen blir mer og mer av vegetasjonen tilgjengelig og plantenes næringskvalitet øker også gradvis. Dette gjør det gunstig for parene å etablere territoriet i relasjon til snøsmeltingen. Det vil derimot også være et sterkt seleksjonspress for å redusere beitingen i rugeperioden da fravær fra reiret øker faren for egg-predasjon (Harvey 1971).

Når beitemulighetene er begrenset til innenfor territoriet vil en reirplass på de deler av holmen som først blir snøfritt foretrekkes. Et tidlig snøfritt territorium innebærer vegetasjon med et tidlig fenologisk stadium og gjessene kan nytte seg



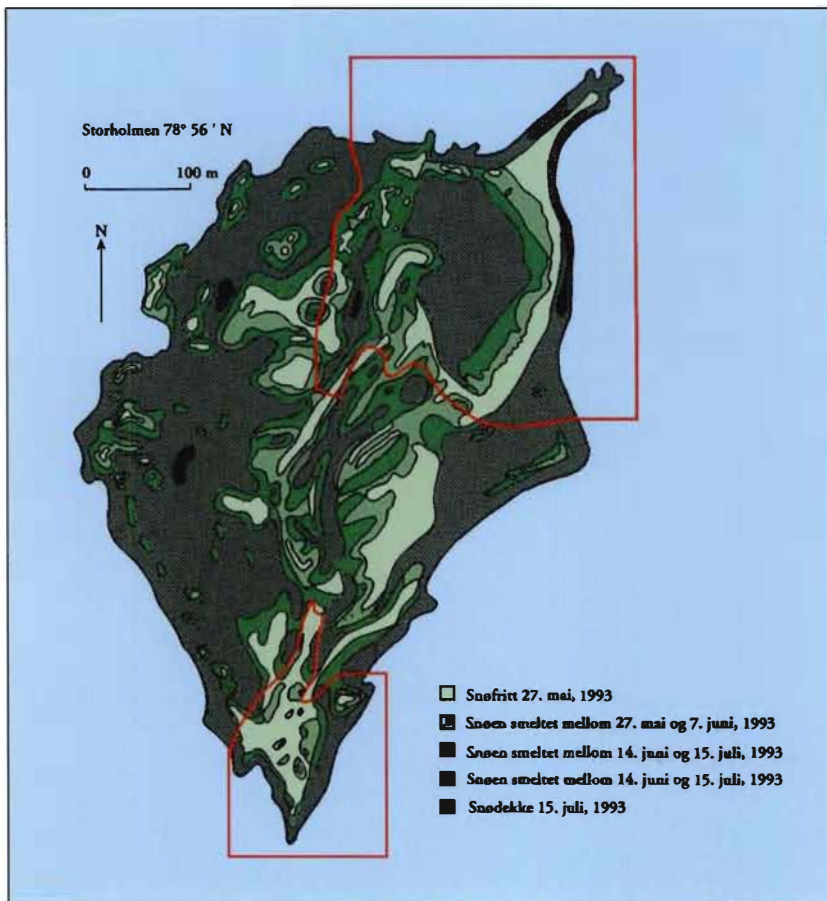
Figur 8. Gjenomsnittlig (± 1 SE) kroppskondisjon (kroppsmasse korrigert for kroppsstørrelse) ved klekking for hvitkinngås-hunner i Kongsfjord-kolonien, Svalbard, med forkortet, umanipulert og forlenget rugetid. Etter Tombre & Erikstad 1996.

næring allerede fra det tidspunkt hunnen begynner å legge egg. Plantenes tilgjengelighet og næringsverdi vil derimot påvirke diett-valget, og dårlige beiteforhold kan medføre at hunnen må være lengre tid borte fra reiret.

I 1993 ble gjessenes utnyttelse av vegetasjonen og sammenhengen mellom fødetilgjengeligheten, diett-sammensetningen og beiteatferden til rugende hunner på Storholmen studert. For å estimere fødetilgjengeligheten ble det laget et vegetasjonskart over hekkeområdet. Diett-sammensetningen ble kvantifisert ut fra plantefragmenter i ekskrementer. Ekskrementene ble samlet fra reirkanten like etter at beiteatferden var observert i ett døgn, og på denne måten kunne beiteatferden relateres til valg av diett. Snøsmeltingsforløpet ble beskrevet ut fra flyfoto tatt i slutten av mai, begynnelsen og midten av juni og tidlig i juli.

Det generelle reiretableringsmønsteret fulgte snøsmeltingen (Alsos mfl. 1998, Figur 9 og 10). Selv om mange territorier var dekket av snø tidlig i sesongen hadde alle territoriene lik fenologisk utvikling av plantene gjennom rugeperioden. Gjessene utnyttet de fleste vegetasjonstypene, både til mat og som reirlokalisering. Reirtettheten var størst og territoriene var minst på tidlig eksponerte rabber, selv om mange sene par hadde reir på mosetundra (Figur 10).

De fleste territoriene hadde en sammensatt mosaikk av ulike vegetasjonstyper (Figur 10), noe som maksimerer muligheten for at noen av plantene til enhver tid har sin næringsmessige topp. Det var en negativ sammenheng mellom territoriørrelse og tettheten av de mest foretrukne plantetyperne. De viktigste planteartene i dietten var rødsildre *Saxifraga oppositifolia*, fjellsmelle *Silene acaulis*, polarvier *Salix polaris* og ulike gras- og mosearter. Hunnene foretrakk planter med høy næringsverdi, og dietten gjennom hele rugeperioden besto av 41% blomster fra urter og lyng, 19% gress, 6% blader og skudd fra urter og lyng og 34% mose. Når tilgjengeligheten av gress var under 5%, byttet gjessene til en diett dominerende av alltid tilgjengelig, men mindre næringsrik, mose. Tid borte fra reiret minket med økende andel av næringsrike blomster i dietten og hadde en tendens til å øke med økende andel næringsfattig mose (Figur 11). Gjess som har et territorium med lav kvalitet på vegetasjonen må være lengre borte for å beite, noe som kan medføre en redusert klekke-



Figur 9. Snøsmeltingsforløpet på Storholmen i Kongsfjorden, Svalbard, 1993. Områder med vegetasjonskartlegging og intensivt studerte reir er indikert. Etter Alsos mfl. 1998.

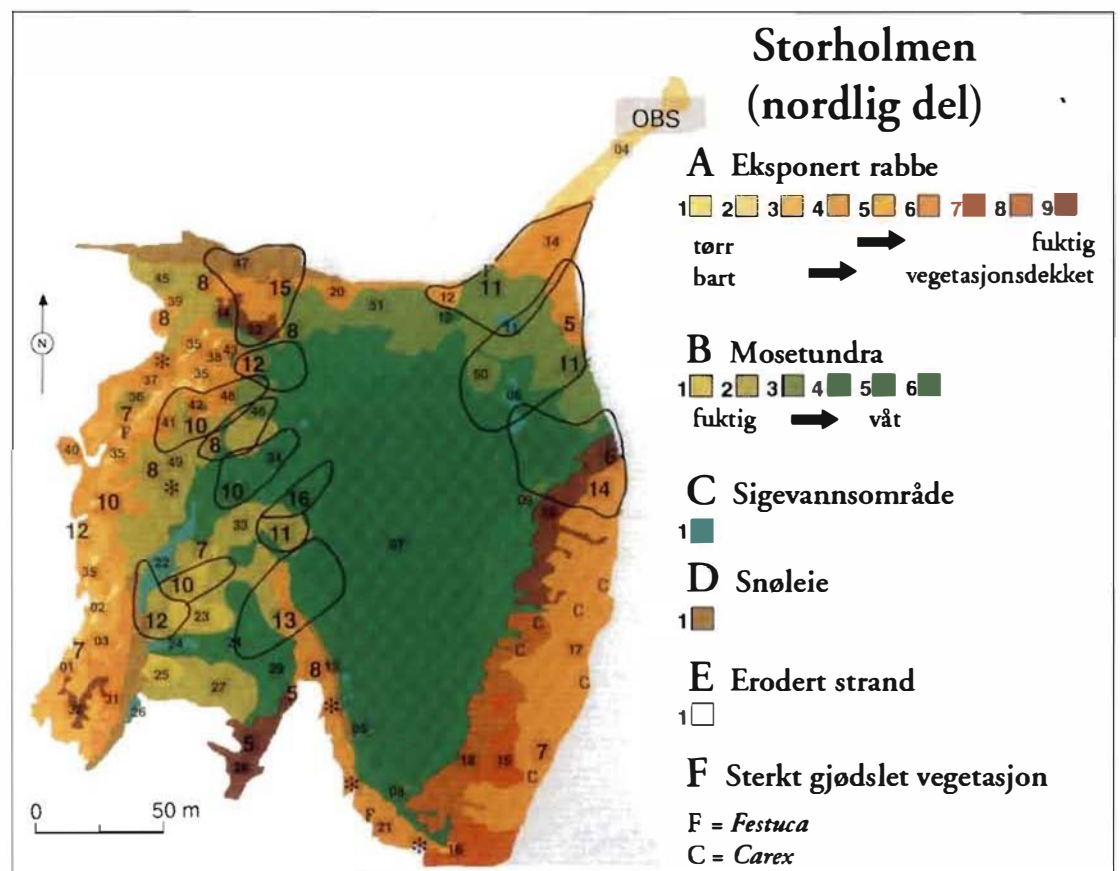
suksess gjennom økt egg-predasjon. Territoriets kvalitet kan derfor ha en viss betydning for gjessenes hekkesuksess.

Implikasjoner for forvaltningen

Hvitkinngjess fra Kongsfjord-kolonien brukte i gjennomsnitt tre uker fra de tradisjonelle rasteplassene på Helgelandskysten til Kongsfjorden. Gjessene brukte derfor også andre områder før de ankom hekkeplassen, ikke bare for å hvile men også for å beite. Identifiseringen av nye vårbeiteområder gir viktige implikasjoner for forvaltningen. Disse områdene påvirket både ankomstdatoen til hekkeplassen og mengde kroppsreserver ved ankomst. Begge deler bestemmer hvordan den videre hekkestategien for individuelle hunner blir; hvordan de allokere sine kroppsreserver på reproduksjon og egen opprettholdelse. Identifisering og vern av slike områder er derfor viktig, da de kan være en direkte påvirkende faktor for årets reproduksjon og bestandens generelle tilvekst. Beiteforholdene i løpet av rugeperioden vil også kunne påvirke hekkesuksessen. Territorier med lav kvalitet på vegetasjonen medfører at hunnen må beite relativt mer i rugeperioden, noe som igjen kan redusere hekkesuksessen gjennom en økt sannsynlighet for egg-predasjon.

Resultatene fra dette studiet viser at gjessene har en fleksibel reproduksjonsatferd. Som en langtlevende art har gjessene potensielt mange hekke-

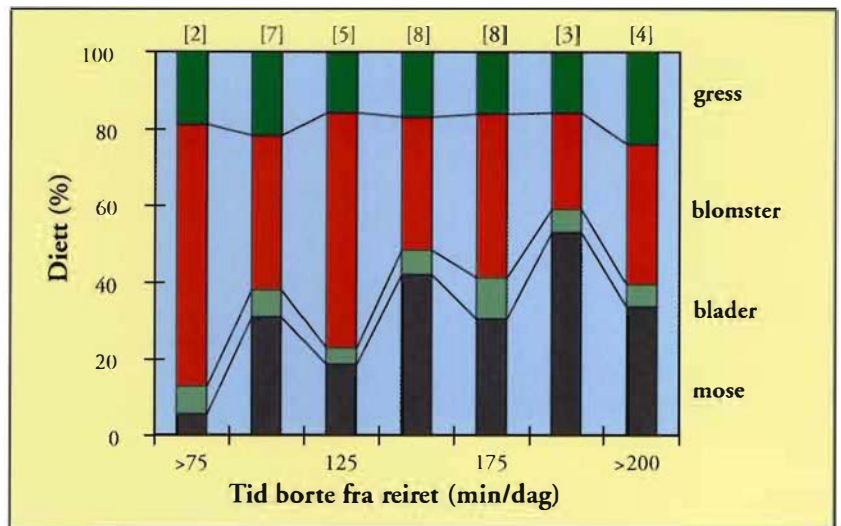
Figur 10. Vegetasjonskart fra nordsiden av Storholmen i Kongsfjorden, Svalbard. Eksponerte rabber, mosetundra, kildevegetasjon, snøleie, strand og gjødslet vegetasjon er merket med bokstavene A-F og illustrert med ulike farger. Vegetasjonstypene er indikert som A1, A2 etc. Gjødslet vegetasjon er indikert med første bokstaven til den mest dominerende arten. Vegetasjonstyper er nummerert med små tall, og vegetasjon av samme type er markert med lik farge. Store tall indikerer eggleggingsdato (i juni) for ulike hunner, reir med ukjent eggleggingsdato er markert med *. Territoriegrenser er markert med trukket linje og «OBS» indikerer observasjonspunkt. Etter Alsos mfl. 1998.



sesonger, og de har åpenbart muligheter til å foreta strategiske valg i løpet av en hekkesesong. En fleksibel allokering av kroppsreserver gjør gjessene i stand til å takle et variabelt og uforutsigbart miljø, og hvis forholdene krever det vil gjessene også øke sin investering i avkommet. Derimot eksisterer det åpenbart en nedre terskel for kroppsreserver som gjessene ikke vil gå under da dette kan få negative konsekvenser for den fremtidige overlevelse og reproduksjon.

De fleste arktiske gåsebestander har gjennomgått en kraftig økning de siste femti år, noe som har medført store økologiske og økonomiske problemer for miljøet (Ankney 1996). Konflikter med landbruket både i vinter- og vår-områdene har økt i takt med økende antall gjess, noe som gir store forvaltningsmessige utfordringer. For å forvalte en bestand forsvarlig, er det viktig med en viss basiskunnskap om bestandens dynamikk. Ved å utføre sensitivitets/elasitets-analyser kan en avdekke hvilke demografiske parametre som *potensielt* har sterkest effekt på populasjonsveksten (Caswell 1989). For Kongsfjord-kolonien utførte vi slike analyser ved å bruke data på demografiske parametre, reproduksjons- og overlevelsesparametre for unger og voksne individer, fra 1990-1997 (Tombre mfl. 1998a). Det ble også utført en analyse for å vurdere hvilke demografiske parametre som i praksis har hatt størst betydning for den *observerte* veksten av kolonien de siste åtte år. Resultatene viste at voksenoverlevelse var den parameteren som hadde størst potensiell betydning for vekstraten. En proporsjonal endring i voksenoverlevelse vil ha en effekt på vekstraten 2,1 ganger større enn en proporsjonal endring i hvilken som helst av de andre demografiske parametrene. Variasjoner i kullstørrelse vil potensielt ha en liten effekt på vekstraten; hvis noen få egg produseres ekstra eller hvis noen egg går tapt i rugeperioden vil dette gi ubetydelige utslag for koloniens vekst som helhet. I år med sen oppbrekking av is i fjorden og mange fjellrev, derimot, kan hele årets produksjon ødelegges, noe som naturlig nok vil påvirke vekstraten. 1994 var en slik sesong, og det viser seg også at kullstørrelse har vært en påvirkende faktor for den observerte variasjonen i veksten av kolonien de siste år. I tillegg har tilbakevendelsesraten av ettåringer til kolonien og ungeoverlevelse i ungeperioden på Svalbard vært viktige årsaker til den observerte veksten. Ungeoverlevelsen på Svalbard er negativt korrelert med tilstedeværelse av rev, og en økt forståelse av revedynamikken i området vil kunne øke vår mulighet til å forutsi endringer i populasjonsstørrelsen av hvitkinngjess på et lokalt nivå.

Resultatene fra dette studiet viser at faktorer som negativt kan påvirke voksenoverlevelse hos hvitkinngås, f.eks. innføring av jakt, vil kunne føre til en rask nedgang i bestanden. Mangel på passende pre-migratoriske beiteområder (både før vår- og høsttrekktet) kan videre ha en indirekte effekt da trekktet er den kritiske perioden da det meste av den naturlige mortaliteten foregår. Tilstrekkelig med ressurser er derfor en viktig faktor for å overleve migrasjonen.



Figur 11.

Gjennomsnittlig tid borte fra reiret (minutter per døgn) i relasjon til diett-sammensetningen for rugende hvitkinngjess på Storholmen i Kongsfjorden, Svalbard 1993. Beregningene er gjort for 37 hunner basert på 69 målinger, sampelstørrelser i klammer på toppen av hver søyle. Den avhengige variabelen er brukt som X-akse for bedre å illustrere sammenhengen (gress: $p=0.76$, blomster: $r=-0.33$, $p<0.05$, $Y=189.6-68.5X$, blader: $p=0.83$, mose: $p=0.09$). Etter Alsos mfl. 1998.

Referanser

- Aldrich, T.W. & Raveling, D.G. 1983. Effects of experience and body weight on incubation behaviour of Canada Geese. *Auk* 100: 670-679.
- Alsos, I. G., Elvebakk, A. & Gabrielsen, G.W. 1998: Vegetation exploitation by barnacle geese *Branta leucopsis* during incubation on Svalbard. *Polar Res.* 17: 1-14.
- Ankney, C.D. 1996. An embarrassment of riches: too many geese. *J. Wildl. Manage.* 60: 217-223.
- Barry, T.W. 1962. Effect of late seasons on Atlantic Brant reproduction. *J. Wildl. Manage.* 26: 19-26.
- Caswell, H. 1989. Matrix Population Models, Analysis, and Interpretation. Sinauer Associates, USA.
- Charlesworth, B. 1980. Evolution in Age-Structured Populations. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Dalhaug, L., Tombre, I.M. & Erikstad, K.E. 1996. Seasonal decline in clutch size of the Barnacle Goose in Svalbard. *Condor* 98: 42-47.
- Erikstad, K.E. & Tveraa, T. 1995. Does the cost in incubation set limits to clutch size in common eiders *Somateria mollissima*? *Oecologia* 103: 270-274.
- Erikstad, K.E., Fauchald, P., Tveraa, T. & Steen, H. 1998. On the cost of reproduction in long-lived birds; the influence of environmental variability. *Ecology* 79: 1781-1788.
- Findlay, C.S. & Cooke, F. 1982. Synchrony in the Lesse Snow Goose (*Anser caerulescens caerulescens*). II. The adaptive value of reproductive synchrony. *Evolution* 36: 786-799.
- Harvey, J.M. 1971. Factors affecting Blue Goose nesting success. *Can. J. Zool.* 49: 223-234.
- Lack, D. 1967. The significance of clutch size in waterfowl. *Waterfowl* 18: 125-128.

- Lindholm, A., Gauthier, G. & Desrochers, A. 1994. Effects of hatch date and food supply on gosling growth in arctic-nesting greater snow geese. *Condor* 96: 898-908.
- Loonen, M.J.J.E. 1997. Goose breeding ecology: overcoming successive hurdles to raise goslings. PhD thesis, University of Groningen, the Netherlands.
- Owen, M. 1984. Dynamics and age structure of an increasing goose population - the Svalbard Barnacle Goose *Branta leucopsis*. *Norsk Polarinstitutt Skrifter* No. 181: 37-47.
- Owen, M. & Black, J.M. 1989. Factors affecting the survival of barnacle geese on migration from the breeding grounds. *J. Anim. Ecol.* 58: 603-617.
- Prop, J. & de Vries, J. 1993. Impact of snow melt and food conditions on the reproductive performance of Barnacle Geese *Branta leucopsis*. *Ornis Scand.* 24: 110-121.
- Rohwer, F.C. 1992. The Evolution of Reproductive Patterns in Waterfowl. *I*: Batt, B., Afton, A.D., Anderson, M.G., Ankney, C.D., Johnson, D.H., Kadlec, J.A. & Krapu, G.L. (eds.), *Ecology and Management of Breeding Waterfowl*. University of Minnesota Press, London, UK.
- Ryder, J.P. 1970. A possible factor in the evolution of clutch size in Ross' Goose. *Wilson Bull.* 82: 5-13.
- Tombre, I.M. 1995. Reproductive effort in high-arctic barnacle geese; the importance of body mass and the date of egg laying. Dr. scient. avhandling. Universitetet i Tromsø.
- Tombre, I.M. & Erikstad, K.E. 1996. An experimental study of incubation effort in high-arctic barnacle geese. *J. Anim. Ecol.* 65: 325-331.
- Tombre, I.M., Erikstad, K.E., Gabrielsen, G.W., Strann, K.-B. & Black, J.M. 1996. Body condition and spring migration in high-arctic barnacle geese. *Wildlife Biol.* 2: 247-251.
- Tombre, I.M., Mehlum, F. & Loonen, M.J. J. E. 1998a. The Kongsfjorden colony of barnacle geese: Nest distribution and the use of breeding islands, 1980-1997. *I*: Mehlum, F., Black, J.M. & Madsen, J. (eds.), *Research on Arctic Geese*. Proceedings of the Svalbard Goose Symposium, Oslo, Norway, 23-26 September 1997. *Norsk Polarinstitutt Skrifter* No. 200: 57-65.
- Tombre, I.M., Black, J.M. & Loonen, M.J.J.E. 1998b. Critical components in the dynamics of a barnacle goose colony: A sensitivity analysis. *I*: Mehlum, F., Black, J.M. & Madsen, J. (eds.), *Research on Arctic Geese*. Proceedings of the Svalbard Goose Symposium, Oslo, Norway, 23-26 September 1997. *Norsk Polarinstitutt Skrifter* No. 200: 81-89.
- Winkler, D.W. & Walters, J.R. 1983. The determination of clutch size in precocial birds. *I*: Johnston, R.F. (ed.), *Current ornithology vol.1*. Plenum Press, New York. Pp. 33-68.

KOSTNADER VED RUGING OG EFFEKTER AV FORSTYRRELSER HOS HEKKENDE HVITKINNGJESS

Geir Wing Gabrielsen

Innledning

Som en del av hovedprosjektet "Reproduksjonsøkologi og energiallokering hos hvitkinngås" ble det gjennomført et delprosjekt knyttet til studier av kostnader ved ruging og effekter av forstyrrelser på hekkende hvitkinngjess. Prosjektet startet i 1994 og ble avsluttet i 1998. Arbeidet ble gjennomført i samarbeid med Prof. P. J. Butler og Dr. A.J. Woakes, Universitetet i Birmingham, England. I løpet av prosjektperioden avla hovedfagstudent (Tør Gunnar Solvang) hovedfagseksamen (Effekter av implanterte dataloggere og menneskelige forstyrrelser på hekkende hvitkinngjess *Branta leucopsis* i Kongsfjorden, Svalbard).

Mens hovedprosjektet fokuserte på hvitkinngjessenes reproduksjonsøkologi ønsket vi i delprosjektet å fokusere på energiaspektet knyttet til rugingen hos hvitkinngås. Ved bruk av implanterte elektroniske dataloggere og elektroniske vekter, utarbeidet vi daglige energibudsjett hos rugende hvitkinngås.

I tillegg kvantifiserte vi hvordan gjessenes daglige energibudsjett eventuelt påvirkes av menneskelige forstyrrelser i hekkeområdet.

Bruk av elektroniske dataloggere og vekter

Bruk av tekniske og elektroniske hjelpemidler gir store muligheter til å studere frittlevende dyrs atferd og fysiologi. Mens en tidligere bare kunne studere ville dyr på avstand er vi i dag i stand til å "måle" dyrenes reaksjoner og energiforbruk direkte ved bruk av små elektroniske dataloggere. Ved å bruke implanterte dataloggere, som registrerer hjerterefrekvens og kroppstemperatur, kan vi få et mål for dyrenes daglige energiforbruk og deres fysiologiske reaksjonet på menneskelige forstyrrelser.

Ved ankomst til Kongsfjorden i slutten av mai/begynnelsen av juni måned ble par av hvitkinngjess fanget ved bruk av kanon-nett. Siden det hos hvitkinngås bare er hunnene som ruger var det hunnindivider som fikk implantert en datalogger. Loggeren veier 20 g (ca. 1 % av kroppsvekten) og ble implantert i bukshulen. Operasjonene ble utført i Norsk Polarinstitutt laboratorium i Ny-Ålesund under full bedøvelse. Fuglene ble veiet og individmerket før de ble sluppet ca. 1-2 timer etter fangst. Etter at fuglene hadde lagt egg (3-5 stk.) ble to reir utrustet med elektroniske vekter (som ble plassert under reiret) for å bestemme kroppsvekttap i rugeperioden. I nær

Figur 1. Hvitkinngås med implantert datalogger som ruger på en elektronisk vekt på Storholmen i Kongsfjorden. Bildet viser også værstasjonen for måling av omgivelsestemperatur og vind.
— Foto: G.W. Gabrielsen.

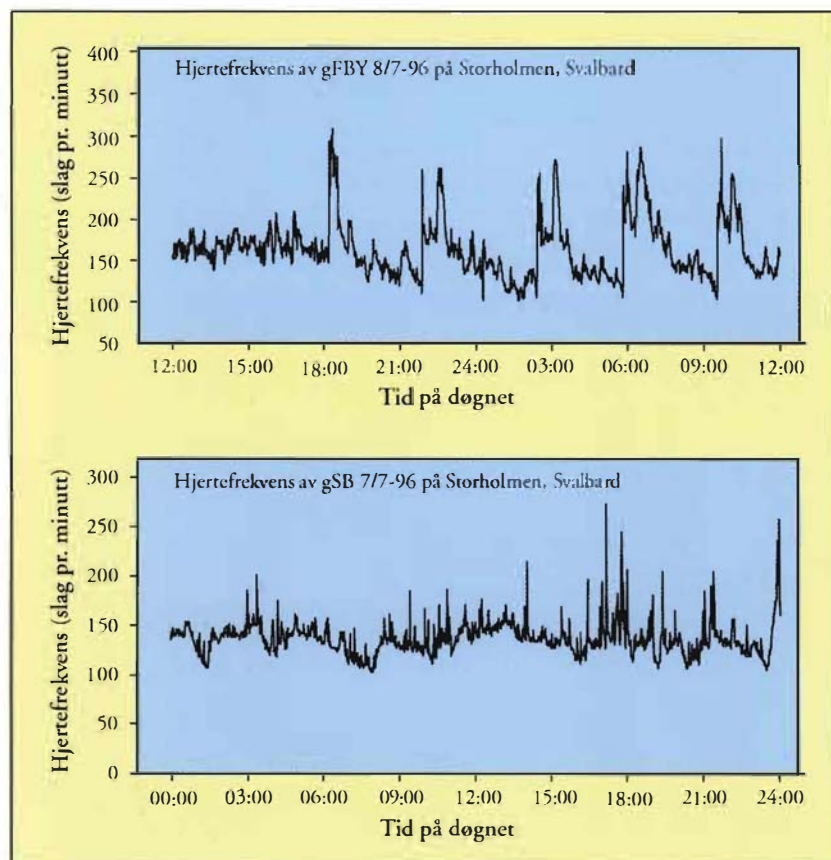


tilknytning til dette vektsystemet ble det etablert en lokal værstasjon (for måling av vind og omgivelsestemperatur, se Figur 1). Etter 2-3 måneder ble gjessene gjenfanget i myteflokker i Ny-Ålesund området. Dataloggeren ble fjernet og fuglene sluppet fri. Data fra loggeren ble i laboratoriet i England overført til regneark. Ved å sammenholde data fra loggeren med observasjoner av fuglens atferd i felt (bl.a. ved observasjoner og bruk videokamera), samt bruk av vekt- og klimadata, var vi i stand til å bestemme energikostnader ved ruging og kostnadene ved forstyrrelser av mennesker i hekkeområdet.

Rugekostnader

Hvitkinngjessene ankommer hekkekoloniene på Svalbard med kroppsreserver (hovedsakelig fett) store nok til å klare seg i perioden forut for hekkingen og til å legge 3-5 egg. Den næringen de evt. finner i området forut for hekkingen bidrar i liten grad til å bygge opp fuglens kroppsreserver. Hos hunn-fuglen går lagret energi hovedsakelig til eggleggingen og til å supplere energi til rugingen. I motsetning til tiden forut for hekkingen, vil kvalitet og kvantitet av vegetasjonen gi ekstra energi i rugetiden. Gjessenes hekkesuksess vil i tillegg til de kroppsreserver de har med ved ankomst også være bestemt av hvordan hunn-fuglen bruker sine kroppsreserver i rugeperioden og delvis av kvalitet og kvantitet av næringen hun finner i hekkeområdet.

Figur 2. Hjerterefrekvens (hjerterefrekvens pr. minutt) hos en rugende (øverst) og ikke rugende (nederst) hvitkinngås på Storholmen i Kongsfjorden.



I litteraturen har det i de senere år vært store diskusjoner knyttet til spørsmålet om kostnader ved ruging hos fugler. Mens enkelte hevder at rugekostnadene er lik eller mindre enn fuglens hvilestoffskifte hevder andre at rugekostnadene er 1-3 ganger høyere.

Om kostnadene er 2-3 ganger deres hvilestoffskifte, betyr dette at kostnadene ved ruging kan være like stor som den voksne fugler har i ungeperioden. Rugekostnadene kan derfor ha stor innvirkning på fuglens kondisjon og derved deres hekkesuksess.

Hos stormfugler *Procellariiformes*, pingviner *Sphenisciformes*, ærfugl *Somateria mollissima* og enkelte gåsearter, som sjelden eller aldri forlater reiret/egget (eggene) og som ruger innen et termoneutral område (dvs. det området hvor fuglen ikke behøver å øke energiomsetningen for å opprettholde kroppstemperaturen), er rugekostnadene lave pga. lite varmetap til omgivelsene. Energiforbruket f.eks. hos ærfugl som forlater reiret én gang pr. døgn (ca. 5 min) er lik deres hvilestoffskifte. Hos hønsefugler, sjøfugler og gåsearter, som har mer eller mindre hyppige fravær fra reiret og som ruger utenfor deres termoneutral område (pga. lave omgivelsestemperaturer), vil rugekostnadene være store pga. et stort varmetap til omgivelsene.

Hvitkinngjessene som ruger på Svalbard har et godt isolert reir. De forlater reiret 2 til 6 ganger pr. dag og har et fravær som varierer fra 15 til 25 minutter (Figur 2). Til tross for at hunn-fuglen dekker til eggene når hun forlater reiret så vil eggene gradvis avkjøles. Alt avhengig av fraværstid, omgivelsestemperatur og reirplassering, f.eks. om reiret ligger i et område som er vindeksponert eller om det skjer ved avkjøling fra bakken, vil eggtemperaturen falle med 5-10 grader. Når hunn-fuglen returnerer til reiret etter en spiseperiode, vil rugeflekken (en bar hudfleck på fuglens buk) eksponeres til kalde egg og oppvarmingen kan starte. Rugeflekken består av en eller flere bare hudflekker og har et rikt nettverk med blodårer. Blodårene bringer varmt blod fra fuglens indre organer til huden slik at fuglen raskt og effektivt kan varme eggene. Når hunn-fuglens rugefleck kommer i kontakt med eggene, som er 5 til 10 grader lavere enn optimal rugetemperatur (33-37 °C), vil dette tilsvare det samme som om fuglen ble utsatt for omgivelsestemperaturer ned mot -10 til -15 °C. Som et resultat skjer det en umiddelbar økning av fuglens hjerterefrekvens og blodsirkulasjon. Siden det er en lineær sammenheng mellom hjerterefrekvens og energiforbruk medfører økningen i hjerterefrekvens en økning i fuglens energiforbruk. Oppvarmingsperiodene vil avhengig av omgivelsestemperatur og fraværstid ha en varighet på fra en halv til to timer. Når hvitkinngjessene har 2-6 avganger fra reiret pr. dag og når fuglen også under normal ruging må øke energiomsetningen pga. varmetap til omgivelsene (vist ved periodevis økning av hjerterefrekvensen hos hvitkinngås), vil dette påvirke fuglens kroppsreserver.

Analyse av hjerterefrekvens og kroppstemperatur fra rugende hvitkinngås viser at samtidig som det er en økning i hjerterefrekvensen når gåsa legger seg på kalde egg, så faller fuglens kroppstemperatur. Dette avspeiler det kuldestress fuglen er utsatt for og indikerer at fuglen må øke varmeproduksjonen (hovedsakelig ved skjelving) for å kompensere varmetapet fra eggene.

Foreløpige beregninger av daglig energiforbruk hos hvitkinngås i rugetiden viser at den er 1,5 til 2,5 ganger deres hvilestoffskifte. Når en også tar hensyn til beregninger av matinntak (mengde, energi-innhold i maten og deres evne til å fordøye maten) som viser at maten bidrar med ca. 20 til 30 % (fire måltider per dag) av fuglens daglige energiforbruk, forstå en at hvordan hvitkinngjess disponerer sine kroppsreserver er av stor betydning for hvordan utfallet av rugingen blir. Gjess som har hyppige og lange avganger fra reiret vil tære mer på kroppsreservene enn fugler som har få og korte avganger. En gås som forlater reiret 2-3 ganger vil stort sett gjennom inntak av mat dekke utgiftene til varming av eggene. En gås som forlater reiret 4-6 ganger vil relativt sett ha større utgifter til varming av eggene enn det matinntaket dekker. Dette betyr at en fugl med få avganger fra reiret taper mindre kroppsmasse enn en fugl som forlater reiret ofte. Andre faktorer som vil påvirke tap av kroppsreserver vil være når fuglen må ruge ved lave omgivelsestemperaturer (dvs. under deres termoneutrale område, ca. 5 til 10 °C) og ved mye vind. Fjærdrakten fungerer som et ytre klesplagg hvor varmebalansen forstyrres (slipper inn luft) når fjærdrakten endrer form pga. vind. I tillegg vil tilgjengelighet av næring, f.eks. om fuglen må fly til næringsområdet og kvantitet/kvalitet av næring i territoriet (hvor dårlig kvalitet av vegetasjonen medfører at fuglene må beite mer) påvirke deres daglige energiforbruk, deres kondisjon og dermed også fuglens hekkesuksess.

Effekter av menneskelige forstyrrelser

Hos hvitkinngjess, med høye energikostnader til rugingen, vil menneskelige forstyrrelser i hekkeperioden, medføre ekstra "stress" som vil kunne påvirke fuglens hekkesuksess.

For å studere og kvantifisere effekten av menneskelige forstyrrelser gjennomførte vi også kontrollerte provokasjonsforsøk mot hvitkinngjess på reir. Med kontrollerte provokasjonsforsøk mener vi tester hvor hjerterefrekvensregistreringer (registrert på elektroniske dataloggere) blir sammenholdt med atferdsobservasjoner når mennesker beveger seg rett mot gåsa på reiret.

Fysiologiske studier av arktiske fugler har vist at de utviser to typer av responser ved forstyrrelser utført av mennesker mot reir. Fugl på reir kan utvise "passiv frykt" ved at de "fryser" (utviser trykkeatferd) når mennesker beveger seg rett mot reiret. Denne

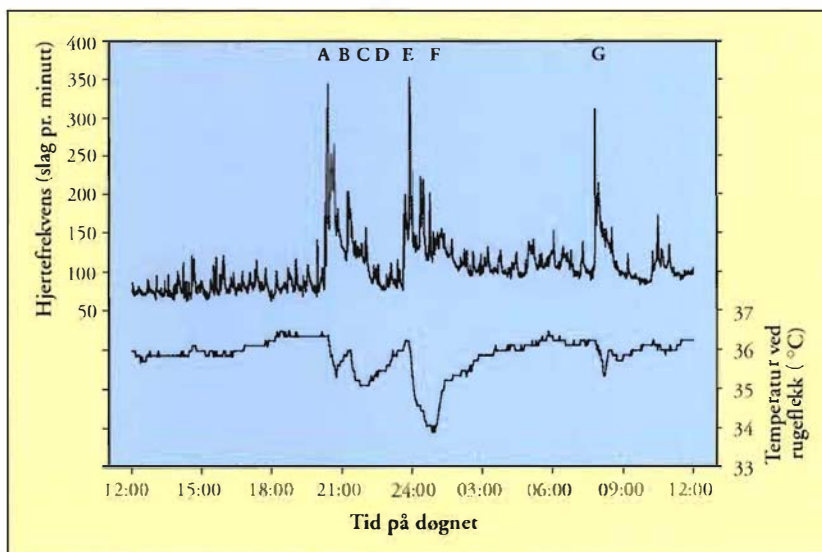


Figur 3.
Rugende hvitkinngås på Prins Heinrichholmen i Kongsfjorden.
– Foto: G. W. Gabrielsen.

responsen er særlig godt utviklet hos ryer og ærfugl på fastlandet. Passiv frykt er fysiologisk karakterisert ved at hjerterefrekvens og pustefrekvens senkes og at energiforbruket reduseres/senkes, med resultat at kroppstemperaturen faller. I motsetning til denne responsen utviser noen arter "aktiv frykt" eller "fight and flight" respons når mennesker beveger seg mot reiret. Denne responsen er karakterisert ved økt hjerterefrekvens og pustefrekvens som resulterer i at fuglens energiforbruk øker. Responsen er typisk for kolonirugende fugl som ærfugl og sjøfugl på Svalbard.

Studier av hvitkinngjess, som også ruger i koloniet på holmer, viser at også disse utviser aktiv frykt koblet med økt hjerterefrekvens og pustefrekvens ved provokasjon av mennesker mot reiret. For å illustrere dette gir vi et eksempel fra våre studier av ei hvitkinngås på Storholmen i Kongsfjorden. Figur 4 viser at hjerterefrekvens og temperatur i bukshulen var stabil før provokasjonsforsøket startet. Når gåsa oppdaget personen som beveget seg mot reiret økte hjerterefrekvensen fra 80 til 350 slag pr. minutt, med resultat at temperaturen i bukshulen falt med ca. 1,0 °C (A). Avstanden mellom personen og reiret da gåsa forlot reiret var da ca. 15 meter. Etter 20 minutter

Figur 4.
Figuren viser hjerterefrekvens (hjerterefrekvens per minutt) og temperatur i bukshulen (°C) for en hekkende hvitkinngås ved to påfølgende provokasjoner på Storholmen, Kongsfjorden. Provokasjonsforløpet (fra A til G) er gitt i teksten.



med næringsinntak kom gåsa tilbake til reiret. I det hun var tilbake på reiret sank hjerterefrekvensen til ca. 150 slag pr. minutt. Dette skjedde samtidig som at temperaturen i bukchulen økte med ca. 0,5 °C (B). Personen oppholdt seg 20 til 30 meter fra reiret i 45 minutter. Nå uten at gåsa forlot reiret. Atferdsmessig virket gåsa urolig og nervøs samtidig som hjerterefrekvensen steg til ca. 200 slag pr. minutt og temperaturen i bukchulen sank med ca. 1,0 °C (C). I den neste halvannen timen lå gåsa rolig på reiret uten å bli forstyrrelset av mennesker. Hjerterefrekvensen falt i denne perioden tilbake til 80 til 100 slag pr. minutt, samtidig som temperaturen i bukchulen økte med 1.0 til 1,5 °C (D). Rett før midnatt gikk personen rett mot reiret igjen. Gåsa forlot nå reiret da personen var 5 meter fra reiret (E). Etter en beiteperiode på 45 minutter gikk gåsa tilbake på reiret (F). Under dette andre provokasjonsforsøket var hjerterefrekvenskurven nesten identisk med den første forstyrrelsen. Den store forskjellen fra første provokasjonsforsøk var at hjerterefrekvensen ikke sank til hvilenivå den natten. Temperaturen i bukchulen var forskjellig i de to provokasjonsforsøkene. Under det andre provokasjonsforsøket sank temperaturen i bukchulen med 2,5 °C fra gåsa forlot reiret til hun var tilbake på reiret igjen (E-F). Det tok ytterligere tre timer før temperaturen i bukchulen var oppe på hvilenivå. Legg også merke til økningen i hjerterefrekvens og fall i temperaturen i bukchulen kl. 08.00 (G). Dette skyldes at gåsa gikk av reiret for å beite i reirområdet og ikke menneskelige forstyrrelser.

Eksemplet fra Figur 4 illustrerer godt hva menneskelige forstyrrelser av hvitkinngjess på reir forårsaker. Hvitkinngjessene utviser aktivt forsvar koblet med økt hjerterefrekvens og pustefrekvens. Dette resulterer i økt energiforbruk med det resultat at fuglen må bruke hardt tiltrengte og oppsparte kroppsreserver. Hyppige forstyrrelser i rugeperioden vil kunne resultere i tap av oppspart energi. Våre forsøk viser også at fuglene tilpasser seg (habitueres) til menneskelige forstyrrelser og at provokasjonsforløpet (hvordan mennesker beveger seg i terrenget) er av stor betydning for hvordan fuglen reagerer. Spørsmålet vi må stille oss er om menneskelige forstyrrelser bidrar i det totale daglige energibudsjett når kostnadene til rugingen allerede er høye. Svaret blir at få og korte forstyrrelser forårsaker små utgifter sammenlignet med mange og lange forstyrrelser. Dette betyr at mange og lange forstyrrelser medfører

høyere energiforbruk med tap av kroppsreserver som resultat. Slike forstyrrelser vil over tid derfor kunne påvirke hvitkinngåsas hekkesuksess.

Konklusjon

Hvitkinngjess på Svalbard har høye energikostnader knyttet til rugingen. Daglig energiforbruk er beregnet til 1,5 til 2,5 ganger deres hvilestoffskifte. Til tross for inntak av energi ved at de spiser 2-6 ganger pr. dag så er utgiftene til varming høyere med det resultat at gjessene må tære på oppsparte kroppsreserver. Hos gjess med hyppige og lange fravær vil utgiftene være større enn hos de som har få og korte fravær. I tillegg til varming av eggene vil klima (omgivelsstemperatur og vind), tilgjengelighet av næring i reirområdet og kvalitet/kvantitet av næring være bestemmende for hvor mye kroppsreserver fuglen taper i rugetiden. Gjess som ruger ved lave omgivelsestemperaturer og som beiter i områder med lav næringskvalitet vil tape mer kroppsreserver en fugl som ruger innenfor et termoneutral område og i et område med god næring.

Forstyrrelser av mennesker i reirområdet viser at hvitkinngjess utviser aktivt forsvar koblet med økt hjerterefrekvens og pustefrekvens. Dette resulterer i økt energiforbruk og tap av oppsparte kroppsreserver. Fuglene viser også en stor grad av tilpasning til menneskelige forstyrrelser hvor få og korte besøk vil ha liten betydning for fuglens totale energibudsjett. Hyppige og lange forstyrrelser i hekkeområdet vil derimot kunne forårsake ekstra energikostnader med tap av kroppsreserver som resultat.

Disse fysiologiske og atferdsmessige studiene har gitt oss en unik mulighet til å kvantifisere energikostnadene knyttet til rugingen hos hvitkinngjess. Disse studiene har også gitt oss mulighet til å kvantifisere kostnadene knyttet til menneskelige forstyrrelser i hekkeperioden. Bruk av moderne datateknologi vil i fremtiden gi oss muligheter til også å kvantifisere energikostnadene utover rugeperioden (f.eks. kostnader når de har unger og ved migrasjon). Data fra slike studier vil i fremtiden kunne brukes til å beregne energiomsetning i terrestre økosystemer og til å gi forvaltningen data til å utvikle regelverk i forbindelse med menneskelig aktivitet i viktige hekke-lokaliteter for gjess på Svalbard.

VARIG USTABILITET OG BESTANDSREGULERING HOS SVALBARDREIN

Nicholas Tyler og Nils Are Øritsland

Livet på kanten ?

Svalbardrein *Rangifer tarandus platyrhynchus* er en av sju levende underarter av reinsdyr som er hjemmehørende i Arktis og Subarktis (Figur 1). Samtlige rein i Fastlands-Norge (tamrein og villrein), hører til en annen underart som heter eurasisk fjellrein (*Rangifer tarandus tarandus*).

Svalbardreinen er verdens nordligste plantetende pattedyr. Vi har ansett Peary caribou *Rangifer tarandus pearyi* som svalbardreins nærmeste slektning, men denne antagelsen er nylig blitt utfordret. De nyeste undersøkelser tyder på at svalbardrein er nærmere beslektet med eurasisk rein (Gravlund et al. 1998). Peary caribou finnes lengre nord, på Ellesmereøya, men de finnes også sør til 68° N på det kanadiske fastlandet. Svalbardrein forekommer kun på Svalbard og mellom 76° 20' N. (Sørkapp) og 80° 40' N. (Phippsøya, nord for Nordaustlandet). Så svalbardreinen har en mer nordlig total utbredelse.

Vi vet ikke når reinsdyr først kom til Svalbard, men det kan ha vært for inntil 10 000 år siden. De tidligste spor etter rein er møkk fra Edgeøya som er anslått å være 5 600 år gammel. Vi kan si med sikkerhet at reinsdyrene var svært vanlige og fordelt over hele øygruppen ved begynnelsen av 1600-tallet da Svalbard ble utforsket av nederlandske og engelske hvalfangere. Det finnes i dag ca. 9 000 reinsdyr på Svalbard delt mellom fire hovedområder (Nordenskiöld Land, Nordøst Spitsbergen, Nordaust-

landet og Edgeøya og Barentsøya) og det er sannsynligvis lite utveksling av rein mellom disse fire områdene.

Hvordan er livet for svalbardreinen? Balanserer den prekært på kanten av overleving i et kaldt, mørkt og ugjestmildt land, hvor vinteren er en stor utfordring og hvor den bare såvidt klarer å overleve? Eller lever den komfortabelt i et miljø som den mestrer uten spesielle vansker takket være sine gode fysiologiske og økologiske tilpasninger?

Alt ved Svalbard virker galt for reinen; det lite plass, feil type mat og feil klima. Vanligvis trenger reinsdyr mye plass. Et rådyr *Capreolus capreolus* ville kanskje kunne tilbringe hele sitt liv i bare noen få mål skog, men rein, mer enn noen annen art av hjortedyr, er vandrende nomader. Hvert år vandrer nordamerikansk barren-ground caribou og russisk villrein for eksempel, tusenvis av kilometer mellom klart adskilte sommer- og vinterområder. Men Svalbard består av øyer, og 85% av arealet består av nakent fjell og fast is. Vegetasjon finnes kun i smale isolerte områder langs kysten og i noen få isfrie daler, så hvor kan reinsdyr vandre?

Vanligvis spiser reinsdyr en betydelig mengde lav om vinteren. Flere arter av reinens favoritt-vinterføde, for eksempel, snøskjerpe *Cetraria delisei*, gulskinn *Cetrariella nivalis* og kvitkrull *Cladonia stellaris* vokser godt på Svalbard, men disse lavartene



Figur 1.
Svalbardreinsens fulle latinske navn - *Rangifer tarandus platyrhynchus* (Vrolik) består av fire deler. *Rangifer tarandus* betyr rein, de som går på rekke og rad (å rangere seg), *platyrhynchus* betyr flatt, bredt ansikt. Vrolik er navnet på nederlandereren Willem Vrolik, 1801-1863, som navnga svalbardreinen først.
— Foto: T. Severinsen.

er utsatt for ødeleggelse ved tråkk, særlig når de tørker ut under midnattssolen. I tillegg vokser de sent og er derfor svært sårbare overfor beiting. På grunn av disse forholdene er lav oppspist, eller tråkket ned, og har i all hovedsak forsvunnet fra de områdene på Svalbard hvor reinsdyrene har vært til stede i lengre tid.

Reinen utviklet seg på kontinentene hvor den utviklet mange tilpasninger til kalde vintre som, for eksempel, breie føtter som gjør det mulig å gå på, eller grave gjennom, dyp tørr pulversnø som er typisk for et kontinentalt vinterklima. Men vestkysten av Svalbard har et mer oseanisk klima. Istedenfor stabile svært kalde vintre som man ville forvente så langt nord, varierer temperaturen betydelig gjennom hele vinteren. Den faller sjelden under -30°C , men av og til stiger den to eller tre grader over frysepunktet, hvilket er verre for reinen. Vind, og slike episoder av tining og frysing som nevnt ovenfor, medfører at snøen blir hardere og hardere i løpet av vinteren. De fleste år blir snøen etter hvert så hard at det er svært vanskelig for reinen å grave seg gjennom snøen til plantene under på store deler av beiteområdet. Det er med andre ord slik at favoritt-vinterføden mangler og snøforholdene gjør det vanskelig for svalbardreinen å grave seg ned til andre typer beite. Likevel, og til tross for at det virker som Svalbard ikke passer særlig bra som leveområde for rein, er det et faktum at disse dyrene har overlevd der i tusenvis av år. Dette er unektelig lang tid å balansere på kanten av overleving.

En mer tiltrekkende tanke er at svalbardreinen er blitt tilpasset sitt uvanlige miljø og livet derfor ikke er særlig vanskelig, til tross for mange harde utfordringer. Hva slags holdepunkter har vi for denne tolkningen av situasjonen? Det finnes flere forskjellige måter å se nærmere på dette spørsmålet. En er å undersøke mønstrene for liv og død blant reinsdyrene og veksten og reguleringen av bestandene.

Svalbardrein – en modell for økologisk forskning

Svalbard er et ypperlig laboratorium for studier av naturlig regulering av en bestand av store pattedyr. Det finnes fem trekk ved miljøet på Svalbard som tilsammen utgjør forhold for forskning som ikke har sin like i Fastlands-Norge.

For det første har reinen ingen konkurrenter. De eneste andre store plantespiserne på Svalbard er tre arter av gress (kortnebbgås *Anser brachyrhynchus*, hvitkinngås *Branta leucopsis* og ringgås *B. bernicla* (hrota)), men disse beiter hovedsakelig langs kyststripene og på små holmer. Bortsett fra i mai og juni når fuglene kommer og i september når de forlater Svalbard, ser man sjelden store mengder gress langt inni landet på reinens sommerbeiter. Derfor kan vi anta at beitesituasjonen til enhver tid for rein er et resultat av de klimatiske forhold som påvirker plantenes vekst og overlevelse, jordbunnens egenskaper og selvfølgelig også reinbeiting.

Det andre forholdet er at reinen ikke er utsatt for rovdyr. Fjellrev *Alopex lagopus* tar nyfødte kalver av og til, og det er kun én bekreftet observasjon av en isbjørn *Ursus maritimus* som drepte en rein. Men i motsetning til reinen i Fastlands-Norge er predasjon ikke en viktig faktor i bestandsreguleringen på Svalbard. Derfor kan man gå ut fra at bestandenes vekstrate sannsynligvis i hovedsak bestemmes av beitenes tilstand når det gjelder både mengder og tilgjengelighet. Og mengde tilgjengelig beite pr. dyr er sannsynligvis hovedsakelig bestemt av antall dyr som er tilstede hver sesong.

For det tredje, hvis vi ser Svalbard under ett, så har jakt nesten ubetydelig virkning som dødelighetsfaktor. Faktisk skytes det mellom 100 og 200 rein hvert år på Nordenskiöld Land, noe som utgjør mellom 2,5 til 5% bestanden der, men jakten er svært lokal. Jakten representerer derfor en betydelig dødelighetsfaktor bare for reinen i Reindalen, Colesdalen og Sassendalen, men ikke ellers på Nordenskiöld Land. Reinen er fredet i Adventdalen hvor undersøkelsene som beskrives her ble gjennomført.

For det fjerde er menneskelige inngrep i miljøet nesten ubetydelige hva angår reinsdyr. Dette står i sterk kontrast til situasjonen i Fastlands-Norge hvor reinens leveområder er oppdelt av forskjellige anlegg (veier, jernbaner, demninger), tatt i bruk av mennesker (boligområder, flyplasser, landbruk, forsvarets øvelsesområder), eller gjort utilgjengelige for dyrene på bestemte tider av året på grunn av stort antall av turister av forskjellige typer.

Det siste, og sannsynligvis det viktigste forholdet, er at terrenget er åpent slik at dyrene er lette å se. Kadavrene av død rein ligger på tundraen hovedsakelig intakte, vanligvis i minst ett til to år etter at det er døde (Tyler 1987a). Dette gjør at det er mulig både å telle alle levende rein med betydelig nøyaktighet og å finne alle døde rein. Dermed kan man måle bestandens størrelse og dødelighetsrate hvert år. Slike tall er råmaterialet for bestandsbiologisk analyse, men de er ofte svært vanskelig å skaffe for andre arter. Man trenger bare tenke på hvor mye som må investeres for å telle vågehval, *Megaptera novaeangliae*, eller sel i Nordatlanten, eller hvor mye arbeid som må gjennomføres for å anslå bestandsstørrelsen for rovdyr i de norske fjellene. Svalbardreinen, enten i live eller død, er vanligvis lett synlig, og dette er en velsignelse for biologen.

Et langvarig studium

MAB-prosjektet på Svalbard var et program med studier innen rekke forskjellige fagfelt, deriblant reinøkologi, fysiologi, botanikk, parasittologi, planteøkologi og jordbunnsmikrobiologi. Arbeidet forgikk i perioden 1975-1985 (Øritsland 1986). Når vi ser tilbake er det vanskelig å forstå hvor lite kunnskap vi hadde om

Bestandsutvikling i en større sammenheng

Det kan ikke være mange mennesker i Norge som ikke fra tid til annen har vært borte i problemer som hører til en gren av biologien som vi kaller "bestandsøkologi". Nesten hver dag leser vi i avisene om "for mange dyr" av en eller annen art – reinen på Finnmarksvidda, lakseparasitten *Gyrodactylus salaris*, bjørkemøll, grønlandssel, jerv, gaupe, bjørn – eller om at det er "for få dyr" – torsk, lodde, sild, rype, sandjegeren *Cicindela maritima* (en billeart), jerv, gaupe, bjørn. Noen arter hører til *begge* kategorier! Utfordringen for forvaltning av disse arter er å enten stimulere veksten i bestanden som man mener er for liten eller å prøve å redusere veksten i bestanden som man mener er for stor.

Uansett målsettingen i forvaltningen er fremgangsmåten nesten alltid lik. Først er det nødvendig å bestemme hvor mange dyr som er til stede og hvor raskt bestanden endrer seg, enten opp eller ned.

En hvilken som helst endring i antall dyr er nødvendigvis summen av tre vitale rater: fødselsraten, dødelighetsraten og raten av spredning av dyr, enten ved immigrasjon eller emigrasjon. Disse tre ratene må derfor måles. En eller flere av de tre ratene kan endre seg over tid, og vi må derfor også beskrive årsaker til slike endringer.

Vi må også bestemme hvilke av endringene som i seg selv er konsekvenser av endringer i bestandsstørrelsen og hvilke av disse endringene som mer eller mindre er uavhengige av bestandsstørrelsen. For eksempel, dersom rekrutteringen hos rein reduseres vil vi gjerne vite i hvilken grad det skyldes redusert fruktbarhet hos voksne simler, om det er et resultat av økt konkurranse om beite, eller om det skyldes redusert overlevelse av kalver, kanskje på grunn av sludd eller regn under kalving. En slik fordeling av årsaker er, for eksempel, svært aktuell innenfor reindriften: Dårlig rekruttering av kalver skyldes ofte både dødelighet hos nyfødte kalver på grunn av lav fødselsvekt og vanskelige klimatiske forhold i kalvingsområdene. Dette henger sammen med sult i løpet av vinteren på grunn av dyp snø, vanskelige beiteforhold og rovdyrtrap.

Det finnes mange tilfeller der forvaltningens mål er å holde bestanden av dyr på et bestemt nivå i forhold til deres ressurser. Ressursene som er av interesse er vanligvis de som påvirker størrelsen og vekstraten til bestanden – som oftest betyr det mat. All mat, uansett om det er plankton, gress, trær m.m. er fornybar. En målsetting i forvaltning er derfor å beholde bestanden på et nivå som gjør at dens ressurser og særlig matressurser opprettholdes på et konstant nivå. Et konstant nivå for matressursene innebærer at dødelighetsraten til organismene som er mat (det vil si raten de spises pluss alle andre dødelighetsårsaker) er nøyaktig lik deres reproduksjonsrate. En bestand av konsumenter – elg, ugle, torsk – som spiser sitt bytte – bjørk, markmus, sandål – med nøyaktig samme rate som bytteartene reproducerer seg sies å være "i likevekt" med matressursen. Dersom alle andre faktorer er konstante, vil de to bestandene av konsumenter og bytteartene ikke endre seg over tid.

Det vi ser i naturen er selvfølgelig ganske annerledes. Mange bestander av dyr viser store variasjoner i størrelse fra år til år. Blant pattedyr finnes de best kjente eksempler på store fluktuasjoner av bestander hos smågnagere. Men slike fluktuasjoner er ikke et særtrekk bare hos småpattedyr. Det finnes et økende antall holdepunkter for at mange bestander av store arter – deriblant også flere arter hjortedyr – også varierer i betydelig grad. Det som er rart er at bestander av noen arter viser seg å være mye mer variable enn bestander av andre arter. Dette har ført til idéen om at stabiliteten – eller mangel på stabilitet – i bestander kan være en iboende karakteristikk hos dyrene i seg selv og ikke bare en konsekvens av miljøsvingninger i leveområdet.

Dette er en viktig idé fordi en bestand som viser *varig ustabilitet* kan kanskje aldri oppnå likevekt med matressursene. Nesten pr. definisjon vil slike bestander variere i evig tid mellom en situasjon der er for mange og en annen situasjon der det er for få av dem i forhold til matressursene. Dersom dette er en naturlig situasjon bør vi kanskje ikke prøve å blande oss inn i den.

svalbardreinen så sent som i midten av 1970-årene. Dette særlig tatt i betraktning at arten har en fremtredende rolle i Svalbard-miljøet, og at mennesker har vært her i nesten 400 år. Bortsett fra noen indikasjon på antall og resultatene fra viktige tidlige arbeider gjennomført av Eigil Reimers, visste man nesten ingenting, for eksempel om hvordan dyrene beveget seg rundt omkring på øygruppen, hvor de befant seg til ulike tider på året, hva de spiste, hvordan de overlevde de lange mørke vintrene eller om hvordan bestandsstørrelsen var regulert i h.h.t. ressursgrunnlaget. Det var klart at andelen kalver i bestanden om sommeren varierte betydelig fra år til år, men det

var ikke kjent hvorvidt dette skyldtes variasjon i kalvingsraten (det vil si antall kalver født pr. hundre simler), variasjon i overlevelse av nyfødte kalver om sommeren eller om det bare var en konsekvens av endringer i fordelingen av simler med kalv i forhold til andre dyr i terrenget. Det gikk rykter om høy dødelighet i noen år, men overbevisende kvantitative data fantes ikke. Som en konsekvens av dette begynte man i slutten av 1970-årene en rutine med systematiske innsamling av bestandsdata fra svalbardrein i Adventdalen, hvor det var klart at tettheten av rein var ganske stor.

Nedgangen i svalbardrein 1860 – 1925.

Svalbard ble gjenopplaget av Willelm Barents i 1596 og i løpet av 1600-tallet reiste folk dit i større og større antall, tiltrukket av en tilsynelatende ubegrenset mengde av grønlandshval *Balaena mysticetus* og hvalross *Odobenus rosmarus*. Omkring 1640 hadde Smeerenburg ("Spekkby"), en nederlandsk sommerleir på Amsterdamøya, en befolkning på flere hundre personer i hvalfangstsesonen. Reinen var opplagt både lett tilgjengelig og fordelt over øygruppen. Tidlig reisende til Svalbard fant i tillegg at den var veldig lett å jakte for mat at den kunne drepes for fornøydelsens skyld "... killed at our pleasure, which was a great refreshing to us in that unquoth (sic) place" (Poole 1611). Reinsdyr var en viktig kilde til ferskt kjøtt for ekspedisjoner av forskjellig art (Martens 1694).

I hvilken grad det ble jaktet svalbardrein på 1700-tallet og tidlig i 1800 er ikke kjent. Hvalfangsten fortsatte frem til ca. 1800 og hvalross var ble tatt gjennom hele 1800-tallet, men det er sannsynlig at færre fangstfolk drev med dette. Diverse rapporter bekrefter at jegere fortsatte å ta rein (Lønø 1959), men det ser utvilsomt ut til at reinen var til stede i store antall frem til midten av forrige århundre.

Interessen for Svalbard begynte å øke på nytt fra ca. 1860. Kommersiell hvalfangst begynte igjen. Hovedarten var denne gang hvithval *Delphinapterus leucas*, men blåhval *Balaenoptera musculus*, finnhval *Balaenoptera physalus* og vågehval *Megaptera novaeangliae* ble også tatt (Hoel 1926). Forsknings-ekspedisjoner og turister begynte å besøke øygruppen, og kullgruvesamfunnet ble etablert etter århundreskiftet. Moderne våpen endret jaktens karakter av fra hovedsakelig å være et overlevelses-foretagende til å bli både kommersiell utnyttelse og sport. Hvalfangere fraktet reinkjøttet tilbake til fastlandet der de solgte det (Wollebæk 1926), fangstfolk levde av reinkjøtt, og turister skjøt reinen for underholdning: "... hundreds of reindeer were uselessly slaughtered, the carcasses often being left where they fell" (Gordon 1922).

Ikke mindre enn 20 000 svalbardrein er dokumentert slaktet mellom 1865 og 1920: 16 000 ble eksportert til Norge hvor de ble registrert av tollvesenet og 4 000 ble notert i private journaler (Lønø 1959, 1972, 1976, Wollebæk 1926). Disse tallene er uten tvil konservative. Lønø og Wollebæk er enige om at like mange rein ble skutt og spist lokalt som ble eksportert.

Fra så tidlig som 1831 finner vi rapporter om at reinen var utryddet lokalt på Svalbard (Lønø 1959). Før 1875 refererte disse rapportene kun til små isolerte områder, men etter 1910 ble reinen sjeldnere og sjeldnere i deler av Nordenskiöld Land (Wollebæk 1926), og 15 år senere var det nesten ikke en rein å se (Hoel 1926). I mars 1921 skrev Adolf Hoel, direktøren for Norges Svalbard- og Ishavsundersøkelser (senere Norsk Polarinstitut), en rapport der han foreslår at svalbardrein blir totalfredet i ti år (Hoel 1926). Dette ble akseptert og fredningen ble vedtatt av Stortinget i Oslo 17 august 1925, sju dager før Svalbardtraktaten ble formelt ratifisert.

Det kan ikke være tvil om at jakt var en hovedfaktor for nedgangen i antall rein frem til 1920-årene. Om det var den eneste involverte faktoren vil vi sannsynligvis aldri få vite noe om.

Reinsdyrene i Adventdalen er ikke fysisk isolert fra andre deler av Nordenskiöld Land. De har anledning til å vandre nord over Kreklingpasset til De Geerdalen, østover via Brentskaret til Eskedalen og videre til Sassendalen og sør, over Gangskaret, til Gangdalen og Reindalen. Valget av Adventdalen som studieområde var bare et bekvemmelighetsvalg. Adventdalen har klare geografiske grenser og har en høvelig størrelse (150 km² under 200 m).

Hvert år ble alle rein i dalen telt til fots, vanligvis i siste uke i juni. Vi lærte å kjenne igjen tre årsklasser av rein: nyfødte kalver, ett-åringer (13 måneder gamle i juni), og dyr to år eller eldre. Ett-åringer og voksne dyr ble klassifiserte som bukk eller simle. Alle kadavere av død rein ble inspisert hvert år og identifisert med hensyn til kjønn og alder ved død. Vi bestemte kjønn og alder ved død som var to år gamle eller eldre ut fra på formen til en del av bekkenbeina (Tyler 1987b). Alder ved død ble bestemt ved å telle årringer i sementlaget som dekker tannroten til den fremste fortannen. Dette er ikke en nøyaktig metode,

men den er god nok til vår bruk i analysen som beskrives nedenfor.

Kadavre av nyfødte kalver er svært vanskelig å finne. Vi måtte derfor stole på polarrevens skarpe øyne og følsomme neser. Revne tar kalvekadavre hjem til hiene, og vi inspiserer alle hiene i Adventdalen hver sommer for å se etter bein fra nyfødte kalver. Vi noterte også hver gang vi så en voksen simle om sommeren med jur som var svulmet opp av melk, men som ikke hadde en kalv med seg. I slike tilfeller antok vi at simlene nylig hadde mistet kalven, og i hvert tilfelle plussert vi da på en "fantomkalv" i årets bestand og et "fantomkadaver" i antall kadavre.

Disse data ga oss informasjon om fem nøkkelparametere for demografiske analyser, det vil si de viktigste tallverdiene for analyse av hvor fort og hvordan bestandens størrelse varierte. Disse parameterne er 1) bestandsstørrelse, 2) bestandens årlige vekstrate, 3) dødelighetsraten, 4) fødselsraten og 5) spredningsraten av dyr, enten som innvandring til bestanden eller utvandring fra bestanden.

Økning i antall 1925 – 1975.

Det er ingen som vet hvor mange svalbardrein som var igjen i 1925, eller i hvilket område de resterende reinsdyr befant seg. Det er ganske klart at det ikke var mange rein på Spitsbergen. Hoel (1926) konkluderer at de fleste dyr befant seg på utilgjengelige øyer østover (Nordaustlandet, Barentsøya og Edgeøya) men antallet der var ukjent. Fire år etterpå rapporterte han med entusiasme at fredningen hadde begynt å virke. Han siterte en vurdering av Georg Bjørnnes, en fangstmann som hadde reist over mye av Svalbard. I følge Hoel (1930) trodde Bjørnnes at det var ca. 1 000 rein på hele øygruppen. Hoels egen konklusjon var at fredningen hadde hatt den ønskede effekt på bestanden. Vi antar derfor at han trodde det var færre enn 1 000 rein i 1925.

Uansett Hoels (1930) optimistiske rapport ble fredningen forlenget i ubestemt tid etter 1934 (da den opprinnelige 10-årsperioden var ferdig) fordi bestanden tilsynelatende ikke viste den ønskede økning (Lønø 1959). Tretti år senere antok Lønø at det var ca. 1 200 rein på Svalbard, omtrent halvparten på Edgeøya, og skrev at *"Svalbardreinen i dag trives og formerer seg godt overalt hvor den holder til, ser det ut for"* (Lønø 1959). Heintz (1964) og Norderhaug (1969) estimerte senere bestanden til henholdsvis 2 000 og 3 700 til 4 200 dyr. Begge konkluderte med at reinens antall fortsatt var økende.

Den første skikkelige telling av svalbardrein ble gjennomført av Norderhaug i 1969. Han fant 1448 og 484 rein på henholdsvis Edgeøya og Barentsøya (Norderhaug 1970). Tre år senere telte Hjeljord 1568 rein på Edgeøya. Han konkluderte at reinbestanden ikke lenger var økende der borte (Hjeljord 1975). Senere tellinger, den siste i 1996, anslår at reinbestandene på Edgeøya utgjør omkring 1 700 dyr og at antallet ikke øker (Øritsland 1998).

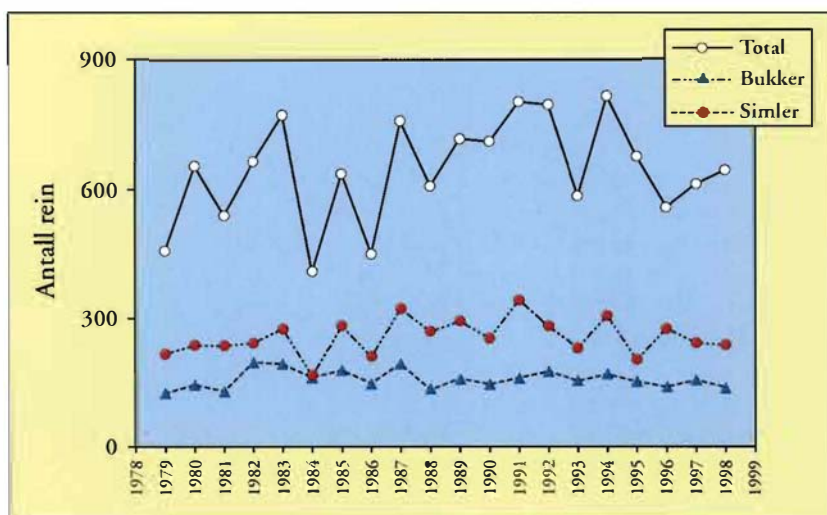
Den første reintelling på Spitsbergen ble gjennomført på Nordenskiöld Land ved hjelp av snøscooter og fly i 1971 og 1972 av medlemmer av Longyearbyen Jeger og Fiskeforening (Gossow og Thorbjørnsen 1974). Alendal og Byrkjedal (1976) dekket samme området til fots i de påfølgende to somre og estimerte totalt antall rein ved å slå sammen data fra de to årene. Deres tall 5 467 rein var mer enn to ganger høyere enn Gossow og Thorbjørnsens anslag på 2 477, og reflekterer at tellinger til fots er mest nøyaktig. På samme tid konkluderte Norderhaug (1975) at det var ikke mer enn 5 500 rein på hele Svalbard.

Tross usikkerhet angående de virkelige tall, fantes det opplagt et høyt antall rein i midten av 1970-årene. De tilsynelatende høye tetthetene av dyr i noen av områder forårsaket en viss bekymring (Norderhaug 1975, 1982; Reimers 1977, 1982). Norderhaug (1969) estimerte at det hadde vært ca. 0.9 rein/km² produktivt areal (areal under 200 m.o.h.) på Nordenskiöld Land i 1960-årene. Alendal og Byrkjedal (1976) regnet ut en tetthet på mellom 5,4 og 7,6 rein/km² areal under 100 m.o.h. i 1973-1974. Dette tilsvarte ca. 3,2 rein/km² hvis vi bruker Norderhaugs 200 m grense og det var mer enn to ganger hva han subjektivt anså som den "optimale tetthet" for området.

I 1975 kunne mann derfor konstatere at:

- 1) Hverken bestandsstørrelsen eller vekstraten i antall rein var kjent på noen sted på Svalbard, men man antok at antallet var økende. Det var "mye rein" på Nordenskiöld Land og Edgeøya i 1975.
- 2) Den største økningen i rein siden 1925 hadde skjedd på Nordenskiöld Land.
- 3) Det hadde vært en viss spredning av rein og rekolonisering av gamle områder siden 1950-årene.
- 4) I 1975 befant reinen seg i de fleste tilgjengelige habitatsområder på Svalbard.
- 5) Selv om status for svalbardreinen i hovedsak var ukjent, hadde tettheten av dyr i noen områder økt til et nivå som ga grunnlag for bekymring.

En økende interesse og aktivitet på Svalbard tidlig i 1970-årene, særlig i forbindelse med oljeleting, førte til en revurdering av miljøvernet (Halvorsen 1974, Norderhaug 1981). På samme tid søkte Longyearbyen Jeger- og Fiskeforening Miljøverndepartementet om tillatelse til å åpne for reinjakt på Nordenskiöld Land (O. V. Solheim, personlig meddelelse). Søknaden ble avslått, men et forskningsprogram - Man and the Biosphere (MAB)- ble startet med målsetning *"å undersøke Svalbardreinenes følsomhet overfor menneskenes aktiviteter, reinbeitenes optimale beitevene, og andre bestandsregulerte faktorer"*.



Figur 2.
Antall rein i Adventdalen på Nordenskiöld Land, Spitsbergen, 1979 – 1998. Dataene er fra sent i juni/tidlig i juli (etter kalving). Tellingene ble gjennomført til fots. Hvite sirkler representerer totalt antall rein som ble telt (voksne, ett-åringer, kalver), blå trekanter og røde sirkler representerer henholdsvis antall bukker og simler to år eller eldre.

Dødelighetsraten ble beregnet ved å dividere antall døde dyr hvert år med antallet dyr som var til stede i bestanden året før. Fødselsraten ble beregnet ved å dele antall levende kalver, og eventuelle "fantomkalver", med antall simler to år eller eldre samme sommer som kalvene ble født. Spredningsraten av rein enten inn til eller ut fra Adventdalen ble beregnet på følgende måte:

Anta at vi, for eksempel, telte 500 rein i live etter kalving i fjor (år $t-1$) og anta at vi telte 50 kadavre i år (år t). Ut fra dette ville vi da forvente at det var $500 - 50 = 450$ dyr i år, pluss nyfødte kalver. 450 er derfor den forventede bestandstørrelse. Anta videre at vi i virkeligheten telte 600 rein i år (t) hvorav 100 var nyfødte kalver pluss eventuelle "fantomkalver". Årets observerte bestandstørrelse, uten nyfødte kalver, er derfor 500 dyr. Dette er 50 dyr flere enn forventet. Konvensjonelt uttrykker vi slike beregninger som "(observert - forventet)/forventet". I dette eksempel er tallene $((500 - 450)/450) \times 100 = 10\%$. Med andre ord var økningen i bestanden fra år $t-1$ til år t delvis en følge av en tilsynelatende immigrasjon av 50 rein, tilsvarende 10% av fjorårets bestand. Noen år var forskjellen mellom observert og forventet bestand positiv og andre år var den negativ, og noen år var det ingen uoverensstemmelse i det hele tatt.

I tillegg til å telle dyr var det viktig å undersøke årsakene til noen av endringene som vi registrerte. For bl.a. å finne ut av dette skjøt vi en del rein i Reindalen i november og desember, etter brunsten, og fraktet skrottene til feltstasjonen i Adventdalen for undersøkelser som vil bli omtalt senere.

Bestandsfluktuasjoner

Reinbestanden av i Adventdalen viste en svak økning i årene etter den nåværende bestands-overvåkingen ble startet (Figur 2). Hvis vi anrar at trenden som er observert her i grove trekk reflekterer situasjonen for svalbardrein for hele øygruppen, og tenker på redningsoperasjonen for svalbardrein som

ble startet av Adolf Hoel for 80 år siden, kan vi nå si at et høyt antall og et nytt stabilt nivå er oppnådd. Hvordan dagens nivå er i forhold til bestandsnivået før den store jakten som begynte i midten av forrige århundre vil vi aldri få vite.

Det er verdt å merke seg at data fra Adventdalen ikke indikerer en tilsvarende hurtig økning og katastrofal nedgang i antall rein på grunn av overbeiting som er blitt observert i reinbestander etter at de er blitt sluppet ut i nye leveområder uten rovdyr eller jakt, for eksempel på øyene St. Matthew og St. Paul i Beringhavet (Klein 1968, Scheffer 1951) eller på Brøggerhalvøya (Øritsland og Severinsen, MS). Det er heller neppe teoretiske grunnlag for å forvente en slik utvikling. Tvert imot indikerer dataene at reinen i Adventdalen har oppnådd en form for likevekt med sitt miljø – særlig med matressursene. Data indikerer at vi kan forvente ingen, eller bare en svært langsom, endring i bestandsnivået i fremtiden.

Det aller viktigste å legge merke til i bestands-tellingene er imidlertid ikke den svake netto økningen som bestanden har vist de siste 20 år, men de markerte fluktuasjonene i antall fra år til år gjennom hele tidsserien. Disse fluktuasjonene har to interessante karakteristikk. For det første er det ingenting som tyder på at de har et repeterende mønster. Vi kan ikke si at bestanden øker eller avtar med et regulært tidsintervall; det er ingen regularitet i mønsteret. Bildet er dominert av en enkelt stor nedgang fra 1983 til 1984 og en meget hurtig økning fra 1986 til 1987. I 1983/1984 ble bestanden nesten halvert. Dette kan se trivielt ut i sammenligning med nedgangen på over 90% som ble observert hos markmusene ved Grumant i 1993/1994 og i 1995/1996 (Kapittel 15) men det er likevel lett å forestille seg hvilke reaksjoner en så høy nedgang i en bestand av rein eller hjort eller elg i Fastlands-Norge ville fremkalle hos publikum! Men i 1987, i løpet av ett år, hadde antall rein i bestanden kommet seg opp igjen etter en økning på nesten 70%. Bestandens størrelse har gått opp og ned siden den gang, men dataene gir oss ikke grunnlag for å forutsi hverken hyppighet eller størrelser av svingningene.

Et annet viktig trekk ved bestandstellingene er det forbausende forhold at til tross for det tilsynelatende tilfeldige mønsteret av fluktuasjoner har bestandstørrelsen holdt seg innenfor en ganske bestemt øvre og nedre grense. Uansett hvor bra forholdene har vært for reinen har bestanden bare så vidt kommet over 800 dyr og likeledes uansett hvor dårlig forholdene har vært, for eksempel vinteren 1983/1984, har bestanden aldri gått under 400 dyr.

Dette er viktig fordi dersom vi skal snakke om "bestandsregulering" må vi forvente to trekk når det gjelder hvordan antall dyr endrer seg med tiden. For det første burde bestanden variere rundt et bestemt nivå. Vi kan ikke snakke om regulering dersom antall dyr økes i det uendelige eller reduseres til null. For det andre må størrelsen av endringene være begrenset og ikke øke med tid. Der spiller ingen

rolle om variasjonen er regulert eller irregulert (kaotisk); dersom fluktuasjonene har begrensninger kan vi fortsatt tro at antall dyr er regulert. Det ser ut til at antall rein i Adventdalen faktisk varierer rundt et bestemt stabilt nivå, og det ser også ut til at variasjonene er begrenset. Disse to iakttagelsene er ikke bevis for at bestandsstørrelsen er regulert, men slike responser ville være forventet dersom det forelå en regulering.

En annen generell karakteristikk ved bestanden er at den inneholder flere simler enn bukker, og at antall av begge kjønn også fluktuerer gjennom tid. I tillegg er antall kalver i bestanden mye mer variable enn antall voksne dyr. Variasjonskoeffisienten hos kalver er 42,2%, mens den for simler og bukker er henholdsvis 17,7 og 17,6%.

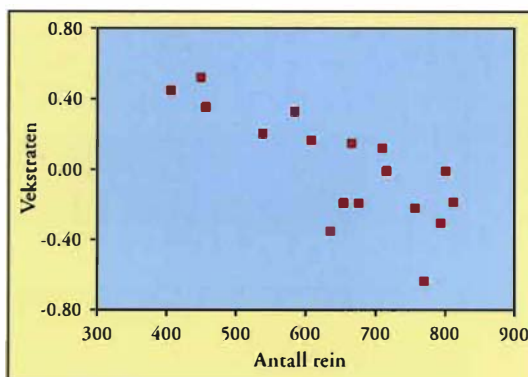
La oss ta en ny titt på mønsteret i fluktuasjonene i bestandsstørrelse. Dataene i Figur 2 ser temmelig kaotiske ut; det ser ut som svingningene er tilfeldige. Men dataene inneholder også en annen type informasjon som indikerer det motsatte. Det kunne være at mønsteret i vekst av bestanden ikke var tilfeldig og at bestandens vekstrater faktisk var regulert.

Vi kan finne støtte for en slik påstand ved å se på den årlige vekstraten i bestanden. Den er representert ved helningsgraden av linjen som sammenkobler suksessive par av punktene i Figur 2. Det viser seg at når bestanden var lav, for eksempel rundt 400 eller 500 rein, økte bestanden vanligvis veldig raskt, indikert ved den bratte helningen på vekstkurven. Likeledes når bestanden var høy, for eksempel rundt 700 eller 800 dyr, var bestandens vekstrate liten eller negativ, det vil si at bestanden avtok. Denne informasjon er illustrert på en annen måte i Figur 3.

Det var derfor slik at når bestanden var ved et lavt nivå var vekstraten positiv og bestanden økte. Likeledes når bestanden var ved et høyt nivå var vekstraten negativ og bestanden avtok. Dette er ikke bevis for at bestandsstørrelsen var regulert, men igjen stemmer dataene med hypotesen om regulering. Hva er årsaken til slike økninger eller nedganger? Vi må nå prøve å forklare endringene i bestandsstørrelsen ut fra endringene i de tre vitale ratene – fødselsraten, dødelighetsraten og raten av innvandring til eller utvandring fra Adventdalen.

Endringenes mekanikk

De årlige fødsels- og dødelighetsratene for svalbardrein i Adventdalen er i gjennomsnitt ganske beskjedne. I gjennomsnitt har halvparten av simlene en kalv med seg om sommeren. Hvis vi ser bort fra disse nyfødte kalvene er bestandens rekrutteringsrate gjennomsnittlig 14,4% (det vil si at 13 måneder gamle dyr utgjorde i gjennomsnitt 14,4% av bestanden - uten nyfødte kalver - hver sommer). I gjennomsnitt dør ca. 7% av bestanden,

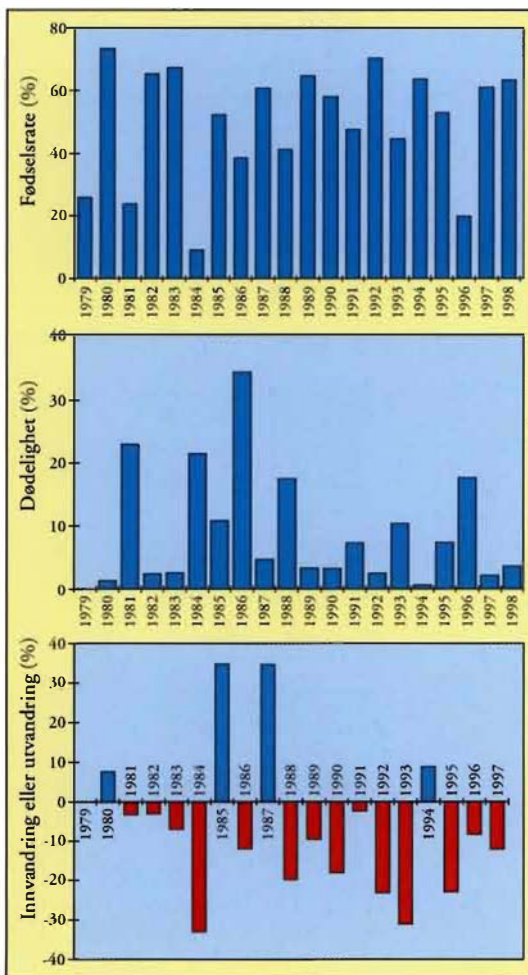


Figur 3. Årlig vekstrate i totalt antall rein i Adventdalen på Nordenskiöld Land, Spitsbergen, 1979 - 1998. Dataene er fra sent i juni/tidlig i juli (etter kalving). Vekstraten er uttrykt som den naturlige logaritme (\ln) av årets bestand (N_t) dividert på fjorårets bestand (N_{t-1}).

og den viser derfor en svak økning. Imidlertid, ved å fokusere på gjennomsnittsverdiene, går man glipp av det viktige faktum at samtlige av de tre vitale ratene i bestanden varierer meget fra år til år.

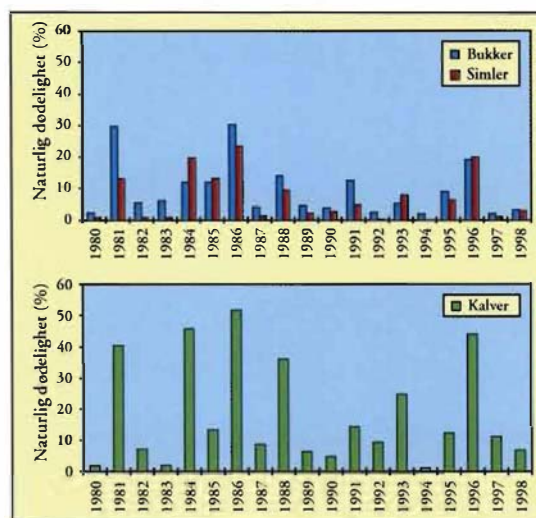
Fødselsraten var meget variabel (Figur 4). Noen år var veldig gode. I 1992, for eksempel, telte vi 197 nyfødte kalver i Adventdalen. 1984 derimot var en katastrofe; vi fant kun 15 kalver i hele dalen. Kun 9% av simlene hadde en kalv med seg det året. Dette var ikke en unik observasjon. I 1991 var kalvingsraten i Reindalen bare 8,7% (Tyler 1991a).

Den årlige dødelighetsraten var likeledes meget variabel (Figur 4 og 5). Bestanden har opplevd svært høy dødelighet fem ganger. Mellom 17 og 35% av bestanden døde hver gang, de fleste av dyrene om vinteren. Slik høy dødelighet er lett synlig og



Figur 4. Vitalratene for bestanden av rein i Adventdalen på Nordenskiöld Land, Spitsbergen 1979 - 1998. Data fra sommertellingene. Øvre: Fødselsrate gitt som antall kalver telt i live eller døde innen en måned etter kalving dividert på antall simler i bestanden to år eller eldre ved kalving. Datoene angir hvilke år kalvene ble født. Midtre: Årlig dødelighetsrate for voksne rein, ett-åring og kalver slått sammen, basert på tellinger av kadaver hver sommer. Rater for 1985, 1986 og 1987 er total årlig dødelighet; data for de andre årene er begrenset til naturlig dødelighet. Datoene er gitt for årene da kadavre ble telt. Nedre: Nettoratene av innvandring eller utvandring av rein fra Adventdalen. Datoene er gitt for de 12 månedene som slutter i juni ved oppgitte år.

Figur 5.
Årlig dødelighetsrate i bestanden av rein i Adventdalen på Nordenskiöld Land, Spitsbergen, 1979 - 1998. Data for 1985, 1986 og 1987 er total årlig dødelighet; data for de øvrige år er naturlig dødelighet.



dramatisk. Men den balanseres nøye av de ikke lett synlige og ikke så dramatiske, men likevel viktige, hendelser i årene da 95% av bestanden *overlevde*. Ti ganger i løpet av serien har dødeligheten vært mindre enn 5%: "gode år", er i prinsippet nøyaktig like destabiliserende for bestanden i den ene retning som "dårlige år" er i den andre retning.

Variasjon i fødselsrate og dødelighet er ikke de eneste årsaker for fluktuasjoner i antall rein. Høy dødelighet var ikke den eneste faktor ansvarlig for nedgangene i Adventdal-bestanden og heller ikke var vellykket kalving den eneste faktor ansvarlig for bestandens raske økning etter slike nedganger.

Noen år kunne vi ikke forklare nedgangen i antall dyr i henhold til dødeligheten alene. Det var simpelthen ikke tilstrekkelig mange kadavre. Året 1983/84 er et godt eksempel. I 1983 telte vi 771 dyr i dalen. Neste sommer fant vi 183 kadavre og derfor forventet vi 588 av fjorårets rein i live. Under den årlige sommertellingen i 1984 fant vi kun 392 rein (utenom de nyfødte kalvene, som det heller ikke var mange av!). Det var således 196 for få rein enten i live eller døde. Av de 379 dyr som gikk tapt siden forrige sommer, ble kun 183 - litt mindre en halvparten - registrert som døde. Derfor må den bratte nedgangen i antall dyr hovedsakelig skyldes at reinen forlot området. Likeledes i 1985 og i 1987 økte bestanden raskt, men disse økningene kunne heller ikke forklares ved lav dødelighet og vellykket kalving alene: begge disse årene så det ut som om et betydelig antall dyr vandret inn til Adventdalen.

Bestandsreguleringen

Vi har allerede sett (Figur 3) at det virker som om vekstraten til reinbestanden i Adventdalen er påvirket av antall rein som er til stede. Jo flere dyr - jo lavere vekstrate. For å undersøke hvordan dette foregår må vi se hvordan de tre vitale ratene endrer seg når bestandsstørrelse endres. Dersom bestandsstørrelsen reguleres, må enten fødselsraten eller immigrasjonsraten reduseres eller dødelighetsraten eller utvandringssraten må øke når bestandsstørrelsen økes, i begge tilfeller for å motvirke økningen (eller nedgang) i antall rein. Den enkleste måte å undersøke disse forholdene er å lage figurer der vitalratene plottes som en funksjon av bestandsstørrelse (Figur 6).

Figur 6 viser at alle tre vitale rater endrer seg i forhold til bestandsstørrelsen. I alle år når bestandsstørrelsen var lav var det lav dødelighet, høy kalving og netto immigrasjon av rein inn til dalen. Disse responsene forårsaket at antall rein økte. Og når bestandsstørrelsen økte ble situasjonen endret. Ved høy bestandsstørrelse var det vanligvis høy dødelighet, lav kalving og lav netto utvandring av rein fra dalen. Disse responsene forårsaket en reduksjon i bestandens vekstrate, og i enkelte år en reduksjon i antall rein. På denne måten bidro samtlige tre vitale rater til reguleringen av bestandsstørrelsen.

Dataene for kalving- og dødelighetsrater viste faktisk et ganske komplisert mønster. Dødelighetsraten viste bare en *tendens* til å øke og kalvingsraten viste bare en *tendens* til å avta med økende bestandsstørrelse. I strid med forventningene var det enkelte år hvor dyrene klarte seg bra, dødeligheten var lav og kalvingen var høy til tross for høy bestandsstørrelse. Det var med andre ord ingen tett sammenheng mellom disse to vitale ratene og bestandsstørrelsen. I stedet for en rett sammenheng ble kalving- og dødelighetsraten bare *mer variabel og mer uforutsigbar* når bestanden vokste. Man kan

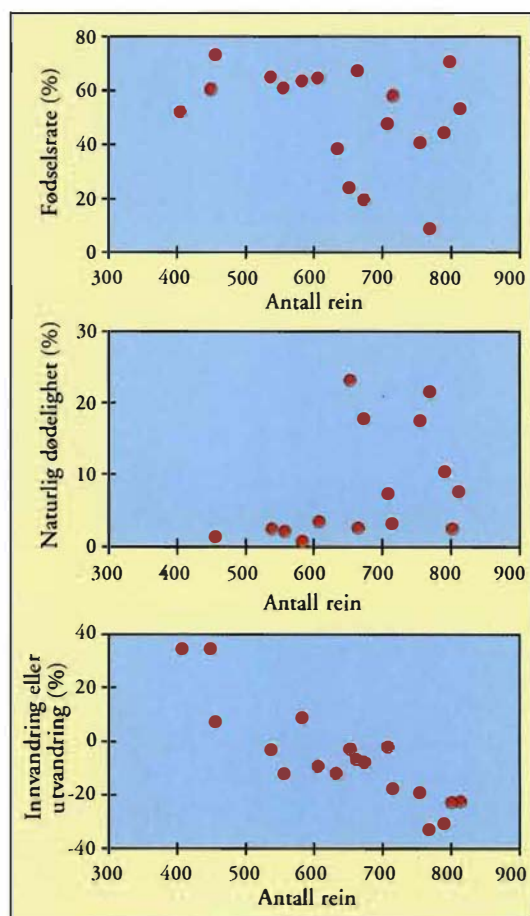
Figur 6.
Vitalratene for reinbestanden i Adventdalen på Nordenskiöld Land, Spitsbergen, 1979 - 1998 i relasjon til bestandsstørrelsen. Data fra sommertellingene.

Øvre: Fødselsrate.

Midtre: Samlet årlig dødelighetsrate for voksne dyr og ett-åringene.

Nedre: Netto spredningsrate for rein, enten ved innvandring eller ved utvandring fra studieområdet.

I alle år med lav bestandsstørrelse var også dødeligheten liten, kalvingen høy og det var netto immigrasjon av rein inn til dalen. Ved høy bestandsstørrelse var situasjonen det motsatte. Det var ofte høy dødelighet, lav kalving og netto utvandring av rein.



Midlere slaktedato		Eggløsning		Drektighet		Reproduksjonssvikt	
		%	n ¹	%	n ²	%	n ³
1988	23 nov.	96,3	27	80,8	21	19,2	5
1989	7 des.	100	28	82,1	23	17,9	5
1990	30 nov.	100	25	76,0	19	24,0	6
Gjennomsnitt	29 nov.	98,8	80	79,7	63	20,3	16

n¹ antall simler undersøkt

n² antall drektige simler

n³ antall simler som hadde ovulert men ikke var drektige

Tabell 1.

Ovulasjonsrate og tidlig reproduksjonssvikt hos svalbardrein to år eller eldre, skutt i Reindalen/Colesdalen sent i november eller i desember, fire til seks uker etter brunst. Tidligere reproduksjonssvikt ble diagnostisert i de tilfeller hvor en eller begge eggstokkene inneholdt et corpus luteum, men det ikke var synlig foster i livmoren.

derfor si at de regulatoriske prosessene i denne bestanden opererte delvis gjennom endring i kalving og dødelighet, men at denne reguleringen var temmelig uforutsigbar.

Denne konklusjonen endres nesten ikke selv om at vi deler opp dataene og undersøker alder- og kjønnsforskjeller i dødelighetsmønsteret. Den egentlige årlige dødelighetsraten blant bukkene (9,5% i gjennomsnitt) var høyere enn hos simlene (6,9%), og kalvene hadde høyere dødelighet enn voksne dyr (18,0% pr. år i gjennomsnitt). I hvert tilfelle er det imidlertid klart at dødelighetsraten alltid var lav når bestandsnivået var lavt og at den ble mer og mer variabel når bestanden vokste.

Den årlige spredningsraten av rein inn i, eller ut fra dalen, var imidlertid nært koblet til bestandsstørrelsen (Figur 6). Relasjonen var lineær. Små endringer i bestandsstørrelsen bidro til små endringer i spredningsraten; større endringer i bestandsstørrelsen førte til større endringer i spredningsraten osv. I tillegg var spredningsraten svært forutsigbar fra år til år. Derfor, selv om samtlige tre vitale rater bidro til reguleringen av bestandsstørrelsen var det kun spredningen av rein, enten inn til eller ut fra dalen, som i virkeligheten bidro til å stabilisere bestandsstørrelsen. Variasjon i kalving og i dødelighet bidro til reguleringen av bestandsstørrelsen, men også til bestandens ustabilitet.

Årsaker til reproduksjonssvikt og dødelighet

Ustabiliteten i reinbestanden i Adventdalen var en konsekvens av det faktum at hverken dødelighetsraten eller kalvingsraten endret seg på en forutsigbar måte i henhold til endringene i bestandsstørrelsen. Noen ganger var regulatoriske responser til stede og andre ganger var de ikke til stede. Og når de var til stede var de vanligvis for sterke til bare å redusere bestandsøkningssraten til null; istedet vokste bestanden enten veldig raskt eller den avtok kraftig. Men før vi kan se nærmere på hvorfor reguleringen var så kaotisk må vi først undersøke årsakene til reproduksjonssvikt og dødelighet.

Reproduksjonssvikt

En merkelig egenskap ved dynamikken til bestander av rein på Svalbard er hvordan kalvingsraten varierer fra år til år. Det finnes tre potensielle forklaringer for periodisk lav kalvingsrate: (1) simlene ovulerte ikke (hadde ikke eggløsning) under brunsten i oktober; (2) de ovulerte og ble gravide, men opplevde embryodødelighet; (3) de ble gravide men klarte ikke å opprettholde drektigheten og opplevde spontanabort av fosteret.

Det er ingen holdepunkter for at manglende eggløsning var en viktig årsak til infertilitet blant svalbardrein. Tvert imot, ovulasjonsratene var svært høye. Av de 79 simlene som var to år og eldre – som ble undersøkt like etter brunsten – hadde samtlige, unntatt én, ovulert samme sesong. Dette kunne påvises ved at en av hvert par av eggstokkene inneholdt en struktur som kalles *corpus luteum*, eller gule legemer (Tabell 1). Denne strukturen utvikler seg fra det som er igjen av follikkelen i ovariet etter at den har sluppet fri egget (eggløsning, ovulasjon), og den sørger for drektigheten ved å produsere store mengder av hormonet progesteron.

Det som er merkelig er at hvert år var kun 80% av simlene som hadde et gult legeme i eggstokkene faktisk drektige (Tabell 1). Gule legemer fra disse dyrene viste seg å være i forskjellige faser av tilbakedannelse. Noen hadde nylig vært funksjonelle, mens andre hadde kommet langt i tilbakedannelsen. Årsakene til denne ridlige reproduksjonssvikten er ikke klare. Dyrene som var drektige i november/desember var i gjennomsnitt hverken tyngre eller feitere, eller hadde større mengder muskler enn de som hadde ovulert, men ikke var drektige. Det var ingen indikasjon på at den tidlige produksjonssvikten var mer utbredt blant simlene som hadde hatt en kalv samme år og var fortsatt lakterende (med melk) i november/desember, sammenliknet med simlene som ikke hadde hatt kalv samme år. Uansett om årsakene til reproduksjonssvikt er en konsekvens av at simlene ikke ble gravide, eller om de opplevde embryodødelighet, er det klart at tidlig reproduksjonssvikt er en viktig årsak til redusert fekunditet hos svalbardrein.

Tidlig reproduksjonssvikt var ikke den eneste årsaken til lav kalvingsrate. I to av tre år var kalveantallet om sommeren betydelig lavere enn drektighetsraten tidligere på vinteren (Tabell 2). I Adventdalen

Tabell 2.

Drektighetsraten blant svalbard-reinsimler to år eller eldre skutt i Reindalen/Colesdalen sent i november eller tidlig i desember samt fødselsrate hos simler i det samme området sommeren året etter.

	Drektighetsrate	Fødselsrate	Tap
	%	%	%
1988	80,8	66,2	18,1
1989	82,1	81,5	0,7
1990	76,0	27,3	64,1

var kalvingsraten relatert til raten av dødelighet forårsaket av sult om vinteren. Kalvingssuksess var uten unntak lav etter vintere hvor bestanden hadde opplevd høy dødelighet forårsaket av sult, og var uten unntak høy etter vinteren når dødeligheten var lav (Figur 7). Dette gir en sterk indikasjon på at dødelighetsraten og kalvingsraten i påfølgende sesong var påvirket av de samme faktorene. Gitt at det ikke finnes bevis for høy dødelighet blant nyfødte kalver, ble det foreslått at lav kalvingsrate i enkelte år i hvertfall delvis skyldes abort av kalver forårsaket av sult sent i svangerskapet (Tyler 1987a, se også Kapittel 14).

Dødelighet

Det overveiende flertall av rein døde av sult sent på vinteren (87,2%, $n = 1\,014$, kun naturlig dødelighet). Ved siden av dette, var skade eller utmattelse under eller etter brunst, eller å falle ned fjellsider, en betydelig årsak til dødelighet blant bukkene. Slike forhold var ansvarlig for ca 20% av alle tilfeller hos bukker ($n = 253$, kun naturlig dødelighet). Dødelighet kort tid etter fødsel var ansvarlig for 7,8% av alle tilfeller av dødelighet blant kalver ($n = 501$, kun naturlig dødelighet). En av 39 kalver som døde like etter fødselen var drept av en fjellrev. Dette er det eneste bekreftede tilfelle av predasjon på rein i Adventdalen. Avliving av rein for forskning var den viktigste ikke-naturlig dødelighetsårsaken, og var ansvarlig for ca. 5% av alle dødstilfeller både blant bukkene og simlene.

Ved å bare fokusere på årsakene til dødeligheten mister vi oversikten over det som antakeligvis er det mest forbausende kjennetegn ved dødelighetsmønsteret hos svalbardrein. I stedet for å stille spørsmål om hva som forårsaker død av reinsdyr kan

vi stille spørsmålet om hvem er det som dør. Kalvene er åpenbart en høy risikogruppe. I noen år døde så mange som ca 45% av kalvene, nesten uten unntak av sult. Men dersom en rein overlevde sin første vinter, endret oddsene for videre overlevelse seg dramatisk. Kun 14 av 1 152 rein som ble funnet døde, og der alder ved døden kunne bekreftes, var ett-åring. Ett-åringene var klart en meget lav risikogruppe. Men faktisk, bortsett fra kalvene, var dødeligheten blant rein ubetydelig inntil de oppnådde en alder av minst sju år. Bukkekalver som overlevde sin første vinter, hadde mer enn 90% sjanse til å overleve fem vintre til. For simlene var oddsene enda bedre. En simlekalv som overlevde sin første vinter hadde mer enn 90% sjanse for å overleve sju år til.

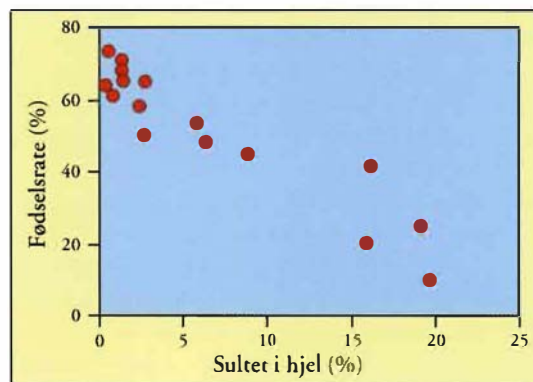
Denne informasjonen kan illustreres i såkalte "overlevelseskurver" (Figur 8). Kurvene viser hvordan sannsynligheten for videre overlevelse endres med økende alder. Det er to kurver, en for hvert kjønn. Analysen er begrenset til rein som allerede har overlevd sine første vinter. I utgangspunktet er begge kurver svært høye og nesten flate. Dette reflekterer det faktum at sannsynligheten for å overleve som ett-åring eller ungt voksent dyr ligger nær 1,0 (det vil si nesten sikkert) gjennom om dyrenes første leveår. Kurven for bukker er litt lavere enn kurven for simler, noe som indikerer at bukkene har litt lavere overlevelse enn simler fra en tidlig alder. Differansen er likevel svært liten inntil dyrene oppnår en alder av seks eller sju år. Deretter bikker begge kurver brått nedover, hvilket betyr at overlevelsescraten faller (og den alderspesifikke dødelighetsraten øker). Dette skjer ved en lavere alder hos bukker enn hos simlene. Kurven for bukker slutter ved en alder på 15 år og for simler på 16 år, noe som reflekterer de eldste individer som er blitt funnet.

Det er et forbausende faktum at svalbardrein lever lenger enn alle andre underarter av rein i verden, og de har også den høyeste forventede levetid. Bukker og simler som overlever sine første vintre lever i gjennomsnitt henholdsvis 7,8 og 9,9 år deretter (Tabell 3). Hvorfor faller da overlevelsen så brått etter at de oppnår en alder av sju eller åtte år?

En potensiell forklaring er at dyrenes "fysiologiske kondisjon" (størrelsen av deres energi- (fett) og protein- (muskel) reserver) ved starten av vinteren kanskje reduseres med økende alder og dette fører til en reduksjon av deres kapasitet for å overleve vinteren. Denne tolkningen er holdbar, men bevisene er ikke sterke (Tyler 1991b). Størrelsen av fettreserven tidlig på vinteren - som kan måles i henhold til

Figur 7.

Kalvingsraten i forhold til dødelighetsraten i bestanden forårsaket av sult det samme år. Data fra Adventdalen på Nordenskiöld Land, Spitsbergen, 1979 til 1984 og 1988 til 1998.



	Maksimum alder (år)		Forventet levetid fra 1 år (år)		Rovdyr/jakt
	Bukker	Simler	Bukker	Simler	
Svalbardrein, Adventdalen	16	17	7,8	9,9	Nei
Eurasiatisk rein, Sør Georgia	5	11	1,7	4,6	Nei
Eurasiatisk rein, B-V	9	11	3,1	4,6	Ja
Tundra caribou, NWT	12	16	4,3	7,0	Ja
Tundra caribou, Yukon/Alaska	9	13			Ja

B-V: Bratefjell-Vindeggen, Norge

NWT: Northwest Territories/Nunavut, Canada

dybden av subkutant fett over baken - avtar med økende alder, men effekten er signifikant kun hos lakterende simler. Simler som gjennomgår sommeren uten byrden av laktasjon er i stand til å kompensere for eventuelle svekkende effekter av alder, som ellers ville kunne påvirke deres evner til å lagrestore mengder fett. Muskelreservene hos simlene var hverken påvirket av alder eller reproduktiv status. Disse data gir derfor ingen forklaring på den brå nedgangen i overlevelse som skjer når reinen oppnår høy alder.

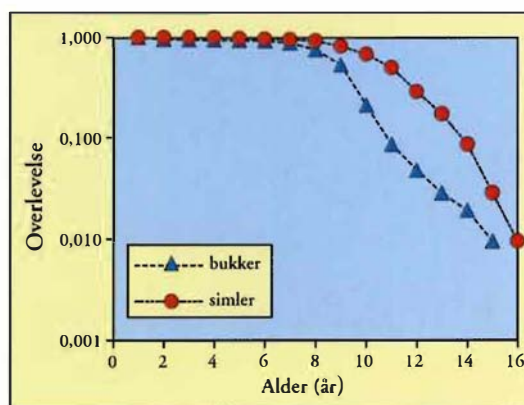
Dette er ikke helt overraskende. Vinteroverlevelsen til svalbardrein avhenger i stor grad av hvor meget mat de klarer å skaffe *om vinteren* og kun i liten grad om hvor meget fett og proteinreserver de klarer å lagre om sommeren. Ved slutten av sommeren bærer voksne simler med seg tilstrekkelig energireserver i form av fett og muskelprotein til å dekke opptil 25% av sitt vinterenergiebehov (Tyler 1987c). Minst 75%, og vanligvis mye mer enn dette, av energien de trenger hver dag om vinteren kommer fra maten som de spiser og prosesserer der og da. Nøkkelen til overlevelse for disse reinsdyrene ligger for det første i å redusere energibehovet og deretter i å kunne tilfredsstille sine behov i de trange deler av året. Dersom vi ønsker å forstå hvorfor noen rein sulter i hjel om vinteren mens andre overlever, må vi primært undersøke de faktorer som enten øker dyrenes energiforbruk eller reduserer deres evne til å spise.

Gode jekslerer essensielle for effektiv fordøyelse hos drøvtyggere. Mengden mat en drøvtygger kan spise er vanligvis begrenset av transporten av matpartikler ut av vommen. Dersom maten forlater vommen langsomt kan selvfølgelig dyret ikke spise mer enn det er plass for, uansett hvor sultent det er. Hvor lenge matpartiklene kan forbli i vommen avhenger av partiklenes massetetthet. Store partikler har lav tetthet og flyter høyt i vommen. Ved å tygge maten, økes tettheten med det resultat at partiklene synker, og de kan dermed passere den trange åpningen mellom nettmagen og bladmagen (*reticulo-omasal orifice*) og så fortsette langs resten av tarmkanalen. Arter som spiser fiberik mat har derfor høye, spise (*hypsodont*) jeksler som er tilpasset langvarig tygging. Når en rein er blitt ti år gammel vil jekslene ha tygget sammen over 150 millioner ganger! Det er derfor ikke

overraskende at tennene blir slitt med økende alder og at tyggeeffektiviteten reduseres som et resultat. Når dette skjer har dyrene ikke lenge igjen å leve. Vi kan se konsekvensene av dette ved å sammenligne tilstanden til tennene hos rein som har sultert i hjel med tennene hos rein som ble skutt. Det vil si rein som var i live ved samme alder (Figur 9). Det fremgår at både graden av slitasje på jekslene øker med økt alder og at dyrene som har de meste slitte tenner har en høy sannsynlighet for å dø av sult.

Varig ustabilitet

Det finnes eksempler på bestander av organismer som lever i strengt regulerede systemer, hvor antall organismer øker inntil bestanden oppnår et bestemt nivå og hvor økningsraten reduseres til null slik at bestandsøkningen stopper. Økningene via reproduksjon balanseres mot dødelighet og antall organismer er således konstant. Slike bestander lever imidlertid vanligvis i veldig enkle systemer. En bestand av bakterier i en laboratorie-flaske med konstant tilførsel av næringsvæske kunne være et eksempel. Svalbardreinen lever i et enkelt system i den forstand at flere viktige økologiske forbindelser (konkurrenter, rovdyr, jakt) ikke er til stede. Til tross for at bestanden av rein i Adventdalen i gjennomsnitt har stabilisert seg, ser vi store variasjoner mellom år.



Tabell 3.
Maksimum alder (år) og
gjennomsnittlig forventede levetid
(år) ved alder 12 mnd. i
forskjellige bestander av villrein/
caribou.

Figur 8.
Alderspesifikk overlevelseskurve i
prosent (logaritmisk skala) for
bukker og simler i Adventdalen på
Nordenskiöld Land, Spisbergen.
Forklaring finnes i teksten.

Ustabiliteten viser seg ved at bestanden gjennomgår periodiske bratte nedganger, eksemplifisert av en nedgang på 47% i 1983/1984, og periodiske bratte økninger, eksemplifisert ved en økning i antall på 69% fra 1986 til 1987. Årsaken til denne ustabiliteten er at hverken dødelighetsraten eller kalvingsraten endret seg lineært da bestandsstørrelsen endret seg. Det så ut til at de regulatoriske responser som er beskrevet ovenfor var i virksomhet bare noen ganger. Og når de regulatoriske responsene var virksomme ble responsen som oftest for sterk til bare å begrense bestandens økningsrate til null. I stedet vokste bestanden enten svært raskt eller avtok svært raskt.

Fire klare kjennetegn i mønsteret av tallmessige endringer medførte slik uregelmessig regulering og dermed bestandens ustabilitet:

Uforutsigbarhet: Bestandsreguleringen var en konsekvens av tetthetsavhengige endringer i alle tre vitale rater (fødsel, dødelighet og spredning). Spredningsratene av rein inn i eller ut av dalen var i høyeste grad forutsigbare. Dødelighets- og fødselsratene derimot var i høyeste grad uforutsigbare: noen år var det lav dødelighet og høy kalving til tross for at bestanden lå på et høyt nivå (Figur 6).

Overkompensasjon: I tillegg til å være uforutsigbare, var de regulatoriske responsene ofte "overkompensatoriske". Det vil si at i stedet for at dødelighetsraten økte, eller kalvingsraten avtok for å kompensere for en økning i bestandsstørrelsen, inntraff det ofte en svært høy dødelighet, eller svært lav kalving som medførte at antallet minsket brått i stedet for å ligge på et stabilt nivå.

Manglende respons: Hverken dødelighetsraten eller kalvingsraten endret seg lineært i henhold til endringene i bestandsstørrelsen. Det var ingen tetthetsavhengig begrensning på fekunditet eller overlevelse ved lav eller middels bestandsstørrelse.

Forsinkelse: Kalvingsraten avtok ikke med økende bestandstørrelse og reduserte dermed ikke

økningsraten. I stedet var kalvingsraten alltid lav etter en vinter med høy dødelighet (Figur 7), noe som førte til at gjennoppbyggingen i antall rein nødvendigvis ble forsinket med minst ett år etter nedgangen.

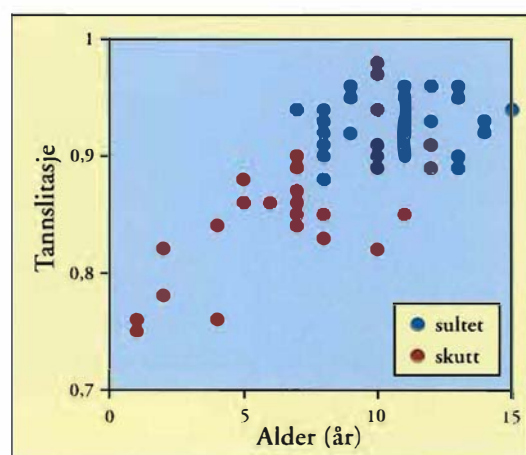
Mangelen på tetthetsavhengige begrensninger av overlevelse ved lav og middels bestandsstørrelse, og utforutsigbarheten i nedgangene i antall rein hadde en felles årsak. Vi har allerede sett at det var store forskjeller i aldersspesifikk dødelighetsrate hos svalbardrein (illustrert som aldersspesifikk overlevelse i Figur 8). Ungrein og rein ved middelalder viser høy overlevelse, gammel rein viser dårlig overlevelse. Som en konsekvens av dette har episodene med stor dødelighet to viktige og adskilte effekter på bestanden. Først fører de til en reduksjon i bestandsstørrelsen og dernest fører de til en endring i bestandens aldersstruktur (i og med at det er kun kalver og de eldste dyr som blir borte). Som en konsekvens av dette er dødelighetsraten alltid lav ved lav til middels bestandsstørrelse, ikke bare fordi at den gjennomsnittlige konkurranse om maten reinsdyrene imellom er redusert men også fordi bestanden nødvendigvis inneholder få gamle rein, og bortsett fra kalver er det kun gamle rein som dør av sult om vinteren.

Likeledes skjer det to ting når bestanden vokser. Både det gjennomsnittlige nivå av konkurranse om mat og andel gamle dyr i bestanden økes. Andelen gamle dyr økes fordi dødelighetsraten alltid er lav i årene når bestanden vokser. En stor bestand er derfor nødvendigvis "topptung" i den forstand at den inneholder en høy andel gamle dyr - og samtlige av disse dyrene er veldig utsatte om vinteren. Derfor er det slik at i vintrene hvor bestandsstørrelsen er høy og betingelsene er dårlige, vil dødeligheten være usedvanlig høy - et stort antall gamle dyr dør, og syklusen gjentar seg.

Vi trenger en annen forklaring på mangelen på tetthetsavhengige begrensninger av reproduksjonen. Hos flere arter hjortedyr og andre pattedyr økes sannsynligheten for en graviditet med økt kroppsmasse og fettinnhold ved parringstidspunktet. Begge størrelsene er påvirket av hunndyrets reproduktive status. Hos kronhjorten *Cervus elaphus*, for eksempel, er hinder som har fostret opp en kalv i løpet av sommeren vanligvis i dårligere fysiologisk kondisjon om høsten enn hindene som ikke har produsert melk gjennom hele sommeren. Sjansen for at hindene med kalv skal bli drektige på nytt er derfor minsket. Fekunditet hos hind reduseres med økende bestandstetthet blant annet på grunn av de negative effekter av økt intraspesifikk konkurranse som gir seg utslag i vekst og fettlagring. Begge faktorer bidrar til redusert kalvingsrate når bestandsstørrelsen økes.

Situasjonen er anderledes hos svalbardreinsimler. I likhet med kronhjorten er svalbardreinsimler som har produsert melk gjennom sommeren vanligvis i dårligere fysiologisk kondisjon om høsten enn de som ikke har produsert melk. Men, med ett unntak, hadde samtlige simler undersøkt i dette studium

Figur 9.
Sammenligning av den aldersspesifikke slitasje på den første mandibulære molar (jekslet) hos reinsimler som sultet i hjel og reinsimler som ble skutt. 1.0 = alvorlig slitasje; 0.7 = liten slitasje. Graden av slitasje økes med økende alder. Dyrene som hadde sultet i hjel hadde en betydelig høyere grad av slitasje på tennene enn dyr som var i live ved samme alder (inntil de ble skutt).



hatt eggløsning. Riktignok hadde en betydelig andel opplevd en tidlig reproduksjonssvikt (Tabell 1), men dette var ikke assosiert med redusert fysiologisk kondisjon. Det er derfor ingen indikasjon på at effektene av høye kalvingsrater i ett år videreføres og resulterer i redusert kalving året etter. Som en konsekvens av dette kan kalvingsraten være høy ved samtlige bestandsnivåer, til og med i noen år når bestands tettheten er høy (Figur 6). Det høye reproduksjonspotensialet er i stor grad ansvarlig for bestandens evne til å vokse svært raskt etter hver nedgang. Dette forklarer også hvorfor bestanden fortsatte å øke, til og med når den var ved et høyt nivå som la grunnlag for en ny nedgang.

Konklusjon

Vår forståelse av bestandsregulering hos svalbardrein har økt betydelig siden dette emnet kom på den politiske sakliste for 25 år siden. Vi antar ikke lenger at bestandene av svalbardrein er i evig og forgyves kamp for å vokse opp igjen hver gang de er slått ned på grunn av uheldige klimatiske betingelser. Det er overbevisende indikasjoner på at reinen på Svalbard, med ett unntak, er underlagt samme type regulatoriske prosesser som er funnet for de fleste andre arter hjortedyr og andre klovdyr. Grunnlaget for denne reguleringen er intern konkurranse om mat, manifestert ved reduksjon i vekstrate, fruktbarhet og overlevelse som en følge av økt bestandsstørrelse. Selvfølgelig er hvert tilfelle litt forskjellig. Hos noen arter opererer reguleringen i hovedsak via dødelighet blant ungdyr. Hos andre arter opererer den hovedsakelig via dødelighet blant voksne. Hos andre opererer den via endringer i konsepsjons- (graviditets) ratene som en konsekvens av sviktende eggløsning. Svalbardrein er uvanlig fordi reguleringen i stor grad opererer via endringer i fruktbarheten etter eggløsning. Dette er uvanlig men kanskje ikke unikt. Store årlige variasjoner i drektighetsraten er også blitt beskrevet hos Peary caribou i nordlige Canada (Thomas 1982). Men hvilken rolle dette spiller i regulering av bestandsstørrelsen hos Peary caribou er ukjent.

Hvilke mekanismer som er aktive varierer fra art til art, men ikke prinsippene. Ved å anvende generelle prinsipper i analysen av dataene ser vi derfor ikke lenger på massedødeligheten blant svalbardrein som en katastrofe. Massedøden antyder hverken en innbakt sårbarhet i systemet eller en svikt i de vanlige reguleringsprosessene, eller - enda verre - en svikt i forvaltningen. Den reflekterer, derimot, en del av de normale, naturlige uberegnelige virkningene av reguleringsprosessene.

Dette kapittelet har fokusert i stor grad på hvilken rolle reproduksjon og dødelighet spiller i reguleringen av bestandens størrelse. Grunnen til dette er at endringer i reproduksjons- og dødelighetsratene bidro til både regulering av bestandsstørrelsen

og til bestandens varige ustabilitet. Spredningsraten av dyrene inn i og ut fra dalen var lineært tetthetsavhengig (Figur 6). I kontrast til endringene i reproduksjon og dødelighet, bidro spredningen til både regulering og til stabilisering av bestandsstørrelsen. Den neste fasen av analysen er derfor å undersøke den relative effekt av noen av disse tre prosessene – reproduksjon, dødelighet og spredning. Deretter må betydningen av beiteplanters dynamikk og stokastiske miljøprosesser som ikke kan regulere, men bare forstyrre systemet, inkluderes i forklaringsmodellen.

Referanser

- Alendal, E. & Byrkjedal, I. 1976. Population size and reproduction of the reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus*) on Nordenskiöld Land, Svalbard. *Norsk Polarinstitutt Årbok* 1974: 139-152.
- Gordon, S. 1922. *Amid Snowy Wastes*. Cassell & Co. London.
- Gossow, H. & Thorbjørnsen, S.R. 1974. Air and land survey of reindeer in Nordenskiöld Land and Sabine Land, Spitsbergen. *Norsk Polarinstitutt Årbok* 1972: 83-88.
- Gravlund, P., Meldgaard, M., Pääbo, S. & Arctander, P. 1998. Polyphyletic origin of the small-bodied, high-Arctic subspecies of tundra reindeer (*Rangifer tarandus*). *Mol. Phylogenet. Evol.* 10: 151-159.
- Halvorsen, T. 1974. Om Norges deltakelse i UNESCO's forskningsprogram Mennesket og biosfæren (MAB). Svalbardprosjektet: Menneskets innflytelse på alpine og arktiske økosystemer. *Stortingsproposisjon* nr. 105 (1973-74), Oslo.
- Heintz, A. 1964. Om rein og isbjørn på Svalbard. *Norsk Polarinstitutt Meddelelser* No. 92.
- Hjeljord, O. 1975. Studies in Svalbard reindeer. *Norsk Polarinstitutt Årbok* 1973: 113-123.
- Hoel, A. 1926. Fredning, jakt, fangst og fiske på Svalbard. *Norge, Tidsskrift om vårt Land* 12: 74-91.
- Hoel, A. 1930. Rein, moskusokse og hare på Svalbard. *Naturfredning i Norge: Årsberetning* 1930: 5-6. Oslo.
- Klein, D.R. 1968. The introduction, increase and crash of reindeer on St Matthew Island. *J. Wildl. Manage.* 32: 350-367.
- Lønø, O. 1959. Reinen på Svalbard. *Norsk Polarinstitutt Meddelelser* No. 83.
- Lønø, O. 1972. Norske fangstmenns overvintringer. Del I 1795-1892. *Norsk Polarinstitutt Meddelelser* No. 102.
- Lønø, O. 1976. Norske fangstmenns overvintringer. Del III 1892-1905. *Norsk Polarinstitutt Meddelelser* No. 105.

- Martens, F. 1694. Voyage to Spitzbergen and Greenland. I: White, A. 1855 (ed.), *A Collection of Documents on Spitzbergen and Greenland*. Hakluyt Society, London. Pp. 3-174.
- Norderhaug, M. 1969. Svalbardreinen i 1960-årene. Beiteareal og bestand. *Fauna* 22: 253-264.
- Norderhaug, M. 1970. Investigation of the Svalbard reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus*) in Barentsøya and Edgeøya, summer 1969. *Norsk Polarinstitutt Årbok* 1969: 70-79.
- Norderhaug, M. 1975. Svalbardreinen. En kort sammenfatning. MS rapport til Miljøvern-departementet (28.1.1975), Oslo.
- Norderhaug, M. 1981. Exploitation and conservation of living resources in the Norwegian Arctic. I: Freeman, M.M.R. (ed.), *First International Symposium on Renewable Natural Resources and the Economy of the North*. Ottawa. Pp. 118-130.
- Norderhaug, M. 1982. Svalbard. Mennesket i den siste villmark. Universitetsforlaget, Oslo.
- Poole, J. ca.1611. A briefe Declaration of this my Voyage of discovery to Greenland. I: S. Purchas (1906) *Purchas His Pilgrimes*. XIV: 34-41. MacLehose & Sons, Glasgow.
- Reimers, E. 1977. Population dynamics in two populations of reindeer in Svalbard. *Arctic Alpine Res.* 9: 369-381.
- Reimers, E. 1982. Winter mortality and population trends of reindeer on Svalbard, Norway. *Arctic Alpine Res.* 14: 295-300.
- Scheffer, V.B. 1951. The rise and fall of a reindeer herd. *Scientific Monthly* 73: 356-362.
- Thomas, D.C. 1982. The relationship between fertility and fat reserves in Peary caribou. *Can. J. Zool.* 60: 597-602.
- Tyler, N.J.C. 1987a. Natural limitation of the abundance of the high Arctic Svalbard reindeer. PhD thesis, Cambridge University, UK.
- Tyler, N.J.C. 1987b. Sexual dimorphism in the pelvic bones of Svalbard reindeer. *J. Zool.* 231: 147-152.
- Tyler, N.J.C. 1987c. Body composition and energy balance of pregnant and non-pregnant Svalbard reindeer during winter. I: Loudon, A.S.I. & Racey, P.A. (eds.), *Reproductive Energetics in Mammals*. Oxford University Press. Pp. 203-229.
- Tyler, N.J.C. 1991a. Status and distribution of reindeer in Reindalen. Report to Norsk Hydro A/S.
- Tyler, N.J.C. 1991b. Effects of age and reproductive status on fat and muscle reserves in female Svalbard reindeer in autumn. I: Brown, R.D. (ed.), *The Biology of Deer*. Springer-Verlag, New York. Pp. 233-237.
- Øritsland, N.A. (ed.). 1986. Svalbardreinen og dens livsgrunnlag. Universitetsforlaget AS, Oslo.
- Øritsland, N.A. 1998. Reindeer population size and trend on Edgeøya Svalbard. *Polar Res.* 17: 101-105.
- Øritsland, N.A. & Severinsen, T. (upublisert). Initial dynamics of an arctic plant herbivore system.
- Wollebæk, A. 1926. The Spitsbergen Reindeer. *Det Norske Videnskaps Akademi i Oslo. Resultater av de Norske Statsunderstøttede Spitsbergen-ekspeditioner* Vol. 1 Nr.4. Oslo.

PARASITTER, KONDISJON OG REPRODUKSJON HOS SVALBARDREIN

Rolf Langvatn, Steve D. Albon, Robert J. Irvine, Odd Halvorsen og Erik Ropstad

Innledning

Terrestriske pattedyr i høyarktiske områder har gjennom evolusjonsprosesser tilpasset seg levevilkår med store årstidsvariasjoner i næringsgrunnlag og fysiske omgivelser. Som en følge av dette er svalbardreinen *Rangifer tarandus platyrhynchus* spesiell både med hensyn til kroppsutforming, fysiologiske egenskaper, atferd og evne til å utnytte ressursgrunnlaget. Det faktum at en drøvtygger som svalbardreinen har etablert seg med livskraftige bestander i Arktis har også gitt eksistensgrunnlag for en rekke parasitter på de samme breddegrader. Et nærliggende spørsmål blir da i hvilken grad parasittene urgjør en belastning for svalbardreinen, som ellers kan ha nok med å takle de ugjestmilde leveforholdene Arktis representerer.

Bestander av rein og caribou på øyer i høyarktiske områder viser ofte større variasjon i reproduksjonsrater fra år til år enn dyr som lever i fastlandsområder (Leader-Williams 1988). Selv om også vinterdødelighet kan variere mye, tyder tidligere undersøkelser på at variasjon i kalvingsrater fra år til år er en nøkkelfaktor når det gjelder å forstå svingninger i bestandsstørrelse over tid (Reimers 1977, Tyler 1987). På Svalbard hender det år om annet at det vinterstid dannes et tykt islag på bakken som følge av episoder med mildvær og regn som fryser opp på permafrosten. Slike islag kan bli flere centimeter tykke og danner et ugjennomtrengelig panser over vegetasjonen, noe som gjør det ekstra vanskelig for reinen å skaffe seg sårt tiltrengt næring. I slike vintre er det registrert økt dødelighet, særlig blant kalver og eldre dyr, samtidig som kalvingsratene påfølgende sommer er lavere enn normalt (Reimers 1977).

Det er sannsynlig at variasjon i fekunditet (reproduksjonsevne i tid) henger sammen med tilfeldig variasjon i værforhold som gjennom sin effekt på vegetasjonen påvirker reinens energioptak og kondisjon. I tillegg til slike tetthets-uavhengige mekanismer, er det også indikasjoner på at tetthets-avhengige forhold kan ha betydning for reinens populasjonsdynamikk gjennom over-kompensatorisk variasjon i reproduksjonsrater. Tetthets-avhengige mekanismer er tidligere lite studert for svalbardrein, men det er nærliggende å tro at infeksjon med

parasitter kan være del av en slik mekanisme. Med økende tetthet av dyr vil epidemiologiske forhold ligge til rette for økt spredning av parasitter, samtidig som større næringskonkurranse mellom individene kan tenkes å redusere netto energibalanse og kondisjon hos en større del av bestanden enn ellers. I forhold til egnede habitater (leveområder) er tettheten av svalbardrein relativt stor, og infeksjonsnivået av gastro-intestinale nematoder (rundormer i mage-tarmkanal) er mer enn dobbelt så høy som i bestander på fastland (Bye & Halvorsen 1983, Bye 1987). Tilsvarende nivå av parasittbelastning har i andre vert-parasittsystem visst seg å kunne redusere kondisjonen hos vertsdyret (Gulland 1995). Slik sett er det derfor kanskje overraskende at svalbardreinen ikke synes å ha utviklet atferdsmønstre og migrasjonstradisjoner (Tyler & Øritsland 1989) som i sin konsekvens kunne føre til at reinen i større grad unngikk beiteområder med høy risiko for smittespredning.

Selv om mattilgang ikke skulle være en begrensende faktor har det vist seg at gastro-intestinale nematoder kan ha negative konsekvenser for vertsdyrets kondisjon (Symons 1985, Arneberg mfl. 1996), og dermed også for individuell fitness og populasjonsdynamikk i et videre perspektiv (Hudson & Dobson 1995). Teoretiske modeller som betrakter parasitter som funksjonelle mikropredatorer indikerer at parasitter kan influere negativt på populasjonsutviklingen hos vertsarten, avhengig av patogenitet og om de induserer økt dødelighet eller redusert reproduksjon (May & Anderson 1978). Generelt vil bestandsvariasjoner i denne sammenheng gjerne avhenge av samspillet mellom stabiliserende effekter av parasittindusert dødelighet og destabiliserende effekter av redusert reproduksjon, som i seg selv kan lede til sykliske svingninger og til og med kaotiske fluktasjoner. Til tross for at interaksjoner mellom parasitter og vertsdyr kan ha betydning for populasjonsdynamiske prosesser er det imidlertid få empiriske studier som etterprøver de teoretiske modellene (Gulland 1995).

Som en del av TERRØK programmet har dette prosjektet i perioden 1994-1997 undersøkt i hvilken grad gastro-intestinale nematoder i løpemagen

hos simler av svalbardrein har betydning for artens bestandsdynamikk. Siden kalvingsratene hos svalbardrein er påfallende lave i enkelte år, har vi sett nærmere på hvilke stadier i reproduksjonsprosessen som blir påvirket av parasittinfeksjon med ulik intensitet. Vi har undersøkt forskjeller i sesongmessig dynamikk og infeksjonsforløp for de to vanligste nematodeartene, *Marshallagia marshalli* og *Ostertagia gruehneri*, og særlig for den sist nevnte arten har vi sett nærmere på hvilke effekter den kan ha på vertsdirets kondisjon og fekunditet. Dette er også forsøkt kvantifisert gjennom et eksperiment der et utvalg av dyr ble behandlet med medikamenter som fjernet parasittene i mage-tarmkanalen hos vertsdiret. Etter en tid sammenlignet vi denne gruppen med en ubehandlet kontrollgruppe når det gjaldt størrelse på fettdepot, generell kondisjon, kroppsvekter og ovulasjonsrater. Her påviste vi sammenhenger som er nærmere omtalt senere i artikkelen. Siden reinens kondisjon og reproduksjonsevne varierte mer enn det som kan forklares av parasitt-vert forholdet alene har vi også skissert en relasjonsmodell som dessuten tar hensyn til stokastiske variasjoner i svalbardreins ressursgrunnlag sommerstid.

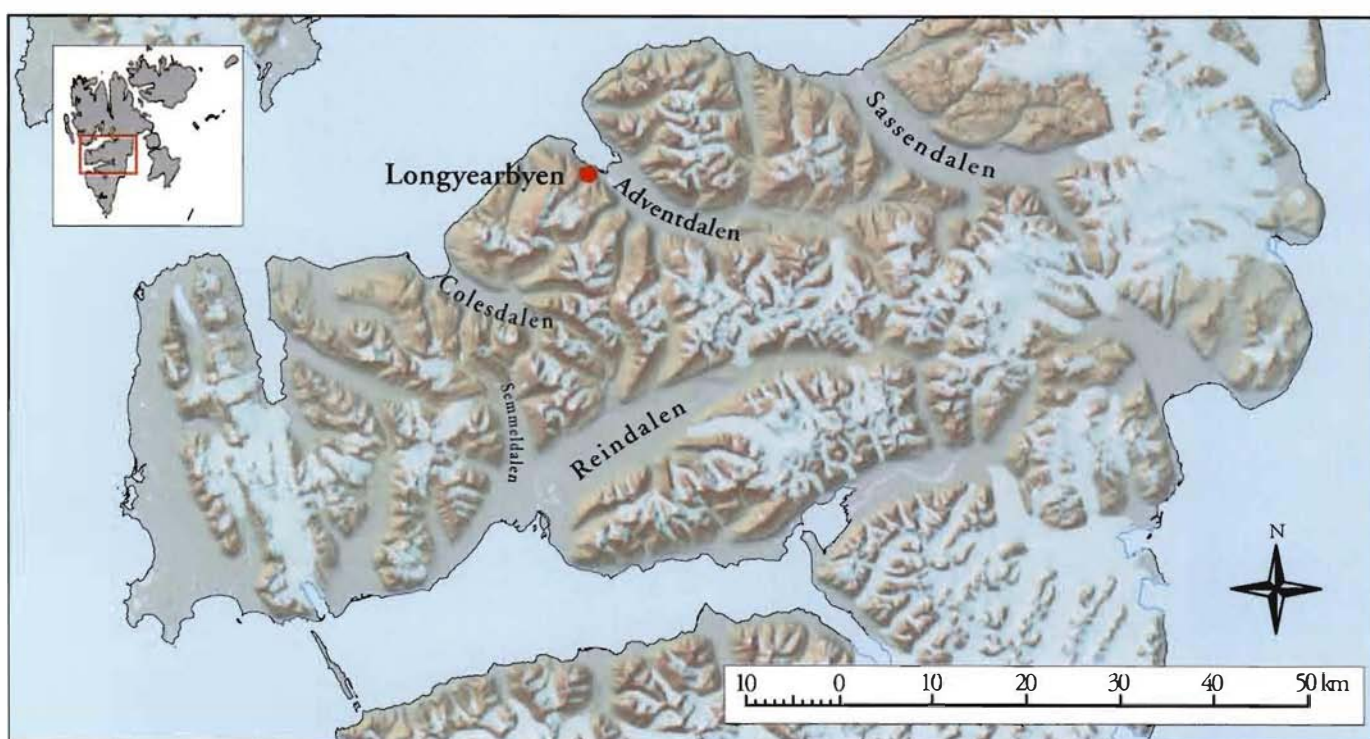
Studieområdet – en frodig del av Svalbards natur

Over halvparten av Svalbard er dekket av isbreer, og relativt sammenhengende vegetasjon finnes bare i deler av landskapet, først og fremst i de breie dalførene på Nordenskiöld Land. Grus og stein dekker store arealer også i lavereliggende områder, og over 200-300 m o. h. finnes det knapt planteliv noe sted. Naturlig nok er reinens utbredelse på

Svalbard knyttet til områder med plantevekst, også der det er vegetasjon lengst nord på øygruppen. De største bestandene av rein finnes likevel i sørvest, med Nordenskiöld Land som et tyngdepunkt. Studieområdet ligger midt på Nordenskiöld Land og omfatter Reindalen-Semmeldalen-Colesdalen (78° 0' N, 15° Ø), sammenhengende dalfører som strekker seg fra Van Mijenfjorden til Isfjorden. Deler av undersøkelsene ble også gjennomført i Sassendalen (78° 20' N, 17° 0' Ø) lenger mot nordøst (Figur 1). Alle disse dalførene er relativt frodige med vegetasjon som veksler mellom plantesamfunn dominert av *Dupontia-Eriophorum*, *Equisetum-Alopecurus* og moser i fuktige partier på flater og lavtliggende områder, og mer grasdominerte vegetasjonstyper på tørrere områder og i dalsidene. De fleste steder danner vegetasjonen en mosaikk med åpne flater av grus og stein. Biomassen er generelt liten, bortsett fra noen fuktigere områder i dalbunnen.

Svalbard er et høyarktisk område med mørketid fra november til februar og midnattsol fra siste halvdel av april til slutten av august. Middeltemperaturen i januar og juli er henholdsvis -15 °C og 6 °C, men temperaturdifferansen mellom kalde vinterdager og varme sommerdager kan bli nærmere 60 °C. Årsnedbøren på Svalbard er lav, oftest under 300 mm. Det meste av nedbøren kommer som snø i vinterhalvåret, spesielt etter jul. Normalt er det snø på bakken fra oktober til juni, men snødybden er heller beskjeden bortsett fra at jevnlig og sterk vind skaper fonner og snøleier som kan være flere meter djupe. Vinterstid er avblåste skrenter og rygger i terrenget de eneste områdene hvor reinen kan finne mat i et landskap som ellers består av snø og is. Hardt klima, lang vinter med minimal mattilgang og en vekstsesong fra midten av juni til september er altså de naturgitte betingelser reinen står over for. Svalbard-

Figur 1.
Studieområdene på Nordenskiöld Land, Spitsbergen, Svalbard.
– Figur: T. Severinsen.



reinen lever på den absolutte nordgrense for store planteetere, og belastninger som parasitter kan under gitte forhold slå negativt ut i den hårfine balansen for tilværelsen.

Fangst og merking av individer

For mer detaljerte studier av parasitter i svalbardrein er det en stor fordel å kunne følge utviklingen hos enkeltindivider med kjent alder og kjønn. Fra prosjektet startet ble det derfor årlig fanget og merket et antall dyr. I startfasen sommeren 1994 ble dyra bedøvd og fanget medikamentelt fra helikopter med "Injecta" bedøvelsesgevær (Øen 1982). Senere ble fangsten mer kostnadseffektivt lagt til vinteren, da reinen ble fanget i et nett (7x5 m) spent opp mellom to snøscootere som kjørte opp på hver sin side av dyr som var plukket ut for merking. Denne fangstmetoden var effektiv og skånsom, og de fleste dyr ble fanget etter mindre enn ca. 200 m. Alle dyr som ble fanget fikk nummererte øremerker og halsbånd i forskjellige farger slik at individer og årsklasser kunne identifiseres også på lang avstand. Nærmere 50 dyr merket første året ble dessuten utstyrt med radiosender for lokalisering over store avstander. I løpet av prosjektperioden ble det i alt merket over 300 individer. I tillegg til andre formål ga dette mulighet til å beregne bestandsstørrelsen i studieområdet til ulike tider av året utfra forholdet mellom merkede og umerkede individer observert ved gjentatte anledninger.

Reinbestanden i studieområdet økte fra ca. 400 dyr i 1996 til ca. 500 dyr i 1997. Foreliggende data tyder også på at bestanden gikk ned fra 1995 til 1996 som en følge av stor dødelighet vinteren 1996 og lave fødselstall påfølgende sommer. I Sassendalen var bestandsestimatene basert på Sysselmannens årlige tellinger fra helikopter.

Omfattende informasjon fra levende og døde reinsdyr

Alle innfangede dyr ble veid, og utfyllende informasjon om kroppsstørrelse fikk vi ved å måle ekstremiteter og deler av kjeveapparatet etter faste prosedyrer. Drektighet hos simlene ble diagnostisert ved hjelp av et portabelt ultralydapparat. Med denne teknikken kunne det også fastslås om fostrene *in utero* var levende eller døde, noe som var spesielt verdifullt vinteren 1996 da mange simler mislyktes med reproduksjonen. Etter hvert kunne ultralydteknikken også brukes til å måle tykkelsen av underhudsfett på levende dyr som et uttrykk for deres fysiske kondisjon. Blodprøver for en rekke formål ble tatt rutinemessig av alle fangede dyr, blant annet som støtteinformasjon for drektighetsdiagnostikken med ultralyd (Ropstad mfl. in press). Dessuten ble det tatt prøver for DNA-

analyse og ekskrementprøver for kvantifisering av parasittbelastningen.

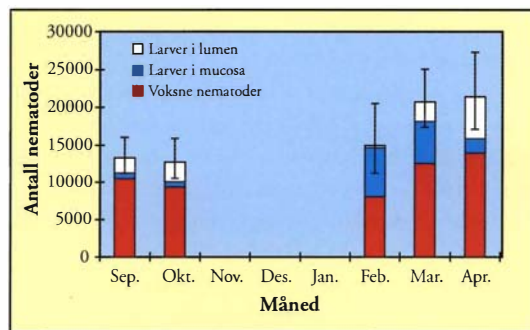
Det er påvist at svalbardreinen kan ha opp til seks forskjellige rundormer som parasitter i løpemagen (Bye & Halvorsen 1983), men ofte er mer enn 95 % av infeksjonen forårsaket av to arter, *O. gruehneri* og *M. marshalli* (Halvorsen & Bye 1986, Bye mfl. 1987). Hos levende reinsdyr vil antall parasittegg i faeces være en bra indeks for mengden av voksne parasitter i mage-tarmkanalen. Indeksen kan kalibreres ved å telle antall voksne parasitter i abomasum (løpemagen) fra avlivede dyr og sammenholde det med faecesprøver fra de samme individene. Irvine mfl. (in press) har beskrevet nærmere framgangsmåten vi benyttet for å kvantifisere voksne parasitter og larver fra lumen og mucosa i abomasum. Riktignok vil eggproduksjon variere med en rekke faktorer slik som de voksne parasittenes fekunditet og vertedyrets immunologiske status, men for andre drøytiggere er det vist at variasjonen innen individene er langt mindre enn variasjonen mellom individer (Gulland 1991). Sammenholdt med data for vekst, kroppsstørrelse, kondisjon og reproduksjonsevne gir altså registreringen av parasittbelastning muligheter til å måle hvilken betydning denne kan ha for vertedyrets fysiske tilstand og fitness. Artsidentifikasjon av parasittene kunne bare gjøres på voksne individer på grunnlag av morfologiske ulikheter hos hanner.

Mellom 20. og 26. oktober ble det hvert år i prosjektperioden skutt et antall rein spesielt til forskningsformål. Dyra ble felt ca. to uker etter den mest hektiske brunstperioden, og histologiske analyser av eggstokkene ga derfor mulighet til å undersøke reproduksjonshistorien til enkeltindivider og andel simler i ulike aldersklasser som hadde ovulert. Reproduksjonsundersøkelsene fulgte samme prosedyre som beskrevet av Langvatn (1992), mens nøyaktig aldersbestemmelse ble gjort i henhold til en metode beskrevet av Reimers & Nordby (1968), basert på antall soner i tannsementen i tannrota av framtenner. Skutte dyr utgjør et verdifullt referansemateriale etter omfattende prøvetaking i form av slaktevekter, organvekter, vevsprøver og diverse skjellett- og kondisjonsmål (Langvatn 1977), som så kan sammenholdes med parasittbelastningen hos de samme individene. Felling av forskningsdyr foregikk både i studieområdet (Colesdalen) og i Sassendalen.

Materiale fra dyr felt om høsten er viktig fordi de fleste kjønns- og aldersgrupper er på topp i kondisjon på denne tid av året, og vi kan da måle de integrerte effektene av faktorer som har påvirket dyras utvikling og tilstand gjennom sommerhalvåret. Dermed kan vi også studere nærmere hvordan individer med ulikt utgangspunkt, det være seg demografisk, kondisjonsmessig eller med hensyn til parasittbelastning, klarer seg gjennom vinterens strabaser. Fallvilt, og et mindre antall dyr skutt til andre årstider enn høsten, har etter hvert gitt utfyllende og viktig informasjon om sesongvariasjoner i både parasittenes og vertedyras livsforløp.

Figur 2.

Forekomst av ulike stadier av nematoder (rundormer) i løpemagen hos svalbardrein fra september til april.



Parasittenes strategi for et samliv med svalbardreinen

Svært mange parasitter har en livssyklus som i tillegg til hovedvert også omfatter en eller flere mellomverter. Den gruppen av nematoder vi har studert har imidlertid egg som kommer ut med fæces, utvikler seg til et larvestadium på bakken, og kommer siden inn i reinen gjennom beitingen til videre utvikling til voksne individer.

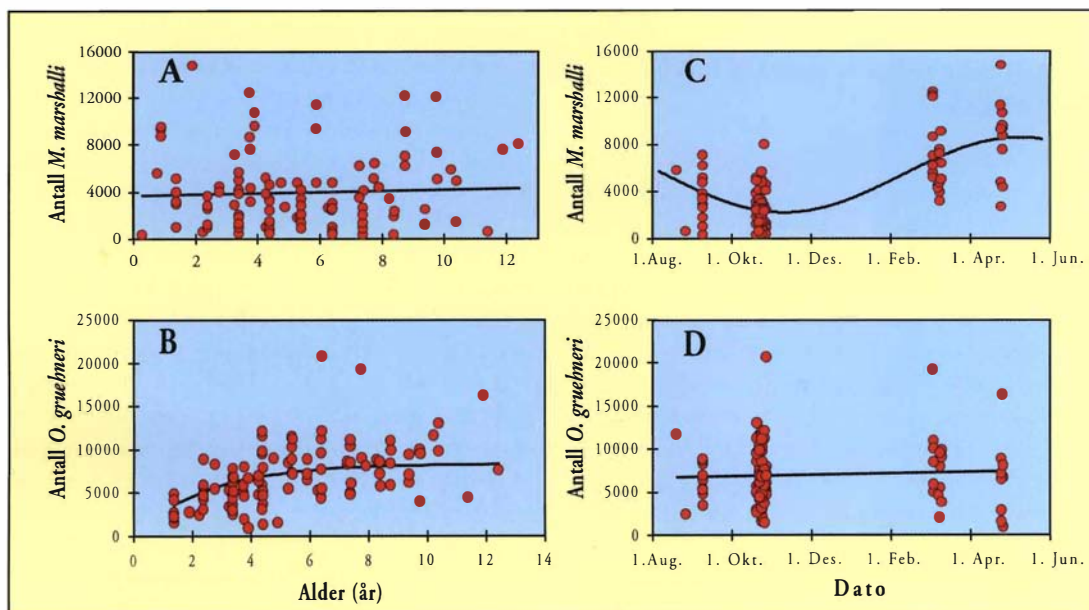
Total parasittbelastning i svalbardreinen varierer med årstid og viser økning fra høsten til ettervinteren (Figur 2). Riktignok kan nivået variere mellom år, men etter statistisk kontroll for år, lokalitet og lignende synes tendensen å være gjennomgående. Det framgår av Figur 2 at forholdet mellom ulike larvestadier og voksne individer også varierte mellom innsamlingsperiodene. Voksne parasitter var relativt mer tallrike i mars og april enn i september-oktober. Larver i løpemagens mucosa viste en topp i antall i februar-mars, men avtok både absolutt og relativt til april. I samme tidsrom økte mengden av larver i løpemagens lumen. Det synes altså som om nedgangen i larvemengde i mucosa var relatert til økningen av larver i lumen. I februar-april utgjorde larver i løpemagen en betydelig del av svalbardreinens totale parasittbelastning. Både relativt og absolutt var forekomsten større i denne perioden enn i andre måneder vi hadde prøver fra.

De to viktigste parasittene vi undersøkte, *M. marshalli* og *O. gruehneri* viste ulikheter med hensyn til forekomst i forhold til alderen på vertsdyret. Prevalens og mengde av *M. marshalli* syntes uavhengig av reinens alder (Figur 3A), mens *O. gruehneri* viste et asymptotisk forløp fra svært lave verdier hos kalver til et relativt stabilt nivå hos dyr som var seks år og eldre (Figur 3B). De to artene var også noe forskjellige med hensyn til forekomst til ulike årstider. Hos voksne simler var forekomsten av *M. marshalli* signifikant forskjellig i ulike måneder ($P < 0,001$). Sesongvariasjonen kan beskrives med en sinuskurve med topp på sensommeren eller våren og laveste verdier på sensommeren eller høsten (Figur 3C). Simler fra Sassendalen viste gjennomsnittlige verdier for parasittbelastning på 5 409 og med en amplitude på 3 159.

I motsetning til dette hadde *O. gruehneri* ingen påviselig variasjon i forekomst mellom årstider, og det var ingen tendens til toppverdier på sensommeren slik tilfellet var for *M. marshalli* (Figur 3D). Det siste er spesielt interessant etter som det kan indikere noe om ulik strategi for spredning og transmisjon hos de to parasittartene (Halvorsen mfl. 1999). *O. gruehneri* viste et klassisk reproduksjonsmønster med eggspredning om sommeren. Mengde egg produsert (egg pr. g fæces) varierte lite eller ingen ting mellom år. Det gjorde imidlertid mengden av voksne parasitter i rein felt i oktober. Variasjon i overføringsrate til reinen er mest sannsynlig resultat av differensiell utvikling og overlevelse av larver i vegetasjonen i barmarksperioden. Det er trolig at nedbør og jordfuktighet spiller en viktig rolle for utviklingen av infektive larver (Levine 1980), og dette kan kanskje forklare en påvist sammenheng mellom nedbørsmengde i juni - august og forekomsten av voksne parasitter i reinen i oktober. I motsetning til *O. gruehneri* viste *M. marshalli* liten eller ingen variasjon i forekomst mellom år og aldersklasser av rein (Figur 3A, Figur 8D), og denne arten kan

Figur 3.

Forskjeller i forekomst av to nematodearter, *Marshallagia marshalli* og *Ostertagia gruehneri* i rein, (A, B) med vertsdyrets alder, (C, D) sesongvariasjon gjennom året.

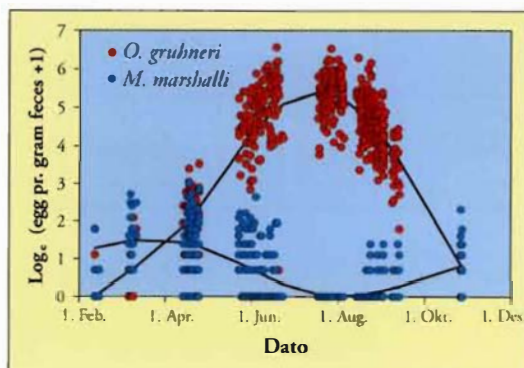


antakelig også overføres til reinen i løpet av vinteren (Halvorsen mfl. 1999).

Generelt er biomassen av planter i Arktis svært begrenset, og forhold som påvirker reinens beitegrunnlag vil potensielt kunne ha effekter på reinens vekst og utvikling, og i siste instans også på bestandsdynamikken. Svalbard er en polar ørken hvor jordfuktighet og nedbør kan være begrensende faktorer for plantevekst. Eksempelvis synes biomasseproduksjonen av polarvier *Salix polaris* å øke med økende nedbør i sommerhalvåret. Tyler (1987) har dessuten registrert at nedgang i reinbestanden gjerne var assosiert med nedbørfattige somre, trolig fordi primærproduksjonen var for lav til at dyra i tilstrekkelig grad kunne bygge opp kroppsvekt og kondisjon foran en lang og hard vinter. Fuktige somre kan altså gi større biomasse og bedre beitegrunnlag, men samtidig også bedre utviklingsforhold for parasittlarvene (Halvorsen 1986). Vanligvis vil reinens beiteopptak øke med større biomasse, noe som igjen øker risikoen for opptak av infektive larver. Variasjon i mengden voksne parasitter (*O. gruehneri*) fra år til år kan følgelig tenkes å være resultat av variasjon i sommernedbør som påvirker både plantevekst, reinens beiteopptak og parasittlarvenes utvikling, og da slik at risikoen for opptak av infektive larver varierer tilsvarende. Variasjon i reinens kroppsvekt, kondisjon og reproduksjon kan så kanskje forklares ut fra en kombinasjon av alle disse faktorene, i tillegg til de effekter som induseres gjennom levevilkåra vinterstid.

Makroparasitter kan potensielt påvirke ressursgrunnlaget for herbivorer ved at næringsopptaket reduseres i sterkt infiserte områder (Grenfell 1988a), og dermed kan også stabiliteten i "plant - herbivore" systemer påvirkes (Grenfell 1988b). "Trade off" mellom fordeler av gode beiteresurser og kostnader med økt parasittinfeksjon vil variere avhengig av ernæringsnivå og fysiologisk tilstand og kondisjon hos de enkelte reinsdyr. Som vi har vist hadde svalbardreinen i enkelte år høy kroppsvekt, god kondisjon og høy reproduksjon til tross for svært høy parasittbelastning. Eksempelvis var simler felt i 1997 signifikant tyngre, hadde større fettdepot og høyere ovulasjonsrater enn simler fra samme årstid i 1995, til tross for dobbelt så høyt infeksjonsnivå av *O. gruehneri*.

Det er vel kjent at parasitter i mage-tarmkanalen hos drøvtyggere kan skade mucosalaget og svekke fordøyelsen, i tillegg til at det også har en negativ effekt på appetitten (Symons 1985, Holmes 1987, Arneberg mfl. 1996). En konsekvens av dette er at sterkt infiserte dyr kan få redusert vekst og kondisjonsutvikling gjennom sommeren, med negative effekter på reproduksjon og overlevelsessevne gjennom vinteren (Gulland 1995). Teoretiske modeller indikerer at parasitter som påvirker fekunditet, uavhengig av ressurstilgang, kan indusere sykliske svingninger eller til og med kaotiske fluktuasjoner i vertsdyrbestanden (May and Anderson 1978). Våre resultat så langt underbygger tanker om at



Figur 4.

Forskjeller i eggproduksjon mellom *Marshallagia marshalli* og *Ostertagia gruehneri* gjennom året (februar til oktober). *O. gruehneri* illustrerer klassisk topp i eggproduksjon om sommeren, i motsetning til *M. marshalli* som i denne perioden viser svært lave verdier, stigende mot høsten og vinteren.

parasitt - vertsdyr mekanismer kan bidra til overkompensatoriske endringer i fekunditet, i tråd med observerte fluktuasjoner i bestanden av svalbardrein. Bortsett fra studier av skotske rypebestander *Lagopus scoticus* (Hudson mfl. 1985, 1992, Hudson 1986, Dobson & Hudson 1992) er det få undersøkelser som illustrerer effekter av parasittinduserte endringer i fekunditet på vertsdyrets populasjonsdynamikk.

Etter som det foreløpig ikke er felt dyr i perioden fra mai til midten av august, foreligger det ikke data som viser mengden av nematoder i løpemagen hos svalbardrein i sommermånedene. Derimot gir et omfattende materiale av eggmengder i faeces for perioden april - september fra Colesdalen - Semmeldalen - Reindalen et godt grunnlag for å se på de to parasittenes reproduksjonssyklus og eggproduksjon. I april var eggproduksjon både hos *M. marshalli* og *O. gruehneri* svært lav og relativt lik med henholdsvis 4,5 og 7,5 egg pr. gram faeces (Figur 4). Etter snøsmeltingen i juni økte eggproduksjonen hos *O. gruehneri* sterkt med en topp i juli på 235,5 egg pr. gram faeces. I samme periode avtok eggmengden fra *M. marshalli*, og i juli ble det funnet egg fra denne arten bare i 1,3 % av prøvene. Fra august var forholdet omvendt. Da økte eggproduksjonen hos *M. marshalli* mens den avtok hos *O. gruehneri*. I slutten av oktober var faktisk eggmengden fra *M. marshalli* noe høyere enn fra *O. gruehneri* med henholdsvis 2,5 og 0,8 egg pr. gram faeces (Figur 4), og med tilsvarende prevalens på 41,2 % og 64,7 %.

Parasittbelastning og effekter på reinens kondisjon og reproduksjon

Effekter av parasittenes tilstedeværelse i reinen kan måles på ulike tidspunkt i løpet av året. Kondisjonsmål om høsten er et integrert uttrykk for livsvilkårene gjennom sommeren, og i tillegg til parasittbelastningen reflekterer de både klimatiske og ressursmessige betingelser for dyra. I statistiske modeller kan det kontrolleres for ulike faktorer slik at effekter av parasittbelastningen kan kvantifiseres spesifikt. Tilsvarende kan en studere effekter av parasittbelastning på reinens reproduksjon gjennom

Tabell 1.

Andel voksne simler og ettårige simler som ovulerte i oktober, var drektige i april året etter og hadde kalv i juni samme år. Antall dyr i materialet i parentes.

År	Voksne simler			Ettårs simler		
	Oktober	April	Juni	Oktober	April	Juni
1994/1995	0,90 (20)	0,66 (41)	0,66 (47)	0,62 (8)	0,17 (12)	0,14 (7)
1995/1996	0,82 (17)	0,63 (62)	0,17 (41)	0,42 (7)	0,19 (23)	0,00 (9)
1996/1997	0,83 (18)	0,91 (77)	0,76 (91)	0,75 (4)	0,00 (6)	0,12 (8)

vinteren og fram til kalving ved å kontrollere for ressurstilgang, kondisjon og demografiske faktorer gjennom drektighetsperioden.

Høstkondisjon og sannsynligheten for ovulasjon

Fra dyr felt om høsten ble det tatt flere kondisjonsmål, eksempelvis kroppsvekt i forhold til skjelettmål, nyrefettindeks og tykkelsen på subkutan fett (underhudsfett) på bakkroppen (krysset). Den sist nevnte parameteren viste seg særlig anvendelig i praksis, og med god forklaringsstyrke i relasjon til variasjon i reinens reproduksjon. Tilsvarende erfaring foreligger fra andre hjortedyr og med lignende indekser (Albon mfl. 1986, Thomas 1982).

Tykkelsen av subkutan fett på bakkroppen hos svalbardrein i oktober synes å avta med mengden av *O. gruehneri* i abomasum (Figur 5A). Tilsvarende kunne ikke påvises for *M. marshalli* (Figur 5B). Det kan indikere at *O. gruehneri*, den mest vanlige nematoden i svalbardrein, er mest patogen. Blant

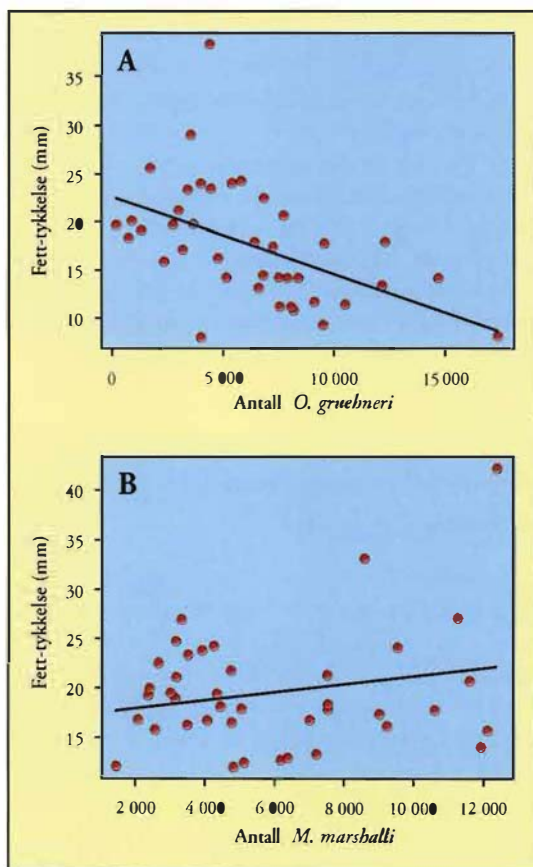
voksne simler (og ungsimler) fant vi en sammenheng mellom slaktevekt og sjansen for ovulasjon ($\chi^2 = 3,96$, $df = 1$, $P < 0,05$; se også Tabell 2). Enda klarere var sammenhengen mellom sjansen for ovulasjon og subkutan fett ($\chi^2 = 8,60$, $df = 1$, $P < 0,01$). I praksis vil det si at ei simle med 30 mm subkutan fett hadde 70 % sjanse for ovulasjon, mens fettmengder på 40 mm og 50 mm ga henholdsvis 88 % og 96 % sannsynlighet, andre forhold forutsatt like (Figur 6). Det synes altså trolig at ved en effekt på reinens kondisjon og kroppsvekt fram til brunsttida, kan parasittbelastning på et vist nivå i neste omgang også påvirke reproduksjonen gjennom andelen simler som ovulerer. Kostnaden med parasittbelastning er tydeligvis knyttet til vertsdyrets evne til å bygge opp kondisjon og kroppsstørrelse, med de konsekvenser det har både for overlevelse og reproduksjon (Figur 6, 7 og 8). Dette understøttes også av eksperimentet vi gjorde med å behandle et utvalg av dyr med "anti-parasitt" medikamenter, og som er nærmere omtalt senere. I de fleste år med god næringstilgang vil svalbardreinen trolig klare seg så bra at den også kan tåle en viss parasittbelastning uten at det har mål-bare konsekvenser for reproduksjon og overlevelse.

Andel voksne simler som ovulerte var gjennomgående høy og varierte fra 0,85 til 0,90 (Tabell 1). Det var ingen signifikant forskjell fra år til år. Ovulasjonsratene for et mindre utvalg av ettårs simler varierte fra omlag 0,40 til 0,75. Gjennomgående hadde ettårs simler lavere ovulasjonsrater enn voksne dyr, og drektighetsratene i april var lavere enn ovulasjonsratene foregående oktober, selv om dette bare ga signifikant utslag i 1996/1997. I to av tre år var ovulasjonsratene også for voksne simler høyere i oktober enn drektighetsratene etterfølgende april. Det tredje året (1996/1997) var tallverdiene motsatt, men resultatet var ikke statistisk signifikant.

Både ovulasjonsrater i oktober og drektighetsrater i april viste positiv sammenheng med tykkelsen av subkutan fett. Ultralyddiagnostikk viste dessuten at drektighetsrater hos simler i april var negativt relatert til mengden parasittegg i faeces foregående sommer.

Kroppsvekt og drektighet

Hos svalbardrein utgjør fett en betydelig del av kroppsmassen om høsten og tidlig på vinteren, og vekttapet gjennom vinteren skyldes for en stor del reduksjon i fettlagene. Fram mot våren og under dårlig næringstilgang kan dessuten forbreining av



Figur 5.

Forholdet mellom subkutan fett hos lakterende simler felt i oktober og mengden av voksne nematoder, (A) *Ostertagia gruehneri* (B) *Marshallagia marshalli*. Fettmengden reduseres med omlag 1 mm pr. 1500 nematoder av *O. gruehneri*, mens det ikke er noen statistisk sammenheng for *M. marshalli*.

Middelvekt i kg \pm SE										
År	Voksne simler					Ettårs simler				
	Oktober		April			Oktober		April		
	Ovulert	Ikke ovulert	Levende foster	Dødt foster	Ikke drektig	Ovulert	Ikke ovulert	Levende foster	Dødt foster	Ikke drektig
1994/1995	65,2 \pm 1,5 (18)	71,5 \pm 4,5 (2)	56,1 \pm 0,8 (26)	(a)	46,4 \pm 0,8 (14)	53,6 \pm 0,9 (5)	56,7 \pm 3,7 (3)	44,0 \pm 3,6 (2)	(a)	38,1 \pm 1,0 (10)
1995/1996	66,0 \pm 1,0 (15)	57,5 \pm 0,8 (3)	44,7 \pm 1,1 (15)	41,1 \pm 0,9 (15)	37,2 \pm 0,9 (23)	56,3 \pm 1,9 (3)	49,1 \pm 2,3 (4)	33,0 \pm 1,0 (2)	32,6 \pm 1,0 (2)	30,5 \pm 0,8 (19)
1996/1997	64,9 \pm 1,4 (15)	57,2 \pm 2,2 (3)	52,6 \pm 0,5 (65)	43,0 \pm 2,0 (2)	43,3 \pm 1,5 (10)	59,0 \pm 1,4 (3)	53,5 (1)	- (0)	- (0)	38,5 \pm 1,7 (7)

muskelmasse og dehydrering bidra til vekttapet. I likhet med resultatene fra oktober var det de tyngste simlene som relativt sett hadde størst sannsynlighet for å være drektige i april - mai (se Tabell 2). Videre var det slik at blant drektige simler var det størst sjanse for å finne levende foster hos de tyngste dyra. I april 1996, etter en vinter med mye is i terrenget, var det 38 % sjanse for at ei 40-kilos simle hadde levende foster. Denne sannsynligheten økte imidlertid med 6 % pr. kilo kroppsvekt slik at for simler på 45 kg var sjansen for å ha levende foster 68 %. For simler på 50 kg og 55 kg var tilsvarende sannsynlighet henholdsvis 89 % og 95 %. Gjennomsnittsvekt for voksne simler denne våren var 42,1 kg mot 56,1 kg foregående år, da selv ikke-drektige simler hadde gjennomsnittsvekt på 46,4 kg. Stor fosterdødelighet våren 1996 hadde rimeligvis sammenheng med at kroppsvektene hos voksne simler var ca. 25 % lavere enn normalt, og at mange dyr var i svært dårlig kondisjon.

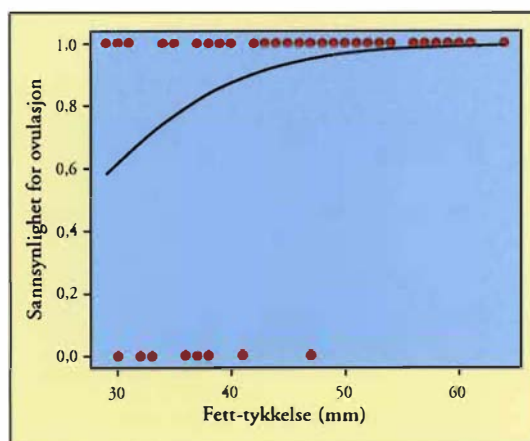
Det finnes lite litteratur om fosterdødelighet hos ville drøvtyggere, men det antas at den er mindre utbredt enn hos domestiserte arter. Fra Skottland er det likevel kjent at unge hundyr hos hjort som var drektige for første gang kunne ha døde foster ved felling om vinteren, etter lengre perioder med snø i overvintringsområdene (Staines 1978). Unge dyr i vekst, og med ekstra energibehov til fosterutvikling, er kanskje særlig sårbare for sviktende næringstilgang.

I 1995 og 1997 var estimerte kalvingsrater i juni og registrerte drektighetsrater i april av omlag samme relative størrelsesorden. Dette til forskjell fra 1996 da kalvingsratene var vesentlig lavere enn det som kunne forventes ut fra registrert drektighet omlag to måneder tidligere ($P < 0,001$). Antatt fosterdødelighet hos ettårs simler fulgte mønsteret for voksne simler (Tabell 1). På bakgrunn av et samlet reproduksjonsmateriale fra dette prosjektet kan det antydes at en relativt større andel av ettårs simler som ovulerer trolig mislykkes med implanteringen i de fleste år sammenlignet med voksne dyr. De ekstremt lave kalvingsratene i 1996 var trolig resultat av fortsatt fosterdødelighet fra april og fram til kalvingen, og kanskje også et innslag av større neonatal dødelighet enn normalt.

Ultralyddiagnostikk i april 1996 viste at 50 % av 30 voksne simler som ikke hadde fått medikamentell behandling mot parasitter hadde døde foster. Av fire undersøkte ettårs simler hadde ei dødt

foster. Ultralydundersøkelsene ble verifisert med et mindre antall felte dyr. Døde foster varierte i vekt fra 263 g til 286 g, og med «crown-rump» lengder fra 21,6 cm til 23,9 cm. Dette var omlag samme kroppsmål som for foster samlet seks uker tidligere i mars ($22,2 \pm 1,19$ cm), men disse var vesentlig tyngre ($357,4 \pm 19,24$ g). Levende foster samlet til samme tid som de døde fostrene i 1996 var vesentlig større (vekt: 930 g, «crown-rump» lengde: 36,5 cm), men likevel betydelig mindre enn foster fra samme tidsrom samlet i tidligere år (vekt: 1,7 kg - 2,3 kg, «crown-rump» lengde: 36,2 cm - 51,7 cm). Dette indikerer at vinteren 1996 var svært hard for mange av simlene, og at de ikke var i stand til å understøtte fosterutviklingen med tilstrekkelig ernæring og energi slik de ellers kunne med bedre beitetilgang. Trolig var en del av simlene så avmagret allerede i februar - mars at fosterdødeligheten startet i dette tidsrommet. Det er rimelig å anta at nettopp under slike marginale forhold kan parasitter bety en belastning som får målbare, demografiske konsekvenser.

I april 1997 var det bare to av 70 drektige simler (2,9 %) som hadde døde foster, etter en vinter som må kunne betegnes som gunstig for reinen når det gjaldt beitetilgang. Våren 1995 (april) ble det ikke undersøkt systematisk om drektige simler hadde levende eller døde foster, men det liten grunn til å tro at døde, inaktive foster ble oversett i nevneverdig grad. Dessuten var andelen drektige simler i april og andel simler med kalv i juni identiske, noe som underbygger antakelsen om at denne vinteren var det liten, om noen, fosterdødelighet. Også vinteren 1995 var gunstig for store deler av reinbestanden på Svalbard.



Tabell 2.

Reproduksjonsstatus og gjennomsnittsvekt med standard feil for simler felt i oktober og simler fanget i april. Materialet fra april 1996 og 1997 inkluderer ikke vekt fra dyr som fikk medikament mot parasitter etter som disse var tyngre enn dyr i kontrollgruppen. (a) Våren 1995 ble det i begrenset grad lagt vekt på å skille mellom levende og døde foster under ultralydundersøkelsene (se tekst). Antall dyr i materialet i parentes.

Figur 6.

Sammenhengen mellom tykkelse av subkutan fett og sannsynligheten for ovulasjon hos voksne simler registrert i siste uke av oktober.

Tabell 3.
Reproduksjonsstatus for to
grupper simler, den ene
behandlet med medikamen-
ter mot parasitter, og den
andre kontrollgruppe.

Reproduksjonsstatus	1995/1996		1996/1997	
	Behandlet	Kontroll	Behandlet	Kontroll
Drektig	8	4	5	4
Ikke drektig	3	4	0	2
Andel drektig	0,73	0,5	1,0	0,67
Foster status				
Levende	5	1	4	3
Dødt	2	1	0	1
Andel levende	0,71	0,5	1,0	0,75

Medikamenter mot parasitter – et eksperiment

Fra våren 1995 ble som nevnt et utvalg av dyr behandlet med medikamenter som skulle ta knekken på parasitter i mage-tarmkanal. Disse dyra ble senere sammenlignet med en kontrollgruppe som ikke hadde fått slik behandling, og vi registrerte eggmengder i faeces, kondisjon, kroppsvekt og reproduksjonsstatus ved senere observasjon og fangst av de samme individene.

Generelt hadde dyr som var behandlet tidligere høyere vekt om våren enn dyr i kontrollgruppen. Det var også tilfelle våren 1996, etter en hard vinter, da alle dyr var lettere enn på samme tid i 1995 og 1997. Våren 1996 var behandlede dyr omlag 3,5 kg tyngre enn kontrolldyr, og tilsvarende 3,0 kg i 1997. I begge år var det også en tendens til at behandlede dyr hadde høyere fekunditet og større sannsynlighet for å ha levende foster (Tabell 3). Tilgjengelig materiale er imidlertid foreløpig for lite til at det kan sies noe sikkert rent statistisk både for de enkelte år og for materialet samlet. Det er ellers verdt å nevne at dyr i kontrollgruppen, samlet for alle år, viste en negativ sammenheng mellom eggmengden i faeces foregående år og sannsynligheten for drektighet (Figur 7).

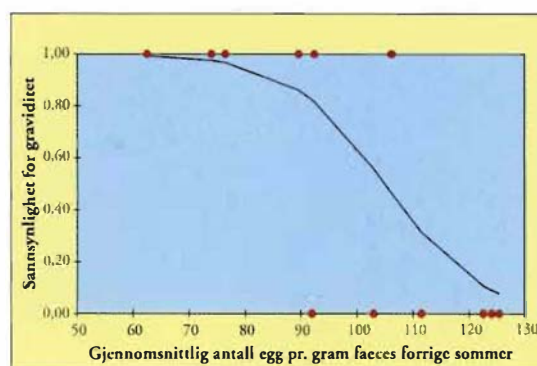
I dette prosjektet har vi dokumentert at fosterdødelighet kan være en viktig årsak til at kalv:simle forholdet i enkelte år kan være mindre enn 1:10 i visse bestander av rein og caribou i Arktis (Tyler 1987). Ovulasjonsraten til voksne simler var jevnt høy, fra 0,8 til 1,0 (upubliserte data), og varierte lang mindre enn drektighetsraten i april og estimert kalvingsrate i juni. I 1994/1995 og 1995/1996 registrerte vi at en av fire simler som ovulerte, enten mislyktes med bedekningen eller mistet fosteret på

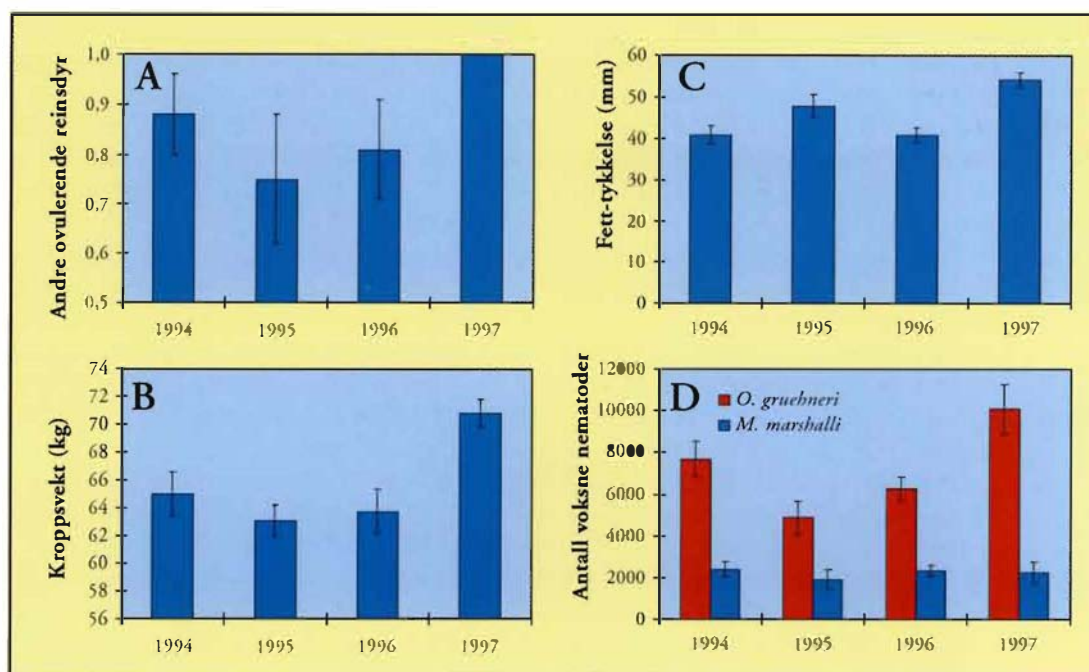
et tidlig stadium. Likevel var gjennomgående to tredeler av voksne simler drektige på et senere tidspunkt. I 1996/1997 og i 1997/1998 var det minimal svikt i reproduksjonen på et tidlig stadium, og omlag 90 % av simlene var drektige med levende foster i april. Dette i kontrast til april 1996 da halvparten av drektige simler hadde døde foster, og bare en av fire voksne simler hadde levende foster. Dette forholdstallet ble ytterligere redusert fram til kalving i første del av juni. Dessuten er det grunn til å tro at neonatal dødelighet var større enn vanlig dette året, etter som fødselsvektene på kalvene var bare halvparten av normalvekter (upubliserte data). I slutten av juni hadde bare en av seks simler kalv. Også Reimers (1977) registrerte lav kalveandel etter vintre med mye ising, men kunne ikke fastslå i hvilken fase av reproduksjonsforløpet reduksjonen skjedde.

Alle undersøkte simler var infiserte med nematoder i løpemagen, og infeksjonen var dominert av de to artene *M. marshalli* og *O. gruehneri*. De to parasittartene viste ulikheter med hensyn til forekomst i rein av ulik alder, spredningsstrategi og effekt på vertsdyret. Økende mengde av *O. gruehneri* hadde en negativ effekt på mengden av lagret fett, noe som dermed indikerer at slik infeksjon kan påvirke overlevelse og reproduksjon hos svalbardrein som en mengderelatert effekt (Figur 8). Den positive virkningen på kroppsvekt og reproduksjon som ble observert hos dyr som fikk medikamentell behandling mot parasittinfeksjon indikerer at parasitter kan påvirke svalbardreinens populasjonsdynamikk.

Foreløpig synes det som om effekter av parasittbelastning hos svalbardrein primært slår ut målbart når dyra er i marginal fysisk kondisjon under vanskelige ernæringsforhold. Skal en forstå vert-parasitt mekanismene i ytterligere detalj, må imidlertid mer klarlegges også når det gjelder disse artenes interaksjoner med klimatiske og vegetasjonsmessige forhold. Spesielt er det viktig å få bedre kunnskap om hvordan reinens næringsseleksjon varierer med stokastisk variasjon i værforhold og ressursgrunnlag, og i hvilken grad gode og dårlige ernæringsforhold avdemper eller forsterker kostnadene med parasittbelastning på varierende nivå. Dette er fokus for vårt videre arbeid med prosjektet.

Figur 7.
Sannsynligheten for drektighet
hos simler i april sammenholdt
med mengden nematode-egg pr.
gram faeces målt foregående
sommer.





Figur 8.

Variasjon i:

A. Andel ovulerende simler.

B. Kroppsvekt.

C. Subcutant fett.

D. Forekomst av de to dominerende nematodeartene hos simler felt i Sassendalen i oktober i åra 1994 - 1997.

Referanser.

- Albon, S.D., Mitchell, B., Huby, B.J. & Brown, D. 1986. Fertility in female red deer (*Cervus elaphus*): the effects of body composition, age and reproductive status. *J. Zool.* 209: 447-460.
- Anderson, R.M. & May, R.M. 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions. I. Regulatory processes. *J. Anim. Ecol.* 47: 219-249.
- Arneberg, P., Folstad, I. & Karter, A.J. 1996. Gastrointestinal nematodes depress food intake in naturally infected reindeer. *Parasitology* 112: 213-219.
- Bye, K. 1987. Abomasal nematodes from three Norwegian wild reindeer populations. *Can. J. Zool.* 65: 677-680.
- Bye, K. & Halvorsen, O. 1983. Abomasal nematodes of the Svalbard reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus* Vrolik). *J. Wildl. Dis.* 19: 101-105.
- Bye, K., Halvorsen, O., Nilssen, K. 1987. Immigration and regional distribution of abomasal nematodes of Svalbard reindeer. *J. Biogeography* 14: 541-558.
- Dobson, A.P. & Hudson, P.J. 1992. Regulation and stability of a free-living host-parasite system: *Trichostrongylus tenuis* in red grouse. II. Population models. *J. Anim. Ecol.* 61: 487-498.
- Grenfell, B.T. 1988a. Gastrointestinal nematode parasites and the stability and productivity of intensive ruminant grazing systems. *Philos. Trans. R. Soc. London (Biol.)* 321: 541-563.
- Grenfell, B.T. 1988b. Parasitism and the dynamics of ungulate grazing systems. *Am. Nat.* 139: 907-929.
- Gulland, F.M.D. 1991. The role of parasites in the population dynamics of Soay sheep on St. Kilda. Unpub. PhD thesis, University of Cambridge, UK.
- Gulland, F.M.D. 1995. The impact of infectious diseases on wild animal populations - a review. I: Grenfell, B.T. & Dobson, A.P. (eds.), *Ecology of Infectious Diseases in Natural Populations*, Cambridge University Press, Cambridge, UK. Pp. 20-51.
- Halvorsen, O. 1986. On the relationship between social status of host and risk of parasitic infections. *Oikos* 47: 71-74.
- Halvorsen, O. & Bye, K. 1986. Parasitter i svalbardrein I. Rundmark i løpen. I: Øritsland, N.A. (ed.), *Svalbardreinen og dens livsgrunnlag*, Universitetsforlaget, Oslo. Pp. 120-133.
- Halvorsen, O., Stien, A., Irvine, J., Langvatn, R. & Albon, S.D. 1999. Evidence for continued transmission of parasitic nematodes in reindeer during the Arctic winter. *Int. J. Parasitol.* 29: 567-579.
- Holmes, P.H. 1987. Pathophysiology of nematode infections. *Int. J. Parasitol.* 17: 443-451.
- Hudson, P.J. 1986. The effect of parasitic nematode on the breeding production of red grouse. *J. Anim. Ecol.* 55: 85-92.
- Hudson, P.J., Dobson, A.P. & Newborn, D. 1985. Cyclic and non-cyclic populations of red grouse: a role for parasitism? I: D. Rollinson & R.M. Anderson (eds.), *Ecology and Genetics of Host-Parasite Interactions*, Academic Press, London. Pp. 77-89.

- Hudson, P.J. & Dobson, A.P. 1995. Macroparasites: observed patterns in naturally fluctuating animal populations. I: Grenfell, B.T. & Dobson, A.P. (eds.), *Ecology of Infectious Diseases in Natural Populations*, Cambridge University Press, Cambridge, UK. Pp. 144-176.
- Hudson, P.J., Newborn, D. & Dobson, A.P. 1992. Regulation and stability of a free-living host parasite system: *Trichostrongylus tenuis* in red grouse. I. Monitoring and parasite reduction experiments. *J. Anim. Ecol.* 61: 477 - 486.
- Irvine, R.J., Stien, A., Halvorsen, O., Langvatn, R. & Albon, S.D. In press. The population dynamics of parasitic nematodes of Svalbard reindeer: species differences in age intensity and seasonality. *Parasitology*.
- Langvatn, R. (ed.) 1977. Criteria of physical condition, growth and development in Cervidae, - suitable for routine studies. Nordic Council for Wildlife Research, Stockholm.
- Langvatn, R. 1992. Analysis of ovaries in studies of reproduction in red deer (*Cervus elaphus*, L.): Applications and limitations. *Rangifer* 12: 67-91.
- Leader-Williams, N. 1988. Reindeer on South Georgia: the ecology of an introduced population. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Levine, N.D. 1980. Weather and the ecology of Bursate nematodes. *Int. J. Biometeorol.* 24: 341-346.
- May, R.M. & Anderson, R.M. 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions. II. Destabilising processes. *J. Anim. Ecol.* 47: 249-267.
- Reimers, E. 1977. Population dynamics of two subpopulations of reindeer in Svalbard. *Arctic Alpine Res.* 9: 369-381.
- Reimers, E. & Nordby, Ø. 1968. Relationship between age and tooth cementum layers in Norwegian reindeer. *J. Wildl. Manage.* 32(4): 957-961.
- Ropstad, E., Johansen, E., King, C., Dahl, E., Albon, S.D., Langvatn, R., Irvine, R.J., Halvorsen, O. & Sasser, G. In press. Comparison of plasma progesterone, transrectal ultrasound and pregnancy specific proteins (PSPB) used for pregnancy diagnosis in reindeer. *Acta Vet. Scand.*
- Staines, B.W. 1978. The dynamics and performance of a declining population of red deer (*Cervus elaphus*). *J. Zool.* 184: 403-419.
- Symons, L. 1985. Anorexia: occurrence, pathophysiology, and possible causes in parasitic infections. *Adv. Parasitol.* 24: 103-133.
- Thomas, D.C. 1982. The relationship between fertility and fat reserves of Peary caribou. *Can. J. Zool.* 60: 597-602.
- Tyler, N.J.C. 1987. Natural limitation of the abundance of the high arctic Svalbard reindeer. PhD thesis, University of Cambridge, UK.
- Tyler, N.J.C. & Øritsland, N.A. 1989. Why don't Svalbard reindeer migrate? *Holarctic Ecol.* 12: 369-376.
- Øen, E.O. 1982. A new darting gun for the capture of wild animals. *Nord. Vet.-Med.* 34: 39-43.

ØSTMARKMUS

Den russiske invasjonen

Rolf A. Ims og Nigel G. Yoccoz

Invasjonen

En gang mellom 1920 og 1960 stevnet russiske skip inn Isfjorden med noen små, pelskledte blindpassasjerer om bord. Blindpassasjerene var individer av en markmusart. De dannet grunnlaget for den eneste nåværende illegale bosetningen på Svalbard - en bosetning som antallsmessig i enkelte år utnummerer alle andre kjente varmblodige landbeboere på Svalbard.

Vi vet ikke hvor lenge denne innvasjonen gikk upåaktet hen. Russerne etablerte seg i Fuglefjellaområdet med hovedsete i Grumanbyen allerede i 1920, stedet hvor markmusene framdeles finnes. Men først i 1966 ble smågnagerne beskrevet av en finsk ekspedisjon (Nyholm 1966) som besøkte lokaliteten i 1960. De ble artsbestemt til sørmarmmus *Microtus arvalis* - en nær slektning av vår egen markmus *Microtus agrestis* som finnes tallrikt i Fastlands-Norge. Markmusslekten *Microtus* har imidlertid mange arter - de fleste ganske små 10-15 cm lange gnagere, med korte ører nærmest skjult i den brungrå pelsen og med en kort, hårkledd hale som er vanligvis under en tredjedel av kroppslengden. Flere av artene har så like ytre kjennetegn at man må studere arvematerialet for å bestemme arten med sikkerhet. Derfor er det ikke så rart at de finske zoologene eller andre zoologer som kom senere (f.eks. Alendal 1977, Bolshakov & Shubnikova 1988, Krumpal mfl. 1991) bestemte dyrene de fanget på Svalbard til feil art. I 1989 viste vi nemlig ved hjelp av kromosomanalyse at arten var *Microtus epiroticus* (Fredga mfl. 1990). Denne arten hadde ikke på dette tidspunktet noe offisielt norsk navn - så vi døpte den østmarkmus. Navnet ble valgt på bakgrunn av artens østlige utbredelse i Europa - som strekker seg fra Finland i nordvest, Hellas i sør og et godt stykke østover inn i Russland. Det har vært en del diskusjon om hva som er det korrekte latinske navnet for østmarkmus (Fredga mfl. 1990). Den mest vanlige nomenklaturen synes nå å være det tungebrykende *Microtus rossiaemeridionalis*.

Det er mest sannsynlig at østmarkmusene på Svalbard er kommet med skipslaster med dyrefór fra Leningrad-området til de russiske bosetningene i Isfjorden. En tilsvarende kolonisering av Wasa-området i Finland skjedde under den annen verdenskrig. Her fulgte musene med høylaster fra Karelen i

det nåværende Russland (H. Henttonen pers. medd.). Faktisk ser det ut til at østmarkmusa kan overleve på tørt høy gjennom vinteren. I alle fall huser høyløer i de finske jordbrukslandskap faste bestander av arten.

Det er ikke uvanlig at smågnagere lurar seg med skipslaster og på den måten blir spredt verden rundt. Husmus *Mus musculus* og brunrotte *Rattus norvegicus* er helt klassiske eksempler på dette. Disse er også fra tid til annen å finne i Longyearbyen, men da alltid i nær kontakt med bebyggelsen. Det finnes også flere eksempler på at gnagere av markmusslekten har etablert seg på øyer ved hjelp av mennesker (se f.eks. Berry & Rose 1975). Så det er ikke i første rekke det geografiske spranget som østmarkmusa har gjort som er spesielt i dette tilfelle. Mer oppsiktsvekkende er det at østmarkmusa har klart det store miljømessige spranget mellom et åkerlandskap i det kontinentale Øst-Europa til et barsk arktisk miljø på Svalbard. På Svalbard lever musene nå helt uavhengig av menneskelige bosetninger. Grumantbyen ligger for lengst i ruiner. Men de frodige, guanogjødslede skråningene i Fuglefjella mellom Grumantbyen og Bjørndalen ser ut til å tilby musene de forhold som kreves for å overleve selv den ugjestmilde arktiske vinteren. Maten er her både rikelig og næringsrik nok for disse gnagerne som lever utelukkende av gress og urter. Ur og stein under gressbakken gjør det mulig for musene å leve et beskyttet liv i hulrom mellom steiner under bakken, i alle fall til visse tider. God drenering i urene gjør trolig sitt til at dyrene ikke kommer i direkte kontakt med permafrosten.

I motsetning til de fleste steder i Arktis mangler Svalbard endemiske smågnagerarter; f. eks. lemen. Hvorvidt dette skyldes de rådende miljøforholdene eller biogeografiske forhold knyttet øygruppens lange isolasjon fra andre områder i Arktis, vites ikke. I alle fall ser det ut til at østmarkmusa har invadert et slags økologisk vakum i Fuglefjella-området. Den har ingen konkurrenter og få fiender. Næringskjeden med en rekke spesialiserte smågangerpredatorer på toppen, som er en viktig komponent i de fleste øvrige tundra-økosystem (Stenseth & Ims 1993), mangler på Svalbard. Dette betyr ikke at det er helt fritt fram for østmarkmusa på Svalbard. Dette er artens meget beskjedne utbredelse et bevis på. Østmarkmusa er ikke funnet med sikkerhet utenfor kyststrekningen



Figur 1.
Det store bildet viser et parti fra Fuglefjella i Isfjorden med kjerneområdet for østmarkmusbestanden. De grønne skrånningene representerer trolig de frodigste terrestriske biotopene på Svalbard. Vegetasjonen domineres av polarreverumpe *Alopecurus alpinus*, og store partier med mosedekke uten noe særlig karplanter. Det underliggende akkumulerte torvdekket er stedvis flere meter tykt. Store kolonier av krykkje *Rissa tridactyla* og polarlomvi *Uria lomvia* finnes i fjellveggene. Alkekonge-kolonier All alle finnes i et sjikt av urer ovenfor fjellveggene. Østmarkmusa er vanligst på stabile og godt drenerte lokaliteter. På slike steder hvor det har vært mus gjennom lang tid har de vært med på å forme mikrotopografien på lignende måte som lemen gjør andre lokaliteter i Arktis. De små bildene viser henholdsvis en typisk østmarkuslokalitet og en representant for bestanden med en av prosjektets mange hundre levendefeller.
– Foto: R.A. Ims.

Longyearbyen - Barentsburg, selv om det har versert rykter om funn av småganger andre steder (Yoccoz mfl. 1990). Det er helt klart at det er miljøet som setter grenser for en videre ekspansjon av østmarkmusa. Kombinasjonen av mye næring samt stabile og godt drenerte grunnforhold finnes bare i en smal stripe langs denne delen av Isfjordkysten. I den grad andre lokaliteter med lignende kvaliteter finnes på Svalbard, vil musene ha vanskeligheter med å nå dem på egen hånd; fjorder, breer og andre ugjestmilde områder vil fungere som effektive barrierer mot videre spredning. Og som vi skal se senere i dette kapitlet, er selv ikke tilværelsen i Fuglefjella uproblematisk for østmarkmusa.

En god modell for økologisk forskning

Det er flere momenter som gjør at arktiske plante- og dyrebestander er verdifulle objekter, eller såkalte modellsystemer, for biologisk grunnforskning. Det som tradisjonelt har vært mest fokusert i arktisk biologi, er individenes atferdsmessige og fysiologiske tilpasninger til klimaforholdene. For det terrestriske dyrelivet innebærer vintrene på Svalbard en stor utfordring med uforutsigbare variasjoner med vide utslag i temperatur og nedbør både innen og mellom år. For arktiske smågnagerarter som er avhengig av å være aktive under hele vinteren betyr

særlig is- og snøforholdene mye. "Ekte" arktiske arter som for eksempel halsbåndlemen *Dicrostonyx torquatus*, har utviklet tilpasninger i både livshistorie, kroppsbygning og i fysiologi (Stenseth & Ims 1993). Østmarkmusa på Svalbard blir et interessant tilfelle i denne sammenhengen fordi den ikke har hatt så lang (evolusjonær) tid til å tilpasse seg de arktiske forholdene som «ekte» arktiske dyrearter har hatt. Våre første studier av østmarkmusa var derfor motivert av muligheten for å finne ut om genetiske tilpasninger til livet på Svalbard overhodet hadde funnet sted. Vi etablerte laboratoriekolonier av dyr med herkomst fra henholdsvis Svalbard og Finland for å teste om Svalbard-dyrene hadde kroppsvækt og reproduksjonsrater som var forskjellig fra dyrene i Finland. Bortsett fra noen minimale forskjeller i vekstkurvene hos unge individer før avvenning, var de to laboratoriekoloniene bemerkelsesverdig like (Yoccoz mfl. 1993). Når det gjelder atferdstilpasninger, er det omtrent umulig å gjøre direkte atferdsobservasjoner på markmusarter ute i naturen. En mer indirekte metode er å bruke radiotelemetri for å studere arealbruk og dyrenes sosiale organisering. Ved å sette radiosendere på 21 individer i Fuglefjella fant vi ut at østmarkmusa hadde et arealbrukssystem som lignet det andre markmusarter har. Reprodukerende hunner kunne leve i tette grupper med sterkt overlappende leveområder. De kunne i tillegg ha bemerkelsesverdig små leveområder (mindre enn 100 m²), og dermed skulle alt ligge til rette for svært høye bestandstettheter.

Arktis byr også på gode modellsystemer for bestandsøkologer som er interessert i hvilke faktorer som bestemmer variasjoner i dyrebestanders utbredelse og antall. På Svalbard gir de store variasjonene i vinterforholdene gode mulighet til å studere effekten av ekstreme klimaforhold på bestandene, inkludert hvordan slike klimavariasjoner samvirker med andre viktige faktorer, for eksempel bestandenes tetthet. Interaksjoner (samvirkning) mellom såkalte tetthetsuavhengige (klima) og tetthetsavhengige faktorer kan være bestemmende for hvordan bestandene varierer over tid (dvs. bestandsdynamikken), og dette er nå et svært aktuelt og debattert emne innen fagfeltet bestandsøkologi. Et annet viktig aspekt ved arktiske bestander er at de eksisterer i en svært enkel økologisk sammenheng. Dette gjør at det blir lettere for forskerne å belyse en del grunnleggende bestandsøkologiske prinsipper. For eksempel har økologet helt siden århundreskiftet studert sørlige bestander av smågnagere for å få ny grunnleggende kunnskap innen bestandsøkologi. Det har imidlertid vist seg at de økologiske relasjonene smågnagerne inngår lenger sør (f. eks. på fastlandet i Norge) er så mange og så komplekse at man til tross for mange års intens forskning ikke har kommet fram til klare resultater. Kanskje hadde bestandsøkologien som vitenskap i dag hadde hatt et bedre empirisk grunnlag hvis man i større grad hadde fokusert først på å studere hvordan bestander fungerer under enkleste mulige forhold. Østmarkmusa på Svalbard er et godt forskningsobjekt i så måte. Den har som sagt ingen konkurrenter om føden i motsetning til arter i mer sørlige egne. Og mens smågnagere sørpå har en hel hærskare av rovpattedyr og rovfugl som har spesialisert seg på musejakt, er det ingen arter i den sparsomme Svalbard-faunaen som kan basere sin overlevelse på mus, selv om fjellreven *Alopex lagopus* nok snapper en mus i ny og ne. Denne reduksjonen i antall mulige bestandsregulerende faktorer (rovdyr og konkurrenter) sammen med den begrensede utbredelsen (dvs. en smal kystremse langs Isfjorden), gjør at bestanden av østmarkmus på Svalbard er et godt "modellsystem" for bestandsøkologisk grunnforskning.

Et prosjekt på østmarkmusas bestandsøkologi på Svalbard

Sommeren 1990 startet vi et prosjekt som hadde til hensikt å belyse østmarkmusas bestandsøkologi i Fuglefjella-området. Vi var interessert i å dokumentere hvordan bestanden varierte i rom og tid, og videre, å framskaffe data som kunne belyse hvilke demografiske prosesser som lå til grunn for bestandsdynamikken. For å kunne estimere demografiske parametre som overlevelse, rekruttering og spredning innen bestanden, satte vi igang et levendefangstprogram som varte i sju år (1990-1996). Østmarkmus er forholdsvis lette å fange i levendefeller,

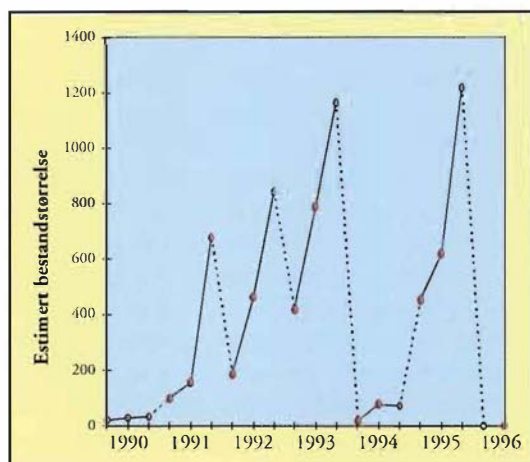
og det er mulig å individmerke de fleste dyrene innen lokale bestander ved å etablere fangstfelt med ca. 10 m mellom hver felle. Ved å gjøre fangst og gjenfangst av individmerkede dyr over en periode på 4-5 dager med 8-10 fellesjekker kan man ved hjelp av statistiske modeller, som korrigerer for fangstsannsynligheten, estimere den lokale bestandstørrelsen. Sannsynligheten for at et gitt dyr blir fanget i en gitt fangstperiode avhenger av kjønn, alder, individuell atferd, sesong og bestandstetthet og kan variere mellom 50 og 80%. For å få korrekte estimater er det helt nødvendig å korrigere for denne heterogeniteten i fangbarhet. Ut fra flere påfølgende fangstperioder (f.eks. med en måneds mellomrom) kan man også bruke denne type modeller til å estimere overlevelse, rekrutterings- og kjønnsmodningsrater. Bortsett fra i 1990 hadde vi tre slike fangstperioder pr. år; dvs. en i månedskiftet juni/juli, en i tidlig august og en i midten av september. Ved at hver fangst koordiner festes får vi også muligheter til å måle spredningsdistanser for de individene som forflyttet seg innen fangstfeltene. I løpet av de sju årene fanget vi 4 627 individet til sammen 15 087 ganger.

Allerede etter den første fangstsesongen i Fuglefjella forsto vi at hva som kan kalles den romlige komponenten i østmarkmusas bestandsdynamikk var viktig. For det første er ikke østmarkmus-bestanden kontinuerlig utbredt i dette området. Gunstige habitater kan være mer eller mindre isolert fra andre habitatflekker ved at de er omsluttet av ubeboelige områder i form av mose-tundra og ustabil grunn uten den type vegetasjon og substrat som arten krever. Mens noen habitatflekker som lå sentralt plassert i Fuglefjella, var såpass store at de så ut til å huse ganske permanente delbestander, var andre habitater små og isolerte og ikke alltid bebodd. For å studere denne romlige heterogeniteten i utbredelse og bestandsdynamikk etablerte vi til sammen fem fangstfelt i en gradient fra en stor sentral habitatflekk, som vi heretter vil kalle *Kjerneområdet*, til noen små isolerte habitatflekker inne blant ruinene i den fothenværende *Grumantbyen*. I tillegg til disse ytterpunktene i denne gradienten vil vi også her referere resultater fra en mellomliggende, forholdsvis liten habitatflekk som vi kaller *Grenseområdet*.

Bestandsvariasjon i rom og tid

Under vårt første besøk i Fuglefjella i august 1989 ble det ikke drevet noen systematisk levendefangst. Da samlet vi kun inn dyr til laboratoriestudiene som vi har beskrevet over (se også Yoccoz mfl. 1990). Imidlertid fant vi svært høye bestandstettheter overalt, også inne i selve Grumantbyen. Da vi startet den ordinære levendefangsten i tidlig juli 1990 hadde bestanden opplevd en dramatisk nedgang i antall dyr over vinteren og hele bestanden besto av i underkant av 50 individer. Østmarkmusas utbredelse var da begrenset til en liten

Figur 2.
Variasjonen i det estimerte total-antall østmarkmus på våre fangsfelt i perioden 1990-1996. Endringen i antall mellom de tre fangsperiodene pr. sommer/høst er vist med heltrukne linjer. Stiplet linje viser endringen fra høstfangst i september til forsommerfangst i juni/juli.



del av Kjerneområdet. Resten av utbredelsesområdet lå øde med bare rester etter vinteraktivitet i form av avbeitet vegetasjon og ekskrementer. Bestanden økte så over de neste tre årene og nådde en topp i 1993 med en estimert samlet bestandstørrelse på 1 200 individer i våre fangsfelt (se Figur 2).

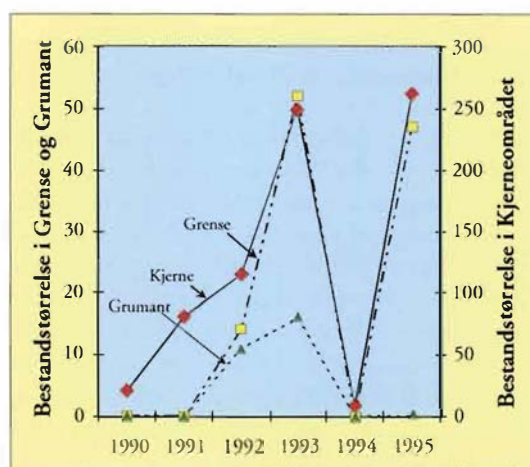
Dette tallet utgjorde imidlertid da bare en liten brøkdel av den samlede bestanden hvis yttergrenser nådde Longyearbyen i øst og Colesbukta i vest. Det kan godt tenkes at det totale antallet østmarkmus på Svalbard høsten 1993 var seks-sifret. Over vinteren 1993/94 opplevde bestanden et nytt dramatisk "crash", og igjen var det bare et fåtall mus i Kjerneområdet i juni i 1994 og bestanden økte bare svakt over sommeren. Den påfølgende utviklingen i bestanden var forbløffende. Mens bestanden hadde avtatt over vinteren alle de foregående årene, noe som er normalt hos smågnagere, hadde bestanden femdoblet seg over vinteren da vi gjorde fangsten rett etter at snøen hadde smeltet i 1995. Den kraftige veksten i bestanden fortsatte over sommeren og en "all time high" for bestanden ble nådd i september. Neste vinter (1995/96) var mer katastrofal for bestanden enn hva vi hadde sett før. Faktisk var vi ikke i stand til å fange et eneste dyr på våre fangsfelt sommeren 1996. Av grunner som vi skal komme tilbake til, hadde bestanden overlevd kun i noen små habitatflekker oppe i alkekongeurene.

Den typiske bestandsdynamikken for nordlige smågnagerbestander er regelmessige (sykliske) svigninger med et toppår hvert tredje-fjerde år. Selv om sju år er en for kort tidsperiode for å fastslå om det forekommer noen regelmessighet i svigningsmønsteret hos Svalbard-bestanden av østmarkmus, er den svært raske bestandsveksten fra bunnåret 1994 til toppåret 1995 helt utypisk for sykliske smågnagerbestander.

Hvis vi ser nærmere på den romlige komponenten i disse bestandsvigningene, eksemplifisert med forsommerbestanden i Kjerneområdet, Grenseområdet og i Grumantbyen (Figur 3), ser vi at den lille delbestanden i Grumant og den noe større delbestanden i Grenseområdet døde helt ut etter crashvintrene 1989/90 og i 1993/94. Etter vinteren 1989/90 tok det nesten to år før musene hadde rekolonisert disse små og perifere habitatflekkene som ligger opp til 500 meter unna kjerneområdet. Mens koloniseringen av Grenseområdet skjedde allerede sommeren etter crashvinteren 1993/94, skjedde ingen tekolonisering av Grumant i studieperioden. Den meget raske koloniseringen av "tapt land" etter crashvinteren 1994/95 er også godt illustrert ved den romlige ekspansjonen av dyr innen Kjerneområdet (Figur 4).

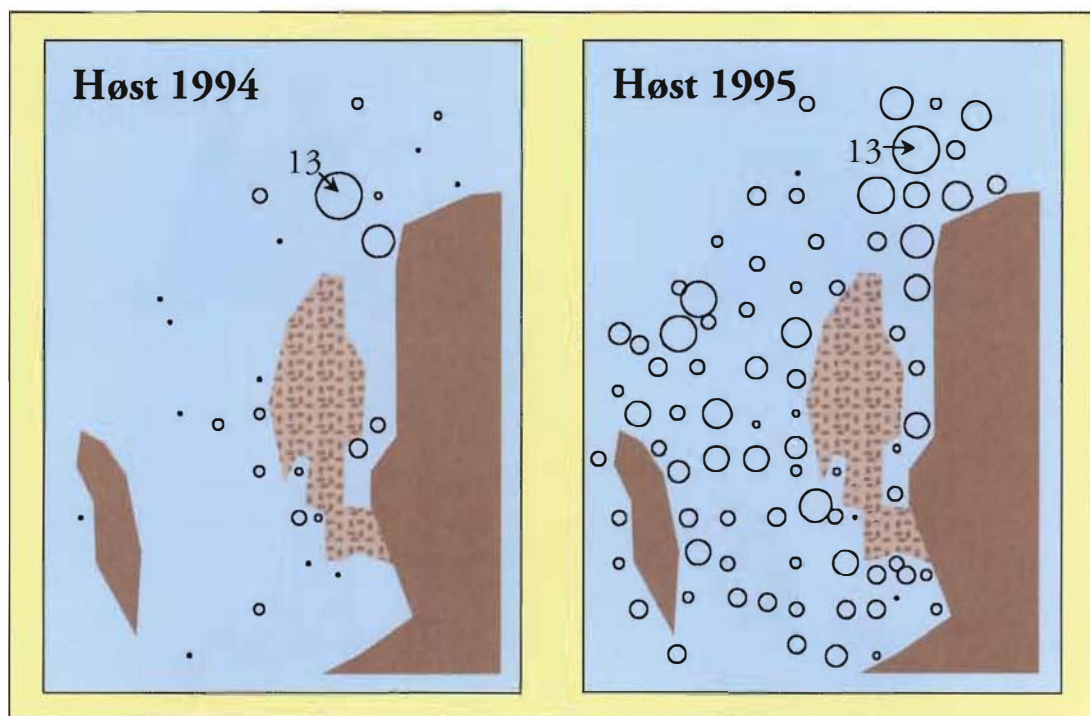
Til tross for at bestanden har et stort spredningspotensiale, var det svært få individer som byttet leveområde (dvs. flyttet mer enn 20 meter) innen våre fangsfelt. Av unge hunner som gikk i felene for første gang en periode og ble funnet på fangsfeltet en fangstperiode senere, var det bare 13% som flyttet til et nytt leveområde. Hos voksne hunner var denne andelen bare ca. 7%. Denne lave observerte spredningsraten innen fangsfeltene kan virke paradoksalt på bakgrunn av hvor raskt populasjonen kan ekspandere i rom. Vi tolker dette imidlertid slik at de fleste dyr som forlater hjemstedet sprer seg langt. Radiotelemetri på unge fjellrotter *Microtus oeconomus* som er på vandring, har vist at de kan bevege seg godt over en kilometer i løpet av en natt (Steen 1994). Dette forklarer også hvorfor østmarkmus plutselig kan bli observert inne i Longyearbyen, langt unna nærmeste gode ynglested.

Figur 3.
Den romlige komponenten i bestandsvigningene hos østmarkmus i Fuglefjella-området eksemplifisert ved vårbestandene i de tre fangsfeltene "Kjerneområdet", "Grenseområdet" og "Grumantbyen".



Demografi

Det er åpenbart av det ovenforstående at hva som skjer under snø og is i vinterperiodene er mest bestemmende for den totale bestandsdynamikken i østmarkmusbestanden på Svalbard. I enkelte vintre er det svært stor dødelighet som fører til at bestanden kolliderer og dør ut over store områder. Den andre ytterligheten så vi i vinteren 1994/95 da bestanden ble mangedoblet over vinteren (Figur 2). Gjennom denne vinteren reproduiserte dyrene under snøen. Vinter-reproduksjon skjedde også gjennom vinteren 1992/93, men i da i noe mindre grad. Altså fant reproduksjonen sted i vintrene foran de to bestandstoppene i denne sju-årige bestandstidsserien.



Figur 4.
Den romlige fordelingen av fangster av voksne, reproduktive dyr i Kjerneområdet september 1994 og 1995. Størrelsen på sirklene er proporsjonal med antall fangster per felle (maks 13 fangster). De skraverte områdene utgjør ubeboelige områder for østmarkmus; henholdsvis fuktig mosetundra (skygge) og vegetasjonsløs ur.

Det er verdt å merke seg at det samme fenomenet (dvs. vinterreproduksjon før toppår) synes å forekomme i lemenpopulasjoner andre steder i Arktis (Stenseth & Ims 1993).

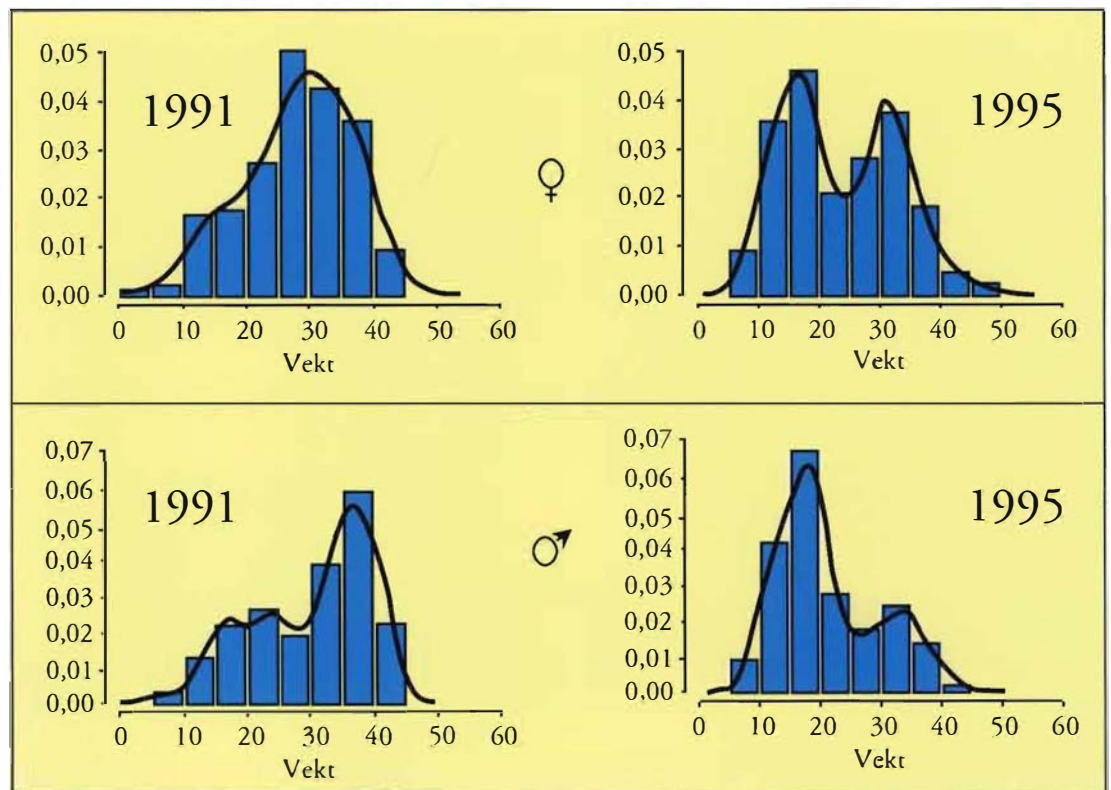
Der er klart at østmarkmusa har et stort vekspotensiale. Kullstørrelsen ligger vanligvis på mellom fire og seks unger (Yoccoz mfl. 1993), og intervallet mellom påfølgende kull hos kjønnsmodne hunner er bare 20 døgn. Ungene blir kjønnsmodne bare 17 dager gamle. Man kunne forvente at det bestandsvekspotensiale som ligger i en slik reproduksjonsrate, har muligheter for å bli realisert på sommeren når musene kan leve som "kua i enga". I hvertfall er det i utgangspunktet vanskelig å forstå at det kan eksistere matbegrensinger om sommeren i de grønne, guanogjødslete skråningene under Fuglefjella (Figur 1). Men likevel har våre analyser vist at bestandens vekstrate i sommerperioden er variabel med lavest vekst i de to bunnårene 1990 og 1994. Innen hvert år var dessuten vekstraten negativ tetthetsavhengig; dvs. vekstraten avtok med økende bestandstetthet i tid og i rom. Vi undersøkte hva som kunne være drivkreftene bak denne systematiske variasjonen i bestandens vekstrate ved å estimere overlevelses- og kjønnsmodningsrater. Hos smågnagere er det vist gjentatte ganger at kjønnsmodningshastigheten hos unge individer er tetthetsavhengig; dvs. unge dyr kjønnsmodner langsommere ved høye bestandstettheter. For østmarkmusa i Fuglefjella var dette fenomenet mest tydelig mot høsten i toppårene da det var mange dyr som hadde redusert kroppsvest og forsinket kjønnsmodning (Figur 5).

Også i overlevelsesratene fant vi konsistente trender (Figur 6). Generelt har unge dyr lavere overlevelse enn voksne dyr og hanner har lavere overlevelsesrater enn hunner. Videre avtar overlevelsen mot slutten av sommeren, og mer for hanner enn for hunner. Det mest interessante er likevel forskjellene

mellom de ulike årene. Spesielt kan vi merke oss at overlevelsen var generelt lavest i de to bunnårene 1990 og 1994. Det ser derfor ut som man har det som kan kalles faseavhengig overlevelse. For eksempel var den forventede levealder for nettopp avvendte hanner og hunner (født på våren) henholdsvis 158 og 285 dager i 1991, mens de tilsvarende tallene var 72 og 130 dager i bunnåret 1994. Det er verdt å merke seg at vi ikke har muligheter til å skille mellom reell dødelighet og utvandring i disse estimatene. Det kan godt tenkes at den lave overlevelsen i bunnårene er et resultat av høy utvandring til de mange utdøde habitatflekkene. En annen forklaring er at dyrene i bunnårene enda er svekket etter en vanskelig vinter og at estimatene således virkelig reflekterer høy dødelighet. Setter vi de estimerte demografiske ratene for både unge og voksne individer inn i en matematiske modell som beregner sommervekstratene finner vi at det faktisk er de variable overlevelsesratene som best forklarer sommerdemografien.

Men hva med vinterdemografien? Det er fremdeles en gåte hva som gjør at markmus og lemen reproducerer under snøen i noen vintre, men ikke i andre. En mulig forklaring er temperaturforholdene som dyrene er utsatt for og som bl.a. vil være svært avhengig av snødekkets tykkelse og tetthet. Denne parameteren er svært variabel fra år til år på Svalbard, men vi har ingen gode data på snøforholdene i studieområdet. De mest ekstreme vinterforholdene på Svalbard som man kan forvente har størst påvirkning på den terrestre faunaen, er mildværperioder med nedbør i form av regn som fryser på bakken. Slike klimaepisoder skjedde to ganger i løpet av studieperioden; nemlig vintrene 1993/94 og 1995/96. Som det framgår av Figur 2 sammenfalt dette med bestands-crashene i Fuglefjella. Vi besøkte studieområdet i mars 1996, og fant et landskap som var "glassert" av en 20-30 cm tykk iskappe som en

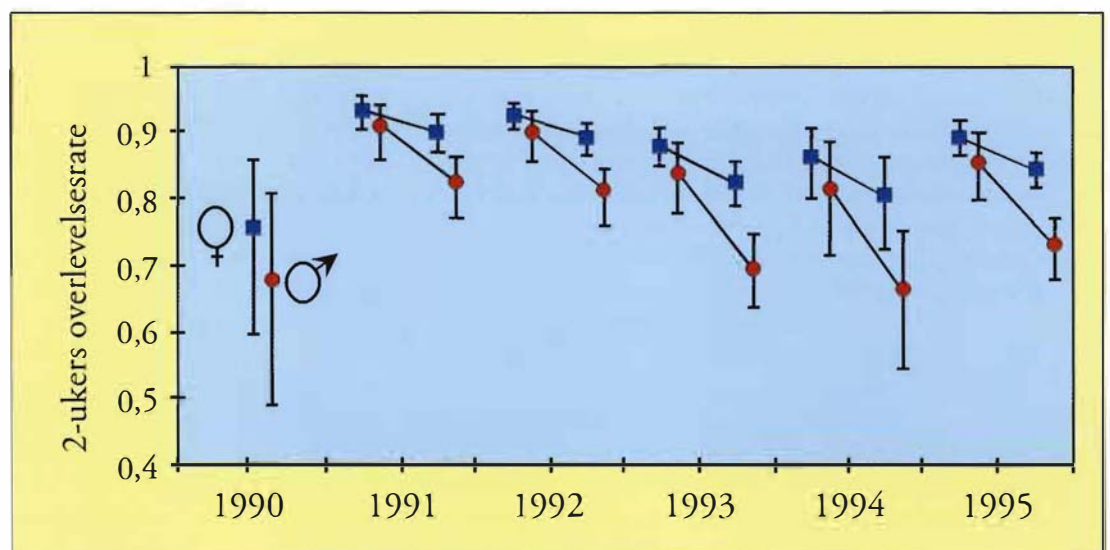
Figur 5.
Vektfordelingen (gram) av hanner og hunner i september i vekståret 1991 og i toppåret 1995 (se Figur 2). Legg merke til den totoppede fordelingen i 1995 med mange små dyr med vekt <20 gram. Disse dyrene er ikke kjønnsmodne.



følge av et intenst regnvær i februar. For musene er slike forhold uheldige særlig av to grunner. For det første gir isen liten isolasjon mot kulde. For det andre er vegetasjonen som dyrene er avhengig av som næring innefrosset i is og dermed for det meste utilgjengelig. Lite mat og lav temperatur er en svært uheldig kombinasjon for disse små varmblodige skapningene med et høyt stoffskifte og stort varmetap. I 1996 regnet det opp til en høyde på 300-400 m over havflaten. Over dette kom nedbøren som snø. Noen små habitatflekker oppe i alkekongeurene, ca 100 høydemeter over våre fangstfelt, unnslopp dermed isens drepende favntak. Her oppe overlevde musene denne vinteren, og herfra starter de senere rekoloniseringen av de lavereliggende områdene. Våre fangstfelt som var tomme for østmarkmus hele sommeren 1996 (Figur 2), ble kolonisert på ny i løpet av vinteren 1996/97.

Et eksperiment

Sammenfall mellom to bestands-crash og de to isvintrene i studieperioden ga sterke indikasjoner på at mangel på næring og termisk isolasjon er de viktigste faktorene som bestemmer hvor stor andel av bestanden som greier seg over vinteren. Vi forsøkte å teste denne hypotesen gjennom et eksperiment. Siden østmarkmusa synes å kunne overleve på tørt høy i Øst-Europa over vinteren, la vi ut til sammen 600 kg tørt høy fordelt på seks replikerte eksperimentfelt høstene 1993 og 1995. Vi fanger mus på disse feltene rett før høyet ble lagt ut og rett etter at snøen hadde smeltet påfølgende forsommer. Seks kontrollfelt (uten høy) ble også fanget på tilsvarende måte. Vi antok at høyet som ble lagt i form av halvmeterhøye såter, kunne både tjene som næring og som beskyttelse



Figur 6.
Estimerte overlevelsesrater med 95% konfidensintervaller tidlig og sent på sommeren for voksne hanner og hunner. Det ble bare fanget i juli i 1990; derfor bare ett estimat for dette året.

mot lave temperaturer (Figur 7). Ved en tilfeldighet gjorde vi dette eksperimentet i de to vinterene hvor det var sammenfall mellom bestands-crash og isdannelse.

Høyet hadde absolutt ingen effekt vinteren 1995/96. Ingen av de 413 individer som ble merket på høsten var å finne på hverken eksperiment- eller kontrollfelt påfølgendesommer. Bestandsnedgangen vinteren 1993/94 etterlot noen få individer i fangstfeltene våre. Selv om ikke høyet hadde noen stor positiv effekt på vinteroverlevelsen var det en statistisk signifikant større andel dyr som overlevde vinteren der det ble lagt ut høy (7 av 191) enn på kontrollfeltene (0 av 200) denne vinteren. Vi er av den oppfatning at det utlagte høyet ikke ga noen fullgod beskyttelse mot isen under de rådende forhold. Høysåtene kan ha blitt gjennomtrukket av vann under regnværperioden som senere frøs.

Østmarkmusa på Svalbard - en tilværelse mellom boom og crash

Gjennom vårt sju-årige forskningsprosjekt på Østmarkmus på Svalbard har vi fått demonstrert at dynamikken til denne bestanden er svært variabel både i rom og i tid - minst like variabel som de mest sykliske lemen og markmusarter i andre deler av Arktis. Selv om det foreløpig er intet som tyder på at Svalbard-bestanden har regelmessige svingninger (dvs. syklisk dynamikk), har den allikevel noen egenskaper til felles med sykliske populasjoner. I første rekke gjelder dette vinterreproduksjonen foran toppårene, og den tetthetsavhengige og faseavhengige bestandsveksten. Faseavhengig bestandsvekst, spesielt den lave vekstraten i bunnårene, har før blitt forklart med forskjellig predasjonspress i de ulike faser av smågnager-syklusen. Men denne forklaringen kan ikke gjelde for østmarkmusa på Svalbard. Dermed har vårt studium gitt et oppklarende bidrag i forhold til hva som forårsaker svingninger i smågnagerbestander. Vi vet ennå lite om hva som forårsaker økende dødelighet ved høye tettheter og den lave vekstraten i bunnårene. Men det kan godt være at det er sosiale mekanismer innen bestanden som ligger bak.

Selv om vi fant interessante forhold som angikk sommerdemografien, er det ingen tvil om at det er vintrene som er mest bestemmende for bestandens dynamikk. På denne tiden av året er det ikke i første rekke tetthetsavhengige faktorer som bestemmer begivenhetenes gang, men det svært ustabile vinterklimaet på Svalbard. Mens musene opplever mer konstante klimatiske forhold om sommeren, kan de oppleve alt mellom ytterpunktene - en beskyttet tilværelse under "dyne" med løssnø til nærmest umulige forhold i et ispanser. I de verste vintrene dør bestanden nesten ut. Etter ekstremvinteren 1995 overlevde bestanden bare på noen små, høytliggende habitatflekker over det som var høydeskiller mellom nedbør i form av regn og snø. Dermed ser det ut til at den store høydegradienten i

Fuglefjella, med egnede habitater helt fra havnivå og opp til en høyde på 300-400 meter, er en forutsetning for bestandens eksistens under slike vinterforhold. Faktisk demonstrerer østmarkmusa på Svalbard et viktig generelt poeng i denne sammenhengen. I et system med store tidsvariasjoner i miljøforholdene, for eksempel i form av klimavariasjoner, kan romlig miljøvariasjon være en forutsetning for en bestands muligheter for å overleve. De små habitatflekkene oppe i alkekongeuene som i gode vintre er ubetydelige for den totale bestanden, kan bety forskjellen mellom utdøelse og fortsatt eksistens i vanskelige vintre.

Østmarkmusa er en art uten spesielle tilpasninger til et liv i Arktis. Likevel hadde de første små russiske kolonistene egenskaper som gjorde at østmarkmusa fikk et lite fotfeste på Svalbard. I første rekke gjelder dette et eksplosjonsartet vekstpotensiale og en god spredningsevne. Med hjelp av disse egenskapene klarer denne opportunisten å utnytte gode miljøforhold, selv om slike forhold opptrer uforutsigbart i rom og i tid.

Figur 7.
Uiplasseringen av høy høsten
1993.
- Foto: R.A. Ims.



Referanser

- Alendal, E. 1977. Sørlig markmus har fått fotfeste på Svalbard. *Fauna* 30: 8-11.
- Berry, R.J. & Rose, F.E.N. 1975. Islands and the evolution of *Microtus arvalis* (Microtinae). *J. Zool.* 177: 395-409.
- Bolshakov, V.N. & Shubnikova, O.N. 1988. Common vole - *Microtus arvalis* (Rodentia-Muridae) on Spitzbergen Archipelago. *Zooligheskii Zhurnal* 67: 308-309.
- Fredga, K., Jaarola, M., Steen, H., Ims, R.A. & Yoccoz, N.G. 1990. The "common vole" in Spitsbergen identified as *Microtus epiroticus* by chromosome analysis. *Polar Res.* 8: 283-290.
- Krumpal, M., Cyprich, D., Zejda, J. & Ambros, M. 1991. The occurrence of field vole (*Microtus arvalis* Pallas 1778) and its acarofauna on Spitsbergen (Svalbard). *Biologia* 46: 881-885.
- Nyholm, E.S. 1966. Observations on some birds and mammals of Spitsbergen. *Ann. Zool. Fenn.* 3: 173-175.
- Steen, H. 1994. Low survival of long distance dispersers of the root vole (*Microtus oeconomus*). *Ann. Zool. Fenn.* 31: 271-274.
- Stenseth, N.C. & Ims, R.A. Eds. 1993. The Biology of lemmings. Academic Press, London.
- Yoccoz, N.G., Steen, H. & Ims, R.A. 1990. Østmarkmus: en ny pattedyrart for Svalbard. *Fauna* 43: 36-42.
- Yoccoz, N.G., Ims, R.A. & Steen, H. 1993. Growth and reproduction in island and mainland populations of the vole *Microtus epiroticus*. *Can. J. Zool.* 71: 2518-2527.

NORDAUSTLANDET

TERRØK-toktet og våre erfaringer

Sven-Axel Bengtson og Torbjørn Severinsen

Bakgrunn

Nordaustlandet, med sine ca. 15 000 km², er ett av de mest utilgjengelige og for terrestrisk liv mest ugunstige områdene på Svalbard. I 1973 ble Nordaustlandet, som en del av Nordaust-Svalbard Naturreservat, lagt ut som naturreservat for bl.a. å fungere som et referanseområde bestående av et mer eller mindre urørt høyarktisk økosystem. Dette gjør at Nordaustlandet er tillagt stor betydning både av vitenskapelig og forvaltningsmessige årsaker, noe som førte til at Nordaustlandet ble ført inn i diskusjonene rundt TERRØK alt i de første planleggingsrundene. Fra flere hold så man gjerne at deler av TERRØKs forskning skulle legges til Nordaustlandet. Årsaken til at det ikke gikk slik, skyldes i hovedsak behovet for komplisert logistikk og i tillegg høye kostnader. Programstyret reserverte imidlertid noe midler for å kunne gjennomføre et tidsbegrenset tokt mot slutten av programperioden. Styret ønsket med et slikt tokt å nå to hovedmål: Man ville gi TERRØK-forskerne mulighet til å skaffe egne erfaringer (observasjoner, prøvetaking osv.) fra disse områdene med ekstremt miljø, selv sammenlignet med andre områder på Svalbard. Gjennom denne erfaringen var målet at de skulle kunne gjennomføre sammenligninger med, og dra nytte av, denne erfaringen i sine respektive undersøkelser på andre lokaliteter. Der andre målet var at man gjennom innsamling av informasjon skulle komme forvaltningens ønsker og behov for slik kunnskap i møte. Tokter fikk etter hvert også en tredje oppgave, nemlig å bedømme mulighetene –logistisk og vitenskapelig– for videre terrestrisk økologisk forskning på Nordaustlandet. Vi gir her en kortfattet beskrivelse av toktet, samt legger fram de erfaringer som ble gjort, erfaringer som er kommet fram gjennom deltagernes muntlige kommentarer samt skriftlige internrapporter.

Gjennomføring og deltagere

TERRØK søkte om, og ble tildelt, et tokt med kystvaktens K/V Senja (Figur 1). Fartøyet fungerte som base under hele ekspedisjonen. Her sov man og kunne også utføre de første sorteringer og bearbeidinger av innsamlet materiale (Figur 2).



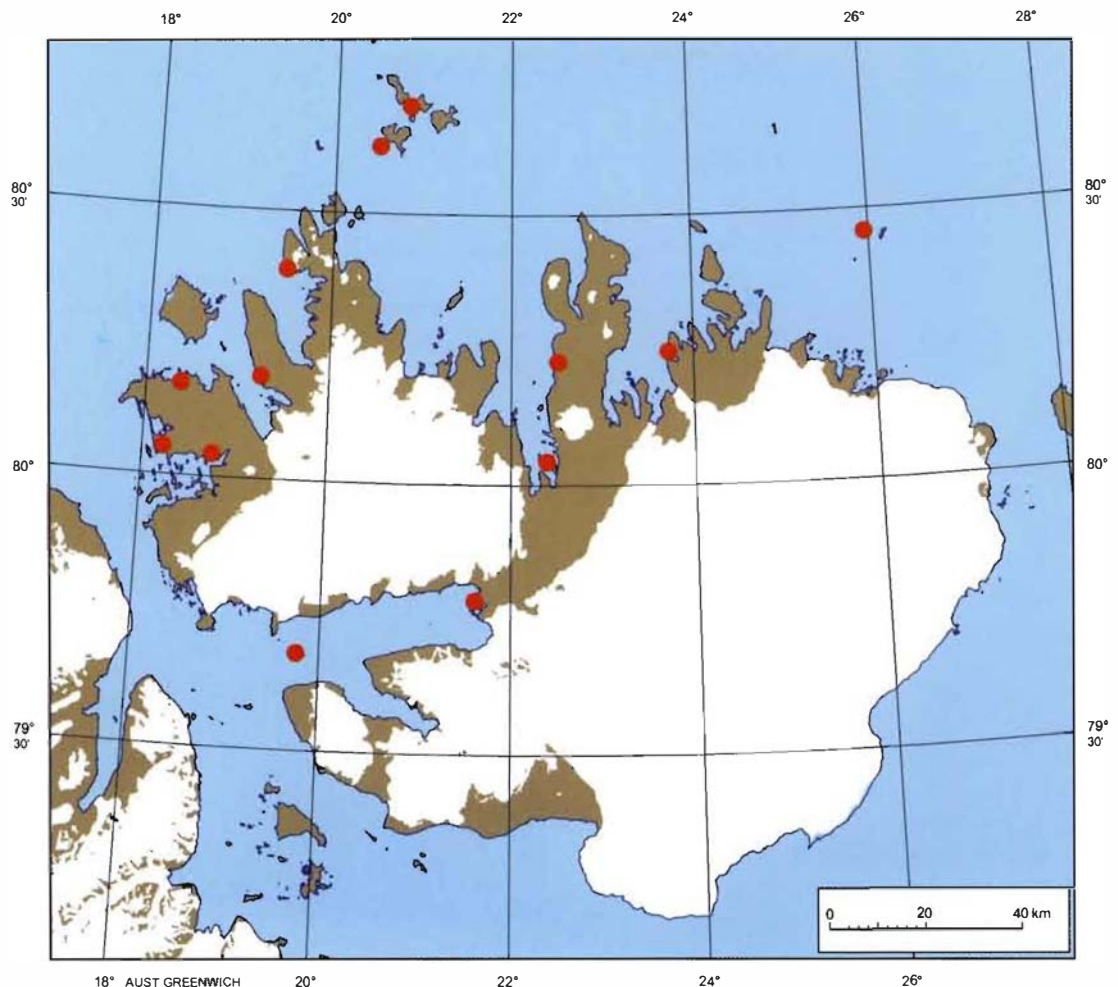
Figur 1.
K/V Senja fungerte som base under hele ekspedisjonen.
–Foto: T. Severinsen.

Feltarbeidet ble gjennomført i perioden 2.-8. august 1995. Forskerne ble satt i land enten med lettboat eller helikopter, og en rekke steder med representative terrestre miljøer ble besøkt (Figur 3). På selve Nordaustlandet ble Murchinsonsfjorden (Kinnvika og Florabukta), Storsteinhalvøya (Pentavika på østsiden av Marmorodden og Wargentinfly), Botniahalvøya (Depotodden og Basisfjellet), Duvefjorden (sør for Hukkollen), Rijpfjorden (Woordieodden) og Wahlenbergfjorden (Gyldénøya og Oxfordhalvøya)

Figur 2.
Hans Petter Leinaas bearbeider dagens fangst av collemboler om bord på K/V Senja.
–Foto: S.A. Bengtson.



Figur 3.
Oversikt over de lokaliteter
på Nordaustlandet,
Svalbard, som ble besøkt
under toktet.
—Figur: T. Severinsen.



valgt. I tillegg ble Brochøya og Sjuøyene (østsiden av Hytteberget på Phippsøya og toppen av Nelsonøya) nord for Nordaustlandet undersøkt. Etter avsluttet feltarbeid på Nordaustlandet ble det også avlagt et besøk ved de varme kildene i Bockfjorden og en kort rekognosering av Reinsdyrfly på nordsiden av Spitsbergen. Disse siste områdene blir ikke behandlet videre i dette kapitlet, selv om de varme kildene i særdeleshet kunne fortjene det (se Fjellberg 1997).

Fra TERRØK deltok Sven-Axel Bengtson (programstyreformann og toktleder), Torbjørn Severinsen (programleder og Norsk Polarinstitutt), prosjektlederne (de to første også med i programstyret) Rolf Arnt Olsen, Hans Petter Leinaas og Lauritz Sømme samt Stefan Claes som var engasjert på et av prosjektene. Videre var Arne Fjellberg (entomolog fra Universitetet i Oslo), Sigmund Spjelkavik (botaniker fra UNIS) og Lars Erik Ringen (freelance journalist) med i tilknytning til TERRØK. Med på toktet var også en forskergruppe fra Tromsø som besto av Svein Mathisen, Øyvind Haga og Terje Josefsen, samt Ingvild Svorkmo Espelien (NINA) som ikke hadde noen tilknytning til TERRØK, men var logistisk samordnet på toktet. Disse arbeidet med nærings- og annen økofysiologisk forskning på svalbardrein, som delvis var en fortsettelse av tidligere påbegynte undersøkelser. Det ble felt i alt 10 dyr, som alle ble lokalisert fra helikopter, men skutt fra

bakken. Disse ble siden fraktet direkte ut til skipet der det ble tatt en mengde prøver. For Norsk Polarinstitutt utførte Vidar Bakken registrering av sjøfuglkolonier.

Artsfattig – men med unntak

Svalbards generelle artsfattighet framstår spesielt tydelig på Nordaustlandet og øyene på nordsiden. Likevel kan man kjenne en viss forundring over artsrikdommen i visse grupper. Med tanke på det kalde klimaet og de dårlige vekstforholdene er det botaniske artsmangfoldet påfallende høyt. Neilson (1968) oppgir at det finnes 83 karplantearter på Nordaustlandet (omlag 163 totalt på hele Svalbard), og med reservasjon for at en eller annen art er oppdaget senere, så gir dette anslaget et godt bilde av situasjonen. Dette styrkes også av at TERRØK-toktet i sine ca. 250 innsamlinger fant ca. 55 arter, men fant ingen som var nye for Nordaustlandet (Spjelkavik). Bare på Phippsøya ble det funnet 13 arter av karplanter, deriblant ble Grynildre *Saxifraga foliolosa* funnet for første gang. Den omlag like omfattende innsamlingen av moser og lav er ennå ikke ferdig bearbeidet, men artsantallet er sannsynligvis minst like stort som for karplantene. Når man tar

hensyn til klimaet, og at det bare er ca. 10 % av Nordaustlandets isfrie areal som ligger lavere enn 100 m over havet (av dette utgjør ca 90% fjellmark mens det resterende tilhører *Dryas*-sonen), er det botaniske artsmangfoldet påfallende høyt, i alle fall om man sammenligner med deler av den terrestre faunaen.

Somrene 1923 og 1924 arbeider de tidligere omtalte Oxford-ekspedisjonene (Kapittel 2) på Nordaustlandet, og Summerhayes & Elton (1928: 260) konstaterer at man bare fant ni landlevende dyrearter. Fullt så artsfattig opplevde ikke TERRØK-toktets medlemmer det. På en rekke steder fant man midd (såvel orbatider som prostigmater og gamma-sider), tardigrader, enchytraeider, edderkopper, collemboler, fluer (tilhørende familien Muscidae), fjærmygg, sciaride mygg og snylteveps (Sømme). Edderkoppmaterialet viste seg å inneholde fem arter, to av disse var ikke tidligere funnet på selve Nordaustlandet, og en var den første edderkopparten som noen sinne var påtruffet på Phippsøya (Hauge & Sømme 1997). I løpet av toktet ble det påvist 34 arter collemboler, noe som er et relativt høyt tall i det man bare kjenner 49 arter fra hele Svalbard (Fjellberg 1997). Det er også interessant å legge merke til de store forskjellene i artsantall mellom rike lokaliteter som Florabukta (26 arter) og de betydelig mer karrige lokalitetene på Brochøya, Nelsonøya og Phippsøya (7-11 arter). Et par av artene som ikke tidligere var funnet på Svalbard, er arktiske arter som vanligvis forekommer i det nordlige Sibir.

Den høyere landlevende faunaen er ekstremt artsfattig, og består av svalbardrein *Rangifer tarandus platyrhynchus*, fjellrev *Alopex lagopus* og noen få vanlig forekommende fuglearter: fjæreplytr *Calidris maritima*, snøpurv *Plectrophenax nivalis*, noen få tyvjo *Stercorarius parasiticus*, svalbardtype *Lagopus mutus hyperboreus* og gjess (se f.eks. Tollén 1960). Toktet ble gjennomført noe for sent på sesongen til å kunne gi et riktig bilde av de terrestre fuglenes forekomst, men enkelte snøpurver ble sett flere steder på Nordaustlandet, bl.a. ble det sett noen på Phippsøya den 5. august (der det for øvrig også var ca. 20 par hekkende ismåker *Pagophila eburnea*) og på Brochøya to dager senere. På den siste øya ble der overraskende funnet en koloni rødnebbterne *Sterna paradisaea* (ca. 250 - 300 par), der unger som nylig hadde forlatt reirer forekom samtidig med nyklekte unger og reir med egg (noen med forlatte, vindblekte egg). Det ble også sett flokker med ærfugl *Somateria mollissima* (totalt ca. 350 individer) som holdt seg i råken med åpent vann mellom land og isen utenfor. På Nordaustlandet ble det observert fjæreplytt flere steder, bl.a. ble en flyvende unge sett i Duvefjorden den 7. august, og en annen på Gyldénøya neste dag. Inne på Oxfordhalvøya ble flokker med totalt 350-400 flyvende ringgjess *Branta bernicla hrota* observert på omlag samme sted der det i slutten av august 1924 ble observert en flokk med mer enn hundre individer, der en del hadde startet mytingen og ikke kunne fly (Montague 1926).



Figur 4.
Rolf Arnt Olsen på jakt etter
cyanobakterier.
— Foto: T. Severinsen.

Terrestrisk utpost og pionersystem

Mens livet på land i de vestre og nordvestre delene av Svalbard påvirkes positivt av varme havstrømmer, så er de klimatiske forholdene på Nordaustlandet og øyene på nordsiden langt mindre gunstige for terrestre organismer. Sommermiddeltemperaturen (dvs. temperaturen i juli - august) er på nordsiden av Nordaustlandet og på Phippsøya bare ca. 0,6 °C (mot 3,8 °C i Ny-Ålesund), noe som rimeligvis begrenser de biologiske prosessene som primærproduksjon og nedbrytingshastigheten av organisk materiale. Men til tross for de generelt karrige forholdene møtte forskerne under sine strandhugg terrestre miljøer langs en skala fra nærmest ren polarørken til frodig vegetasjon. På Phippsøya og Brochøya, der temperaturen ved bakken og 2 cm under denne ble målt til 0,6 - 0,9 °C respektive 0,0 - 0,1 °C (Olsen), fant man lag av cyanobakterier på alle steder hvor fuktigheten var riktig (Figur 4), men ellers var det meget lite vegetasjon, og det var ikke noe humuslag. Også inne på Nordaustlandet forekom det cyanobakterier på vegetasjonsfrie, fuktige løsmasser, og funn ble gjort selv på bedre drenerte steder der fuktige forhold bare finnes på undersiden av heller av dolorit og skifer. På slike ekstreme steder, som hadde stor forekomst av cyanobakterier, fant vi også store mengder collemboler. Disse syntes å livnære seg på cyanobakteriene. Under slike økologiske utpostforhold synes det klart at cyanobakteriene gjennom sin evne til nitrogenfiksering, og dermed sin rolle som pioner i koloniseringsprosessen og i primærproduksjonen, danner grunnlaget for terrestrisk liv. Betydningen av tilgang på nitrogen for utviklingen av frodigere vegetasjon og dermed også et lavere dyreliv framsto også med all tydelighet ved be-



Figur 5.
"Steinørken" på Oxfordhalvøya.
– Foto: T. Severinsen.

søkene under sjøfuglkoloniene ved Floraberget og Basisfjellet. Det første stedet, som også er sørvestvendt, var det i særklasse rikeste, med velutviklet jordsmonn. Dette besto av 20-25 cm tykt humuslag, og en temperatur på nesten 5 °C rett under overflaten (-2 cm). Selv ved Basisfjellet forekom det humusdannelse (10-15 cm tykt lag), og på samme måte var det i områder med høyere vegetasjon inne på Oxfordhalvøya utviklet et tynt humuslag, der temperaturen var forholdsvis høy (ca. 2,0 - 2,5 °C på -2 cm). Områder med jordsmonn og mer eller mindre sammenhengende vegetasjon er ikke de mest egnede for cyanobakterier, og de får i stedet nitrogen fra havet via sjøfuglene. På Oxfordhalvøya (Figur 5) var det ingen sjøfuglkolonier, men det er mulig at den regelmessige forekomsten av ringgås (se ovenfor) bidrar til å gjødsle området. Ellers er det interessant å merke seg at mykhorrhizadannende sopper av slekten *Cortinarius* ble registrert (minst to arter som går på polarvier *Salix polaris*) i Florabukta, Duvefjorden og på Oxfordhalvøya. Generelt kan man si at observasjonene rundt de mikrobielle populasjonenes rolle i såvel næringstilførsel som mineraliseringen av organisk materiale (dvs. nedbrytingen og dannelsen av humus) ofte var meget illustrative. Men også observasjonene av jordbunnsfaunaen ga interessante innfallsvinkler og erfaringer. Collembolene var ikke bare artsmessig godt representert (se ovenfor), men deres samlede populasjoner oppnådde ofte minst like høye tettheter som de man finner på andre steder på Svalbard. Mens man på tuemark ved Ny-Ålesund finner seks dominerende arter av collemboler, var det bare en art *Folsomia quadrioculata* som var dominerende på den sammenlignbare strandengen på Phippsøya (Leinaas). Dette leder tankene til det som innen økologien betegnes "ecological release", noe som innebærer at ved minket artsantall (noe som medfører minsket konkurranse) øker de fore-

kommende artenes antall. Spørsmål rundt hvordan de ulike artene av collemboler som eksisterer sammen i et habitat deler ressursene (mat og rom), får imidlertid stå ubesvart i påvente av ytterligere forskning.

Sluttkommentarer

TERRØK-roktet ga, til tross for at det hadde karakter av et "crash"-prosjekt", svar på flere viktige spørsmål. Det er nå uten tvil klart at Nordaustlandets terrestre liv, eksisterende under ekstreme klimatiske forhold, er meget interessant ut fra et vitenskapelig synspunkt. Særlig byr området på unike muligheter til forskning som kan gi bedre forståelse av koloniseringsprosesser, hvordan enkle systemer fungerer (modellsystemet cyanobakterier - collemboler virker spesielt lokkende) og hvordan de suksessivt kan utvikles i kompleksitet, hvordan abiotiske faktorer (først og fremst temperaturen) påvirker de biologiske prosessene, hvor raskt (eller riktigere langsomt) humusdannelsen skjer, hvordan terrestre, limniske og marine økosystem integreres m.m. Alt dette er av stor vitenskapelig interesse, og har også stor relevans for synet på terrestre økosystem i andre deler av Svalbard. En annen viktig erfaring fra toktet var fordelene med å arbeide med et fartøy som base, og ha tilgang til både lettbåt og helikopter. At toktet ble vellykket kommer også av den kompetanse og den uforbeholdne støtte og hjelp som Kaptein Knut Hustad og hele hans besetning og helikoptermannskapet ytet overfor alle forskerne.

Referanser

- Fjellberg, A. 1997. Collembola from Nordaustlandet, Svalbard. *Fauna norv. Ser. B.* 44: 71-75.
- Hauge, E. & Sømme, L. 1997. Records of spiders (*Araneae*) from Nordaustlandet and Sjuøyane, Svalbard. *Fauna norv. Ser. A.* 18: 17-20.
- Montague, F.A. 1926. Further notes from Spitsbergen. *Ibis* 68: 136-151.
- Neilson, A.H. 1968. Vascular plants from the northern part of Nordaustlandet, Svalbard. *Norsk Polarinstitutt Skrifter* No. 143.
- Summerhayes, V.S. & Elton, C.S. 1928. Further contributions to the ecology of Spitsbergen. *J. Ecol.* 16: 193-268.
- Tollén, E. 1960. Däggdjur och fåglar på Nordostlandet, Spetsbergen. *Fauna och flora* 55: 79-96.

TILPASNINGER HOS ARKTISKE ORGANISMER TIL KORT SOMMERSESONG

Tiden som begrensende faktor

Fridtjof Mehlum

Kort og kald sommer

Sommersesongen i Arktis er kort, og selv midtsommers er omgivelses-temperaturen lav. I Ny-Ålesund på Svalbard (79° N) ligger middel-temperaturen over frysepunktet i bare tre måneder, mens den i Oslo (60° N) ligger over null i åtte måneder (Figur 1). Hos terrestre planter og dyr er sommersesongen viktig for reproduksjonen. Biokjemiske prosesser i levende organismer går gjerne langsommere ved lave temperaturer. Arktiske organismer har derfor ulike former for tilpasninger til å leve under lave omgivelsestemperaturer. De fotokjemiske reaksjoner som styrer vekst gjennom fotosyntesen hos planter er avhengig av at plantevevet er varmt nok for å fungere.

Det er bare i den korte sommersesongen temperaturen er høy nok til vekst og utvikling hos planter. Men selv om sommersesongen er kort i Arktis bidrar midnattssola med lys og varme om natten slik at plantene kan fotosyntetisere og vokse hele døgnet. Tilsvarende kan virvelløse dyr øke sin aktive periode i løpet av døgnet i forhold til sørligere breddegrader. Også høyere dyr som fuglene utnytter en større del av døgnet om sommeren til å spise i Arktis enn i områder med nattermørke.

Selv i sommersesongen kan man oppleve kaldvårsperioder. Snøvær og frost er ikke sjelden selv midtsommers. Slike perioder kan føre til begrensninger i planteveksten og begrense utviklingen hos lavere dyr. Samtidig fører det til at plantene må bruke ressurser på å forberede seg til frost og kulde midt i vekstperioden.

Planteveksten på sin side er av avgjørende betydning for planteetende dyr som kan utnytte plantenes vekstsesong til beiting på friskt plantemateriale og dermed selv vokse. Næringsinnholdet i voksende planter er høyere enn i gammelt plantemateriale og derfor tiltrekkende for planteetende dyr. Den korte sommersesongen er derfor en miljøfaktor som krever spesielle tilpasninger hos terrestre arktiske planter og dyr.

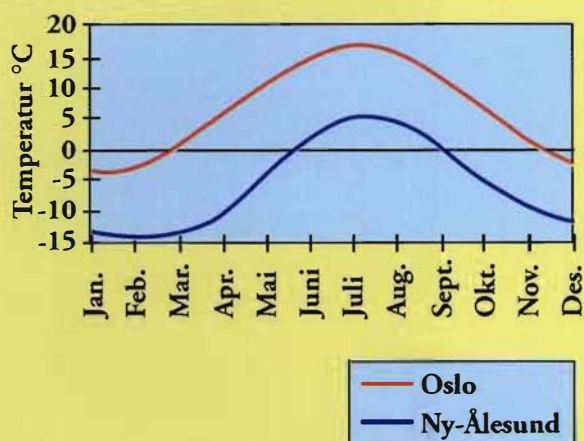
Planter

Det er anslått at det totalt bare forekommer ca. ett tusen høyere planter i arktiske strøk nord for tregrensen, hvilket tilsvarer ca. 0.4 % av alle verdens høyere planter (Billings 1987). Det lave antallet kan skyldes at det er relativt få høyere planter som har klart å tilpasse seg arktiske miljøforhold og/eller at det er relativt få som har klart å spre seg til arktiske strøk i løpet av den forholdsvis korte tiden disse områdene har vært isfrie. De artene som lever under arktiske forhold har både morfologiske og fysiologiske tilpasninger til den korte og kalde sommersesongen, samt ulike typer livshistorietilpasninger. Mange av disse tilpasningene forekommer ikke utelukkende hos polare arter, men viser en overrepresentasjon i arktiske og antarktiske områder. Fortsatt er mekanismene som styrer plantenes vekst og utvikling under arktiske miljøforhold ufullstendig kjent.

For å kunne utnytte den korte sommeren i Arktis best mulig til vekst og reproduksjon er det viktig for plantene å leve i et mikroklima som har en

Figur 1.
Variasjonen i gjennomsnittlig lufttemperatur i Oslo og i Ny-Ålesund – Basert på data fra Meteorologisk institutt.

Lufttemperatur (1961 - 90) Ny-Ålesund (79° N) og Oslo (60° N)



relativt høy temperatur over en lengst mulig periode av sommeren. Temperaturen er høyest nede ved bakkenivå, og der er også vindstyrken lavest slik at vindkjølingen hos plantene blir lavest. Arktiske planter har ulike morfologiske tilpasninger knyttet til å optimalisere de mikroklimatiske betingelsene. De aller fleste arktiske plantene er tilpasset disse forhold og er lave av vekst og vokser ofte i sørvendte og vindbeskyttede områder hvor omgivelsestemperaturen er relativt høy, vindstresset lavt og hvor snøsmeltingen skjer tidlig.

Vekstformer som tuer, puter eller rosetter bidrar til oppsamling av varme fra solstrålingen og dermed bedre mikroklima. Døde blader og stengler kan bli sittende igjen på planten og bidrar også til å bedre mikroklimaet. Behåring kan bidra til å hindre varmetap. En slik drivhuseffekt finner vi bl.a. hos ullmyrklegg *Pedicularis dasyantha*. Arktiske planter har også ofte mørkere pigmenter i stengler og blader enn tempererte planter, noe som gjør at de i større grad kan fange opp varme fra solen slik at plantevevet som står for metabolismen blir varmere.

Mange arter har også parabolformete blomster som fanger opp solstråling ved hjelp av kronbladene og reflekterer disse inn mot fruktemnet i sentrum av blomsten. Eksempler på slike planter er reinrose *Dryas octopetale* og svalbardvalmue *Papaver dahlianum*. Slike parabolformete blomster med relativt høy temperatur tiltrekker seg også insekter (særlig tovinger) og kan derfor øke sannsynligheten for krysspollinering.

Det kan være påfallende store forskjeller i vekstform innen samme art alt avhengig av voksestedets eksponeringsgrad. Slike forskjeller kan arte seg ved at en plante kan være relativt høy og lite pigmentert med anthocyanin på en vindbeskyttet og solfylt lokalitet, mens den på en mer vindeksponert

lokalitet med dårligere vann- og næringstilgang er kortere av vekst, ofte tett puteformet og har mer pigmenter som magasinerer varme. Tuesildre *Saxifraga cespitosa* er eksempel på en slik plante.

I tillegg til morfologiske tilpasninger har arktiske planter også ulike fysiologiske tilpasninger knyttet til den korte sommeren med relativt lav og variabel omgivelsestemperatur. De fenologiske prosessene hos mange arktiske planter styres trolig hovedsakelig av endringer i kvantiteten og spektralfordelingen av sollyset, snarere enn omgivelsestemperaturen. Spiringen og veksten om våren startes som en respons på økt daglengde og økt temperatur. Tilsvarende styres plantenes forberedelse til den inaktive vinterperioden av minskning i daglengden og lave temperaturer.

Arktiske høyere planter, liksom moser og lav, har markerte optimaltemperaturer for vekst og utvikling som er lavere enn for tilsvarende tempererte former. De kan fotosyntetisere ved lavere temperaturer enn planter som vokser lengre sør. Studier har imidlertid vist at tempererte planter som ble flyttet til subalpine områder med kaldere omgivelser etter noen få uker ble akklimatisert til de nye omgivelsene og hadde sin maksimale fotosyntesehastighet ved lavere temperaturer enn det de var eksponert for der de opprinnelig levde (Mooney & West 1964). Dette antyder at planter som har klart å etablere seg i arktiske strøk kan ha utviklet tilpasning til lave omgivelsestemperaturer under andre klimaforhold enn arktiske.

Siden sommeren er så kort er det viktig for plantene å komme tidlig i gang med vekst og utvikling av reproduksjonsorganer på forsommeren. Derfor er det vanlig hos arktiske planter at blomstrerknoppene anlegges på sensommeren, slik at blomstene kan



Figur 2.
Rødsildre *Saxifraga oppositifolia* starter blomstring og fotosyntese om våren mens den fortsatt er tildekket av snø.
– Foto: F. Meblum.

springe ut så snart det blir varmt nok på forsommeren året etter. Tidlig vekst og blomstring er også gjort mulig ved at mange arktiske planter (f.eks. sildrer og kantlyng *Cassiope tetragona*) beholder en del av sine grønne blader gjennom vinteren. Dette gjør at de kan starte fotosyntesen tidligere på forsommeren enn hvis de først måtte ha utviklet nye funksjonsdyktige blader. Videre lagrer mange arktiske planter (f.eks. fjellsyre *Oxyria digyna*, myrklegg *Pedicularis* sp. og løvetann *Taraxacum* sp.) karbohydrater i røtter og jordstengler i løpet av sommeren som kan utnyttes umiddelbart når veksten og utviklingen starter etter neste vinter. Det er vist at arter som f.eks. rødsildre *Saxifraga oppositifolia* starter blomstring og fotosyntese om våren mens de fortsatt er tildekket av snø. Solstrålingen gjør at de mørke plantedelene opptar nok varme til at disse prosessene kommer igang. Luftlommene mellom bakken og snøen der plantene vokser får høye nok temperaturer til at snøen smelter og plantene får god tilgang på vann.

Den tredje gruppen av tilpasninger til den korte og kalde arktiske sommeren er livshistorie-tilpasninger. Hos arktiske planter, liksom hos arktiske dyr, er det en generell tendens til at de har lengre livslengde enn beslektede organismer på mer tempererte breddegrader. Andelen av ettårige planter i arktiske strøk er svært liten. Grunnen til at det er så få ettårige arktiske arter at det er få som er i stand til å gjennomføre hele sin livssyklus i løpet av noen korte sommermåned. Hos disse må alle prosesser fra frøspiring til blomstring og produksjon av neste generasjons frø foregå i løpet av den korte vekstsesongen. I Arktis er de ettårige artene oftest små og uanselige.

Toårige arktiske planter utgjør også en liten gruppe. Disse har liksom ettårige planter blomstring og frøsetting bare én gang. Den første sommeren spirer frøene og det produseres blader, mens først året etter produseres det blomster og frø. En del arter kan være ettårige i tempererte og lavarkiske strøk mens de i høyarktiske områder er toårige som følge av den korte vekstsesongen. De fleste arktiske plantearter er derimot flerårige.

På Svalbard er dvergssyre *Koenigia islandica* den eneste relativt vanlige ettårige plante. En annen ettårig plante er fjelløyentrøst *Euphrasia frigida* som forekommer ved de varme kildene i Bockfjorden. Småsøte *Gentianella tenella*, som er påvist i Kongsfjorden og Wijdefjorden er ett- til to-årig, mens polarskjørbusurt *Cochlearia groenlandica* er to- til flerårig. De øvrige av Svalbards høyere planter regnes som flerårige.

Den korte sommeren og de variable miljøforholdene fra sommer til sommer har også ført til ulike tilpasninger angående reproduksjonen hos arktiske planter. Sommeren i høyarktiske strøk har ofte ikke lange nok perioder med varmt vær til at plantenes frø blir modne. Frø fra arktiske planter kan også ligge uvirksomme i jorda i flere år i en såkalt frøbank og først spire når miljøforholdene blir spesielt gode. De fleste arktiske planter er tokjønnete, og hos

mange av disse er selvpollenering er en vanlig form for kjønnet formering. Dermed unngår plantene å være avhengig av vind- og insektpollenering, som neppe er særlig effektive polleneringsformer i arktiske strøk hvor tettheten både av planter og insekter er lav.

På grunn av problemene knyttet til kjønnet formering under arktiske forhold er ulike typer vegetativ formering vanlig hos arktiske planter. Dette fører også til en rask multiplikasjon av egnede genotyper uten rekombinasjon. Noen arter, som f.eks. løvetann, murer *Potentilla* sp. og enkelte grasarter, kan sette frø uten at det har skjedd noen befruktning. Andre, slik som harerug *Bistorta vivipara* samt flere sildre- og grasarter, produserer yngleknopper som faller av fra morplanten. Vegetativ formering gjennom dannelse av over- og underjordiske utløpere er også en vanlig formeringstype hos arktiske planter, f.eks. hos mattedannende gras.

Mangfoldet i reproduksjonstyper hos arktiske planter gjør dem opportunistiske og godt tilpasset de variable arktiske miljøbetingelsene. Frekvensen av kjønnet og ukjønnet formering varierer mellom ulike arter. Mange arter kan i varme somrer reproducere seg kjønnet, mens de i år med ugunstige miljøbetingelser kan benytte ulike typer vegetativ formering.

Artropoder

Liksom hos plantene stiller den korte sommeren strenge krav til tilpasninger hos terrestre arktiske artropoder (led dyr) på grunn av den korte perioden med temperaturer høye nok til at vekst og utvikling er mulig. Hos artropodene stopper veksten og utviklingen fullstendig i vintermånedene. Aktiviteten starter igjen først når mikroklimaet blir frostfritt på forsommeren. Sammenlignet med tempererte steder er det relativt få planteetende artropodearter i Arktis.

Artropodene viser ulike tilpasninger til å kunne leve i arktiske omgivelser. En vesentlig del av disse er relatert til den korte sommersesongen. Artropodene må liksom plantene på ulike måter optimalisere den tiden hvor de har mulighet til å utnytte solvarmen til vekst, utvikling og reproduksjon. I Arktis finner man en relativt større andel akvatiske artropoder enn i tempererte strøk. De akvatiske artene lever i et mer beskyttet og stabilt miljø enn de terrestre artene.

Forskjellige morfologiske og atferdsmessige tilpasninger er knyttet til å øke kroppstemperaturen. Det er vanligere med mer mørke pigmenter (melanin) som kan absorbere mer varme hos arktiske artropoder enn hos mer tempererte arter. Mange større arktiske insekter som humler (*Bombus*), fluer (*Diptera*) og sommerfugllarver (*Lepidoptera*) har tett behåring på kroppen som hindrer varmetap. En del arktiske insekterarter, f.eks. humler og fluer, produserer kroppsvarme ved å aktivisere flyvemusklene og kan dermed

være aktive selv ved lave omgivelsestemperaturer. Mange arktiske artropoder har evne til å velge ut gunstige mikrohabitater med relativt høye temperaturer. Arktiske mygg plasserer f.eks. oftest eggene sine på varme sørvendte lokaliteter som blir tidlig snøbare når eggene skal klekkes neste sommer. Arktiske artropoder er også opportunistiske ved at de kan justere sin aktivitet til på de tider av døgnet hvor sollyset har størst varmevirkning, noe som vil variere fra dag til dag med de lokale værforholdene.

Arktiske artropoder er fleksible når det gjelder lengden på livssyklusen og kan dermed utnytte variabiliteten i miljøet. Dette er tilpasninger til kort sommer og muligens også til begrensninger i mattilgangen.

I tempererte og tropiske områder har artropodene oftest en eller to generasjoner i året. I Arktis er det få arter som fullfører hele livssyklusen i løpet av ett år (mygg, bladlus mfl.). Arter som fullfører hele livssyklusen i løpet av noen få måneder i tempererte områder kan bruke flere år i høyarktiske områder. Collembolen *Hypogastrura tullbergi* kan f.eks. fullføre livssyklusen på to måneder i tempererte strøk men trenger fire-fem år for å gjøre det i høyarktiske strøk i Nord-Amerika. Undersøkelser i TERRØK (Kapittel 6) viser at denne arten har en fleksibel men vanligvis toårig livssyklus på Svalbard (Ny-Ålesund). Denne kan forlenges til treårig hvis to eller tre kalde somrer etterfølger hverandre. To- eller flerårig livssyklus er også vanlig hos andre arktiske collemboler og midd. Selv om arktiske, liksom mange alpine artropoder, generelt har lengre generasjonstid enn tempererte arter, er det enkelte arter som derimot har en motsatt strategi og gjennomfører livssyklusen raskere enn tempererte arter ved å redusere antall utviklingsstadier.

Et ekstremt tilfelle på lang livssyklus finner vi hos sommerfuglen *Gynaephora groenlandica* fra Grønland og høyarktisk Nord-Amerika som bruker opptil 14 år på sin livssyklus. En slik strategi er gunstig i områder med stor variabilitet mellom år i værforholdene sommerstid. Hadde de måttet gjennomføre utviklingen fra egg til voksne i løpet av

en kort sommersesong ville en kald og ugunstig sommer kunne begrense rekrutteringen. Arter som imidlertid har flere somrer å utvikle seg på før de når voksent stadium blir mindre berørt av variasjonen i værforholdene mellom år og utvikler seg mye i gunstige somrer og mindre i kalde, ugunstige somrer.

Kjønnnet formering er sjelden hos en del artropoder i Arktis, bl.a. arter av vårfluer (Trichoptera), steinfluer (Plecoptera), mygg (Culicidae), knott (Simuliidae) og plantesugere (Hemiptera). Hos disse formerer hunnen seg partenogenetisk, mens hanner er sjeldne eller mangler helt. Hos noen arter er det liksom hos arktiske planter påvist polyploid (Kevan & Danks 1986).

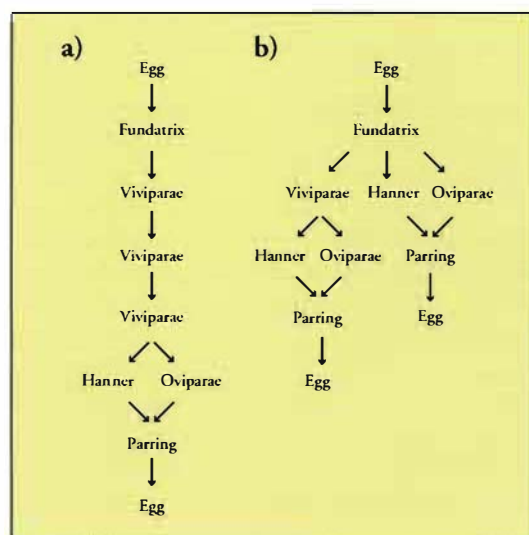
Et eksempel på en forenklet livssyklus i forhold til tempererte slektninger finner man hos bladlusen *Acyrtosiphon svalbardicum* på Svalbard (Strathdee mfl. 1993). Den er godt tilpasset de lokale miljøforhold med kort sommer og har redusert antall utviklingsstadier i forhold til typiske ettårige tempererte arter (Figur 3). Vanligvis hos tempererte bladlus klekkes egget etter overvintring til en "fundatrix" eller "stammor" som gir opphav til flere generasjoner "viviparae" ved ukjønnnet formering (partenogenese). På sensommeren produserer disse hanner og "oviparae" hunner som formerer seg kjønnnet og gir opphav til nye egg som overvintrer. Hos *A. svalbardicum* derimot, er det vanligst at "fundatrix"-stadiet gir direkte opphav til hanner og "oviparae" hunner som parer seg og produserer befruktede egg før den korte sommeren er over. I tillegg, spesielt i varme somrer, produserer "fundatrix"-stadiet også et mindre antall "viviparae" som igjen produserer hanner og "oviparae" hunner. De sistnevnte kan også produsere egg og bidra til den overvintrende generasjonen.

Et annet eksempel på forenklet livssyklus finner man hos humlen *Bombus polaris*. I den korte arktiske sommersesongen legger dronningen bare to grupper med egg. Den første består av arbeidere (sterile hunner) og den neste med fertile hanner (droner) og fremtidige dronninger. Iblant mangler arbeidergenerasjonen fullstendig, og dronningen produserer bare fertile hanner og hunner som produserer befruktede egg. I tempererte strøk er det vanlig at dronningen legger flere grupper med egg som blir til arbeidere før den produserer fertile individer, og arbeiderne sørger for oppveksten til de nye generasjonene.

Fugler

Den korte og kalde sommeren stiller også sine rammebetingelser for fuglelivet i Arktis. Den begrenser perioden med snøbar og frostfri mark hvor terrestre fugler kan finne egnete reirplasser og føde. Kuldegrader og snødekke utenom sommersesongen gjør at de aller fleste arktiske fugleartene forlater Arktis om høsten og tilbringer vinteren under mer gunstige

Figur 3.
Diagram av livssyklus hos
a) en generalisert temperert
art av bladlus Aphidinae, og
b) *Acyrtosiphon*
svalbardicum.
– Basert på Strathdee mfl.,
1993.



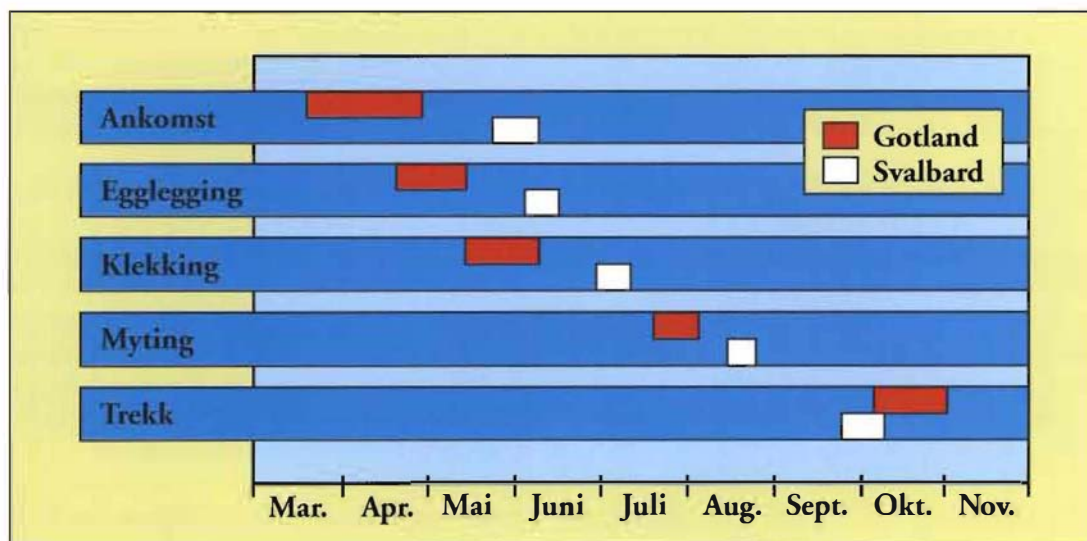


Figur 4.
Hvitkinngåsa *Branta leucopsis* ankommer vanligvis hekkeområdet i månedsskiftet mai-juni, ofte før reirplassene er bare for snø.
–Foto: F. Mehlum.

miljøforhold hvor næringstilgangen er bedre. Det kalde sommerklimaet og de store dag-til-dag variasjonene i temperaturen og værforholdene krever tilpasninger til kulde hos arktiske fugler. Videre krever de store variasjonene mellom år i snøsmeltnings-tidspunkt på tundraen (kan variere med to-tre uker mellom år) stor fleksibilitet hos fuglene i når de kan starte hekkesesongen og hvordan de kan tåle variasjon i tilgang på føde. Effekten av denne variasjonen på reproduksjonsutbyttet hos hvitkinngjess *Branta leucopsis* har vært studert på Svalbard (Owen & Norderhaug 1977). Resultatene fra denne undersøkelsen viste at rekrutteringen av unger til vinterbestanden var klart negativt korrelert med tidspunktet for snøsmeltningen på tundraen i hekkeområdet (se også kapittel 11).

Forholdene med midnattssol og lys hele døgnet om sommeren gjør det mulig for fuglene i Arktis å øke andelen av døgnet som brukes til matinntak i forhold til fugler som lever under f.eks. tempererte miljøforhold.

Fuglenes ulike tilpasninger til arktisk miljø kan klassifiseres morfologiske, fysiologiske og atferdsmessige, foruten også livshistorietilpasninger. Mange av disse tilpasningene er knyttet til at fuglene, som andre varmblodige dyr, må kunne opprettholde normal kroppstemperatur under arktiske miljøbetingelser. Andre tilpasninger er mer direkte knyttet til problemet med å reproducere seg i løpet av den korte sommersesongen. Slike tilpasninger kan være forkorting av hekkeperiodens lengde i forhold til i tempererte strøk, lang livslengde med mange mulige



Figur 5.
Illustrasjon som gir tidspunktene til viktige årlige hendelser for hvitkinngjessene som holder til på Svalbard sammenlignet med gjess fra Baltikum.
– Etter Loonen mfl., 1997.

hekkesesonger eller ulike typer av polygami som øker reproduksjonsutbyttet.

For å hankses med den korte perioden med snøbar mark hvor reirplasser og mat er tilgjengelige i Arktis kan fuglene redusere ulike deler av hekkeperioden og flytte kurtise, parring og myting av fjærdrakten til perioder hvor de oppholder seg andre steder. De kan:

- redusere tiden mellom ankomst til hekkeplassen og eggleggingen
- gjennomføre kurtise og parring før ankomst til hekkeplassen
- synkronisere eggleggingsperioden mellom ulike par av samme art
- redusere rugeperiodens lengde
- øke ungenes veksthastighet så de blir tidlig flyvedyktige
- redusere lengden av perioden for myting av vingefjær, eller starte tidligere med mytingen
- utsette mytingen til rasteplasser under høsttrekket eller vinterkvarteret.

Reduksjon i hekkeperiodens lengde hos arktiske fugler kan illustreres hos gjess, som er en relativt godt studert fuglegruppe i Arktis. Hos disse skjer kurtise og parring før de ankommer hekkeplassen slik at de er klare til å starte reirbygging og egglegging så snart reirplassen er snøbar. Hos snøgås *Anser caerulescens* og eskimogås *Anser rossii* har man konstatert at eggleggingen kan starte allerede tre til fem dager etter ankomsten til hekkelokaliteten i arktisk Nord-Amerika. Gåseslekten *Branta* har representanter både i arktiske og tropiske strøk. De arktiske artene hvitkinngås og ringgås *Branta bernicla* har en rugetid på 24-26 dager, mens ungene blir flyvedyktige i en alder av 40-45 dager. Hawaiiigås *Branta sandvicensis*, som bare forekommer i vill tilstand på Hawaii og er av samme størrelse som de to forannevnte, derimot, har en rugetid på 30 dager, mens ungene blir flyvedyktige først etter 75-80 dager.

En nylig gjennomført sammenligning av hekkeperioden hos hvitkinngås på Svalbard og på Gotland i Østersjøen illustrerer tydelig hvordan ulike deler av hekkeperioden er kortet inn i Arktis i forhold til i tempererte strøk (Figur 5, Loonen mfl. 1997).

Synkroniseringen mellom ulike par når det gjelder egglegging og klekking er også studert hos arktiske gjess. Miljøet setter grenser for hvor tidlig og sent egglegging og klekking kan foregå for at hekkingen skal bli vellykket. Tidlig egglegging forhindres av mangel på snøfrie reirplasser, mens sen klekking begrenses av at ungene må kunne finne mat nok til å vokse seg flyvedyktige og kunne være i stand til å gjennomføre høsttrekket. Studier av snøgjess har vist at hunner som har egg som klekkes midt i hekkeperioden for kolonien har høyere reproduksjonssuksess enn andre hunner.

Det vanlige hos fugler er at de myter fjærdrakten etter hekkesesongen. Selv om dette er hovedprinsippet finnes det mange unntak. Hos arktiske fugler er

sommerperioden knapp, og fuglene må investere mye tid på å bygge opp kroppsreserver til å kunne gjennomføre trekket. Gjennomføring av mytingen i denne perioden før høsttrekket er også energikrevende. Eksempler på arktiske fugler som utsetter mytingen til rasteplasser under trekket eller vinterkvarteret finner vi bl.a. hos vadefuglene (f.eks. sandløper *Calidris alba* og polarsnipe *Calidris canutus*). Polarmåker *Larus hyperboreus* i Alaska og Island starter mytingen tidlig, allerede under rugingen, mens ismåke *Pagophila eburnea* begynner mytingen allerede i mars-april og har fornyet de fleste av flyvefjærene før starten på hekkesesongen.

På grunn av at det er lyst hele døgnet i Arktis om sommeren kan arktiske fugler bruke en større del av døgnet til matleting og dermed skaffe seg selv og sine unger mer mat pr. døgn enn tilsvarende for fugler på lavere breddegrader. Dette kan gjøre det lettere å bygge opp reserver i forbindelse med egglegging og høsttrekket samt føre til raskere vekst hos ungene. Det er vist gjennom eksperimenter med snøspurv *Plectrophenax nivalis* i Longyearbyen at de hadde lengre aktivitetsperioder gjennom døgnet enn snøspurver som ble studert på lavere breddegrader. Tidsbudsjetstudier fra arktisk Nord-Amerika har vist at polarsvømmesnipe *Phalaropus fulicarius* i Alaska brukte ca. 70 % av døgnet til matleting i eggleggingsperioden og sandsnipe *Calidris pusilla* ca. 80 % like før starten på høsttrekket fra Arktis.

I et miljø som Arktis hvor sommeren er kort og variabiliteten i værforholdene mellom år er stor kan en reproduksjonssesong lett bli mislykket. Hvis et egg- eller ungekull skulle gå tapt er tiden oftest for kort til at voksne fugler i Arktis har mulighet for å legge et nytt kull. En god livshistorie-strategi vil derfor være å ha stor årlig overlevelsessevne hos voksne individer og evne til å kunne reproducere seg gjennom mange sesonger. Slike såkalte **K**-strateger dominerer blant arktiske fugler i motsetning til **r**-strateger som har relativ lav voksenoverlevelse og få reproduktive sesonger. **K**-strateger investerer relativt lite i avkommet ved å ha små kull, mens **r**-strategene har store kull. **K**-strateger har råd til å mislykkes med hekkingen enkelte år og heller investere i sin egen overlevelse for å kunne reproducere seg senere år. Et typisk unntak fra dette er fjellrypa (på Svalbard underarten svalbardrype *Lagopus mutus hyperboreus*) som er en **r**-strateg med store eggkull (10-11 egg) og som ofte legger om hvis eggkullet går tapt.

Selv om hekkingen hos arktiske fugler er relativt synkron mellom par av samme art et det likevel en viss spredning i f.eks. eggleggingstidspunktet. Hvitkinngjessene på Svalbard har en spredning på nærmere to uker i starttidspunkt for eggleggingen, noe som særlig setter de seneste parene i tidsnød. Følgelig forventer vi ulike reproduksjonsstrategier for tidlige og sene par. Resultater fra TERRØK (Kapittel 11) viser at sene hunner ikke bare ankommer hekkeplassen i bedre kropps-kondisjon, de allotterer også mindre av kroppsreservene til reproduksjonen. Dette forventes ut fra hypotesen om

at jo senere i sesongen en er, desto mer skal balansen mellom investering i avkom og investering i egen opprettholdelse forskyves mot investering i egen opprettholdelse. Hvitkinngåsa er en langlevende art og vi forventer at gjessene vil unngå å investere i reproduksjonen hvis dette kan ha en negativ innvirkning på reproduksjonen i senere år og deres egen overlevelse.

Vadefuglene er en fuglegruppe som er overrepresentert i Arktis i forhold til i andre deler av verden. Underfamilien småsniper omfatter 24 arter hvorav de fleste tilhører slekten *Calidris*, og har med få unntak en rent arktisk hekkeutbredelse. Hos disse fuglene finner man en høy frekvens av ulike typer av polygami: seriell polygami, polygyni og promiskuitet. Pitelka mfl. (1974) klassifiserer småsnipe-artene som hhv. 15 monogame, tre som serielt polygame (sandløper, dvergsnipe *Calidris minuta* og temmincksnipe *C. temmincki*), tre som polygyne (bonapartesnipe *C. fuscicollis*, spissshalesnipe *C. acuminata* og tundrasnipe *C. ferruginea*), samt tre som promiskiose (alaskasnipe *C. melanotos*, rustsnipe *Tryngites subruficollis* og brushane *Philomachus pugnax*). Et eksempel på seriell polygami er sandløper der et par kan ha to reir med eggkull – det ene ruges av hunnen og det andre av hannen. Etter klekking har hver av foreldrene ansvar for oppveksten til hvert sitt kull.

Videre finner vi at hos de tre artene i underfamilien svømmesniper (polarsvømmesnipe, svømmesnipe *Phalaropus lobatus* og wilsonsvømmesnipe *P. tricolor*) som hovedsakelig hekker i Arktis, er kjønnsrollene byttet og at det er hannen som har ansvar for ruging og ungepass. Polyandri er kjent hos svømmesnipen, dvs. at hunnen parer seg med flere hanner. Hunnen hos svømmesnipene kan pare seg med en ny hann etter at det første eggkullet er lagt og den første hannen har overtatt rugingen.

Mangfoldet i de ulike typene av reproduksjonsstrategier vi ser hos arktiske vadere har trolig sammenheng med ulike strategier som muliggjør en optimalisering av reproduksjonen i løpet av den korte sommersesongen. Det antas at disse strategiene primært er utviklet i respons til den korte og uprediktable sommeren men modifisert av andre typer seleksjonstrykk som bl.a. predasjon. De monogame, såkalte *konserervative*, artene viser stor stedstrohet fra år til år til hekkeplassen og populasjonene fluktuerer relativt lite fra år til år. De øvrige artene, de *opportunistiske*, viser derimot mindre stedstrohet og større populasjons-fluktuasjoner mellom år. Disse antas å kunne utnytte somrer og områder med gode miljøforhold til å øke reproduksjonsutbyttet.

Hos monogame vadere er det oftest hannen som står for hoveddelen av rugingen og har ansvaret for ungepass. Et eksempel på dette er fjæreplytten, som har vært grundig studert i TERRØK (Kapittel 10). Hos denne arten investerer hunnen mye energi i forbindelse med eggleggingen, og eggkullet veier 60-70 % av hunnens kroppsvekt. Begge kjønn ruger, men hunnen ruger mest i begynnelsen mens hannen overtar mer og mer mot slutten av rugeperioden. Hunnen forlater området like etter klekkingen og



hannen får dermed eneansvar for oppveksten til ungekullet. Hunnen har brukt opp mye av sine energiressurser i forbindelse med egglegging og tidlig rugeperiode, mens hannen har investert relativt lite energi i denne perioden. Hannen er derfor i relativt bra kondisjon når ungene klekkes og har ressurser nok til å ta over ansvaret for ungene alene. Et forsøk, som ble gjennomført under TERRØK (Kapittel 10), med fjerning av hannen i rugeperioden tyder imidlertid på at hunnen er i stand til å utføre ungepass alene uten å bli vesentlig svekket fysiologisk.

Pattedyr

Landpattedyrene møter de samme miljøutfordringer i Arktis som fuglene, og bare få arter landpattedyr lever i denne delen av verden. Av landpattedyrene på Svalbard er det bare svalbardrein *Rangifer tarandus platyrhynchus* og fjellrev *Alopex lagopus* som er utbredt over store deler av øygruppen, mens østmarkmus *Microtus rossiaemeridionalis* (Kapittel 15) er begrenset til området fra Longyearbyen til Barentsburg i Isfjorden. Østmarkmusa på Svalbard er i en spesiell situasjon når det gjelder tilpasninger til høyarktisk miljø, fordi den relativt nylig har etablert seg i området og har hatt begrenset mulighet til genetiske tilpasninger.

For å kunne vokse må reinen ha god tilgang på grønne planter. Plantene har høyest næringsverdi i sin tidlige vekstfase. Kalvingen er synkronisert med starten på plantenes vekstperiode, og simlene vil da kunne skaffe seg nok mat til å kunne produsere melk til kalvene. På Svalbard foregår kalvingen de to første ukene av juni, og i denne perioden startet normalt også snøsmeltningen på tundraen. Kalvingsperioden er mer kortvarig og synkron enn hos villreinstammer i Skandinavia. Siden perioden hvor plantene har høy næringsverdi er begrenset, kan tidspunktet for kalvingen være avgjørende for kalvenes utvikling. Studier fra arktisk Nord-Amerika har vist at kalver som fødes sent har høyere dødelighet enn de som

Figur 6.

Polarsvømmesnipa *Phalaropus fulicarius* er et eksempel på en uvanlig reproduksjonsstrategi hos arktiske vadefugler. Hos denne arten er kjønnsrollene byttet om, og det er hannen som har ansvar for ruging og ungepass. Hannen til venstre, hunnen til høyre.

– Foto: F. Mehlum

fødes tidligere i kalvingsperioden. Til sammenlikning kalver villreinen på Hardangervidda ca. midt i mai, der snøsmeltningen og planteveksten starter tidligere enn på Svalbard.

En kort brunsttid om høsten er også med på å sikre en synkron kalveperiode på forsommeren. Ved å sammenlikne svalbardreinen med villreinstammer som lever lengre sør har man konkludert med at det er den korte sommersesongen som har vært bestemmende for kalvetidspunkt og synkroniseringen av kalveperioden hos svalbardrein. (Skogland 1990).

Det er viktig for simlene å være i god kondisjon før vinteren inntreffer. Det er vist at god kondisjon om høsten er korrelert med høy fødselsrate (Kapittel 13). Svalbardreinen lagrer mer fettreserver for vinteren enn f.eks. norsk villrein. Hos voksne simler kan fett utgjøre 17% av kroppsvekten om høsten, mens den tilsvarende verdi for norsk tamrein ligger på 4%. Simler som har hatt kalv og produsert melk om sommeren har gjerne mindre fettreserver om høsten enn de som ikke har hatt kalv. For simler med kalv vil det være en konflikt mellom kalvens interesser i å skaffe seg mest mulig energi fra moren i form av melk og simlas interesser i å komme i så god kondisjon som mulig før brunstperioden setter inn. For simla vil det da være fordelaktig at kalven blir avvendt tidlig slik at moren kan bruke lengre tid til å bygge opp sine reserver for vinteren.

Økningen i vekt i løpet av sommeren har sammenheng med økning i appetitt og forinntak. Det er vist at forinntaket hos svalbardrein er større enn hos norsk rein i månedene juli-september. Videre har svalbardreinen uvanlig stor blindtarm som gjør den i stand til å utnytte næringen i føden bedre enn norsk rein og dermed kunne være i bedre stand til å legge opp fettreserver før vinteren.

Fjellreven på Svalbard lever av en variert kost bestående hovedsakelig av sjøfugl, rype og reinkadavre. Den tar også en del unger av ringsel om våren og selkadavre som er drept av isbjørn *Ursus maritimus*. Tilgangen på næring er betydelig mindre variabel mellom år enn den er i andre geografiske områder der del hovedsakelig lever av smågangere. Kullstørrelsen til fjellrev på Svalbard er mindre (5,3-5,8 unger) enn f.eks. i fjellstrøkene i Skandinavia og i andre regioner med fluktuerende smånagerpopulasjoner (Prestrud 1992, Tannerfeldt & Angerbjörn 1998). Levealderen til undersøkte individer fanget i feller av fangstfolk på Svalbard var langt høyere enn tilsvarende for fjellrev i andre områder. På grunn av disse forhold spekuleres det i om at fjellreven på Svalbard er en mindre typisk r-strateg enn fjellrev i smånager-rike områder der variasjonene mellom år i mattilgangen er større.

Østmarkmusa er en opportunist som har klart å utnytte miljøforholdene i de vegetasjonskledde fjellskråningene på sørsiden av Isfjorden og har klart å opprettholde en fast bestand (Kapittel 15). Viktige grunner til at den har klart dette er at den har et eksplosjonsartet vekstpotensiale og kan utnytte perioder med gunstige miljøbetingelser maksimalt.

Den har også god spredningsevne og kan overleve høyt oppe i urer med alkekonge *Alle alle* i vinterseonger. Her er miljøforholdene ofte bedre enn lenger ned i skråningene hvor nedbøren kan komme i form av regn (ikke snø) og hvor etterfølgende frost kan føre til stor dødelighet blant musene.

Yoccoz & Ims (1999) har sammenliknet demografiske parametre mellom østmarkmus på Svalbard og to arter av samme slekt som lever i høyfjellsområder i Alpene (snømarkmus *Chionomys nivalis* og sørmarmmus *Microtus arvalis*). De to områdene har noenlunde like lang vekstsesong for plantene (tre-fire måneder i Alpene og tre måneder på Svalbard). Typisk for østmarkmusa er at den blir svært tidlig kjønnsmoden (17 dager gammel), får store kull (4-6 unger) og kan få kull med 20 dagers mellomrom.

Snømarkmusa og sørmarmmusa, derimot, blir først kjønnsmodne ett år gamle og får vanligvis hhv. tre og fire unger i kullet. Østmarkmusa kan også reproducere seg om vinteren de årene før bestanden når toppår. Dette er ikke påvist hos de to alpine bestandene. Resultatet er at østmarkmusa på Svalbard viser store bestandsfluktuasjoner mens bestandene fra Alpene er mye mer stabile.

Gjennomsnittstemperaturen på Svalbard er noe lavere enn i leveområdene i Alpene til de to undersøkte smånagerne. Det antas likevel at dette har mindre betydning som forklaring på de to forskjellige livshistorietilpasningene vi ser hos mus hhv. på Svalbard og i Alpene. Yoccoz & Ims (1999) påpeker at variabiliteten i månedlig middeltemperatur mellom år på Svalbard er størst om vinteren og relativt mindre om sommeren. Variabiliteten i temperaturen i Alpene er derimot relativt lav hele året. De ugunstige vintrene på Svalbard med regn som fryser til is kan resultere i lokal utryddelse av musene og vil favorisere en strategi som gir rask rekolonisasjon gjennom et høyt reproduksjonspotensiale. Det ser altså ut til at det er miljøforholdene om vinteren, og ikke sommeren, som er den viktigste regulerende faktor for smånagerbestanden på Svalbard.

Referanser:

- Billings, W.D. 1987. Constraints to plant growth, reproduction, and establishment in arctic environments. *Arctic Alpine Res.* 19: 357-365.
- Kevan, P.G. & Danks, H.V. 1986. Adaptations in arctic insects. I: Sage, B. (ed.), *The Arctic and its Wildlife*. Croom Helm, London. Pp. 55-57.
- Loonen, M.J.J.E., Larsson, K., van der Veen, I.T. & Forslund, P. 1997. Timing of wing moult and growth of young in Arctic and temperate breeding barnacle Geese. I: Loonen, M.J.J.E. *Goose breeding ecology: Overcoming successive hurdles to raise goslings*. PhD thesis.

- Rijksuniversiteit Groningen, The Netherlands. Pp. 137-153.
- Mooney, H.A. & West, M. 1964. Photosynthetic acclimation of plants of diverse origin. *Am. J. Botany* 51:825-827.
- Owen, M. & Norderhaug, M. 1977. Population dynamics of barnacle geese *Branta leucopsis* breeding in Svalbard 1948-1976. *Ornis Scand.* 8: 161-174.
- Pitelka, F.A., Holmes, R.T. & MacLean, S.F., Jr. 1974. Ecology and evolution of social organization in arctic sandpipers. *American Zoologist* 14: 185-204.
- Prestrud, P. 1992. Arctic foxes in Svalbard: Population ecology and rabies. Dr. philos. avhandling. Universitetet i Oslo.
- Skogland, T. 1990. Villreinens tilpasning til naturgrunnlaget. *NINA Fagrapport* 10: 1-33.
- Strathdee, A.T., Bale, J.S., Block, W.C., Coulson, S.J., Hodkinson, I.D. & Webb, N.R. 1993. Extreme adaptive life-cycle in a high arctic aphid, *Acyrtosiphon svalbardicum* (Hemiptera, Aphididae) on Spitsbergen. *Oecologia* 96: 457-465.
- Tannerfeldt, M. & Angerbjörn, A. 1998. Fluctuating resources and the evolution of litter size in the arctic fox. *Oikos* 83: 545-559.
- Yoccoz, N.G. & Ims, R.A. in press. Demography of small mammals in cold regions: the importance of environmental variability. *Ecological Bulletin*.

VIKTIGHETEN AV STOKASTISITET I DET FYSISKE MILJØET

James Mercer

Stokastisitet?

Stokastisitet (gresk *stochastikos*) er et annet ord for tilfeldighet og er et viktig begrep i populasjonsøkologien, dvs. den delen av økologien som dreier seg om økning og minskning i populasjoners størrelse. Begrepet er nært knyttet til samfunnsøkologi, naturvern og populasjonsgenetikk. I tillegg til størrelsen på populasjoner av planter eller dyr er forståelsen av de mekanismer som påvirker endringer i populasjonsstørrelsen viktig for forvaltningen av populasjoner, for kontroll og forutsigelse av utbrudd av pest og andre sykdommer, for forståelsen av evolusjon og for å vurdere effekter av ulike typer miljøfaktorer på ville arter.

Populasjonsøkologer lager ofte et skille mellom demografisk stokastisitet og miljøstokastisitet. Demografisk stokastisitet dreier seg om variasjon mellom individer og den tilfeldige variasjon som oppstår fra rent demografiske prosesser. Det er to slike kilder. For det første består mange demografiske prosesser av hendelser som skjer med en viss sannsynlighet. Eksempelvis har en person på 60 år en sannsynlighet på 80 % på å overleve de neste 10 år. Dette betyr ikke at 80 % av oss vil overleve – mer enn det faktum at hvis man slår en mynt 1000 ganger vil den lande på "krona" 500 ganger. Faktum er at du høyst sannsynlig får et annet utfall i nærheten av 500. Overlevelse og reproduksjon har innebygde sannsynlighetskomponenter og er derfor ikke 100% forutsigbare. Den andre kilden til demografisk stokastisitet er knyttet til det forhold at man bare kan operere med heltalls antall individer. Hvis vi har 50 individer og de har en sannsynlighet på 85 % for å overleve ett år, vil antall overlevende være noe nær $0,85 \times 50$, men det kan ikke bli nøyaktig 42,5. Demografisk stokastisitet er viktigst for små populasjoner, og er således ganske viktig for forvaltning av små populasjoner. Tilsvarende er stokastisitet viktig i genetikken til små populasjoner.

En populasjon har en gjennomsnittlig vekstrate, men vekstraten varierer pga. tilfeldig variasjon i miljøet, slik som værforhold, branner og andre faktorer. Noen ganger er vekstraten større, noen ganger mindre enn gjennomsnittet. Denne variasjonen kan skyldes små-skala fluktuasjoner i

klimaet eller større hendinger slik som f.eks. orkaner. Det kan komme flere "dårlige" eller "gode" år etter hverandre selv om de opptrer tilfeldig. De harde klimaforholdene på Svalbard, som er beskrevet mer i detalj andre steder i denne rapporten, med store fluktuasjoner er et godt eksempel på et stokastisk miljø. Hele 60 % av Svalbard-øygruppens land-områder er dekket med snø og is hele året. Permafrosten kan være opptil 500 m tykk. Bare de to-tre øverste meterene tiner om sommeren. Vekstsesongen om sommeren er meget kort, selv om man på disse breddegrader har fordelen av 24 timers dagslys. I høyarktiske områder som Svalbard finner man de absolutte ekstreme klimatiske betingelser for liv, spesielt for planter og mikroorganismer. Klimaet på Svalbard karakteriseres både ved å variere meget mellom år og gjennom året, som i begge tilfeller gir store utfordringer til dyre- og plantelivet i området. Mens klimatiske fluktuasjoner skaper de største utfordringer for de organismer som gjennomfører hele livssyklusen i Høyarktis, har de også vesentlig betydning for arter som bare lever deler av året i høyarktisk miljø, slik som trekkfugler.

En av målsettingene til TERRØK var å skaffe ny viten til bruk for miljøforvaltningen på Svalbard. Bare en liten del av litteraturen angående økosystemforvaltning diskuterer det faktum at evolusjon, tektonikk, klima, brann, vandring, utdøen, livslengde, spredning av sykdom og de fleste andre (hvis ikke alle) viktige økologiske fenomen er stokastiske hendelser som varierer i størrelse i tid og rom, og at stokastiske faktorer i stor grad kan ha betydning for dynamikken til ulike populasjoner. Stokastiske hendelser er altså bestemt av en viss grad av sannsynlighet, og implementeringen av forvaltningen av økosystemer bør derfor ta høyde for at elementer av stokastisitet påvirker systemene. Stokastisitet er kanskje den mest fundamentale og universelle av økologiske prinsipper.

Mens miljøbetingelsene på Svalbard forandrer seg hele tiden sett over en korttids-skala, er de underliggende sesongmessige variasjonene i klimaforholdene relativt konstante. Derfor er en av de største utfordringene å kunne hankses med de

uforutsigbare korttids-enderingene i værforholdene. Dette er ikke bare en utfordring for overlevelsen til dyre- og plantelivet på Svalbard men også for forskerne som er interessert i populasjonsøkologi. Mange av modellene som er brukt i forbindelse med økosystemforvaltning antar at man har fullstendig kontroll over de økologiske prosessene, men det er ikke tilfeller. Det er viktig at det tas hensyn til stokastisitet når man setter i verk forvaltningstiltak for populasjoner eller økosystemer. Når alt kommer til alt er det stokastisitet som har resultert i det store biologiske mangfold vi mennesker har påvirket i negativ retning og effektivt redusert. For å kunne forvalte et økosystem på en best mulig måte i fremtiden er det derfor viktig at forskerne skaffer kunnskap som kan hjelpe oss med å forstå hvordan stokastisitet påvirker dette spesielle økosystemet. Dette kan være en meget kompleks oppgave og kan omfatte bruk av avanserte matematiske modeller, siden de stokastiske fluktuasjoner i systemkomponentene ofte er vanskeligst å estimere og derfor utgjør den største usikkerheten i slike modeller. Eksempler på slike fenomener er fluktuasjonene i klimafaktorer som solas innstråling til jordoverflaten som påvirkes av variasjoner i skydekke, perturbasjoner i karbon-sirkulasjonen i havet eller terrestre systemer, eller fluktuasjoner i omfanget av menneskelige naturinngrep som utslipp av drivhusgasser eller nedhugging av skog.

I de senere år har tilgangen på raske, interaktive computer-systemer i betydelig grad økt fremdriften i vår forståelse av atferden til ikke-lineære systemer, og komplekse forskningsprogrammer utvikles for å anvende dynamisk system-teori teknikker for å studere ulike typer av stokastiske hendelser. Enkle deterministiske, ikke-lineære systemer har vist seg å inneha et bredt og komplekst spekter av kvalitativt ulike typer atferd fra fastpunkter til kaos, dvs. uforutsigbar atferd som ikke skiller seg fra en tilfeldig prosess. Denne rekken av mulige utfall er ikke synlig hvis man benytter seg av tradisjonell lineær analyse. Å forutsi effekter av stokastisitet er en ekstremt kompleks oppgave og stokastiske populasjonsmodeller blir ofte svært omfattende, noe som gjør mange parametre vanskelige å estimere. Dette skyldes hovedsakelig problemet med usikkerhet. Viktigheten av usikkerhet er vanskelig å fastslå, a priori, fordi små feil kan forstørres eller bli redusert pga. ikke-lineærhet i matematiske modeller. I noen modeller kan usikkerhet hanskes med gjennom simulering av en "error analysis" som er en metode hvor man måler effekten av usikkerhet på stor-skala-dynamikken i modellen. "Error analysis" er imidlertid lite brukt i økologien simpelthen fordi bare få studier har store nok datamengder til å kunne gjennomføre en slik analyse. I stedet er sensitivitetsanalyse (følsomhetsanalyse) mye mer utbredt. Denne gjennomføres oftest ved at man forandrer en enkelt parameter av gangen (ofte +/- 10%) for å studere følsomheten til modellens prediksjoner. I noen modeller kan ekte "error analysis" brukes til å studere

konsekvenser av usikkerhet på samfunnsnivå. Likevel er det et langt stykke igjen før vi oppnår en god forståelse av betydningen av stokastisitet og usikkerhet i økologien, og disse problemene vil være en stor utfordring for økologene i fremtiden.

I ulik grad tar enkeltprosjektene i TERRØK opp direkte eller indirekte problemer knyttet til miljøstokastisitet. Prosjektene omfatter en rekke forskjellige emner fra hvordan planter og dyr takler dag til dag variasjoner i miljøforholdene til mer langsiktige konsekvenser, inkludert bruken av matematiske modeller i populasjonsdynamiske studier.

De tre prosjektene som omhandler evertebrater og mikrobielle aspekter ved jordbunns-økologien legger alle vekt på den viktige betydningen av klimatiske faktorer for populasjonsdynamikken til de organsimene som ble studert. Disse organismene er av fundamental viktighet for omsetningen av næringsstoffer og derfor også for planter og dyr. Terrestre cyanobakterier og evertebrater har utviklet ulike tilpasninger til å kunne overleve i høyarktiske områder med stor miljøstokastisitet. F. eks. mens noen arktiske collemboler og midd kan tåle underkjøling i kalde vintre, kan andre, som vist for første gang under TERRØK, tolerere kraftig uttørring (*Onychiurus arcticus*). Collembol-populasjonene i studiet til Leinaas viste en dramatisk nedgang i løpet av de årene studiene varte. Nedgangen så ikke ut til å være knyttet til generelle sesongmessige klimasvingninger, men derimot til uforutsette hendelser som skyldes de lokale værforholdene på forskjellige tider av året og som hadde en drastisk påvirkning på disse dyrene. Hertzberg studerte collemboler i et system med en miljøgradient (fuktighet) samt variasjon i romlig habitatstruktur og uforutsigbar miljøstokastisitet. Hun viste at fuktigheten så ut til å spille en viktig rolle for enkelte arters overlevelse. Birkemoes studier av livshistorie-strategier hos polare collemboler har beskrevet reproduktive strategier og tilpasninger hos arten *Hypogastrura tullbergi* ved Ny-Ålesund. Siden reproduksjonen spres over flere år kan dette motvirke stokastisiteten i klimaforholdene mellom år. De ulike collembol-studiene i TERRØK presenterer fine eksempler på effekter av uforutsigbare variasjoner i miljøet.

Brochmanns studier breskriver ulike reproduksjonsstrategier hos planter inkludert blandings-systemer, med ulik hyppighet av klonal formering, kjønnnet formering ved selvpollinering, og normal kjønnnet reproduksjon ved krysspollinering. Reproduksjonssystemene plantene benytter er i stor grad bestemt av de klimatiske forholdene. Arktiske planter er opportunistiske når det gjelder reproduksjon og har en slags tidsbryter som kan slås av og på alt etter hvor gunstige miljøforholdene er. På den annen side indikerer Odaz-Albrigtsen (Kapittel 9) at intensiv beiting av den lokale bestanden av svalbardrein kan være en større trussel for overlevelsen til noen plantearter enn uforutsigbarhet i klimaforholdene. Faren for overbeiting er en trussel for den genetiske

diversiteten. Opprettholdelse av denne diversiteten betraktes som kritisk for overlevelse i ekstreme miljøer med stor miljøstokastisitet. I denne sammenheng kan utsetting av rein i et nytt område betraktes som en stokastisk hendelse, sett fra plantenes side, som raskt kan resultere i en betydelig nedgang i biodiversiteten av planter og store endringer av jordsmonnets egenskaper.

Virveldyrenes liv på Svalbard er også sterkt påvirket av stokastisitet i miljøet. Fjæreplytten *Calidris maritima*, som ble studert av Pierce i TERRØK, er en monogam fugleart hvor hannen tar en betydelig del av ansvaret for ruging av eggene og står for oppfostringen til ungene. Pierce viste (Kapittel 10) at hvis hannen i et par ble fjernet så var hunnen i stand til å ta over hannens rolle og sørge for vellykket ruging og oppfostring av ungene. Eksperimentet ved at hannen fjernes kan betraktes som en stokastisk hendelse som disse fuglene tydeligvis har evne til å hanske med.

En annen trekkfugl som ble studert i TERRØK, hvitkinngåsa *Branta leucopsis*, har også utviklet tilpasnings-strategier til det uforutsigbare klimaet på Svalbard. Eksempelvis har det vist seg at energireservene som disse fuglene har når de ankommer Svalbard etter trekket fra vinterkvarterene og rasteplassene underveis er viktige for utfallet av gjessenes reproduksjons-suksess. Tydeligvis har disse fuglene evne til å justere sitt energiforbruk for å optimalisere hekkesuksessen alt avhengig av de lokale værforhold og snødekket på hekkeplassen. Dette ble tydelig illustrert i eksperimenter hvor rugetiden ble kunstig forlenget. Til tross for lengre rugetid klarte hunnene å få frem ungene. Gjessene ser ut til å være i stand til å regulere sine energireserver på en slik måte at de sikrer at reservene er store nok til å kunne møte utfordringene knyttet til utsettelse av starten på rugeperioden pga. uforutsigbare klimatiske hendelser. Spesielt er værforholdene som gjessene møter når de ankommer Svalbard etter vårtrekket svært variable fra år til år en viktig faktor for hekkesuksessen (Kapittel 11).

Populasjonen av svalbardrein *Rangifer tarandus platyrhynchus* er kjent for å vise store årlige fluktuasjoner og det har vært spekulert på at variasjonen i reproduskjonssuksess er knyttet til

stokastisk variasjon i dyrenes fysiske kondisjon som skyldes værforholdene (Kapittel 13). Mens det er lite tvil om at uforutsigbare variasjoner i klimaet virkelig har effekt på bestandsutviklingen hos svalbardrein, så har man spekulert på (Kapittel 14) om infeksjon av tarmparasitter, særlig nematoder, også har en negativ betydning for bestandsutviklingen gjennom minskning av reproduksjonsuksessen. Disse studiene tyder på at graden av infeksjon av parasitter har sammenheng med de store stokastiske variasjonene værforholdene om sommeren. Reinen hadde høyest infeksjonsgrad av parasitter etter somrer med mye nedbør og stor planteproduksjon. TERRØK-studiene på svalbardrein illustrerer at stokastisk variasjon i klimaforholdene påvirker bestandsdynamikken til disse dyrene på en kompleks måte.

Populasjonsdynamikken til østmarkmusa *Microtus rossiaemeridionalis*, som er en relativt nyetablert art med svært begrenset utbredelse på Svalbard, gir et fint eksempel på effekter av klimatiske variasjoner på dynamikken til en populasjon som lever i et lite og avgrenset område (Kapittel 15). I mange populasjonsdynamiske modeller antas tetthetsavhengige faktorer å spille en betydelig rolle. Dette ser også ut til å være tilfelle for østmarkmusa om sommeren, men om vinteren har de svært variable værforholdene en betydelig effekt på musenes overlevelse. Populasjonen kan bli nesten helt utryddet i de hardeste vinterne. De dyrene som overlever er de som har tilhold i de øverste delene av fjellskråningene 300-400 m over havet. Så høyt opp faller mesteparten av nedbøren om vinteren som snø i stedet for regn, og snødekket gir musene et beskyttende isolerende lag mot vinterkulda. Dette viser at habitatvalg spiller en viktig rolle for disse dyrenes overlevelse under ugunstige værforhold. Om dette skjer tilfeldig eller ikke er uklart. Uansett viser dette studiet at stokastiske klimahendelser har en fundamental betydning for populasjonsstrukturen hos disse dyrene.

Som vi har sett har de ulike TERRØK-prosjektene enten direkte eller indirekte tatt opp problemet med miljøstokastisitet. Kunnskapene som har fremkommet gjennom hvert av disse prosjektene er viktige bidrag for å bedre forståelsen av de strategier ulike planter og dyr benytter for å kunne leve i et uforutsigbart miljø på denne høyarktiske øygruppen.

SPREDNING OG KOLONISERING

Betydning av habitatheterogenitet og populasjonsdynamikk

Hans Petter Leinaas

Innledning

Høyarktiske landområder viser en stor grad av oppsplitting på mange romlige skalanivå (fra cm til mil). Hele denne regionen består av øyer med større eller mindre grad av isolasjon både innbyrdes og til nærmeste kontinent. Og innenfor sammenhengende landområder er artenes leveområder ofte oppsplittet av fjorder, fjell og isbreer. I tillegg til slike geografiske barrierer er vegetasjonens utbredelse begrenset av klima (temperatur og fuktighet) og næringsstilgang. På liten skala vil også frostbevegelser i jorda (f.eks. polygonmark) og stadige endringer i elveløp (brede vifteløp pga. permafrosten) ha stor betydning. Til sammen fører disse forholdene til at landområdene har et komplekst mosaikkipreg med områder med og uten vegetasjon. De største områdene med kontinuerlig vegetasjon finner en langs kysten og opp langs brede, flate daler. Men også innenfor slike områder er det store variasjoner i vegetasjonen, og i mindre skala er vegetasjonen ofte oppsplittet i en mosaikk av flekker med og uten plantedekke. Mosaikkmønstrene i stor og liten skala påvirker kvaliteten og den romlige utformingen av habitatene til arter som ernæringsmessig er knyttet til vegetasjonen. Størrelse, spredningsevne og mobilitet til de ulike organismene er avgjørende for hvilke effekter oppsplitting/isolasjon på de ulike nivå vil ha.

To overordnede spørsmål knytter seg til denne hierarkiske strukturen i oppsplitting av habitat og leveområder.

- Hvilken betydning har Svalbards isolerte plassering hatt for arters evne til å spre seg til og å etablere seg på øygruppen? Dette er et historisk aspekt som har hatt betydning for utformingen av artssammensetning så vel som den genetiske variasjonen innen arter og populasjoner.
- Hvordan påvirker varierende habitatkvalitet og habitatoppsplitting artenes forekomst og populasjonsdynamikk?

Spredning av arter til Svalbard

Svalbard har flere særtrekk som på mange måter gjør det til et atypisk landområde i Høyarktis. Det er en oseanisk øygruppe med et relativt mildt klima (særlig i vest). Som følge av disse klimaforholdene, skulle en forvente at forholdsvis mange arktiske arter kunne finne gunstige forhold der. Imidlertid er det også geografisk sett et av de mest isolerte områdene i Høyarktis. Denne isolasjonen har hatt betydning for artsmangfoldet på øygruppen, men til svært forskjellig grad innen de ulike dyre- og plantegruppene. En meget viktig egenskap i denne sammenheng er evnen til spredning og kolonisering.

Planter

De fleste arktiske karplanter viser ingen spesielle tilpasninger til langdistansespredning, og en må derfor anse det for en sjelden hendelse at frø blir spredd helt til Svalbard. Til sammenlikning har lav og mose langt større spredningsevne med vind pga. sine små og lette sporer. Likevel ser det ikke ut til at den geografiske isolasjonen har representert noen avgjørende begrensning for spredning av selv karplanter til øygruppen, ut fra det tidsperspektivet de fleste botanikerne opererer med - siden siste istid. Nyere forskning gir ingen støtte for tidligere teorier om at noen plantearter kan ha overlevd på Svalbard gjennom siste istid (Tollefsrud mfl. 1998). Elven (1997) har påpekt at antall arter på Svalbard ikke skiller seg påfallende fra det en finner i mer kontinentale høyarktiske områder av sammenliknbar størrelse. I forhold til flateinnholdet og nordlig bredde på øygruppen, er det ingen klare tegn på et spesielt lavt artsantall, slik en ville forvente hvis isolasjonen hadde hatt stor effekt på mulighet for kolonisering av øygruppen. Frossent hav kan faktisk kan virke som en korridor heller enn en barriere for vindspredning av frø. De genetiske konsekvensene av isolasjonen kan imidlertid være store og variere mye fra art til art, avhengig av deres spredningsevne. Som beskrevet av Brochmann (Kapittel 7), indikerer nyere molekylære metoder at noen av artene muligens bare har kolonisert Svalbard én enkelt gang, mens det for andre

arter har skjedd gjentatte ganger. Stort sett har genutveksling skjedd såpass nylig at mange av artene som er undersøkt viser stor genetisk likhet med populasjoner fra Norge eller Grønland, som foruten russiske områder i øst representerer de to mest sannsynlige kildene for spredning til Svalbard. Dessuten har flere karplanter, bl.a. en del ugressprega arter, blitt innført av mennesker i løpet av de siste 3-400 årene.

Et viktig aspekt ved spredning av planter til arktiske områder er effekten av habitatfragmentering. Forekomsten av mange åpne områder med lite eller ingen vegetasjon vil bedre betingelsene for spitende frø pga. liten eller ingen konkurranse. Sannsynligheten for vellykket etablering antas derfor å være langt større under slike forhold enn i tett vegeterte områder lengre sør.

Dyr

Spredning av arter til Svalbard har ikke vært tema for noen av de zoologiske prosjektene i TERRØK. For helhetens skyld bør dette aspekt likevel nevnes, også fordi variasjoner i spredningsevnen mellom dyregrupper har bidratt til å gi øygruppen sin spesielle fauna, og dermed også hvilke grupper/arter som har blitt studert innen TERRØK.

Jordbunnsdyr, som midd og collemboler, har åpenbart en så stor spredningsevne at de fleste artene er sirkumpolare, og mange har i tillegg vid utbredelse i subarktiske og tempererte områder (Fjellberg 1994). Flere av de mest vanlige artene, som er studert under TERRØK (*Hypogastrura viatica*, *Folsomia quadrioculata* og *F. sexoculata*), er også vanlige i Fastlands-Norge og i Mellom-Europa. Det som begrenser artsrikdommen ser først og fremst ut til å være økologiske forhold relatert til klimaet. Hvordan disse dyrene kan spre seg over store avstander er fortsatt et mysterium. Vingeløse som de er, har de ingen mulighet til aktiv spredning gjennom lufren. I tillegg er de meget utsatt for uttørring, og de fleste artene vil tørke ut og dø i løpet av minutter eller timer hvis de blir eksponert for friluft. Passiv spredning med vinden er derfor også vanskelig å forklare. Noen arter har imidlertid tørkeresistente egg, som muligens kan spres med vinden. Men sannsynligvis har mye av spredningen av disse dyrene til Svalbard foregått ved transport med drivisen over Polhavet, mens de har vært innefrosset i torv, jord eller drivtømmer.

Overraskende nok finner man en sterkere effekt av isolasjon på insektfaunaen enn på jordbunnsfaunaen. Det kommer tydelig frem ved en sammenlikning med insektfaunaen på tilsvarende eller høyere breddegrader på Grønland og Ellesmereøya. Hvis vi for eksempel betrakter frittlevende insektarter (dvs. unntatt parasittiske lus og fjærlus), så er det ved Lake Hazen (ca. 82° N) på Ellesmereøya, funnet ca. 230 arter, hvorav 19 sommerfugler og 2 humlearter (Downes 1964). På hele Svalbard (77-81° N) er det derimot bare funnet ca 100 arter hjemmehørende på

øygruppen. De fleste av disse er små fluer og mygg (ca. 80 arter), og det fins ingen store insekter (Sømme 1979). Til sammenlikning er det funnet mange flere collembolarter på Svalbard (49) enn på Ellesmereøya (< 20).

For insekter er aktiv flyging først og fremst en effektiv spredningsmekanisme over moderate avstander. Dette er en mulighet som er sterkt redusert i Arktis, hvor lav lufttemperatur raskt kjøler ned insektet så mye at flygemusklene lammes. De fleste av Svalbards insekter har nok derfor blitt transportert dit passivt med vinden, noe som lettest kan foregå med små arter. En viktig grunn til den store forskjellen mellom insektfaunaen på Svalbard og Ellesmereøya er den korte avstanden mellom øyene i arktisk Kanada, og mellom øyene og det nordamerikanske kontinentet. Et stort antall arktiske arter har derfor lett kunnet spre seg nordover. Selv om flere av disse artene trolig også ville ha funnet gunstige livsbetingelser på Svalbard, er sannsynligheten for en vindspredning den veien liten. År om annet blir det imidlertid observert europeiske insektarter på øygruppen, som f.eks. 13 arter av sommerfugler (Stephen Coulson pers. medd.). Enkelte har sannsynligvis blitt blåst over havet fra sør, mens andre har blitt transportert med mennesker. Felles for dem er at de ikke er tilpasset et arktisk klima, og at de derfor greier seg dårlig på Svalbard.

Fuglefaunaen på Svalbard er i stor grad utformet av de økologiske forholdene. Det er rike marine ressurser for sjøfugl, mens næringstilgangen for terrestre fugler er langt mer begrenset, med lav planteproduksjon og fattig insektfauna. Klimaet vil også virke direkte inn på fuglefaunaen. Derimot er det vanskelig å si noe om hvorvidt øygruppas isolerte beliggenhet har noen vesentlig betydning. Mange europeiske fuglearter har i årenes løp blitt observert på Svalbard, uten at det har resultert i noen nykolonisering, men en kan ikke se bort fra at den lange trekkveien kan være en begrensende faktor for enkelte trekkfugler som ellers ville ha funnet gunstige forhold på øygruppen.

Landpattedyrenes eneste naturlige adkomstmåte til Svalbard er over isen. Isolasjon har derfor i stor grad påvirket artssammensetningen, med bare to naturlig forekommende arter, fjellreven *Alopex lagopus* og svalbardreinen *Rangifer tarandus platyrhynchus*. For fjellreven, som farter vidt omkring ute på drivisen på jakt etter mat, representerer ikke denne noen dramatisk hindring. Det gjør den derimot for svalbardreinen. Tidligere har en helt til den oppfatningen at reinen mest sannsynlig har sitt utspring fra den nå utdødde Øst-Grønlands-reinen. Nye undersøkelser basert på analyser av mitokondrielt DNA har imidlertid funnet størst likhet med eurasiske bestander (Gravlund mfl. 1998). Alle undersøkelsene viser imidlertid at den populasjonsgenetisk står ganske isolert, og dagens bestand har trolig sitt utspring i bare én eller noen få immigrasjoner som har skjedd for mange tusen år siden.

Tre pattedyrarter har også blitt forsøkt introdusert til Svalbard av mennesker (Gjertz & Lønø 1998). Moskusdyrene *Ovibos moschatus* ble satt ut i 1929 og lenge greide de seg bra, men døde til slutt ut rundt 1980. I 1930-årene ble også polarhare *Lepus arcticus* og vanlig hare *L. timidus* innført, uten at de greide å etablere noen levedyktig bestand. I tillegg ble østmarkmusa *Microtus rossiaemeridionalis* ufrivillig innført av russerne i Grumantbyen i løpet av perioden 1920-1960. I årene etter det har ikke arten greid å spre seg mer enn noen få kilometer, og den synes helt avhengig av de spesielle forholdene som råder i de meget frodige områdene under Fuglefjella. Ut fra det vi vet om artens habitatkrav er det tvilsomt om det er noen andre steder på Svalbard hvor forholdene ligger til rette for permanente bestander.

Habitatheterogenitet og populasjonsdynamikk

Studier av hvordan habitatets utforming påvirker Sarters forekomst og dynamikk, er et meget aktuelt tema i moderne økologi og bevaringsbiologi (Ims 1990). Det er utviklet mye teori omkring dette problemkomplekset, og flere modeller er blitt formulert for å forklare effekten av ulike former for habitatheterogenitet (se faktaboks). Grovt sett kan vi snakke om to typer effekter: Effekter av variasjoner i habitatets kvalitet (ressurser eller andre miljøforhold), og effekter av habitatets romlige utforming uavhengig av kvalitet (størrelse, form og grad av isolasjon). Hva slags effekter en vil kunne forvente vil være avhengig av på hvilket (romlige) skalanivå variasjonen gjør seg gjeldende i forhold til artenes mobilitet. Siden populasjonsdynamikken kan påvirkes av ulike romlige prosesser samtidig, bør en arts reaksjoner på habitatheterogenitet studeres på flere nivåer. Flere av de zoologiske prosjektene innen TERRØK har belyst aspekter ved denne problemstillingen som har gjort seg gjeldende ved ulike skalanivåer.

På et hvert skalanivå vil graden av habitatheterogenitet avhenge av hvor finkornet artene opplever miljøet. Dette understreker at en kvantitativ beskrivelse av habitatheterogenitet må tilpasses de organismene en studerer. Hvis en for eksempel ser på et lite område med vegetasjon av typen polarvier-reinrosehei, så vil dette for beitende reinsdyr fortone seg som en relativt homogen flekk innenfor et mye større habitat. For bladveps som har larver som lever av polarvierens blader vil det derimot representere et habitat med flekkvis fordelte ressurser som må lokaliseres av flygende voksne individer på søk etter egnede eggleggingsteder. Og for små jordbunnsdyr, som collemboler, vil et slikt område kunne variere fra å være et kontinuerlig habitat med varierende kvalitet, til et fullstendig oppsplittet habitat hvor hver vegetasjonsflekk eller tue bebos av en mer eller mindre isolert populasjonsdynamisk enhet.

Svalbardreinen

Reinen viser mer eller mindre klare sesongmessige bevegelsesmønstre, med forskjellig oppholdssted sommer og vinter. Dette varierer mellom områder og bestander, og har bl.a. sammenheng med dyrenes tilgang til vinterbeite. Et viktig aspekt ved dette er muligheten til å unnsnippe sultedød som følge av ising på tundraen vinterstid. Dyrene må da søke mer høytliggende områder som ikke har blitt utsatt for mildvær. I Adventdalen kan de finne slike områder i de høytliggende fjellplatåene som omgir dalen. Også under mer normale vinterforhold trekker en del dyr opp i høyden fordi det vanligvis samler seg relativt lite snø på platåkantene. Selv under harde isforhold, som f.eks. vinteren 1995/96, trenger derfor ikke dyrene å bevege seg langt for å finne tilgjengelige beiteflekker. Dette kan være en forklaring på den relativt store grad av stedsenhet som Tyler & Øritsland har beskrevet fra bestanden i Adventdalen (Kapittel 13). I Reindalen er fjellene lavere uten tilsvarende platåer. Dyrene der må derfor i større grad trekke helt ut av området for å finne velegnede beitesteder i vintre med vanskelige isforhold. Omfattende studier av merkede dyr i Reindalen - Semmeldalen har også vist betydelige forflytninger sommerstid, med en klarere sesongmessig og systematisk utnyttelse av ulike vegetasjonstyper enn før antatt (Langvatn pers. medd.).

Populasjonsstudier av svalbardreinen har stort sett konsentrert seg om dyrene innen noen få kjerneområder, og vi vet lite om hvordan den romlige heterogeniteten i større skala påvirker populasjonsdynamikken til arten over lengre perioder. Tyler har påvist en tetthetsavhengig migrasjon ut fra og inn til Adventdalen, som har en stabiliserende effekt på antallet dyr i selve dalen. Men det er uklart hvor det blir av dyrene som emigrerer, og hvem som kommer inn. Det vil være av stor betydning for vår forståelse av hvordan reinsbestandene påvirkes av landskapets heterogenitet å vite om det stort sett er de samme dyrene som vandrer ut og inn av området, og som eventuelt danner temporære subpopulasjoner i nærheten, eller om denne migrasjonen i stor grad fører til en utveksling av dyr mellom ulike bestander. Særlig sistnevnte mulighet vil i stor grad kunne virke stabiliserende på forekomsten av reinsdyr over større områder og også motvirke faren for lokal utdøing. Dette er forhold som det vil være svært interessant å få belyst ved mer langsiktige studier.

Østmarkmusa

Østmarkmusa i Fuglefjella ved Isfjorden gir et eksempel på effekter av en habitatheterogenitet som varierer over en distanse som langt overgår enkeltindividenes aktivitetsområde. Når individene først har slått seg ned flytter de seg forholdsvis lite (stort sett innenfor noen 10-talls m²), og er dermed i

Populasjonseffekter av romlig variasjon på ulike skala-nivåer

Miljøgradienter og soneringer

Variasjoner som forekommer over større avstander, vil kunne oppfattes som endringer i levestilkårene over habitatet/leveområdet enten i form av gradienter eller diskrete soneringer.

- Om slike endringer forekommer innen individenes aksjonsradius, vil det kunne gi rom for at dyrene beveger seg over området for å oppsøke de til enhver tid gunstigste forholdene, enten for å maksimere ressursutnyttelsen eller øke sin overlevelsessjansje under ugunstige forhold.
- I andre tilfeller kan enkeltindividene bare oppleve deler av miljøgradienten, fordi habitatet/bestandsområdet er stort i forhold til dyrenes aksjonsradius. Det ville kunne gi en variasjon i populasjonstettheten over habitatet som gjenspeiler tilsvarende variasjon i bæreevnen. Under ugunstige forhold vil dødeligheten kunne variere svært over området.

Modeller for populasjonsdynamikk i oppsplittede habitat

"Source-sink"-modellen

I de fleste naturlige habitater vil miljøvariasjonene variere langs mer eller mindre klare gradienter, med en gradvis forringelse av habitatet mot marginale områder. Men ved en mer trinnvis inndeling, vil en del systemer kunne beskrives av den såkalte "Source-sink"-modellen. Den beskriver populasjoner med kjerneområder ("source") hvor permanente bestander har en gjennomsnittlig positiv vekst (fødselsrate høyere enn dødeligheten). Overskuddet av individer resulterer i en migrasjon ut i omliggende mer marginale områder ("sink"). På grunn av dårligere forhold skjer det liten reproduksjon her (fødselsraten lavere enn mortaliteten), og opprettholdelse av en bestand er avhengig av stadig tilførsel av dyr fra source-områder.

Metapopulasjonsmodellen

Den klassiske metapopulasjonsmodellen beskriver et system der en arts lokale leveområde er splittet opp i mindre habitatflekker, som innbyrdes er så isolerte at individene på hvert sted representerer en dynamisk enhet (populasjon) som er relativt lite påvirket av migranter fra andre steder. Hver slik populasjon har en viss sannsynlighet for å dø ut pga. tilfeldige svingninger i individantallet, mens de flekkene som dermed blir tomme for arten også har en viss sannsynlighet for å bli rekolonisert av migranter fra andre habitatflekker. En slik populasjon av populasjoner (en metapopulasjon) vil ha en dynamisk likevekt når forholdet mellom utdøing og rekolonisering er i balanse. Immigrasjon vil til en viss grad kunne styrke enkelt-populasjoner som er i ferd med å utarmes, og dermed hindre utdøing ved "rescue" effekt. Men ved en typisk metapopulasjons-dynamikk vil en forvente at en del habitatflekker til enhver tid er ubeboet pga utdøing. Hvis migrasjonen mellom habitatflekkene er for høy, vil "rescue" effekten bli så stor at hele systemet opptrer som én stor populasjon; en såkalt "patchy" populasjon.

stor grad prisgitt forløpet i miljøforholdene på det stedet. Ims & Yoccoz (Kapittel 15) gir en inngående beskrivelse av populasjonsdynamikken til arten som bebor et område dominert av frodige gressbakker som er oppsplittet av rasmark og ugjestmilde arealer med mosetundra. Dette er ikke tilstrekkelig til å splitte bestanden opp i egne populasjoner, men det gir habitatet et mosaikklignende preg som i stor grad

påvirker dyrenes dynamikk og fordelingsmønster. Men også habitatforholdene i utkanten av artens kjerneområder er av avgjørende betydning. I enda større grad enn reinsdyrene var denne arten avhengig av høytliggende vegetasjon for å overleve den harde isvinteren 1995/96. Men den populasjonsdynamiske effekten var en helt annen. Overlevelsen av musebestanden avhang ikke av at enkelt dyr søkte seg vekk

fra nedisingen, men at en liten del av populasjonen bebodde perifere lommer med gunstig vegetasjonstype oppe mellom klippene, og dermed unnslett nedisingen. Disse habitatflekkene er små, og ressursmessig antas de å representere marginale områder i forhold til de frodige gressbakkene nedenfor klippene. Etter den katastrofale vinteren ble gressbakkene i de lavereliggende områdene raskt rekolonisert, og i løpet av ett år hadde bestanden igjen etablert seg langs hele Fuglefjella-massivet. Graden av nedising, og hvordan og hvor høyt opp i fjellet det regner, vil være avgjørende for hvor dyr kan overleve gjennom en isvinter. Likeledes vil det være avgjørende hvor høyt opp musene går. Noen år ser de ut til å forsvinne fra vegetasjonsflekkene mellom klippene, muligens fordi ressursene blir oppbrukt. Hvis den kraftige nedisingen hadde falt sammen med en vinter hvor musene ikke hadde etablert seg der oppe, hadde hele Svalbards musebestand sannsynligvis dødd ut. Den store habitatheterogeniteten og høydeforskjellen innen kjerneområder langs Fuglefjella er uten tvil helt avgjørende for artens mulighet til å overleve under slike dramatiske, uforutsigbare variasjoner i klimaet.

Et annet påtagelig element i populasjonsdynamikken til musene er at når bestanden er høy, sprer den seg ut fra kjerneområdet, til Colesdalen i sør og til Bjørndalen og endog helt til Longyearbyen i nordøst. Hvorvidt dyrene reproducerer i disse omliggende områdene er ikke studert, men de forsvinner derfra når bestanden i kjerneområdet er lav. Åpenbart er det ingen lokaliteter i disse "sink"-områdene som er egnet til å etablere permanente bestander. Det faktum at arten ser ut til bare å ha ett mulig kjerneområde av meget begrenset utstrekning, gjør at den sannsynligvis har liten sjanse til å overleve på Svalbard på veldig lang sikt.

Gjess

Gåseprosjektet i TERRØK (Kapittel 11) har vist at også populasjonsdynamikken til hvitkinngjess *Branta leucopsis* i høy grad er påvirket av landskapets og habitatets utforming. Særlig viktige er de faktorer som påvirker egglegging og ungeoverlevelse. Ved Kongsfjorden er tidspunkt for når fjordisen går mellom øyene en viktig faktor, som bestemmer når disse hekkelokalitetene blir sikret mot predasjon fra rev. Disse studiene viser klart at betydningen av habitatheterogenitet er relatert til hvorvidt det innenfor et begrenset område både finnes steder som gir beskyttelse mot reirpredasjon og egnede beiteområder (dvs. fuktige, frodige enger). Dette krav til landskapsutformingen gjør at antall gode hekkelokaliteter er begrenset og store hekkpopulasjoner på Svalbard er vidt adskilt. Beskyttelse finner gjessene enten ute på øyer og holmer eller i bratte fjellskreinter. Øyer og holmer kan gi rom for

til dels store hekkkolonier som ved Ny-Ålesund, mens hekking i fjellskreinter resulterer i en mer spredd forekomst av fugl (Mehlum 1998). I sistnevnte tilfelle er det ofte åpenbart at det er tilgang på hekkplasser og ikke næringstilgangen som er den begrensende faktoren. Det er for eksempel ingen store forekomster av hekkende gjess i den meget frodige Colesdalen, der det heller ikke finnes noen egnede øyer å hekke på. I dette området forekommer gjessene stort sett bare i små grupper eller enkeltpar som hekker oppe i fjellskreintene.

Collemboler

Reffekter av habitatoppsplitting (og interaksjoner mellom populasjoner av en art) er i liten grad studert hos de store terrestre dyreartene på Svalbard. Dette vil kreve en mye mer storstilt satsing enn det som har vært aktuelt innenfor TERRØK. Slike problemstillinger er mye enklere å studere ved hjelp av mindre organismer. Tilsvarende prosesser som foregår over mange kilometer hos store dyr, vil kunne studeres innenfor noen desimeter hos collemboler. Det er en av grunnene til at disse dyrene ble valgt som "modellorganismer" for å studere slike landskapsøkologiske problemstillinger i ett av TERRØK prosjektene (Kapittel 6). I tillegg gir collebolene mulighet for å sammenlikne arter, hvordan ulike livshistorietilpasninger resulterer i ulike responser på romlig heterogenitet (generelle mønstre som også vil være gyldige for andre dyreformer) og hvordan interaksjoner mellom arter påvirkes av habitatutformingen.

Ved studier av de små collebolene er det mulig å studere betydningen av romlig heterogenitet på alle populasjonsdynamisk relevante skalanivåer, fra individers bevegelse innenfor et kontinuerlig, men heterogent habitat, til dynamikken i og mellom (sub)populasjoner som er mer eller mindre fullstendig isolert fra hverandre. I hvert fall én av collebolartene som er knyttet til strandsonen, *H. viatica*, beveger seg langs gradienter i habitatet. På den måten kan de til en viss grad utnytte ressurser på ulike nivåer av enga til ulik tid. Mest markert var dette rett etter at snøen gikk. Arten ble da funnet i tette ansamlinger under rekved og steiner helt øverst og endog ovenfor bjørnestarrengen. I løpet av kort tid spredde de seg nedover engen. Vandring av *H. viatica* oppover stranda før vinteren reduserer sannsynligvis faren for oversvømmelse og kraftig nedising, og er en klar analog til reinsdyrenes utnyttelse av høyereliggende beiteområder i isvintre.

De fleste collebolartene er langt mindre mobile, og endringer i tetthet langs en gradient reflekterer ofte variasjoner i lokal populasjonsdynamikk (fødsel og overlevelse) som følge av forskjeller i kvaliteten på habitatet. Det kan skyldes variasjoner i ressurstilgangen (bærcevn) eller i overlevelse under

perioder med klimatisk stress, som begge er mulige forklaring på collembolenes fordelingsmønster langs den undersøkte gradienten i Krykkjefjellet ved Kongsfjorden (Kapittel 5).

Hvis kvaliteten i enkelte deler av habitatet blir for dårlig (sett fra artens synsvinkel), kan vi få en "source-sink" liknende dynamikk, hvor migrasjon får en klar betydning både for populasjonsdynamikken og utbredelsesmønsteret til de aktuelle artene. I undersøkelsene på bjørnestarrengen (Kapittel 6) viser de tre artene *Hypogastrura longispina*, *F. sexoculata* og *F. quadrioculata* utbredelsesmønstre som best kan forklares ved en kombinasjon av at kvaliteten på habitatet reduseres langs en gradient oppover eller nedover enga, og at forholdene mot utkanten (helt øverst eller helt nederst) blir så vidt ugunstige at deres tilstedeværelse der er avhengig av immigrasjon av individer fra de mer gunstige "source"-delene av gradienten. Disse reaksjonsmønstrene viser en viss analogi til den romlige dynamikken vi ser hos østmarkmusa; med sine periodiske forekomster utenfor kjerneområdet.

De to *Folsomia*-artene viser også effekter av isolasjon mellom starttuene, men ikke i en slik grad at det ser ut til å påvirke deres utbredelse eller fare for utdøing i enkelttuer. Til det er migrasjon mellom tuene sannsynligvis for høy hos disse relativt mobile artene. De forholdsvis beskjedne isolasjonseffektene blir derfor i stor grad maskert av de langt tydeligere effektene av miljøgradientene over engen. Hos den mer dyptlevende *Onychiurus groenlandicus* er spredningsevnen så vidt mye mindre at tueavstanden ser ut til å ha en direkte effekt på utbredelsesmønsteret til arten, og subpopulasjonene viser klare effekter av isolasjon over kortere avstander enn *Folsomia*-artene. Men de enkelte subpopulasjonene er såpass store at sjansen for fullstendig utdøing som følge av tilfeldige (stokastiske) variasjoner i populasjonsstørrelsen liten. Ingen av collembolartene i dette oppsplittede systemet viste dermed en typisk metapopulasjonsdynamikk, hvor forholdet mellom lokal utdøing og nykolonisering spiller en viktig rolle.

Avsluttende kommentarer

Få studier innen TERRØK har sett på rene effekter av en oppsplitting av habitatet. Slike effekter kan ha betydning for flere av artene på Svalbard, men for større dyr må dette studeres med en tidsmessig og romlig skala som var helt urealistisk innen rammene

til TERRØK. Østmarkmus-prosjektet studerte habitatheterogenitet, men da det bare fins ett kjerneområde, med én enhetlig populasjon, kan den ikke belyse problem omkring interaksjoner mellom populasjoner. Det eneste prosjektet som hadde mulighet til å behandle dette er collembol-studiene på starttue-enga. Men et annet forhold som kom klart fram i mange av studiene er den store betydningen habitatheterogeniteten innenfor en populasjonsområde har for dens mulighet til å overleve under de klimatiske meget variable og uforutsigbare forholdene som råder på Svalbard.

Referanser

- Downes, J.A. 1964. Arctic insects and their environment. *Can. Entomol.* 96: 279-307.
- Elven, R. 1997. Possible causes of high species diversity in vascular plants in the Svalbard archipelago. Report from the workshop "The Ecosystem in Glacier Edge Areas in the Arctic". National Institute of Polar Research. Tokyo.
- Fjellberg, A. 1994. The Collembola of the Norwegian arctic islands. *Norsk Polarinstitutt Meddelelser* No. 133: 57.
- Gravlund, P., Meldegaard, M., Pääbo, S. & Arctander, P. 1998. Polyphyletic origin of the small-bodied, high-arctic subspecies of tundra reindeer *Rangifer tarandus*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 10: 151-159.
- Gjert, I. & Lønø, O. 1998. Innførte arter på Svalbard. *Fauna* 51: 58-67.
- Ims, I. 1990. Hva er landskapsøkologi? Problemer og metoder. *Fauna* 43: 151-171.
- Mehlum, F. 1998. Areas in Svalbard important for geese during the pre-breeding, breeding and post-breeding periods. I: Mehlum, F., Black, J.M. & Madsen, J. (eds.), *Research on arctic geese*. Proceedings of the Svalbard Goose Symposium, Oslo, Norway, 23-26 September 1997. *Norsk Polarinstitutt Skrifter* No. 200: 41-55.
- Sømme, L. 1979. Insektliv på Svalbard. *Fauna* 32: 137-144.
- Tollefsrud, M.M., Bachmann, K., Jakobsen, K.S. & Brochmann, C. 1998. Glacial survival does not matter – II: RAPD phylogeography of Nordic *Saxifraga cespitosa*. *Mol. Ecol.* 7: 1217-1232.

TERRØK

I forvaltningens tjeneste?

Endre Persen

Innledning

Finansieringen av TERRØK-programmet har i sin helhet kommet fra Miljøverndepartementet via Norges forskningsråd. Med forvaltningsapparatet som finanssør, er det også rimelig at forvaltningen har forventninger til et slikt program.

Ambisjonene var i utgangspunktet et bredt anlagt økologisk program der fokus skulle rettes mot tema som var relevante for forvaltningen. Som normalt er, sto ikke de opprinnelige ambisjonene i forhold til de økonomiske ressursene som ble stilt til rådighet, og målsettingen måtte derfor endres.

Etter dette ble hovedmålsettingen formulert som følger:

"Terrestrisk-økologisk forskningsprogram på Svalbard skal, gjennom basaløkologisk forskning på internasjonalt nivå, øke forståelsen for dynamikken og stabiliteten av terrestre økosystemer på Svalbard. Dette vil danne en kunnskapsbasis som vil gjøre forvaltningsmyndighetene bedre i stand til å finne forvaltningsstrategier i tråd med overordnede mål i miljøpolitikken"

Under denne hovedmålsettingen formulerte man to delmål:

1. bedre kunnskapsgrunnlaget slik at en bedre kan forstå konsekvensene av menneskelig aktivitet
2. styrke norsk kompetanse innen arktisk terrestrisk økologi

Det er med utgangspunkt i disse rammene at forvaltningen kan formulere sine forventninger, og nå ved programmets slutt si noe om programmet har tilfredsstilt forvaltningens behov.

Miljøpolitiske mål for forvaltningen av Svalbard

De miljøpolitiske målsettingene for Svalbard har endret seg fra svært så generelle formuleringer til langt mer presise målsettinger. Dette er en funksjon av økende oppmerksomhet og forståelse

for miljøvern generelt, men også et resultat av den endrete politiske situasjonen i nordområdene. Med St.meld 22 (1994-95) tok Regjeringen et langt skritt i retning av å sette miljøvern øverst på dagsordenen for norsk svalbardpolitikk.

Stortinget ga sin tilslutning til meldingen, og dermed var grunnlaget lagt for det som på mange måter representerer et nytt forvaltningsregime. Og ambisjonene er langt ifra beskjedne. Stortinget har kort og godt slått fast at *"Svalbard skal framstå som et av de best forvaltede villmarksområder i verden"*. En slik formulering forplikter, og den er forsøkt presisert gjennom følgende punkter:

1. Opprettholdelse av miljøets tilnærmede uberørthet når det gjelder sammenhengende villmark, flora, fauna og kulturminner
2. Et uttømmende og strengt regelverk som setter klare rammer for all virksomhet på øygruppen
3. En velordnet registrering og overvåking av sentrale miljøkomponenter
4. Aktive vernetiltak overfor en del prioriterte kulturminner
5. Et effektivt håndhevelsesapparat for oppdagelse og straffeforfølgelse av overtredelser
6. En forvaltningsrettet miljøforskning for å øke kunnskapen om sammenhengene i miljøet
7. Et internasjonalt samarbeid for å beskytte trekende arter og hindre langtransporterte forurensninger
8. Opprydding og oppretting av tidligere inngrep og ødeleggelser av miljøet med hensyn til forurensning, forsøpling og ressursødeleggelse

Som om ikke dette var nok, har Stortinget etter dette behandlet den samlede norske miljøvernpolitikken (St.meld 58 (1996-97)), og herunder lagt fram en felles strategi for å møte det neste århundre. Svalbardpolitikken er integrert i denne, men samtidig gis nye føringer som ytterligere underbygger hovedmålsettingen for svalbardforvaltningen.



Figur 1.
Under brunsten kan det til tider
gå hardt for seg.
– Foto: T. Severinsen



Svalbardreinen – et forskningspolitisk dyr

Det er fremdeles uklart når svalbardreinen *Rangifer tarandus platyrhynchus* etablerte seg på øygruppa, men det kan ha vært så langt tilbake som 20 000 år siden. Helt siden Willem Barents oppdaget noen spisse fjelltopper i horisonten, har dyrene både fascinert nysgjerrige observatører og gjort sin nytte som matforråd for ulike grupper og personer. Så "nyttig" var de at stammen ved fredningen i 1925 sannsynligvis var nær utryddelse. Etter dette har stammen bygd seg opp og teller i dag ca 10 000 dyr fordelt over mesteparten av øygruppa. Det imidlertid mange har registrert er at antallet varierer betydelig både mellom områder og år. I år med ekstra høy dødelighet, har også skrifttypene i media vært ekstra høye og kraftige. I kjølvannet av disse hendelsene, har det årlig blitt reist en debatt om ressursutnyttning, jakt og dyrevernsspørsmål. Når bestanden har vært på topp, kjenner vi igjen problemstillinger som overbeiting og jakt for å balansere stammen.

Vil reinen beite seg ut av matfatet, vil den krasje slik vi kjenner det fra andre isolerte, men utsatte stammer, eller finnes det reguleringsmekanismer som

gjør at det etableres en form for likevekt? - Og i såfall hvilke prosesser er det som er i inngripen i dette spillet. Dette er naturlig nok essensiell kunnskap for forvaltningen av denne arten.

TERRØK har ikke gitt oss de endelige svarene på ovennevnte, men har definitivt bidratt med relevant kunnskap, og har i det minste avlivet noen av de spørsmålene som jevnlig har blitt reist (Kapittel 13 og 14).

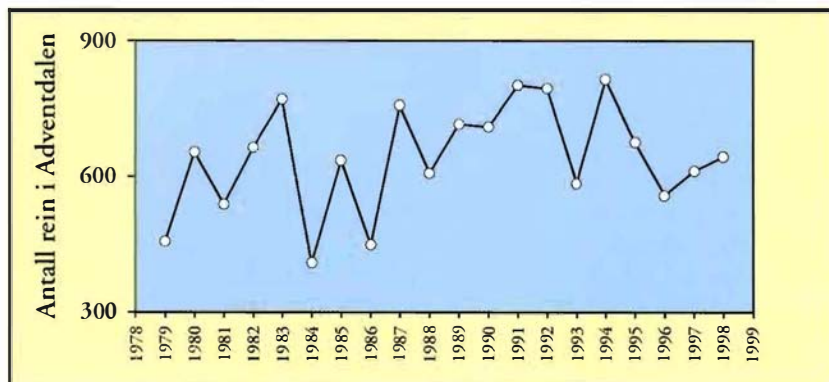
I Adventdalen har vi en forvaltning- og forskningsmessig lykkelige situasjon ved at der eksisterer en lang tidsserie med systematisk innhenting av data. Betydningen av slike tidsserier kan knapt overdrives, og har bla. bidratt til følgende:

- bestanden svinger innenfor en øvre og nedre grense
- svingningene er tilsynelatende uten mønster
- bestanden reguleres gjennom kjente prosesser der konkurransen om mat påvirker vekst, fruktbarhet og overlevelse
- til forskjell fra andre arter der også fruktbarheten varierer med populasjonsstørrelse, påvirkes denne endringen hos svalbardreinen etter befruktningen om høsten
- dødeligheten på fosterstadiet skjer i hovedsak mot slutten av drektighetsperioden
- årlig fødsel- og dødsrate varierer betydelig, mens spredning (immigrasjon/emigrasjon) er forutsigelig ut fra populasjonsstørrelse (tetthets-avhengig)
- parasittbelastningen på dyrene varierer mellom år og kan indirekte ha en betydning for endringene i populasjonsstørrelsen

På bakgrunn av den "stabiliteten" som ligger i en varierende populasjonsstørrelse mellom "faste" grenser og den ustabilitet som regjerer når det gjelder årlige fødsels- og dødsrater, introduseres begrepet varig ustabilitet.

Økologisk likevekt er et begrep som både politisk og forvaltningsmessig lyder vakkert. Ofte brukes begrepet både unyansert og feil, og på en måte slik at tredjeperson kan tro man snakker om en statisk likevekt, – en Edens Hage om du vil. Dette er selvfølgelig, og dessverre for noen, et uopnåelig mål. Naturen fungerer ikke slik, og kanskje kan reinstudiene i Adventdalen bidra til en ny forståelse av dette. Dersom reinpopulasjonen i Adventdalen er i økologisk likevekt, er det nettopp den dokumenterte ustabiliteten som representerer denne likevekten. Forvaltningsmessig må dette være en ønskesituasjon, og det er selvfølgelig ingen grunn for forvaltningen å vurdere særskilte tiltak.

Figur 2
Oversikt over bestandssvingningene
for svalbardrein i Adventdalen.
■ Basert på data fra kapittel 13.
– Figur: T. Severinsen.



Dersom en som et tankeeksperiment lar den kunnskapen som er generert ut fra dataene fra Adventdalen, ekstrapoleres til andre deler av reinpopulasjonene på Svalbard, kan det umiddelbart slås fast at dersom det ikke skjer større endringer i de ytre miljøfaktorene enn de vi kjenner i dag, kan svalbardreinen som art se neste årtusen lyst i møte. For en forvaltning der sikring av biologisk mangfold er en hovedmålsetting, er ovennevnte konklusjon som vakker musikk å regne. Eneste lille hake er at en skal være svært forsiktig med denne type ekstrapoleringer, men om vi holder oss til Nordenskjöld Land, bør kanskje en slik spådom holde stikk.

I motsetning til på fastlandet, er jakt på ingen måte et nødvendig virkemiddel for å sikre artens eller populasjonenes videre eksistens. Spørsmålet om jakt blir dermed et rent forvaltningspolitisk anliggende. Hensynet til lokale ønsker, prinsipielle betraktninger om bærekraftig bruk av biologiske ressurser vs. kravet om villmark og urørthet, vil være avveininger som må gjøres før evt. jakt iverksettes.

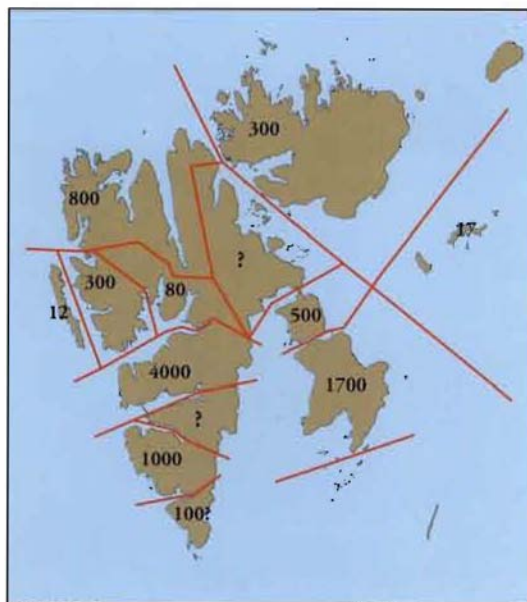
Data fra TERRØK (Kapittel 13) mer enn antyder at dødeligheten på fosterstadiet skjer mot slutten av drektighetsperioden (mars-april). I ekstreme vintre, som på ingen måte er en sjeldenhet på Svalbard, er denne perioden flaskehalsen for reinen, både mht. egen overlevelse og fostrets. Dette er samtidig samme periode som fritidsferdselen begynner for fullt. Det påhviler derfor den enkelte friluftsutøver og andre som ferdes i terrenget, et betydelig ansvar å unngå enhver forstyrrelse av dytene. Energibalansen er allerede på minussiden, og enhver ekstrabelastning kan gi dramatiske konsekvenser i en ytterst marginal situasjon.

En annen vesentlig observasjon for forvaltningen er hva denne undersøkelsen har fremskaffet av data som følge av en lang tidsserie. Dette understreker betydningen av at etablerte og nye overvåkingsprosjekter designes slik at så vel datafangst som bearbeiding blir av en slik kvalitet at ettertiden kan ha tillit til dataene. Tilsvarende er det av vesentlig betydning at klassiske bestandsovervåkingsprosjekter koples mot et forskningsmiljø, som i større grad kan fokusere på de prosesser som styrer de evt. forandringer som påvises gjennom overvåkingen. Det er kun en slik kopling som kan gi grunnlag for kunnskapsbaserte forvaltningstiltak mht. å motvirke en uønsket utvikling.

Overbeiting?

Som tidligere nevnt er spørsmål om mulig overbeiting et tema som jevnlig dukker opp. Sammenlignende undersøkelser som er gjort i Adventdalen og på Brøggerhalvøya der rein ble introdusert i 1978, viser til dels dramatiske forskjeller.

I Adventdalen der reinen har beitet kontinuerlig i århundrer, har det ikke vært mulig å påvise effekter av reinbeitingen verken når det gjelder



Figur 3.
Oversikt over reinsdyr-
bestandene på Svalbard.
– Figur: T. Severinsen. (Basert
på tall fra Øritsland & Huseby,
1996.)

artsdiversitet eller biomasse. Det er tilsynelatende etablert en gjensidighet mellom "offer og gjerningsmann" der offeret gjennom lang tids påvirkning og evolusjon, har etablert strategier som innebærer at artene unngår, motstår eller tolererer beiting. Det kan også tyde på at denne beitetilpasningen er avhengig av den varige ustabiliteten som er registrert i reinpopulasjonen. Varierende reinbestand betyr varierende beitetrykk, og dermed får de beiteplantene som i år med høyt beitepress har allokert ressurser med tanke på å motstå dette, muligheten til å "hente seg inn" i år med lavere bestand.

På Brøggerhalvøya er situasjonen en helt annen. Med utgangspunkt i de 15 dyrene som ble satt ut, vokste stammen til knappe 400 dyr i 1994. Effekten av denne populasjonsveksten kan avleses gjennom undersøkelser på vegetasjon og jordbunn, men kan også registreres med det blotte øye. På rabbesamfunnene er artsdiversiteten redusert med 50%. Hardest har det gått utover moser og lav. Reetablering av vegetasjonen og en stabilisering av jordsmonnet vil ta tid, bla. avhengig av det beitetrykket området vil bli utsatt for (Kapittel 9).

Erfaringene fra Brøggerhalvøya bør gi grunnlag for visse refleksjoner i forvaltningsapparatet. Som ledd i et storstilt felteksperiment kan utsettingen av rein i 1978 forsvares, forutsatt at den gis en tverrvitenskaplig oppfølging. Samtidig bør de fremlagte opplysningene gi grunnlag for betydelig skepsis til evt. nye ønsker og tanker om flytting av rein til områder som i dag ikke har egen reinbestand.

Videre vil det være betimelig å spørre om forvaltningen skal regulere eventuell naturlig ut- og innvandring til områder fri for rein. Effekten kan bli den samme som på Brøggerhalvøya, spørsmålet blir da om dette er forenlig med en målsetting om å sikre artsdiversiteten på alle nivå. Det ovennevnte undersøkelse i det minste gir grunnlag for, er et bedre beslutningsgrunnlag for denne type vurderinger i dag enn før TERRØK.

Figur 4.
Ullmyrklegg Pedicularis
dasyantha
– Foto: F. Mehlum.



De ukjente underjordiske

Politikere og folk flest er opptatt av arter og sammenhenger som er synlige, lette å forstå og som i tillegg har en viss affinitet til folk flest, -og kanskje media. Forvaltningen skal sette politikernes ønsker og vedtak ut i livet. Det er ikke vanskelig å forstå at isbjørn *Ursus maritimus* og svalbardrein er politiske dyr. Derimot er den pedagogiske utfordringen langt større, når forvaltningen skal underbygge betydningen av forskning omkring liv og levned til collembolen (sprettthalen) *Hypogastrura tullbergi* (Figur 5).

Når forvaltningen likevel helhjertet støtter forslaget om å sette fokus på collemboler og andre

Figur 5.
Hypogastrura tullbergi fra
kantlynghøi på Brøgger-
halvøya.
–Foto: H.P. Leinaas.



jordbunnsorganismer, var dette utfra to dominerende faktorer:

1. Erkjennelsen av jordbunnsfaunaens betydning i de arktiske økosystemer
2. Mangel på kunnskap om den samme gruppen

Jordbunnsdyrene er en vesentlig bidragsyter til den nedbryting, omsetning og frigjøring av næringsstoffer som skjer i de aller øverste deler av jordsmonnet. Selv om det er sopper og bakterier som sørger for den endelige frigjøringen av næringsstoffene plantene trenger, fungerer jordbunnsdyrene som en katalysator for denne prosessen ved at de gjør de døde planterestene bedre tilgjengelig for mikro-organismerne.

I mangel av meitemark, bille-og sommerfugllarver og andre store jordbunnsdyr, utgjør rundormer, bjørnedyr, enchytraeider, midd, fjæremygglarver og collemboler det dominerende spekter av jordbunnsdyr på Svalbard. Selv om de er beskjedne av størrelse (0,5-2 mm) og artsantall, er de desto flere. I gunstige habitater kan antallet komme opp i størrelsesorden 300 000 pr m² (Kapittel 5 og 6).

Cyanobakterier - lager mat av luft

Med unntak av områdene under fuglefjellene, er tilgjengeligheten av nitrogen begrensende for planteveksten i arktiske terrestre økosystemer. Nitrogen kan gjøres tilgjengelig for plantene enten ved mikrobiell nedbryting av dødt plantemateriale, som resultat av nitrogenfiksering eller gjennom nedbør. Sistnevnte er av mindre betydning i arktiske områder.

Cyanobakteriene har evnen til å "omdanne" atmosfærisk nitrogen til forbindelser som i neste omgang vil gjøres tilgjengelig for plantevekst. Denne bakteriegruppen er (sannsynligvis) utbredt over hele Svalbard. Du finner dem i form av et mørkfarget skorpelag på jomfruelig mark foran brefrontene og som større eller mindre flak på toppen av et heldekkende moselag. Etter hvert som breene trekker seg tilbake og dermed eksponerer "nytt" land, vil disse bakteriene som eneste primærprodusent ta landet i bruk. På denne måten bereder de grunnen for ny vegetasjon. Samtidig vil deres voksemåte utgjøre et stabiliserende toppdekke som hindrer vann- og vinderosjon i et miljø som ellers vil være fullstendig ubeskyttet.

Potensialet til disse nøkkelorganismene er betydelig. Dersom vi forestiller oss et område på 1 da med et heldekkende og homogent lag med cyanobakterier, vil disse kunne tilføre området 10-50 kg nitrogen i løpet av den korte vekstsesongen (Kapittel 4). Nå er riktignok voksemåten betydelig mer flekkvis og varierende i mengde enn ovennevnte eksempel, men det gir likevel et bilde av disse "plantenes" funksjon.

Nedbryting av plantematerialet

Det har lenge vært kjent at nedbryting av organisk materiale går vesentlig raskere ved sørlige breddegrader enn i Arktis. Beregninger har vist at mer enn 90% av bundet karbon i arktiske økosystemer er i form av strø og humus. Likevel er det de samme faktorene som styrer nedbrytingshastigheten, der temperatur, fuktighet, kvaliteten på strøet og sammensetning av det mikrobielle samfunnet er de viktigste faktorene.

TERRØK har vist (Kapittel 4) at antallet bakterier og mengder sopp i enkelthabitater på Svalbard er i samme størrelsesorden som på fastlandet. I 1 gr. tørrstoff kan det finnes opptil 70 000 000 000 bakterier og 25 km med sopphyfer. Potensialet for en rask mineralisering er dermed til stede. Ikke overraskende er temperaturen en vesentlig begrensende faktor, men det kan også synes som om den bakterielle sammensetningen er av essensiell betydning. Mye tyder på at lignin- og cellulose-nedbrytende sopper i beskjedne grad er til stede, og dermed vil mineraliseringen på mange måter stoppe opp, ved at disse komplekse komponentene i liten grad blir spaltet og brutt ned.

Et annet interessant resultat er at en ved feltforsøk med mineralisering fra strø av ulike plantearter, ikke kan påvise noen reduksjon i N-innholdet, men snarere en økning. Dette må skyldes at det har foregått en nitrogenfiksering og at deler av denne N-tilførselen har blitt tilbake i reststrøet. Dette understreker betydning av cyanobakteriene, og at det faktisk er nitrogenfiksering som er hovedkilden for tilførsel av dette makronæringsstoffet for plantene.

Slitasjeproblematikk er et vesentlig forvaltningsanliggende på Svalbard, både med hensyn til å unngå, tilrettelegge og restaurere. Det er vanskelig å se at forvaltningen kan dra umiddelbar nytte av de resultater som er presentert gjennom jordbunnsundersøkelsene. Dette var heller ikke forventet. Det primære var å høyne kunnskapsgrunnlaget om de økologiske prosessene som foregår i jorda. Prosesser som er grunnleggende nødvendig for plantevekst og i neste omgang tilstedeværelsen av terrestre pattedyr og hele det terrestre økosystemet. I så henseende har de tre prosjektene bidratt med verdifull og ny kunnskap.

Rødsildre er ikke rødsildre

Bevaring av det biologiske mangfoldet har, ikke minst med bakgrunn i internasjonal oppmerksomhet, blitt løftet fram som ett av de viktigste nasjonale miljømålene. Med biologisk mangfold mener vi mangfoldet og variasjonen av alle livsformer på ulikt nivå. For oversiktens skyld deler vi ofte dette inn i tre ulike nivåer:

1. Innen arten (arvestoffet-genene).

2. Mellom arter (arts mangfoldet – antall ulike arter innen mikroorganismer, planter og dyr).
3. Økosystemer (ulike biosamfunn og habitattyper).

De av dere som er så heldig å ha noen kroner i banken, ønsker selvfølgelig ei høyest mulig innskuddsrente. Dersom en da får behov for noe ekstra-kapital, ønsker nok de fleste at "behovet" kan begrenses til siste års renter, slik at en slipper å røre grunnkapitalen. Samme type tenking ligger til grunn for målsettingen om å sikre det biologiske mangfoldet. Dette er kapitalen, og til forskjell fra bankvesenet har vi dessverre ingen mulighet til å "fylle etter" dersom noe av grunnkapitalen blir brukt. Tap av biologisk mangfold er ugjenkallelig.

Svalbard blir ofte omtalt som en arktisk oase. Likevel er vi vant til framstillinger som peker på at mens økosystemene på sørligere breddegrader er komplekse nettverksstrukturer, er systemene i Arktis enkle. Enkle næringskjeder med få arter involvert. Floraen viser at det kun er registrert 163 arter av karplanter.

Det har likeledes festet seg en oppfatning av at de fleste av disse artene bedømt ut fra morfologiske tilpasninger, har liten spredningsevne over lange distanser. Dette sammen med en generell betraktning om at evolusjonshastigheten i Arktis er lav, har gitt grunnlag for å hevde at Svalbards flora har overlevd de siste istidene i mange, små isfrie områder. Om ikke de genetiske analysene som er utført under TERRØK avviser denne overvintringsteorien, dokumenterer den i det minste en alternativ forklaringsmodell (Kapittel 7).

Vel så viktig utfra et forvaltningsmessig synspunkt er undersøkelsene som i det minste for de undersøkte arter, avviser oppfatningen om Svalbards flora som artsmessig utarmet og genetisk innavlet. Det er også gitt anbefalinger på forvaltningsstrategier som peker på ulike løsninger for ulike artsgrupper og enkeltarter, eksempelvis den endemiske ullmyrkleggen. Disse anbefalingene gjør at forvaltningen, dersom den ønsker, kan framskaffe en argumentasjon for sine forvaltningstiltak som går ned på gennivå. Dette vil neppe gi seg utslag gjennom enkeltvedtak, men bør gi et vesentlig bidrag for å nå hovedmålet for miljøforvaltningen på Svalbard. Bl.a. vil den informasjonen som er framlagt underbygge argumentasjonen for den verneplanen som nå er under arbeid.

Både på Svalbard og Fastlands-Norge er spørsmål knyttet til trua arter (Red-lists) viet stor oppmerksomhet. Hovedgrunnen til dette er selvfølgelig som nevnt innledningsvis, frykten for tap av arter og dermed selve gen-kapitalen. TERRØKs undersøkelser kan ha gitt en ny dimensjon til diskusjonene omkring trua og sårbare arter, og understreker behovet for at forvaltningen setter økt fokus på kunnskapsbehovet innen populasjons-genetiske studier.

Forskningsgås *Branta leucopsis*

Fuglefaunaen på Svalbard er fra forvaltningens perspektiv rimelig oversiktlig, og så vel firbeinte som tobeinte ser fram til ankomsten av trekkfuglene. De største og mest synlige er gjessene, som på Svalbard teller i størrelsesorden 50 000 individer, ulikt fordelt på de tre artene hvitkinngås *Branta leucopsis*, kortnebbgås *Anser brachyrhynchus* og ringgås *Branta bernicla hrota*.

Bestandsutviklingen hos hvitkinngås blir gjerne brukt som eksempel på et særdeles vellykket vernetiltak. Etter krigen var bestanden ca 300 individer, mens den i dag teller over 20 000. Predasjon fra polarrev er ansett å være en vesentlig årsak for at hvitkinngås i likhet med ærfugl og ringgås foretrekker å hekke på holmer og mindre øyer.

Erkjennelsen av at Spitsbergens beskjedne skjærgård hadde en dominerende verdi som hekkebiotop, var grunnlaget for opprettelsen av fuglereservatene i 1973. Etter dette, og særlig fra midten av 1980-tallet, har hvitkinngås-bestanden ekspandert og tatt nye arealer i bruk. Bestanden i Kongsfjord-området har vært særlig godt undersøkt, og data fra dette området har vært koplet med undersøkelser på rasteplassene på Helgeland og vinteroppholdstedene i Skottland.

Det finnes knapt noen fuglepopulasjon vi vet mer om. Dette takket være bestandsdata fra vinterområdene. En tidsserie som er unik i verdensmålestokk og som derfor alle gode krefter bør bidra til å videreføre. De senere årene er bestandsdataene supplert med ny økologisk kunnskap produsert med utgangspunkt i hekkebestanden i Kongsfjorden.

Gjessenes kondisjon ved ankomst til hekkeområdene kan være en direkte påvirkende faktor for årets reproduksjon og bestandens generelle vekst. Selv om gjessene til en viss grad kan tilpasse sin hekkestrategi i forhold til tilgjengelige ressurser, understreker dette behovet for ikke bare å sikre hekkeområdene, men også andre nøkkelområder. Det utføres i dag en kartlegging av vårrasteplasser. Aktuelle myteområder er bedre kjent, men ikke tilfredstillende, og kartleggingen av denne type habitater bør videreføres. Foruten gress bør denne kartleggingen

også inkludere våtmarksarealer, herunder gruntvannsarealer som er essensielle furasjeringsområder under fjære sjø bl.a. for vadere.

Den nye verneplanen vil forhåpentlig ta høyde for disse arealkategoriene, og dermed ytterligere underbygge det internasjonale forvaltnings- og forskningssamarbeidet som er etablert gjennom den nylig framlagte "Conservation and management plan for the Svalbard population of barnacle geese" (Black 1998).

Under rugingen er gjessene i negativ energibalanse, og de må følgelig tære på reservene. Menneskelig forstyrrelse i denne perioden utløser et aktivt forsvar fra gjessene med den konsekvens at hjerte- og pustefrekvens øker (Kapittel 12). Da det er lineær sammenheng mellom hjerterefrekvens og energiforbruk, vil følgelig energiforbruket øke proporsjonalt. I en allerede marginal situasjon sier det seg selv at denne type forstyrrelser er svært lite ønskelig. Effekten er også avhengig av hvorledes forstyrrelsen arter seg. Få og korte besøk har mindre betydning, mens hyppige og lange forstyrrelser gir signifikant økning i energiforbruket, med tap av kroppsreserver som resultat. I tillegg vil et hvert fravær fra reiret øke sjansen for tap som følge av predasjon.

Sett i lys av at de fleste hekkeområder allerede er sikret gjennom etablert vern og tilhørende ferdselsrestriksjoner, gir energiundersøkelsene grunn til visse refleksjoner mht. andre kritiske perioder, f.eks. myteperioden. Disse områdene befinner seg i stor grad på "fastlandet" der det ikke er særkilte bestemmelser om ferdsel, så lenge den foregår til fots. For lufttrafikk er det innført regler som tar høyde for mulige forstyrrelseffekter.

Det man kan registrere med det blotte øyet, er at gjessene i denne perioden er ekstremt følsomme for forstyrrelser, og meget raskt søker ut på vannet. Dersom effekten av denne type forstyrrelser er tilsvarende som vist for hekkeområdene, er det all grunn for forvaltningen å se nærmere på hvilke virkemidler som kan tas i bruk for å unngå en uønsket utvikling. Ikke minst vil dette være viktig i de områdene som en samtidig ønsker å kanalisere et stadig ekspanderende reiseliv.

Med den næringsstrategien gjessene har på hekkeplassene og den betydelige bestandsveksten vi har hatt, kan det også reises spørsmål om i hvilken grad dette har påvirket plantediversiteten i nøkkelhabitatene, som i areal kan være meget begrenset. I prinsippet er det ingen forskjell på nyetablering av rein og gress, og dersom effekten av introduksjonene også viser sammenfallende tendens, vil problemstillingen absolutt ha relevans for forvaltningen. Ikke minst gjelder dette innenfor områder med vernestatus.

Med økende bestander vil også spørsmålet om jakt melde seg. Dette har også ved flere anledninger vært diskutert når det gjelder hvitkinngås. På bakgrunn av den tidligere bestandssituasjonen, ble arten tatt inn på Bern-konvensjonens Appendix 1, hvilket bla. innebærer et totalforbud mot jakt med

Figur 7.
Hvitkinngåsfamilie *Branta leucopsis* på svømmetur.
– Foto: F. Meblum.



mindre det ratifiserende land har reservert seg mot nettopp den bestemmelsen. Så er ikke tilfelle for hvitkinngås.

I ovennevnte TERRØK-studie ble det også gjennomført en sensitivitetsanalyse mht. hvilke demografiske parametre som har sterkest effekt på populasjonsveksten. Analysen viste at voksen-overlevelse, tilbakevendelsesraten for ett-åringer og ungeoverlevelse første sommeren var viktige faktorer. Særlig overlevelsen av voksne var kritisk. Innenfor potensiell jakttid er det ikke praktisk mulig med rettet avskyting på gjess. En evt. jakt vil således også kunne forventes å gi effekt på voksendødeligheten, og dermed en nedgang i bestanden. Dagens forvaltnings-regime bør med enkle virkemidler kunne håndtere en evt. jakt slik at en unngår en utilsiktet effekt. I forhold til kriteriene i viltforskriften for Svalbard tilfredstiller arten i dag kravene for å kunne åpne for jakt. Om dette skal skje vil være et politisk spørsmål der også internasjonale hensyn må ivaretas.

På tokt i ukjent land

Nordaust-Svalbard naturreservat står på FNs liste over biosfære-reservater, og har således en unik posisjon i forvaltnings-sammenheng. Ett av hovedformålene er å sikre et høyarktisk referanse-område for forskning og overvåking. Men dersom et område skal ha verdi som overvåkingsområde også i global sammenheng, er det nødvendig å ha noe å referere til. En slik "base-line" har aldri vært etablert for Nordaustlandet. TERRØK hadde på et tidlig tidspunkt ambisjoner om å bidra til en slik etablering, men budsjettene sto ikke i forhold til de logistiske kostnadene ved å drive forskning i dette området.

Derimot ble det som følge av samarbeidet mellom Norges forskningsråd og Kystvakta mulig å gjennomføre et pilot-tokt til deler av området (Kapittel 16). Det ble gjennomført en betydelig prøveinnsamling bla. for komparative studier. Undersøkelser av jordbunnsfaunaen har bekreftet tidligere undersøkelser om at artsdiversiteten avtar med høyere breddegrader. Samtidig ble det registrert flere arter som tidligere ikke er funnet på Svalbard. For TERRØKs del kan toktet synes å ha hatt en begrenset verdi. For de forskerne som deltok utenfor TERRØK har det forhåpentlig gitt verdifull kunnskap i deres forskningsprosjekt.

Nordaustlandet representerer det mest urørte og klimatisk mest ekstreme deler av Svalbard. Forvaltningen ønsker å minimalisere enhver menneskelig aktivitet i dette området. På den annen side bør forvaltningen ta høyde for den betydningen Nordaustlandet er ment å ha i et globalt nettverk av referanseområder. Det er nylig presentert et forslag til miljøovervåkingssystem for Svalbard. Det er å håpe at Nordaustlandet blir en del av dette, og kanskje forskere fra TERRØK kan bidra med anbefalinger om lokaliteter og overvåkingsparametre.

Sluttord

De fleste med relasjoner til Svalbard vil nok utfra egne observasjoner og registreringer kunne gjøre mer eller mindre kvalifiserte gjetninger om hva som kan skje ved ulike type inngrep. Forvaltningen skal være kunnskapsbasert, men da kunnskapsbehovet øker raskere enn kunnskapen, vil det alltid være slik at forvaltningen må utøve et faglig skjønn. "Føre-var prinsippet" er en grunnleggende føring for skjønnsutøvelsen.

Kartlegging og overvåking har ofte vært den medisinerende forvaltningen foreslår når diagnosen er vanskelig å stille. Men disse virkemidlene vil aldri kunne annet enn å påvise symptomer. Så lenge pasienten er tilsynelatende frisk, er denne type helsesjekk grei nok. Problemet oppstår når pasienten begynner å vise klare sykdomstegn og forvaltningen som ansvarlig primærlege ikke er i stand til å foreskrive riktig behandling.

Ovennevnte erkjennelse var utgangspunktet for at forvaltningen ønsket å høyne kunnskapen om de mekanismer som regulerer populasjoner av organismer. Ikke minst av økonomiske årsaker ble det nødvendig å begrense temaene, og en valgte å prioritere følgende områder:

- Studier av mekanismer som regulerer populasjoner av tundralevende organismer
- Økologiske problemer og prosesser relevante for forståelsen av interaksjoner mellom jordbunnsorganismer, planter og dyr som søker sin næring på tundraen
- Studier av dynamikk og stabilitet i terrestriske økosystem på Svalbard, og i områder som er sårbare overfor ferdsel og/eller endringer i næringstransporten fra hav til land
- Studier av prosesser som påvirker terrestre økosystemers sårbarhet for slitasjeskader

Hvorvidt programmet har lyktes med dette, får andre ta stilling til. Det er imidlertid viktig og nødvendig at også forvaltningen erkjenner og tar konsekvensen av behovet for grunnforskning, behovet for å gå bak kulissene. Riktignok kan det være vanskelig å umiddelbart spore nytteverdien, men denne ligger kort og godt i det faktum at ny kunnskap er ny kunnskap, - også for forvaltningen.

Referanser

- Black, J.M. 1998. Conservation and management plan for the Svalbard population of barnacle geese. DN-Rapport 1998/2.
- Øritsland, N.A. & Huseby, K. 1996. Forslag til Forvaltningsplan for svalbardrein. Upublisert rapport. Norsk Polarinstitutt.

FORFATTERLISTE

Liste over alle bidragsytere til denne rapporten

- Professor Steve D. **Albon**,
Institute of Terrestrial Ecology,
Hill of Brathens, Glassel, Banchory,
AB344RY England.
- Professor Christian **Brochmann**,
Universitetet i Oslo, Botanisk hage og
museum, Trondheimsveien 23 B,
N-0562 Oslo.
- Professor Sven-Axel **Bengtson**,
Zoologiska Museet, Helgonvägen 3,
S-22362 Lund, Sverige.
- Forskningsjef Kjell Einar **Erikstad**,
NINA, avd. for arktisk økologi,
Polarmiljøseneteret, N-9296 Tromsø.
- Forsker Geir Wing **Gabrielsen**,
Norsk Polarinstitutt, Polarmiljøseneteret,
N-9296 Tromsø.
- Professor Odd **Halvorsen**,
Universitetet i Oslo, Zoologisk museum,
Sarsgt. 1, 0562 Oslo.
- Forsker Robert J. **Irvine**,
Institute of Terrestrial Ecology,
Hill of Brathens, Glassel, Banchory,
AB344RY England.
- Professor Rolf A. **Ims**,
Universitetet i Oslo, Avdeling for
Zoologi, Postboks 1066 Blindern,
N-0316 Oslo.
- Forsker Rolf **Langvatn**,
Universitetsstudiene på Svalbard,
Postboks 156, N-9170 Longyearbyen.
- Professor Hans Petter **Leinaas**, Universitetet i Oslo,
Avdeling for Zoologi, Postboks 1066
Blindern, N-0316 Oslo.
- Forsker Fridtjof **Mehlum**, Norsk Polarinstitutt,
Polarmiljøseneteret, N-9296 Tromsø.
- Professor James **Mercer**,
Universitetet i Tromsø, Medisinsk
fysiologisk avdeling, Institutt for medi-
sinsk biologi, N-9037 Tromsø.
- Forsker Nils Are **Øritsland**,
Norsk Polarinstitutt, Polarmiljøseneteret,
N-9296 Tromsø.
- Førsteamanuensis Ann Marie **Odasz-Albrigtsen**,
Universitetet i Tromsø, Avdeling for
Arktisk Biologi, N-9296 Tromsø.
- Professor Rolf Arnt **Olsen**,
Norges Landbrukshøyskole, Institutt for
bioteknologifag, Postboks 5040,
N-1432 Ås-NLH.
- Forsker Elin Pilar **Pierce**,
Norsk Polarinstitutt, Polarmiljøseneteret,
N-9296 Tromsø.
- Fylkesmiljøvernssjef Endre **Persen**,
Fylkesmannen i Sør-Trøndelag,
Miljøvernavdelingen, Statens Hus,
N-7004 Trondheim.
- Professor Erik **Ropstad**,
Institutt for reproduksjon og rettsmedisin,
Norges veterinærhøyskole, N-0033 Oslo.
- Forsker Torbjørn **Severinsen**,
Norsk Polarinstitutt, Polarmiljøseneteret,
N-9296 Tromsø.
- Professor Lauritz **Sømme**,
Universitetet i Oslo, Avdeling for
Zoologi, Postboks 1066 Blindern,
N-0316 Oslo.
- Forsker Ingunn **Tombre**,
NINA, avd. for arktisk økologi,
Polarmiljøseneteret, N-9296 Tromsø.
- Førsteamanuensis Nicholas **Tyler**,
Universitetet i Tromsø, Institutt for
Biologi og Geologi, N-9296 Tromsø.
- Forsker Nigel G. **Yoccoz**,
NINA, avd. for arktisk økologi,
Polarmiljøseneteret, N-9296 Tromsø.

BIBLIOGRAFI

Oversikt over vitenskapelige artikler som har
kommet ut som et resultat av TERRØK

- Alsos, I.G. 1995. The relationship between nest site, diet and behaviour in barnacle geese *Branta leucopsis* in Kongsfjorden, Svalbard. Cand. scient. oppgave, Universitetet i Tromsø.
- Birkemoe, T. 1995. Population dynamics of Enchytraeidae at the Arctic tundra at Spitsbergen, Svalbard. *Newsletter on Enchytraeidae* 4: 45-52.
- Birkemoe, T. 1998. Population dynamics and life history of Arctic Collembola. Dr. scient. avhandling, Universitetet i Oslo.
- Birkemoe, T. & Dózsa-Farkas, K. 1994. New records of Enchytraeidae (Oligochaeta) from Spitsbergen, Svalbard. *Fauna norv. Ser. A* 15: 35-44.
- Birkemoe, T. & Leinaas, H.P. 1999. Reproductive biology of the arctic collembolan *Hypogastrura tullbergi*. *Ecography* 22: 31-39.
- Birkemoe, T. & Sømme, L. 1998. Population dynamics of two collembolan species from an arctic tundra. *Pedobiologia* 42: 131-145.
- Brochmann, C. 1992. Pollen and seed morphology of Nordic *Draba* (Brassicaceae): phylogenetic and ecological implications. *Nord. J. Botany* 12: 657-673.
- Brochmann, C. 1992. Polyploid evolution in arctic-alpine *Draba* (Brassicaceae). *Sommerfeltia Supplement* 4: 1-37.
- Brochmann, C. 1993. Reproductive strategies of diploid and polyploid populations of arctic *Draba* (Brassicaceae). *Pl. Syst. Evol.* 185: 55-83.
- Brochmann, C. 1995. Arktisk biodiversitet er underestimert: ny innsikt fra evolusjons- og molekylærgenetiske studier. Universitetet i Trondheim, Vitenskapsmuseet, *Rapport Botanisk Serie* 1995-3: 18-20.
- Brochmann, C. 1995. Conservation biology and polyploid evolution in the Arctic: insights from molecular and reproductive studies. Abstract, invited lecture, VI International Symposium IOPB, "Variation and Evolution in Arctic and Alpine Plants", Tromsø, Norway.
- Brochmann, C. 1995. Conservation genetics and biodiversity of arctic vascular plants: lessons from molecular and evolutionary studies. Abstract, Symposium at the National Institute of Polar Research, Tokyo, Japan.
- Brochmann, C. 1997. Molecular plant phylogeography: no evidence of glacial refugia in Scandinavia or Svalbard. Abstract, invited paper, "Second Congress of Alpine Ecology and Biogeography", La Thuile, Italy.
- Brochmann, C. & Elven, R. 1992. Ecological and genetic consequences of polyploidy in arctic *Draba* (Brassicaceae). *Evol. Trend. Plant.* 6: 111-124.
- Brochmann, C. & Steen, S.W. In press. Sex and genes in the flora of Svalbard – implications for conservation biology and climate change. *Det Norske Videnskaps-Akademi, Matematisk-Naturvitenskapelig Klasse, Avhandlinger, Ny Serie*.
- Brochmann, C., Borgen, L. & Stedje, B. 1993. Crossing relationships and chromosome numbers of Nordic populations of *Draba* (Brassicaceae), with emphasis on the *D. alpina* complex. *Nord. J. Botany* 13: 121-147.
- Brochmann, C., Nilsson, T. & Gabrielsen, T.M. 1996. A classic example of postglacial allopolyploid speciation re-examined using RAPD markers and nucleotide sequences: *Saxifraga osloensis* (Saxifragaceae). *Symbolae Botanicae Upsalensis* 31(3): 75-89.
- Brochmann, C., Soltis, D.E. & Soltis, P.S. 1992. Electrophoretic relationships and phylogeny of Nordic polyploids in *Draba* (Brassicaceae). *Pl. Syst. Evol.* 182: 35-70.
- Brochmann, C., Soltis, P.S. & Soltis, D.E. 1992. Recurrent formation and polyphyly of Nordic polyploids in *Draba* (Brassicaceae). *Am. J. Botany* 79: 673-688.
- Brochmann, C., Stedje, B. & Borgen, L. 1992. Gene flow across ploidal levels in *Draba* (Brassicaceae). *Evol. Trend. Plant.* 6: 125-134.
- Brochmann, C., Gabrielsen, T.M., Hagen, A. & Tollefsrud, M. M. 1996. Seed dispersal and molecular phylogeography: glacial survival, *tabula rasa*, or does it really matter? *Det Norske Videnskaps-Akademi, I, Matematisk-Naturvitenskapelig Klasse, Avhandlinger, Ny Serie* 18: 53-67.

- Brochmann, C., Gabrielsen, T.M., Hagen, A., Steen, S.W. & Tollefsrud, M.M. 1997. Molecular phylogeography and diaspore dispersal in the Svalbard archipelago, Arctic Norway. Report from the workshop 'The ecosystem at the glacier edge areas in the Arctic', 5 pp., National Institute of Polar Research, Tokyo, Japan.
- Brochmann, C., Xiang, Q.-Y., Brunsfeld, S.J., Soltis, D. E. & Soltis, P. S. 1998. Molecular evidence for polyploid origins in *Saxifraga* (Saxifragaceae): the narrow arctic endemic *S. svalbardensis* and its widespread allies. *Am. J. Botany* 85: 135-143.
- Brysting, A.K., Gabrielsen, T.M., Sørlibråten, O., Ytrem, O. & Brochmann, C. 1996. The Purple Saxifrage, *Saxifraga oppositifolia*, in Svalbard: two taxa or one? *Polar Res.* 15: 93-105.
- Bråthen, K.A. 1995. Growth response of an arctic graminoid (*Luzula arcuata* Swartz subsp. *confusa* (Lindb.) Blytt) to simulated grazing and increased nitrogen availability in two growing seasons. Cand. scient. avhandling, Universitetet i Tromsø.
- Dalhaug, L. 1994. Seasonal decline in clutch size: A test of the nutrient-reallocation hypothesis in the Barnacle Goose *Branta leucopsis* on Spitsbergen. Cand. scient. oppgave, Universitetet i Tromsø.
- Dalhaug, L., Tombre, I.M. & Erikstad, K.E. 1996. Seasonal decline in clutch size of the Barnacle Goose in Svalbard. *Condor* 98: 42-47.
- Dozsa-Farkas, K. 1999. Taxonomical problems in enchytraeids (Ologochaetra) from Spitsbergen. I: Schmetz, R.M. & Sülo, K. (eds.), *Newsletter on Enchytraeidae* 6. Proc. 3rd Symp. *Enchytraeidae*. Universitätsverlag Rasch, Osnabrück. Pp. 21-31.
- Eriksen, B.E. 1998. Effects of desiccation and rehydration on Collembola from Spitsbergen, Svalbard. Cand. scient. oppgave, Universitetet i Oslo.
- Gabrielsen, T.M. & Brochmann, C. 1998. Sex after all: high levels of diversity detected in the arctic clonal plant *Saxifraga cernua* using RAPD markers. *Mol. Ecol.* 7: 1701-1708.
- Gabrielsen, T.M., Spjelkavik, S. & Brochmann, C. 1997. Sex after all: high clonal diversity observed in arctic *Saxifraga cernua* using RAPD-PCR. Abstract, "Advances in Plant Molecular Systematics", University of Glasgow, Glasgow, U.K.
- Gabrielsen, T.M., Bachmann, K., Jakobsen, K.S. & Brochmann, C. 1995. RAPD variation in an arctic-alpine, mainly diploid outbreeder: *Saxifraga oppositifolia*. Abstract, VI International Symposium IOPB, "Variation and Evolution in Arctic and Alpine Plants", Tromsø.
- Gabrielsen, T.M., Bachmann, K., Jakobsen, K.S. & Brochmann, C. 1997. Glacial survival does not matter: RAPD phylogeography of Nordic *Saxifraga oppositifolia*. *Mol. Ecol.* 6: 831-842.
- Hagen, A., Giese, H. & Brochmann, C. 1996. Phylogeography of *Cerastium arcticum* (Caryophyllaceae) investigated using RAPD and SCAR analyses. Abstract, "IV Conference on Plant Taxonomy", Barcelona, Spain.
- Hagen, A., Giese, H. & Brochmann, C. Unpublished. Phylogeography and trans-Atlantic dispersal of *Cerastium arcticum* inferred from RAPD and SCAR analyses.
- Hagen, A., Schjøl, O., Brochmann, C., Elven, R., Nordal, I. & Borgen, L. 1995. Genetic variation in the polyploids *Cerastium alpinum* and *C. arcticum* (Caryophyllaceae): morphology, isozymes and RAPDs. Abstract, VI International Symposium IOPB, "Variation and Evolution in Arctic and Alpine Plants", Tromsø, Norway.
- Hake, M., Blomqvist, D., Pierce, E.P., Järås, T. and Johansson, O.C. 1997. Population size, migration routes and breeding origin of Purple Sandpipers wintering in Sweden. *Ornis Svecica* 7:121-132.
- Halvorsen, O., Stien, A., Irvine, J., Langvatn, R. & Albon, S.D. 1999. Evidence for continued transmission of parasitic nematodes in reindeer during the Arctic winter. *Int. J. Parasitol.* 29: 567-579.
- Hansen, K.T., Elven, R. & Brochmann, C. In press. Molecules and morphology in concert: tests of some hypotheses in arctic *Potentilla*. *Am. J. Botany*.
- Hansen, K.T., Elven, R., Nordal, I. & Brochmann, C. 1997. RAPD-DNA diversity and hybridisation in *Potentilla* on Svalbard. Abstract, "Advances in Plant Molecular Systematics", University of Glasgow, Glasgow, U.K.
- Hauge, E. & Sømme, L. 1997. Records of spiders from Nordaustlandet and Sjuøyane, Svalbard. *Fauna norv. Ser. A* 18: 17-20.
- Hertzberg, K. 1997. Migration of Collembola in a patchy environment. *Pedobiologia* 41: 494-505.
- Hertzberg, K. & Leinaas, H.P. 1998. Drought stress as a mortality factor in two pairs of sympatric species of Collembola at Spitsbergen, Svalbard. *Polar Biol.* 19: 302-306.
- Hertzberg, K., Leinaas, H.P. & Ims, R.A. 1994. Patterns in abundance and demography in patchy habitats: Collembola in a habitat patch gradient. *Ecography* 17: 349-359.
- Holmstrup, M. & Sømme, L. 1998. Dehydration and cold hardiness in the Arctic Collembolan *Onychiurus arcticus* Tullberg 1876. *J. Comp. Physiol. B* 168: 197-203.

- Leinaas, H.P. & Ambrose, W. 1999. Decision between small and large prey; reduced energy acquisition by pre-migratory purple sandpipers, *Calidris maritima*, on Svalbard. *Polar Biol.* 22: 264-270.
- Liengen, T. 1977. Free-living cyanobacteria and their nitrogen fixation activity in a high Arctic environment. Dr. scient. avhandling, Norges Landbrukshøyskole.
- Liengen, T. 1999. Conversion factor between acetylen reduction and nitrogen fixation in free-living cyanobacteria from high arctic habitats. *Can. J. Microbiol.* 45: 573-581.
- Liengen, T. 1999. Environmental factors influencing the nitrogen fixation activity of free-living terrestrial cyanobacteria from a high arctic area, Spitsbergen. *Can. J. Microbiol.* 45: 223-229.
- Liengen, T. & Olsen, R.A. 1997a. Nitrogen fixation by free-living cyanobacteria from different coastal sites in a high Arctic tundra, Spitsbergen. *Arctic and Alpine Research* 29: 470-477.
- Liengen, T. & Olsen, R.A. 1997b. Seasonal and site-specific variations in nitrogen fixation in a high arctic area, Ny-Ålesund, Spitsbergen. *Can. J. Microbiol.* 44: 759-769.
- Loonen, M.J.J.E., Tombre, I.M. & Mehlum, F. 1998. The development of an arctic barnacle goose colony: Interaction between density and predation. I: Mehlum, F., Black, J.M. & Madsen, J. (eds.), *Research on arctic geese. Proceedings of the Svalbard Goose Symposium, Oslo, Norway, 23-26 September 1997. Norsk Polarinstitutt Skrifter* No. 200. Pp. 67-79.
- Odasz, A.M. 1995. Spatial genetic variation in populations of the Arctic perennial *Pedicularis dasyantha*, Scrophulariaceae, on Svalbard. Abstract. VI International Symposium, IOPB, Variation and evolution in Arctic and Alpine plants, Tromsø, Norway.
- Odasz, A. M. & Savolainen, O. 1996. Genetic variation in populations of the arctic perennial *Pedicularis dasyantha* (Scrophulariaceae), on Svalbard, Norway. *Am. J. Botany* 83: 1379-1385.
- Odasz-Albrigtsen, A.M. 1998. Response of Arctic plants to grazing by reindeer. Abstract. Guild of Rocky Mountain population and systematic ecologists, Montain Research station, Colorado, USA, 18-20. September.
- Odasz-Albrigtsen, A.M. 1999. Genetic variation in populations of the Arctic perennial *Pedicularis dasyantha* (Scrophulariaceae), on Svalbard, Norway. I: Holister, R.D. (ed.), *Plant response to climate change: Integration of ITEX discoveries. Proceedings from the 9th ITEX meeting, January 5-9, 1999.* Michigan State University, East Lansing, Michigan, USA. P. 43.
- Odasz-Albrigtsen, A.M., Gemmill, C.E.C. & Rancker, T.A. Unpublished. Limited molecular genetic variation in Svalbard *Pedicularis dasyantha*.
- Pierce E.P. 1997. Monogamy in the Purple Sandpiper *Calidris maritima* in Svalbard: sex roles, fidelity, and parentage. Dr. scient. avhandling, Universitetet i Oslo.
- Pierce, E.P. 1997. Sex roles in the monogamous Purple Sandpiper (*Calidris maritima*) in Svalbard. *Ibis* 139: 159-169.
- Pierce, E.P. Unpublished. Territory and mate fidelity in the Purple Sandpiper *Calidris maritima*, a monogamous arctic shorebird.
- Pierce, E.P. & Lifjeld, J.T. 1998. High paternity without paternity-assurance behavior in the Purple Sandpiper, a species with high paternal investment. *Auk* 115: 602-612.
- Pierce, E.P., Lifjeld, J.T., Oring, L. W. & Røskoft, E. Unpublished. Why don't female purple sandpipers brood? A removal experiment on a monogamous shorebird with uniparental brood care.
- Ropstad, E., Johansen, E., King, C., Dahl, E., Albon, S.D., Langvatn, R., Irvine, R.J., Halvorsen, O. & Sasser, G. In press. Comparison of plasma progesterone, transrectal ultrasound and pregnancy specific proteins (PSPB) used for pregnancy diagnosis in reindeer. *Acta Vet. Scandinavia*.
- Skjevik, K. 1994. Vekstrespons på simulert beiting hos det arktiske gresset polarreverumpe (*Alopecurus borealis* trin.). Cand. scient. oppgave, Universitetet i Tromsø.
- Sømme, L. & Birkemoe, T. 1997. Cold hardiness and dehydration in Enchytraeidae from Svalbard. *J. Comp. Physiol. B* 167: 264-269.
- Sømme, L. & Birkemoe, T. In press. Demography and population densities of *Folsomia quadrioculata* (Isotomidae, Collembola) on Spitsbergen. *Norw. J. Entomol.* 46.
- Sørlibråten, O. 1997. Invertebratfaunaen langs en gradient i et fuglefjell på Brøggerhalvøya, Spitsbergen med hovedvekt på collemboler. Cand. scient. oppgave, Universitetet i Oslo.
- Steen, S.W., Spjelkavik, S. & Brochmann, C. 1997. RAPD-DNA suggests two migration routes of *Papaver dahliaenum* into Svalbard. Abstract. "Advances in Plant Molecular Systematics", University of Glasgow, U.K.
- Steen, S. W., Gielly, L., Taberlet, P. & Brochmann, C. In press. Same parental species, but different taxa: molecular evidence for hybrid origins of the rare endemics *Saxifraga opdalensis* and *S. svalbardensis* (Saxifragaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*.

- Tollefsrud, M.M., Bachmann, K., Jakobsen, K.S. & Brochmann, C. 1995. RAPD variation in an arctic-alpine, polyploid inbreeder: *Saxifraga cespitosa*. Abstract. VI International Symposium IOPB, "Variation and Evolution in Arctic and Alpine Plants", Tromsø.
- Tollefsrud, M.M., Bachmann, K., Jakobsen, K.S. & Brochmann, C. 1998. Glacial survival does not matter - II: RAPD phylogeography of Nordic *Saxifraga cespitosa*. *Mol. Ecol.* 7: 1217-1232.
- Tombre, I.M. 1995. Reproductive effort in high-arctic barnacle geese; the importance of body mass and the date of egg laying. Dr. scient. avhandling, Universitetet i Tromsø.
- Tombre, I.M. & Erikstad, K.E. 1996. An experimental study of incubation effort in high-arctic barnacle geese. *J. Anim. Ecol.* 65: 325-331.
- Tombre, I.M., Black, J.M. & Loonen, M.J.J.E. 1998. Critical components in the dynamics of a barnacle goose colony: a sensitivity analysis. I: Mehlum, F., Black, J.M. & Madsen, J. (eds.), *Research on arctic geese. Proceedings of the Svalbard Goose Symposium, Oslo, Norway, 23-26 September 1997. Norsk Polarinstitutt Skrifter* No. 200. Pp. 81-89.
- Tombre, I.M., Mehlum, F. & Loonen, M.J.J.E. 1998. The Kongsfjorden colony of barnacle geese: Nest distribution and the use of breeding islands 1980-1997. I: Mehlum, F., Black, J.M. & Madsen, J. (eds.), *Research on arctic geese. Proceedings of the Svalbard Goose Symposium, Oslo, Norway, 23-26 September 1997. Norsk Polarinstitutt Skrifter* No. 200. Pp. 57-65.
- Tombre, I.M., Erikstad, K.E., Gabrielsen, G.W., Strann, K.-B. & Black, J.M. 1996. Body condition and spring migration in high-arctic barnacle geese. *Wildlife Biol.* 2: 247-251.
- Wegener, C. & Odasz, A.M. 1997a. Effects of laboratory simulated grazing on biomass of the perennial Arctic grass *Dupontia fisheri* from Svalbard: evidence of overcompensation. *Oikos* 79: 496-502.
- Wegener, C. & Odasz, A.M. 1997b. Biomass allocation and photosynthesis responses to simulated reindeer grazing in the perennial grass *Calamagrostis stricta* from Svalbard. I: C. Wegener. Dr. scient. avhandling, Universitetet i Tromsø.
- Wegener, C. & Odasz, A.M. 1997c. Grazing response strategies along a snow deposition gradient: A laboratory experiment on three grasses from Svalbard. *Can. J. Botany* 75: 1685-1691.
- Wegener, C. & Odasz-Albrigtsen, A.M. 1998. Do Svalbard reindeer regulate standing crop of vascular plants in the absence of predators? *Oecologia* 116: 202-206.
- Wookey, P., Walton, D., Birkemoe, T., Broll, G., Hodkinson, I., Holten, J., Illeris, L., Michelsen, A., Persson, T., Pop, V. Russell, N. & Schmidt, I.K. 1998. Dry tundra: Responses to climate change. *European Commission, Ecosystem Res. Rep.* 27: 86-94.
- Yoccoz, N.G. & Ims, R.A. In press. Demography of small mammals in cold regions: The importance of environmental variability. *Ecological Bulletin*.
- Yoccoz, N.G., Steen, H., Ims, R.A. & Stenseth, N.C. 1993. Estimating demographic parameters and the population size: An updated methodological survey. I: Stenseth, N.C. & Ims, R.A. *The Biology of Lemmings*. Academic Press, London, Pp. 565-588.

