



UPPSALA
UNIVERSITET

Klimateffektens konsekvenser för däggdjur i alpina ekosystem.



Johanna Wallenius

Independent Project in Biology

Självständigt arbete i biologi, 15 hp, höstterminen 2009

Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Klimat-effektens konsekvenser för däggdjur i alpina ekosystem.

Johanna Wallenius

Självständigt arbete i biologi 2009

Sammanfattning

Klimatet förändras och störst är förändringarna i områden på nordliga breddgrader eller i bergsregioner, det vill säga i alpina miljöer. Glaciärer och områden med permafrost smälter samtidigt som flödet av färskvatten ökar i haven och trädgränsen förflyttas allt högre upp. Alpina arter visar en långsammare förflyttning än andra arter, även om de tenderar att röra sig mot högre regioner. I och med en förändring i klimat och vegetation ändras levnadsvillkoren och förutsättningarna för alla organismer. Många alpina arter är typiska för det alpina ekosystemet och känsliga för förändringar. De flesta alpina arter visar på en nedåtgående trend vad gäller utbredning och abundans. En tidigare och längre växtsäsong som följd av ett varmare klimat kan även resultera i en längre betningssäsong, vilket ger positiva effekter vad gäller reproduktion och överlevnad hos växtätare. Ändrad utbredning som följd av migration är också en vedertagen konsekvens av klimatförändringen som leder till en ökad konkurrens. Flera arter från låglandet invaderar de alpina biotoperna och de alpina arterna söker sig allt högre upp i bergen. Den varierande topografin, näringsfattigheten och relativt glesa vegetationen i högalpina regioner försvårar spridning och överlevnad hos alpina arter och fungerar som barriärer vad gäller genflöde. Flera alpina arter lever redan idag isolerat och saknar större genetisk variation, vilket försämrar deras konkurrensförmåga och gör dem sårbara. Den genetiska variationen är större hos migrerande låglandsarter men konsekvenserna av miljöförändringarna för dessa arter anses likväl generellt sett vara höga då skillnader i födotillgång och temperatur påverkar deras överlevnad och reproduktiva framgång. Temperaturhöjningen och förflyttning av trädgränsen är även bidragande faktorer till en förändring i markanvändning i alpina regioner och områden som tidigare varit otillgängliga är nu brukbara. Skillnaden i nyttjandet av resurser leder ofta till en habitatfragmentering eller till skiftningar i områdets artsammansättning, vilket i båda fallen resulterar i utsatthet för de alpina arterna. Konsekvenserna av klimatförändringen är således varken entydiga eller förutsägbara och verkar på flera olika nivåer i ekosystemen. En generell iakttagelse är dock att förändringar i livsmiljöer ökar riskerna för utdöende av alpina arter.

Inledning

Klimatförändringar är inte något nytt fenomen och det har tidigare skett både förflyttningar av kontinenter och förekommit istider (Roberts 1998). En höjning av temperaturen med några grader i de sammanhangen kan kännas lite men har stora effekter för ekosystemen och påverkar både diversiteten och spridningen av arter (Mead 1987, Pounds *et al.* 1999, Dalén *et al.* 2004, Grayson 2005). Alpina ekosystem tillhör de områden som förväntas utstå de största förändringarna, framförallt på höga höjder där uppvärmningen förväntas bli kraftigast (Chapin *et al.* 1995, Myneni *et al.* 1997, Nouges-Bravo *et al.* 2007). Då alpina ekosystem förekommer över hela jorden (Körner 1995) utgör de lämpliga områden för att studera effekter av global uppvärmning. Syftet med min uppsats har varit att undersöka hur de alpina däggdjuren påverkas av de pågående klimatförändringarna och ifall det finns några generella trender vad gäller deras anpassningsförmåga. Jag intresserade mig även för hur framtiden ser ut för de alpina däggdjuren samt vilka arter som tros påverkas mest.

Vegetationen i alpina ekosystem

Alpina ekosystem är de enda ekosystem som finns över hela jorden och de täcker cirka tre procent av jordens yta (Körner 1995). Det finns omkring 10 000 olika alpina arter (Körner 1995, Walker 1995) och 4 procent av jordens djurarter återfinns i alpina ekosystem (Chernov 1995).

Alpina ekosystem och dess växter beror till stor del av abiotiska faktorer som temperatur, topografi, ljusstillgång, växtsäsong, nederbörd och näringstillgång (Körner 1995, Carlsson *et al.* 1999). Även biotiska interaktioner mellan olika växtarter eller mellan växter och djur har inverkan (Lindgren 2007). Jorden i alpina ekosystem är näringsfattig (Bliss 1962) och växter med en hög rot/skott kvot (Körner & Renhardt 1987) och snabb reproduktionstakt har



Fig 1. Chamonix i Franska alperna.
Foto:Andreas Bundsen (2009).

fördelar gentemot arter som kräver en längre växtsäsong och näringsrikare jord. Detta avspeglar sig i att mer än hälften av de alpina växterna är chamaefyter eller hemikryptofyter. De växter som har sina övervintrande knoppar och skottspetsar strax ovanför markytan klassas som chamaefyter medan hemikryptofyter bevarar överlevnadsorganen i själva jordytan. Exempel på chamaefyter är kråkbär (*Empetrum nigrum*), fjällglim (*Silene acaulis*) och linnea (*Linnaea borealis*) medan maskrosor (*Taraxacum* spp) är hemikryptofyter. Den vegetativa tillväxten hos alpina växter är till största delen klonal och sexuell förökning är inte vanligt förekommande (Carlsson *et al.* 1999).

Medeltemperaturen under sommaren i de svenska alperna är cirka 10 grader och det sker en genomsnittlig minskning i temperatur från söder till norr på ungefär 0,4 grader för varje 100 m. Ju lägre temperaturen är desto mer minskar nedbrytningen av organiska ämnen i marken. Jorden på högre altituder (höjdnivå som mäts i meter över havet) är således mer näringsfattig och det förekommer fler växtarter som har mykhorrisa. Mängden nederbörd varierar kraftigt men ökar generellt sett med altituden (Carlsson *et al.* 1999). Alpina landskap kan skifta markant i vegetationsmönster beroende på altitud och latitud (breddgrad som mäts i vinkelavståndet från ekvatorn) och landskapet delas in i fyra regioner, subalpin, lågalpin, mellanalpin och högalpin.

Subalpina regionen

Den subalpina regionen domineras i regel av björk- eller tallskog och delas in i artfattiga hedskogar med mycket dvärgbuskar och gles vegetation eller artrika ängskogar. Båda vegetationstyperna har ett relativt tunt snötäcke. Ungefär 36 % av de 650 alpina växtarter som finns i Skandinavien återfinns i den subalpina regionen, jämfört mot 42 % som lever i den lågalpina regionen (Carlsson *et al.* 1999).

Lågalpina regionen

I Sverige sträcker sig den lågalpina zonen från trädgränsen till där blåbär (*Vaccinium myrtillus*) ej längre växer. Den lågalpina regionen är relativt artrik (Batllori *et al.* 2009) och ligger ungefär 1300 m över havet i de södra bergregionerna i Sverige och på en höjd av 1000 m längre norrut. Vegetationen styrs av den lokala topografin och det finns en skillnad mellan syd- och nordsluttningar vad gäller växtkomposition och snövariation. Vegetationen är tät (Kikvidze *et al.* 2005) vilket är gynnsamt för växterna då de ger varandra skydd. Interaktionerna mellan växterna är hög och leder till ökad konkurrens. Lågalpina landskap är beroende av tillgång till näring och vatten och finns i en större utbredning än den subalpina regionen (Carlsson *et al.* 1999).

Mellanalpina regionen

Gränserna för mellanalpina regioner är diffusare då artsammansättningen förändras successivt (Batllori *et al.* 2009). Produktiviteten är medelhög med endast svaga interaktioner mellan plantorna. Växterna förekommer i en slumpmässig distribution och artrikedomen är lägre än i de låg- och högalpina zonerna (Kikvidze *et al.* 2005). Gräshedar utgör en viktig del av vegetationen och, gentemot de andra alpina regionerna, förekommer det mycket smältvatten från snö- och istäckena i de högalpina regionerna. Den mellanalpina vegetationen består till största delen av dvärgbuskar och graminider (stråväxter såsom gräs, halvgräs och tågväxter).

Högalpina regionen

Övergången mellan den mellanalpina regionen och den högalpina regionen förekommer där det inte längre finns något heltäckande växttäcke. På höga altituder resulterar lufttemperaturförändringar i omställningar vad gäller tillväxt, reproduktiv avkastning och klonexpansion (Callaghan *et al.* 1995) vilket inverkar på växternas abundans. Jorden är mycket näringsfattig och påverkad av frost. De vanligaste växterna i den högalpina regionen är lavar och bryofyter (mossor) som är viktiga för funktionen av biomassa och näringscykler. Även andra kryptogamer (sporväxter) som fräkenväxter (Equisetaceae), lummerväxter (Lycopodiaceae) och ormbunksväxter (Polypodiaceae) har visat sig ha en stor inverkan på den alpina floran (Potter *et al.* 1995, Sandvik & Heegaard 2003). Endast 6 % av 16 % av de alpina växter som finns i den mellanalpina regionen återfinns i den högalpina regionen (Carlsson *et al.* 1999) och flera arter som lever ovanför trädgränsen kan komma att utsättas för ökad habitatfragmentering vid en fortsatt uppvärmning, vilket resulterar i en ökad risk för regional utrotning (Dirnböck 2003).

Alpina däggdjur

Alpina ekosystem utgör en livsmiljö med ett krävande klimat som ställer hårda krav på de arter som lever där. Arterna måste kunna anpassa sig till olika förhållanden men att specialisera sig kan innebära fördelar då olika resurser och nicher utnyttjas (Körner 1995, Walker 1995). Nischseparationer kan möjliggöra för flera arter att leva i samma område och kan minska deras inbördes konkurrens, då de har olika resursutnyttjande.

Artrikedomen är relativt hög i alpina ekosystem och bara i de europeiska alperna finns runt 80 däggdjursarter varav de flesta är näbbmöss, möss, sorkar eller fladdermöss. Exempel på förekommande fladdermössarter är den nordiska fladdermusen (*Eptesicus nilssonii*) och hästskofladdermöss (*Rhinolophus euryale* och *Rhinolophus ferrumequinum*), vilka är känsliga för miljöförändringar. Det finns även fler endemiska arter, arter som endast förekommer i alperna, till exempel den bayerska sorken (*Microtus bavaricus*), alpmusen (*Apodemus alpicola*) och alpgeten (*Rupicapra rupicapra*) (Mörschel 2004).

Gnagare (Rodentia) och Hardjur (Lagomorpha)

I alpina ekosystem förekommer flera olika små herbivorer men en av de kanske mest studerade är pipharen (*Ochotona* spp.). Pipharar förekommer över hela jorden och är små brungråa hardjur (Grayson 2005). De lever i bergiga sluttningar som skyddar dem mot hetta, vilket är viktigt eftersom de är dåliga termoreglerare. Utbredningen av den nordamerikanska pipharen (*Ochotona princeps*) är formad av fluktuationer i latitud och altitud. Det är inte bara isolering i altitud som bidragit till piphararnas låga genetiska variation. De mest nordliga populationerna är relativt nya då piphararna först kunde sprida sig i latitudinella riktningar efter den senaste ismältningen för cirka 10 000 år sedan. Den genetiska variationen är därför relativt låg även i de populationerna som lever på lägre altituder och idag inte är lika isolerade (Galbreath *et al.* 2009). Detta i kombination med en minskad populationstillväxt och överlevnad (Beever *et al.* 2003) utgör ett stort hot mot populationer av pipharar.



Fig 2. Nordamerikansk piphare (*Ochotona princeps*). Bilden är återgiven med tillstånd från M. Noonan (2009a), Conserve nature.

Det gulbröstade murmeldjuret (*Marmota flaviventris*) har en utbredning över större delen av nordvästra USA och Kanada. De lever i underjordiska hålor där de föder upp sina ungar (Armitage 1991). Murmeldjur förekommer på flera olika breddgrader med lite olika anpassningar. De murmeldjur som lever på högre höjder får till exempel inte en ny kull året efter sin senaste kull. Det alpiska murmeldjuret (*Marmota marmota*) förekommer i de Europeiska alperna och föredrar som många andra alpina arter att leva i sydsluttningar (Aulaginer *et al.* 2008, Lindzey & Hammerson 2008).

Lämlar (*Lemmus* spp.) finns över större delen av norra jordklotet. I Fenoskandia (geografiskt område som innefattar ryska Karelen, Kolahalvön, Finland, Sverige och Norge) finns utbredda populationer av fjälllämmeln (*Lemmus lemmus*) och populationsstorlekar är stabil även om den fluktuerar på intervall om cirka 20-30 år. Fjälllämlar lever i alpina och subalpina områden, gärna i sluttningar med sparsam vegetation. Under sommaren föredrar de fuktiga miljöer men då vattnet fryser under vintern byter de habitat. Under massutbrott av lämlar kan de även finnas i mer bevuxna habitat och massmigrationer av lämlar brukar vara vanligt förekommande, under vilka det händer att flera dör (Henttonen 2008).

Hovdjur (Ungulata)

Det finns flera olika arter av klövdjur i alpina ekosystem som är speciellt anpassade för den svåra terrängen och näringsfattiga växtligheten (Festa-Bianchet *et al.* 1997). Ett av dessa djur är alpstensbocken (*Capra ibex*) som lever i de Europeiska alperna. Under 1800-talet drevs de nära till utrotning och hos de populationer som återstår är den genetiska variationen låg. De flesta lever ovanför trädgränsen på höga altituder och i stenig mark och de föredrar branta, sydsluttningar med mycket gräs och varierad topografi (Aulaginer *et al.* 2008). Arten är inte utrotningsshotad än, enligt Internationella naturvårdsunionen (IUCN), men i kombination med dåligt genflöde och ökad uppvärmning kan så bli fallet då populationerna påverkas starkt av förändringar i vinterklimatet (Jacobson *et al.* 2004).

Snögeten (*Oreamnos americanus*) är en typisk ursprunglig alpin och subalpin art. De lever i sydöstra Alaska och sydvästra Kanada på höga altituder på gränsen för den vegetativa utbredningen men rör sig längre ner under sommaren. De är samlevande djur och blir strax över tio år gamla (Festa-Bianchet 2008a).

Tjockhornsfår (*Ovis canadensis*) lever i Nordamerika, Kanada och i norra Mexico och det



Fig 3. Tjockhornsfår (*Ovis canadensis*). Bilden är återgiven med tillstånd från M. Noonan (2009b), Conserve nature.

förekommer flera underarter. Populationerna varierar i antal mellan 5-50 hanar och från 5-100 honor, lamm eller unghanar. De livnär sig främst på gräs men också örter. Honor blir fertila efter ungefär 18 månader och har en livslängd på ungefär 12-15 år (Festa-Bianchet 2008b). Under slutet av 1800-talet och början av 1900-talet hotades tjockhornsfåren av det utbredda jordbruket vilket bland annat medförde en närmre kontakt med tamdjur som bar på sjukdomar, men sedan dess har stammen återhämtat sig och är för närvarande stabil (Festa-Bianchet 2008b).

Kronhjortar (*Cervus elaphus*) har en vid utbredning runt hela norra delen av jordklotet. I vissa områden finns en nedåtgående trend för kronhjortspopulationen men då arten har en stor utbredning klassar IUCN (2009) inte arten som hotad för utrotning. För att klassas som utrotningshotad, enligt IUCN:s kriterier, ska den totala populationen ha minskat med 30 % under tio år eller över tre generationer. Kronhjortar lever i öppna skogslandskap, våtmarker eller i öppna bergsregioner och förekommer även ovanför trädgränsen. Under sommaren lever de på alpina ängar och under vintern i dalarna (Lovari *et al.* 2008). I de europeiska alperna utgör kronhjortar vargarnas (*Canis lupus*) huvudföda och vargarna tar främst de unga djuren. Även när tamboskap fanns i närheten föredrar vargen kronhjortar. Att vargar föredrar kronhjortar kan bero på att deras habitat överlappar eller att kronhjortarna har framträdande flockar (Gazzola *et al.* 2006).

Rovdjur (Carnivora)

Karnivorerna (köttätare) är som regel predatorer och att vara predator i alpina miljöer är inte alltid lätt. Mängden predatorer regleras av tillgängligheten på bytespopulationer som är beroende av vegetationen (Pettorelli *et al.* 2005) som i sin tur styrs av vädret. Detta gör att cyklerna för populationer av predatorer ofta följer bytesdjurens cykler, med en viss fördröjning på något år (Angerbjörn *et al.* 1999).

I Sverige har vi en typisk alpisk predator nämligen fjällräven (*Alopex lagopus*) som även förekommer i Ryssland, Svalbard, Finland, Norge, Island, Grönland, Kanada och i USA. Världspopulationen är stabil men kan fluktuerar mycket mellan olika år (Angerbjörn *et al.* 2008). Fjällräven är en opportunist som beror av bytespopulationer, främst lämlar (Angerbjörn *et al.* 1999). Den genetiska variationen hos fjällrävar är relativt låg med störst variation kring polerna. Vid kusterna är fjällrävarna inte i samma utsträckning beroende av de vitt spridda lämmelpopulationerna och har därför en lägre förflyttningsgrad (Dalén 2005). I Fenoskandia är den genetiska variationen lägst och det finns även en oro att förrymda fjällrävar från farmer kan reproducera sig med vilda fjällrävar (Norén *et al.* 2005) vilket skulle kunna försvaga den vilda populationen av fjällrävar genetiskt (Lynch 1991). I dagsläget finns dock en genetisk skillnad mellan de tama och vilda rävarna som gör att man kan skilja dem åt även i vilt tillstånd (Norén *et al.* 2005).

Ett annat skandinaviskt rovdjur som förekommer i alpina regioner är det europeiska lodjuret (*Lynx lynx*). Lodjuret är norra Europas största kattdjur och har en mankhöjd på ungefär 70 cm. Under vintermånaderna är pälsen ljusare grå och de känns igen på sin korta svans och tofsar på öronen (Breitenmoser *et al.* 2008). Rådjur (*Capreolus capreolus*) och renar (*Rangifer tarandus*) utgör deras primära föda i Skandinavien (Helldin & Danielsson 2007). Helldin och Danielsson (2007) har även visat på hur närheten av lodjur har resulterat i att rödrävar (*Vulpes vulpes*) äter mer rådjur, troligen eftersom det ökar tillgången av kadaver. Lodjuren finns utöver Norden spridda i Baltikum, längs med taigabältet och i östra Sibirien (Breitenmoser *et al.* 2008). Reviren kan variera i storlek beroende på densitet och spridning av byten. Som regel har hanar större revir än honor (Herfindal *et al.* 2005).



Fig 4. Lodjur i sin vinterpäls. Bilden är återgiven med tillstånd av Staffan Widstrand, De fem stora (2006).

Snöleoparden (*Panthera unica*) är en annan art som också är en välanpassad predator för alpina miljöer. Enligt IUCN rapport (2009) är arten utrotningshotad och beräknas ha minskat med 20 % under de senaste två generationerna (16 år) till följd av habitat- och bytesförlust samt tjuvjakt. Snöleopardens utbredning sträcker sig över hela centrala och norra Asien. Snöleoparden lever i alpina och subalpina ekosystem och föredrar branta sluttningar och klippor på altituder runt 3 000-4 000 m höjd. Låga temperaturer och näringsfattig jord gör deras habitat till bland de minst produktiva systemen vad gäller biomassa, och bytespopulationer finns endast i låga tätheter. Deras naturliga byten är blåfår (*Pseudois nayaur*), sibirisk stenbock (*Capra sibirica*), murmeldjur (*Marmota spp*) och harar (*Lepus spp*) (Jackson *et al.* 2008).

Järven (*Gulo gulo*) är ett mårddjur som finns runt hela norra halvklotet. De sprider sig sakta och parar sig under somrarna varpå honan under tidig vår får en kull på mellan en till fyra ungar. I Sverige brukar järven kallas för nordens hyena då den är en utmärkt asätare. Järvar kan bli upp till cirka 100 cm långa och väger mellan 8-18 kg (Abramov *et al.* 2009). Det finns en minskande trend hos järvpopulationer men arten är så vitt spridd över jorden att de ej anses vara utrotningshotade (Abramov *et al.* 2009).

Artrikedom och genetisk variation

Som många kanske tror ändras inte den genetiska variationen med ökad altitud eller latitud i den alpiska floran (McGraw 1995, Murray 1995). Däremot minskar generellt sett artrikedomen på grund av de mer extrema förhållandena (Chernov 1995, Körner 1995, Meyer & Thaler 1995, Walker 1995). Proportionen av karnivorerna ökar däremot med altitud (Chernov 1995).

I alpina ekosystem finns mycket kol lagrat i marken som till skillnad från i arktiska ekosystem inte fryser. Att det organiska kolet inte fryser beror på att gravitationen förhindrar lagrande av vatten och organiska ämnen i marken samt att branta sluttningar minimerar infrysning. På så vis kan det som ser ut att vara en av de mest extrema strategierna bli gynnsamt i alpina ekosystem; nämligen att leva i branta sluttningar och det är just där de flesta arterna lever (Körner 1995, Walker 1995). I sluttande alpina landskap finns således en hög

artsammansättning på små ytor, vilket innebär att det är ett högt α -index, till skillnad från tropiska regnskogar. Större delen av den regionala faunan och floran i de humida alpina regionerna finns inom ett område på 1 km², mycket återfinns dock redan inom 1 m² (Körner 1995, Walker 1995). Hos de inhemska alpina växterna finns flera lokala anpassningar på grund av att landskapet innehåller stora topografiska variationer och fickor. I alpina ekosystem är det vanligt förekommande med liknande endemiska arter (Körner 1995, Walker 1995) vilket kan vara ett resultat av isolering.

Artsammansättningen och utbredningen av alpina arter är inte bara kopplat till dagens klimatförhållanden utan har till stor del påverkats av den geografiska omdistributionen av alpina ekosystem som ägde rum i och med klimatförändringar under Pleistocen. Pleistocen är en tidsperiod som började för ungefär 1,8 miljoner år sedan och innefattar flera istider med utbredningsområden över Nordamerika såväl som Europa. Den senaste perioden av istid nådde sitt maximum för cirka 18 000 år sedan, varefter temperaturen steg och runt 10 000 år före Kristus börjar den postglaciära tidsepoken Holocen (Roberts 1998). Istiderna orsakade vertikal migration av alpina vegetativa bälten (Amman 1995, Brubaker *et al.* 1995) och bidrog till en förflyttning av arter. Det innebär att dagens alpina ekosystem tidigare hade en annan artsammansättning. I och med detta kan de arter som lever inom samma område idag ha olika ursprung och ha utvecklat artspecifika responser på miljöförändringar, vilket försvårar möjligheterna att förutse hur de kommer att reagera på nya klimatförändringar (Brubaker *et al.* 1995). Kunskap kring landskapsutnyttjande och spridning av arter är av stor vikt när man arbetar inom bevarandebiologi. Genetiska strukturer kan således vara till stor hjälp vid modulering av arters tidigare utbredningsområden. Att förstå hur arter tidigare har reagerat på förändringar i miljön utifrån historiska data gör att antaganden kan dras vad gäller deras förmåga att anpassa sig till en föränderlig miljö. Coulon *et al.* (2006) pekar på landskapets inverkan i strukturering av populationer och hur barriärer i landskapet kan bidra till att skapa genetiska skillnader.

Förändringar i klimatet

Under de senaste åren har det gjorts otaliga studier som visar på förändringar i klimatet (Diaz & Bradley 1997, Inouye *et al.* 2000). Enligt SMHI:s rapport (2007) förväntas medeltemperaturen i Sverige att stiga mellan 2,5 och 4,0 grader mellan 2071 och 2100 jämfört med 1961-1990, med den kraftigaste temperaturökningen under sommaren och ökad nederbörd framförallt under hösten. Förändringen av temperaturen är till största del relaterad till en ökning av det dagliga minimumvärdet, förändringar i den maximala temperaturen är alltså inte lika påtagbara (Diaz & Bradley 1997). I nordliga bergsområden förväntas denna höjning av temperaturen vara extra kraftig (Nouges-Bravo *et al.* 2007).

Om klimatet blir varmare kommer vi att få erfara flera förändringar i miljön världen över. Konsekvenserna av en ökad uppvärmning är dock som störst i alpina ekosystem som ligger på höga latituder eller altituder då dessa ekosystem är extra känsliga för förändringar (Chapin *et al.* 1995, Myneni *et al.* 1997, Nouges-Bravo *et al.* 2007). Som en reaktion på det förändrade klimatet kan vi se hur glaciärer smälter (Grabherr *et al.* 2001) och att det sker en minskning av områden med tundra. Mellan år 1895 och 1940 har det skett en minskning av glaciärer med 30 % medan tundran har reducerats med 20 % under 1980-2000 (Wang & Overland 2004).

Det finns även en nedåtgående trend för mängden områden med permafrost (Jörgensson *et al.* 2001). Enligt en studie utförd av Lawrence och Slater (2005) kommer det år 2100 endast att finnas 10 % av permafrosten kvar. Tillflödet av färskvatten till Arktiska havet kommer som följd av den smältande markisen att öka med 28 % då nederbörden är större än evaporationen (Lawrence & Slater 2005).

I och med permafrostens minskade utbredning i nordliga breddgrader förväntas större områden med kalvfjäll bre ut sig eller en expansion av busk- och skogsmark, vilket är någonting som i vissa områden redan är ett faktum (Lawrence & Slater 2005). Där glaciärer har smält och arean av tundra har förminskats ses en tydlig trend mot en mer utbredd boreal och tempererad skog (Wang & Overland 2004). Förändringar i den alpina vegetationen är ett utbredd fenomen (Chapin *et al.* 1995, Myneni *et al.* 1997) och bara under de senaste 100 åren har trädgränsen förflyttats 100-150 m högre upp (Wang & Overland 2004). En ökad utbredning av träd minskar ljusstillgången samt näringen och fuktigheten i marken (Kembel & Ubbel 2006).

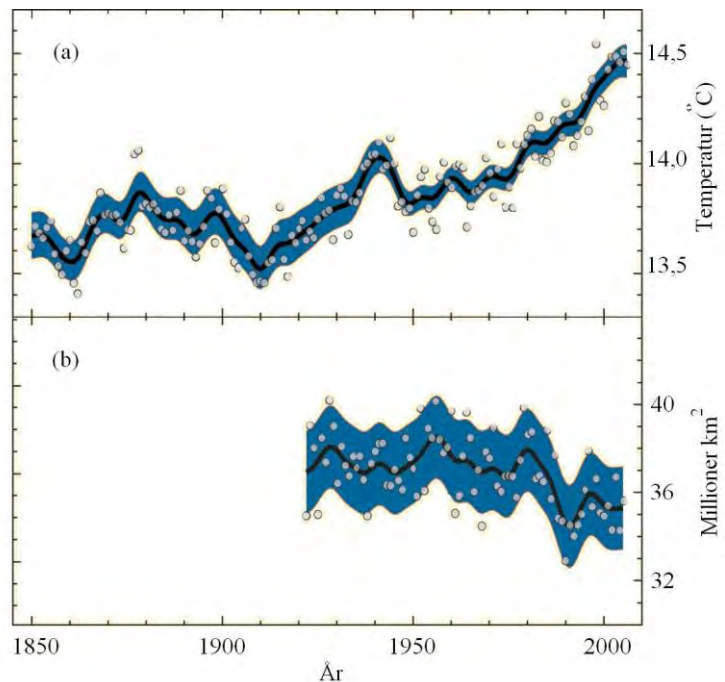


Fig 5. Figur a visar skillnaden i global medeltemperatur. Figur b visar förändringen i snötäckning av det norra halvklotet. Figuren är omritad från IPCC (Intergovernmental panel on climate change) (2006).

Hur påverkas artsammansättningen vid ett förändrat klimat?

Jorden har även tidigare utsatts för stora klimatförändringar och genomgått istider då distributionen av arter ändrats (Amman 1995, Brubaker *et al.* 1995, Hewitt 2000, Dalén 2005). Alla arter har dock inte reagerat negativt på de förändringarna. Fjälllämlarna överlevde den senaste istiden (Stenseth & Fedorov 2001) och under Plocean expanderade flera alpina arter vars genflöde ökade (Hewitt 2000). Ett exempel på detta är populationsökningen av fjällräven under senaste istiden vilket innebär att deras respons på ökad kyla är den motsatta gentemot de djur som lever i tempererade zoner, vilka tenderar att minska i utbredning då klimatet blir kallare (Dalén 2005). De alpina arterna är således som regel känsliga för uppvärmning och vi kan därför anta att de kommer att reagera negativt på en klimatförändring som leder till varmare medeltemperaturer (Peterson *et al.* 1999, Sala *et al.* 2000, Wiens & Graham 2005).

Att förutse hur artsammansättningen kommer att se ut i alpina ekosystem under en fortsatt klimatförändring är inte enkelt då flera faktorer samverkar och måste tas hänsyn till och mer forskning inom området efterfrågas (Sandercock *et al.* 2005). Att urskilja orsaken till ett förändrat beteende blir på så vis en komplex uppgift som kräver att flera variabler undersöks. Funktionen hos ekosystemen bygger på artsammansättningen samt interaktioner mellan arter inom såväl samma som olika trofnivåer (Visser *et al.* 2004). Trofnivåer anger positioner i

ekologiska system baserat på näringsförhållandet mellan olika arter och bygger på att energin i födan minskar för varje nivå. Beroende på spatial och tidlig skala och systemet som studeras placeras arter in olika och man skiljer mellan producenter som har en lägre nivå mot konsumenter som har en högre trofinivå.

Snöpackning och herbivori

När temperaturen i atmosfären stiger ökar marktemperaturen och mineralisering av organiskt material som vid nedbrytning ger ökad näring till jorden (Nadelhoffer *et al.* 1991). Mängden koldioxid är också någonting som ökar i och med växthuseffekten. Både koldioxid och näringstillgång är begränsande faktorer i alpina ekosystem och påverkar växternas tillväxt (Chapin & Shaver 1985, Körner 1995). Växter reagerar, precis som djur, olika på förändringar i näring och temperatur trots att de lever inom samma område. Växter inom samma släkte har dock en liknande respons (Jägerbrand *et al.* 2009). Bryofyter och lavar har till exempel visat en minskning i biomassa med en ökad näringstillgång och temperatur medan graminider och örter bredd ut sig (Jägerbrand *et al.* 2009).

Herbivorer är direkt kopplade till förändringar i vegetationen då växterna utgör deras födokälla. Växter i alpina ekosystem är utsatta för herbivori från både gnagare, så som sorkar och lämlar, och större betande djur, som renar och hjortar, vilka ger olika effekter på biomassan. Småvuxna plantor har en fördel om betningstrycket är störst från stora herbivorer medan små herbivorer föredrar halvbuskar. Betningseffekten av herbivorer är som regel negativt för den enskilda växten men kan även öka näringsomsättningen eller leda till en ökad diversitet. Detta sker genom att det bildas luckor i vegetationen, vilket gynnar växtsamhällen då konkurrensen ändras och konkurrenssvaga arter kan etablera sig. Om klimatet blir mildare under vintern kan det marktäckande snötäcket komma att minska vilket gör att gnagare kommer åt växtligheten tidigare på året vilket utsätter växterna för ökad betning. Detta ger utrymme för mer buskar och ris att sprida sig då de inte betas lika hårt av gnagare, vilket i sin tur leder till att mindre snö fastnar på marken. Resultatet blir en cirkelkomposition som leder till ökad spridning av buskvegetation i alperna (Lindgren 2007).

Snödjupet påverkar inte bara växterna genom en ökad abundans utan har även direkta konsekvenser för alpina djur. Både cykler av fjälllämlar (Stenseth *et al.* 2008) och stenbockspopulationer beror av snöpackning där antalet stenbockar ökar som följd av mildare vintrar (Jacobson *et al.* 2004). Detta tyder på att populationsstorleken är beroende av såväl populationsdensiteten som snödjupet. Snödjupet beror av förhållandet mellan mängden snö sett till mängden nederbörd och styrs av vintertemperaturen (Diaz & Bardley 1997). Om nederbörd i form av regn ökar kan den täta snöpackningen i de kalla ekosystemen komma att försvinna (Beniston & Rebetez 1996). Snöpackningen kan även bli tätare som respons på klimatförändringen förutsatt att mängden snö ökar i förhållande till regnmängden (Inouye *et al.* 2000, Mysterud *et al.* 2001, Pettoirelli *et al.* 2005).

Förändring i bytespopulationer

Enligt Snow Leopard Conservancy (2007) utgör snöleoparden en nyckelart i de asiatiska bergskedjorna. Under förändringar i miljön blir nyckelarter mer viktiga då det är de som utgör den fundamentala grunden för hur systemet är uppbyggt och fungerar. Blåfår tillhör snöleoparders främsta föda men det blir allt vanligare att snöleoparderna även fångar tamdjur, då dessa befinner sig inom eller i utkanten av revirgränserna (Chundawat & Rawat 1990). Att klimatet har blivit varmare och vegetationen bredd ut sig i högre regioner möjliggör boskaphållning högre upp i bergen, i områden där det finns snöleoparder. Konkurrensen mellan de vilda djuren och tamboskapen vad gäller betningsområden ökar således samtidigt

som jakten på vilddjur blir alltmer omfattande. Som respons på att snöleopardens naturliga byten minskar har de tagit fler tamboskap vilket är energimässigt fördelaktigt för dem då dessa förekommer frekvent i stora populationer och inte är anpassade för det hot snöleoparden utgör. I och med att allt fler tamboskap dödas har det skett en ökning av tjuvjakten på snöleoparder (Chundawat & Rawat 1990). Samma tendenser finns även vad gäller lodjuren där den vanligaste orsaken till att de dör är jakt (Andrén *et al.* 2006). Flera av de stora alpina carnivorererna har länge varit utsatta för illegal jakt och tjuvskytte utgör på flera ställen det största hotet mot dessa arter.

Växtkvalitet avgörande för reproduktion och överlevnad

Det pågår förändringar i klimatet som har stora effekter för ekosystemen. Mellan 1989 och 1998 har växtsäsongen påbörjats åtta dagar tidigare i Europa (Chmielewski & Rötzer 2002) och under åren 1959- 1993 noterats börja mellan fem och sex dagar tidigare i Nordamerika (Schwartz & Reiter 2000). Eftersom klimatförändringarna är mer drastiska för alpina ekosystem förväntas djuren som lever där påverkas mest (Beniston *et al.* 1994 & 1996, Guisan & Theurillat 2000).

De val av matplatser och föda som sker hos stora herbivorer är positivt förknippat med växtkvalitet. Mängden råproteiner i växter minskar med tiden från maj till oktober med den kraftigaste minskningen hos inlandsväxter som lever i höga regioner och som från start hade högst mängd protein. Migrationer hos djur följer växtsäsongerna och det mest förekommande migrationsmönstret är till lågland på vintern och till högland på sommaren (Albon & Langvatn 1992). Detta kan dels förklaras med ökad kvalitet på maten högre upp men kan också bero på en förlängd tillgänglighet av föda längs olika latituder då de rör sig uppåt vilket är en teori som stöds av Langvatns *et al.* (1996) studie gjord på kronhjortar vars kroppsmassa ökade då de förflyttade sig i altitud och latitud. Tillgänglighet av näringsrik mat är således en viktig drivkraft för migration hos herbivorer och utgör en del i forandet av deras livscyklar.

Snösmältning och växtsäsonger

Även om det sker temperaturförändringar har medeldatumet för snösmältning inte ändrats under de senaste åren trots ett varmare klimat. Däremot finns det en trend att djur som går i ide lämnar sin dvala tidigare, vilket bland annat noterats hos gulbröstade murmeldjur (Inouye *et al.* 2000). Om det sker en selektion för de individer som lämnar hålorna tidigare om våren kommer detta att förändra livshistorien för arten. Då uppvaknandet följer ingångsättningen för vegetationen kan det vara fördelaktigt att lämna dvalan tidigare eftersom växtsäsongen då förlängs (Mysterud *et al.* 2001, Pettorelli *et al.* 2005).

I alpina miljöer som har tydliga årstider anses förändringar i vegetationen vara extra påtagliga som effekter av temperaturförändringar (Beniston *et al.* 1996). Att snösmältningen inträffar samtidigt som vegetationen tar fart är av ytterst vikt för alla herbivorer (Rutberg 1987). Områden som har stora årstidvariationer och tidig ingångsättning av vegetationen påverkar herbivorer positivt (Pettorelli *et al.* 2005, 2007). Sker förändringarna i växtsäsongen snabbt kan det dock resultera i en kortare växtsäsong i och med att varma temperaturer och hög fuktighet favoriserar snabb växtlighet och minskar tiden för högkvalitativ växtlighet (Körner 1995).

En tidigare ingångsättning kan påverka stora herbivorerers reproduktiva satsningar (Albon & Langvatn 1992, Langvatn *et al.* 1996). Tidpunkten när det är mest fördelaktigt att föröka sig har därmed förändrats (Inouye *et al.* 2000, Visser *et al.* 2004, Pettorelli *et al.* 2005) som

respons på en förskjutning av växtsäsongen (Thomas *et al.* 2001). Variationen i överlevnad hos adulta överlevande honor bland herbivorer är liten från år till år och oberoende av väderförhållanden (Festa-Bianchet *et al.* 2000) men för de kalvar som föds sent under året ökar risken att dö under vintern då de är mindre i förhållande till de kalvar som fötts tidigare (Gaillard *et al.* 2000). Festa-Bianchet *et al.* (2000) påvisade dock att kroppsmassan hos kalvar från tjockhornsfår som föds under hösten är större när det grönskar tidigare under året och en tidig igångsättning av vegetationen är på så vis fördelaktig. Honorna är i störst behov av näring under sommaren då de diar sina ungar (Rutberg 1987, Clutton-Brock *et al.* 1989) och en förlängd växtsäsong skulle på så vis också kunna ge energimässiga fördelar för både honor och kalvar. Det finns även andra faktorer som inverkar på djurens kroppsmassa. Langvatn *et al.* (2001) har till exempel visat att Nordatlantiska Oscillationen (NAO) har en inverkan på kroppsvikten hos kronhjortar och tamfår (*Ovis aries*) under hösten i Norge.

Migration av alpina arter

Enligt FN:s miljöprogram, UNEP, (2006) finns det tre möjliga responser på klimatförändringar, att flytta, anpassa sig eller utrotas. Migrerande arter förväntas drabbas hårt av klimatförändringarna då de måste anpassa sig till olika miljöer vilket ökar riskerna för dem att komma i otakt med till exempel födotillgången. Arter som migrerar uppför bergssluttningar kommer att få erfara en ökning av habitat som är mer extrema och förutsätter speciella anpassningar (Pauli *et al.* 1996). När man arbetar med bevarande av arter är det därför viktigt att ta hänsyn till den migration av växter och djur som sker och att gränserna för skyddsområden ska vidgas upp mot polerna och i altitud för att svara mot de ändrade utbredningsområdena (Li *et al.* 2006).

Det är inte bara träd som förflyttar sig upp i altituder, utan det finns även förändringar bland kärllväxter (vaskulära växter) (Grabherr *et al.* 1995, 2001, Pauli *et al.* 1996, 2001) och djur (Dalén *et al.* 2004). I alperna förflyttas växterna i genomsnitt med 29 m per årtionde (Lenoir *et al.* 2008). Alpina arter visar på en långsammare förflyttning än arter i andra ekosystem (Pauli *et al.* 1996) vilket har lett till att de alpina arterna inte hunnit migrera innan arter från lägre breddgrader har anlänt (Pounds *et al.* 1999, Sagarin *et al.* 1999, Grabherr *et al.* 2001). Vad gäller alpina ekosystem kommer de flesta av de invaderande arterna således från de subalpina regionerna eller områdena strax nedanför (Dalén *et al.* 2004, Grabherr *et al.* 2001).

Förändring i habitat leder till förflyttning

Pipharer är en av de arter som reagerat på de ökade temperaturerna i och med klimatförändringen bland annat genom en sänkning av livslängden. Förändringar i vegetationen samt minskad fuktighet är bidragande faktorer för minskningen av piphararna. Den ökade migrationen av pipharar kan delvis ses som en respons på klimatförändringen men förekom redan innan nutidens uppvärmning. För ungefär 12 000 år sedan levde piphararna cirka 2 000 m längre ner än vad de gör idag (Mead 1987, Rhode & Madsen 1995) och pipharar kan bevisligen sprida sig till nya habitat (Mead 1987, Grayson 2005) som följd av ett förändrat klimat. Då de dock är dåliga på att sprida sig (Smith 1974) sker denna migration långsamt och det är inte troligt att de har möjlighet att återkolonisera de habitatör de lämnat bakom sig (Brown 1971). Om pipharar dessutom måste ta sig ner till lägre breddgrader för att komma till nya bergstoppar försvåras migrationen ytterligare, speciellt eftersom temperaturerna längre ner kan vara för höga för att de ska kunna överleva. För de arter som inte kan migrera kan förändringar i habitat leda till ökad isolering och i kombination med stark predation kan detta i många fall leda till utdöenden (Festa-Bianchet *et al.* 2006).

Migration som respons på fragmentering

Caso *et al.* (2008) menar att fragmentering eller förlust av habitat som följd av ett förändrat klimat (Opdam & Wascher 2004) kan leda till minskade populationer och utgöra ett hot mot biodiversiteten. Pipharar som utsätts för habitatfragmentering tenderar att förflytta sig till grannhabitat istället för att kolonisera obebodda områden på grund av deras dåliga spridningsförmåga. I de fall då detta sker förekommer en slumpvis parning där de parar sig med första bästa partner istället för att selektera, vilket sker i normala tillstånd (Peacock & Smith 1997). Även järvar sprider sig långsamt och anses vara hotade av fragmentering eller förändringar i miljön (Ruggiero *et al.* 2007).

Migration till följd av ökad konkurrens

Många alpina arter är specialister och har på så vis låg konkurrensförmåga gentemot invaderande arter. Specialister är vanliga i miljöer med täta bytespopulationer där det kan vara energimässigt fördelaktigt att specialisera sig på en typ av byte, eller i isolerade områden där arter har samevolverat. En generell ökning av arter skulle därför inte innebära samma fördelar för en specialist som för en generalist som lättare kan tillgodogöra sig olika typer av resurser. För att de ska kunna överleva är det därför troligt att de ändrar utbredning snarare än att försöka konkurrera ut de nya arterna (Callaghan *et al.* 2004). För generalister kan klimatförändringen på så vis leda till fördelar (Dalén *et al.* 2004), dock kan inte generalister kompensera för de eventuella förluster som uppstår om specialisterna försvinner ur ekosystemet.

Här i Sverige har vi ett exempel på vad som kan hända då en inhemsk specialiserad art tvingas konkurrera med en invaderande art vad gäller födoresurs och revir, nämligen fjällrävens respons på det förändrade klimatet och rödrävens intågande (Dalén *et al.* 2004). Rödrävarna har börjat leta sig allt högre upp i de svenska fjällen och det finns nu en stor överlappning mellan fjällräven och rödrävens utbredning. Arterna reagerar även likartat på förändringar i bytespopulationer (Elmhagen 2003) vilket indikerar att de har samma preferenser vad gäller föda och att de på så vis konkurrerar om föda i samma områden, nämligen vid trädgränsen där det är högst bytestäthet. Fjällräven har dock förflyttat sig högre upp och deras gamla revir har intagits av rödräven (Dalén *et al.* 2004). Under vintern råder en sympatrisk utbredning med interaktioner arterna emellan på grund av att de har samma geografiska utbredning. Under sommaren är utbredningen istället allopatrisk, arterna interagerar inte med varandra, då fjällräven drar sig tillbaka mot högre altituder längre bort från trädgränsen (Dalén *et al.* 2004). I de höga altituderna finns färre bytesdjur och fjällräven är på så vis beroende av fjälllämmeln (Dalén 2005) medan rödräven har flera alternativ (Elmhagen 2003). På nordligare breddgrader följer rödräven en typ-III respons vad gäller bytesvanor vilket indikerar att de fungerar som generalister (Panzacchi *et al.* 2008). Det är under sommaren som rävarna föder upp sina ungar och studier har visat att i två av tre fall då fjällräven har hållit sig närmre än 8 km från rödrävens revir har predation på fjällrävens ungar förekommit från rödrävens sida (Elmhagen 2003).

Ytterligare faktorer som inverkar på alpina ekosystem

Klimateffekten är inte den enda faktorn som påverkar alpina ekosystem, interaktioner mellan arter och markutnyttjande resulterar också i förändringar i miljön. Människan utgör det största hotet mot alpina biotoper men även utan mänsklig inverkan skulle det ske migrationer och förändringar i artsammansättningen. Att få fram entydiga resultat över klimatförändringens effekter på alpina ekosystem blir därmed mer invecklat. Exempel på andra mänskliga faktorer som har en inverkan på den alpina omgivningen är bergsturismen (Pauli *et al.* 2001, Wipf *et*

al. 2005), expansionen av bebyggelse (Mörschel 2004), förändring i resursutnyttjande och boskapsskötsel (Zimmov 1995, Mörschel 2004) och ändrade jaktvanor (Snow Leopard Conservancy 2007).

Diskussion

Mycket av det som sker i naturen går att härleda till mänskliga aktiviteter, men människan har också som enda art möjligheten att ta ansvar för konsekvenserna av sina handlingar. Om diversiteten i alpina ekosystem ska kunna bevaras krävs mer forskning kring de interaktioner som sker inom systemet och om hur populationer förhåller sig till varandra (Coulon *et al.* 2006). Mycket görs redan idag för att skydda hotade arter och miljödebatten går varm i media. Inom bevarandebiologin görs ständigt nya framsteg (Albon & Langvatn 1992, Rhymer & Simberloff 1996, Wolf *et al.* 2001, Pettorelli *et al.* 2005, Festa-Bianchet *et al.* 2006) och strategier läggs upp för hur vi bäst bevarar den biologiska mångfalden (Opdam & Wascher 2004, Li *et al.* 2006). Klimatförändringen som kan leda till fragmentering och förstörelse av habitat anses vara de huvudsakliga faktorerna till en förändrad biodiversitet (Opdam & Wascher 2004). Kunskap om arternas tidigare utbredning, samt hur de reagerat på förändringar bör därför ligga till grund för dagens beslut vad gäller bevarande av arter (Coulon *et al.* 2006).

Förändringar i naturen som följd av klimatförändringen sker i olika skalor i tid och rum (Visser *et al.* 2004) och det finns en mängd olika utfall av dessa förändringar som beror på abiotiska och biotiska faktorer. Åtgärder behöver därför vara övergripande och anpassas efter olika områden och arter (Sandercock *et al.* 2005). I och med att arter vanligtvis reagerar olika på samma respons (Körner 1995, Stenseth & Fedorov 2001) är dagens övergripande scenarion högst oklara och framtiden för alpina ekosystem oviss (Brubaker *et al.* 1995). Ingen kan därmed med säkerhet säga vad som kommer att hända med de alpina ekosystemen om temperaturen fortsätter att öka (Diaz & Bradley 1997, Inouye *et al.* 2000, Chmielewski & Rötzer 2002). Tendensen är dock tydlig, arter migrerar (Grabherr *et al.* 1995, 2001, Pauli *et al.* 1996, 2001, Dalén *et al.* 2004) och de migrerar fortare från lägre altituder än högre (Pauli *et al.* 1996) och det finns en generell neråtgående trend för alpina arter (Jackson *et al.* 2008, Lovari *et al.* 2008, Abramov *et al.* 2009) även om vissa förändringar på kort sikt kan te sig vara gynnsamma som en förlängd vegetativ säsong (Chapin & Shaver 1985, Körner 1995, Festa-Bianchet *et al.* 2000, Pettorelli *et al.* 2005, 2007).

Mycket av de begränsningar som finns för alpina arter kan underlättas genom mänskliga insatser. Utbildning av lokalbefolkning i hållbar utveckling skulle kunna leda till en minskning av tjuvskytte eller att de resurser som tillhandahålls tas till vara bättre (The Snow Leopard Conservancy 2007). Slitningar från bergsturism eller ett ohållbart jordbruk är också områden där människans inverkan på naturen kan förändras och förbättras så att artrikedomen kan bevaras. Genom att arbeta storskaligt, långsiktigt och gränsöverskridande ges möjligheten för ett bevarat, artrikt alpint ekosystem.

Tack

Ett stort tack till Elin Orvendal, Jenny Clasenius, Dhammika Dinnétz, Bengt Wallenius och min handledare Katariina Kiviniemi Birgersson som har gett ovärderlig kritik och uppmuntring genom hela skrivprocessen. Jag vill även tacka Andreas Bundsen och Johannes Petrone som bidragit med tid och bilder till min uppsats.

Referenser

- Abramov A, Belant J, Wozencraft C. 2009. IUCN Red list of threatened species (*Gulo gulo*). WWW-dokument: <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/9561/0>. Hämtad 2009-11-14.
- Albon SD, Langvatn R 1992. Plant Phenology and the Benefits of Migration in a Temperate Ungulate. *Oikos* **65**: 502-513.
- Ammann B. 1995. Paleorecords of plant biodiversity in the alps. I: Chapin FS, Körner C (red) Arctic and alpine biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem consequences. ss 137-149, Springer. Berlin.
- Andrén H, Linnell JDC, Liber O, Andersen R, Danell A, Karlsson J, Odden J, Moa PF, Ahlqvist P, Kvam T, Franzén R, Segerström P. 2006. Survival rates and causes of mortality in Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in multi-use landscapes. *Biological Conservation* **131**:23-32.
- Angerbjörn A, Tannerfeldt M, Erlinge S. 1999. Predator-prey relations: lemmings and Arctic foxes. *Journal of Animal Ecology* **68**: 34-49.
- Angerbjörn A, Hersteinsson P, Tannerfeldt M. 2008. IUCN Red list of threatend species (*Alopex lagopus*). WWW-dokument: <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/899/0>. Hämtad 2009-11-18.
- Armitage KB. 1991. Social and population dynamics of yellow-bellied marmots: results from long-term research. *Annual Review of Ecology and Systematics* **22**: 379-407.
- Aulaginer S, Kranz A, Lovari S, Jdeidi T, Masseti M, Nader I, Smet K, Cuzin F. 2008. IUCN red list of threatend species (*Capra Ibex*). WWW-dokument: <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/42397/0>. Hämtad 2009-11-18.
- Batllori E, Blanco-Moreno JM, Ninot JM, Gutierrez E, Carrillo E. 2009. Vegetation patterns at the alpine treeline ecotone: the influence of tree cover on abrupt change in species composition of alpine communities. *Journal of Vegetation Science* **20**: 814-825.
- Beniston M, Rebetez M, Giorgi F, Marinucci MR. 1994. An analysis of regional climate-change in Switzerland. *Theoretical and applied climatology* **49**: 135-159.
- Beniston M, Rebetez M. 1996. Regional behavior of minimum temperatures in Switzerland for the period 1979-1993. *Theoretical and Applied Climatology* **53**: 231-243.
- Beever EA, Brussard PF, Berger J. 2003. Patterns of apparent extirpation among isolated populations of pikas (*Ochotona princeps*) in the Great Basin. *Journal of Mammalogy* **84**: 37-54.
- Bliss LC. 1962. Caloric and Lipid-Content in Alpine Tundra Plants. *Ecology* **43**: 753-757
- Breitenmoser U, Mallon DP, von Arx M, Breitenmoser-Wursten C. 2008. IUCN red list of threatened Species (*Lynx lynx*). WWW-dokument: <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/12519/0>. Hämtad 2009-11-18.
- Brown JH. 1971. Mammals on Mountaintops - Nonequilibrium Insular Biogeography. *American Naturalist* **105**: 467-478.
- Brubacker LB, Andersson PM, Hu FS. 1995. Arctic tundra biodiversity: A temporal perspective from late Quaternary polle records. I: Chapin FS, Körner C (red) Arctic and alpine biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem consequences. ss 111-125. Springer, Berlin.
- Callaghan TV, Bjorn LO, Chernov Y, Chapin T, Christensen TR, Huntley B, Ims RA, Johansson M, Jolly D, Jonasson S, Matveyeva N, Panikov N, Oechel W, Shaver G, Elster J, Henttonen H, Laine K, Taulavuori K, Taulavuori E, Zockler C. 2004. Biodiversity, distributions and adaptations of arctic species in the context of environmental change. *Ambio* **33**: 404-417.

- Carlsson BÅ, Karlsson SP, Svensson BM. 1999. Alpine and subalpine vegetation. I: Rydin H, Snoeijs P, Diekmann M (red). Swedish plant geography, ss. 75-89. Svenska växtgeografiska sällskapet. Uppsala
- Caso A, Lopez-Gonzalez C, Payan E, Eizirik E, de Oliveira T, Leite-Pitman R, Kelly M, Valderrama C, Lucherini M. 2008. IUCN red list of threatened species (*Puma concolor*). WWW-dokument: <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/18868/0>. Hämtad 2009-11-14.
- Chapin FS, Shaver GR. 1985. Individualistic Growth-Response of Tundra Plant-Species to Environmental Manipulations in the Field. *Ecology* **66**: 564-576.
- Chapin FS, Shaver GR, Giblin AE, Nadelhoffer KJ, Laundre JA. 1995. Responses of Arctic Tundra to Experimental and Observed Changes in Climate. *Ecology* **76**: 694-711.
- Chernov YI. 1995. Diversity of the arctic terrestrial fauna. I: Chapin FS, Körner C (red). Arctic and alpine biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences, ss 81-95. Springer, Berlin.
- Chmielewski FM, Rötzer T. 2002. Annual and spatial variability of the beginning of growing season in Europe in relation to air temperature changes. *Climate Research* **19**: 257-264.
- Christensen TR, Jonasson S, Callaghan TV, Havstrom M. 1995. Spatial Variation in High-Latitude Methane Flux Along a Transect across Siberian and European Tundra Environments. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* **100**: 21035-21045.
- Chundawat RS, Rawat GS. 1990. Food habits of Snow Leopard in Ladakh, India. Wildlife Institute of India.
- Clutton-Brock TH, Albon SD, Guinness FE. 1989. Fitness Costs of Gestation and Lactation in Wild Mammals. *Nature* **337**: 260-262.
- Coulon A, Guillot G, Cosson JF, Angibault JM, Aulagnier S, Cargnelutti B, Galan M, Hewison AJM. 2006. Genetic structure is influenced by landscape features: empirical evidence from a roe deer population. *Molecular Ecology*. **15**: 1669-1679
- Dalén L, Elmhagen B, Angerbjörn A. 2004. DNA analysis on fox faeces and competition induced niche shifts. *Molecular Ecology* **13**:2389-2392.
- Dalén L, Fuglei E, Hersteinsson P, Kapel CMO, Roth JD, Samelius G, Tannerfeldt M, Angerbjörn A. 2005. Population history and genetic structure of a circumpolar species: the arctic fox. *Biological Journal of the Linnean Society* **84**: 79-89
- Dalén L. 2005. Distribution and abundance of genetic variation in the arctic fox. PhD thesis, Stockholm Universitet
- Diaz HF, Bradley RS. 1997. Temperature variations during the last century at high elevation sites. *Climatic Change* **36**: 253-279.
- Dirnbock T, Dullinger S, Grabherr G. 2003. A regional impact assessment of climate and land-use change on alpine vegetation. *Journal of Biogeography* **30**: 401-417.
- Elmhagen B. 2003. Interference competition between arctic and red foxes. Doktorsavhandling, Stockholm Universitet.
- Festa-Bianchet M, Jörgenson JT, Berube CH, Portier C, Wishart WD. 1997. Body mass and survival of bighorn sheep. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **75**: 1372-1379.
- Festa-Bianchet M, Jörgenson JT, Reale D. 2000. Early development, adult mass, and reproductive success in bighorn sheep. *Behavioral Ecology* **116**: 633-639.
- Festa-Bianchet M, Coulson T, Gaillard J-M, Hogg JT, Pelletier F. 2006. Stochastic predation events and population persistence in bighorn sheep. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences* **273**: 1537-1543.

- Festa-Bianchet M. 2008a. *Oreamnos americanus* I: IUCN Red List of Threatened Species. WWW-dokument version: <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/42680/0>. Hämtad 2009-11-18.
- Festa-Bianchet M. 2008b. IUCN red list of threatend species (*Ovis canadensis*). WWW-dokument: <http://www.iucnredlit.org/apps/redlist/details/15735/0>. Hämtad 2009-11-18.
- Gaillard JM, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG, Loison A, Toigo CM. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**: 367-393.
- Galbreath KE, Hafner DJ, Zamudio KR. 2009. When Cold Is Better: Climate-Driven Elevation Shifts Yield Complex Patterns of Diversification and Demography in an Alpine Specialist (American Pika, *Ochotona Princeps*). *Evolution* **63**: 2848-2863.
- Gazzola A, Bertelli I, Avanzinelli E, Tolosano A, Bertotto P, Apollonio M. 2006. Predation by wolves (*Canis lupus*) on wild and domestic ungulates of the western Alps, Italy. *Journal of Zoology*. **266**: 205-213
- Graherr G, Gottfried M, Gruber A, Pauli H. 1995. Patterns and Current Changes in Alpine Plant Diversity. *Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences* **113**: 167-181
- Graherr G, Pauli H, Gottfried M. 2001. The Piz Linard (3411m, the Grisons, Switzerland) - Europe's oldest revisitation site for mountain vegetation study site. *Ecological studies* **167**:443-448
- Grayson DK, 2005. A brief history of Great Basin pikas. *Journal of Biogeography* **32**: 2103-2111.
- Guisan A, Theurillat JP. 2000. Assessing alpine plant vulnerability to climate change: a modeling perspective. *Intergrated assessment* **1**: 307-320
- Gunn A, Forchhammer M. 2008. *Ovibos moschatus*. I: IUCN Red List of Threatened Species. 2009:2
- Helldin JO, Danielsson AV. 2007. Changes in red fox *Vulpes vulpes* diet due to colonisation by lynx *Lynx lynx*. *Wildlife Biology* **13**: 475-480.
- Henttonen H. 2008. *Lemmus lemmus*. I: IUCN Red List of Threatened Species. 2009:02
- Herfindal I, Linnell JDC, Odden J, Nilsen EB, Andersen R. 2005. Prey density, environmental productivity, and home range size in the Eurasian lynx (*Lynx lynx*). *Journal of Zoology* **265**: 63-71.
- Hewitt G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* **405**: 907-913.
- Inouye DW, Barr B, Armitage KB, Inouye BD. 2000. Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **97**: 1630-1633.
- Intergovernmental panel on climate change. 2007. IPCC Fourth Assessment Report, Climate Change 2007. WWW-dokument: <http://www.ipcc.ch/graphics/syr/fig1-1.jpg>. Hämtad 2009-12-11.
- Jackson R, Mallon D, McCarty T, Chundway RA, Habib B. 2008. IUCN red list of threatend species (*Panthera unica*). WWW-dokument: <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/22732/0>. Hämtad 2009-11-18.
- Jacobson AR, Provenzale A, Von Hardenberg A, Bassano B, Festa-Bianchet M. 2004. Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population. *Ecology* **85**: 1598-1610.
- Jägerbrand AK, Alatalo JM, Chrimes D, Molau U. 2009. Plant community responses to 5 years of simulated climate change in meadow and heath ecosystems at a subarctic-alpine site. *Oecologia* **161**: 601-610.

- Jørgenson MT, Racine CH, Walters JC, Osterkamp TE. 2001. Permafrost degradation and ecological changes associated with a warming climate in central Alaska. *Climatic Change* **48**: 551-579.
- Kemmel SW, Hubbell SP. 2006. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology* **87**: S86-S99.
- Kikvidze Z, Pugnaire FI, Brooker RW, Choler P, Lortie CJ, Michalet R, Callaway RM. 2005. Linking patterns and processes in alpine plant communities: A global study. *Ecology* **86**: 1395-1400.
- Körner C, Renhardt U. 1987. Dry-Matter Partitioning and Root Length Leaf-Area Ratios in Herbaceous Perennial Plants with Diverse Altitudinal Distribution. *Oecologia* **74**: 411-418.
- Körner C. 1995. Alpine plant diversity: A global survey and functional interpretations. I: Chapin FS, Körner C (red). *Arctic and alpine biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences*, ss. 45-62. Springer, Berlin.
- Langvatn R, Albon SD, Burkey T, Clutton-Brock TH. 1996. Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore. *Journal of Animal Ecology* **65**: 653-670.
- Langvatn R, Mysterud A, Stenseth NC, Yoccoz NG, Steinheim G. 2001. Nonlinear effects of large-scale climatic variability on wild and domestic herbivores. *Nature* **410**: 1096-1099.
- Lawrence DM, Slater AG. 2005. A projection of severe near-surface permafrost degradation during the 21st century. *Geophysical Research Letters* **32**: L24401
- Lenoir J, Gégout JC, Marquet PA, de Ruffray P, Brisse H. 2008. A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science* **320**: 1768-1771
- Li MH, Kräuchi N, Gao SP. 2006. Global Warming: Can Existing Reserves Really Preserve Current Levels of Biological Diversity? *Journal of integrative plant biology*. **48**: 255-259
- Lindgren Å. 2007. Effects of herbivory on arctic and alpine vegetation. Doktorsavhandling, Botaniska institutionen, Stockholm Universitet. Stockholm
- Linzey AV, Hammerson G. 2008. IUCN red list of threatend species (*Marmota flaviventris*). WWW-dokument: <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/42457/0>. Hämtad 2009-11-18.
- Lovari S, Herrero J, Conroy J, Maran T, Giannatos G, Stubbe M, Aulagnier S, Jdeidi T, Masseti M, Nader I, de Smet K, Cuzin F. 2008. IUCN red list of threatened species (*Cervus elaphus*). WWW-dokument: <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/41785/0>. Hämtad 2009-11-18.
- Lynch M. 1991. The genetic interpretation of inbreeding depression and outbreeding depression. *Evolution*. **45**: 622-629.
- McGraw JB. 1995. Patterns and causes of genetic diversity in arctic plants. I: Chapin FS, Körner C (red). *Arctic and alpine biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences*, ss. 33-43. Springer, Berlin.
- Mead JJ. 1987. Quaternary Records of Pika, Ochotona, in North-America. *Boreas* **16**: 165-171.
- Meyer E, Thaler K. 1995. Animal diversity at high altitudes in the Australian central alps. I: Chapin FS, Körner C (red). *Arctic and alpine biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem consequences*, ss. 97-108. Springer, Berlin.
- Murray DF. 1995. Causes of arctic plant diversity. I: Chapin FS, Körner C (red). *Arctic and alpine biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem consequences*. ss. 67-96. Springer, Berlin.
- Myneni RB, Keeling CD, Tucker CJ, Asrar G, Nemani RR. 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature* **386**: 698-702.

- Mysterud A, Stenseth NC, Yoccoz NG, Langvatn R. 2001. Plant phenology, migration and geographical variation in body weight of a large herbivore: the effect of a variable topography. *Journal of Animal Ecology* **70**: 915-923.
- Mörschel F. 2004. The Alps: a unique natural heritage, A common vision for the conservation of their Biodiversity. WWF, Frankfurt.
- Nadelhoffer K J, Giblin AE, Shaver GR, Laundre JA. 1991. Effects of Temperature and Substrate Quality on Element Mineralization in 6 Arctic Soils. *Ecology* **72**: 242-253.
- Noonan M. 2009a. Conserve nature pictures. WWW-dokument 2009-09-22: <http://www.conservenature.org/gallery/lagomorphs.htm>. Hämtad 2009-12-10.
- Noonan M. 2009b. Conserve nature pictures. WWW-dokument 2009-09-22: http://www.conservenature.org/gallery/bighorn_sheep.htm. Hämtad 2009-12-10.
- Norén K, Dalén L, Kvaløy K, Angerbjörn A. 2005. Detection of farm fox and hybrid genotypes among wild arctic foxes in Scandinavia. *Conservation Genetics* **6**:885-894.
- Opdam P, Verboom J, Pouwels R. 2003. Landscape cohesion: an index for the conservation potential of landscapes for biodiversity. *Landscape Ecology*. **18**: 113-126.
- Opdam P, Wascher D. 2004. Climate change meets habitat fragmentation: linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological conservation* **117**: 285-297
- Panzacchi M, Linnell JDC, Odden M, Odden J, Andersen R. 2008 When a generalist becomes a specialist: patterns of red fox predation on roe deer fawns under contrasting conditions. *Canadian Journal of Zoology* **86**:116-126
- Pauli H, Gottfried M, Grabherr G. 1996. Effects of climate change on mountain ecosystems-upward shifting of alpine plants. *World resource review* **8**: 382-390
- Pauli H, Gottfried M, Grabherr G. 2001. High summits of the Alps in a changing climate - The oldest observation series on high mountain plant diversity in Europe. I: Walther GR, Burga CA, Edwards PJ (red). *Fingerprints of Climate Change*, ss. 139-149. Plenum Publishers, New York.
- Peacock MM, Smith AT. 1997. The effect of habitat fragmentation on dispersal patterns, mating behavior, and genetic variation in a pika (*Ochotona princeps*) metapopulation. *Oecologia* **112**: 524-533
- Peterson AT, Soberon J, Sanchez-Cordero V. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* **285**: 1265-1267.
- Pettorelli N, Pelletier F, Hardenberg A, Festa-Bianchet M, Cote SD. 2007. Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: Impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology* **88**: 381-390.
- Pettorelli N, Weladji RB, Holand O, Mysterud A, Breie H, Stenseth NC. 2005. The relative role of winter and spring conditions: linking climate and landscape-scale plant phenology to alpine reindeer body mass. *Biology Letters* **1**: 24-26.
- Potter JA, Press MC, Callaghan TV, Lee JA. 1995. Growth responses of *Polytrichum commune* and *Hylocomium splendens* to simulated environmental change in the sub-arctic. *New Phytologist* **131**: 533-541.
- Pounds JA, Fogden MPL, Campbell JH. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* **398**: 611-615.
- Rhode D, Madsen DB. 1995. Late Wisconsin early holocene vegetation in the Bonneville Basin. *Quaternary Research* **44**: 246-256.
- Roberts N. 1998. *The Holocene: An environmental history. 2: a upplagan*. Blackwell Publishers. Oxford.
- Ruggiero LF, McKelvey KS, Aubry KB, Copeland JP, Pletscher DH, Hornocker MG. 2007. Wolverine conservation and management. *Journal of Wildlife Management* **71**: 2145-2146.

- Rutberg AT. 1987. Adaptive hypotheses of birth synchrony in ruminants - an interspecific test. *American Naturalist* **130**: 692-710.
- Sagarin RD, Barry JP, Gilman SE, Baxter CH. 1999. Climate-related change in an intertidal community over short and long time scales. *Ecological Monographs* **69**: 465-490.
- Sala, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH. 2000. Biodiversity-Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**: 1770-1774.
- Sandercock BK, Martin K, Hannon SJ. 2005. Demographic consequences of age-structure in extreme environments: population models for arctic and alpine ptarmigan. *Oecologia* **146**: 13-24.
- Sandvik SM, Heegaard E. Effects of simulated environmental changes on growth and growth form in a late snowbed population of *Pohlia wahlenbergii* (Web.et Mohr) Andr. *Arctic Antarctic and Alpine Research* **35**: 341-348.
- Schwartz MD, Reiter BE. 2000. Changes in North American spring. *International Journal of Climatology* **20**: 929-932.
- Smith AT. 1974. Distribution and Dispersal of Pikas - Influences of Behavior and Climate. *Ecology* **55**: 1368-1376.
- Stenseth NC, Federov VB. 2001. Glacial survival of the Norwegian lemming (*Lemmus lemmus*) in Scandinavia: inference from mitochondrial DNA variation. *The royal society* **268**: 809-814
- Stenseth NC, Kausrud KL, Mysterud A, Steen H, Vik JO, Østbye E, Cazelles B, Framstad E, Eikeset AM, Mysterud I, Solhøy T. 2008. Linking climate change to lemming cycles. *Nature* **456**: 93-97
- The Snow Leopard Conservancy 2007. Mountain Cultures, Keystone Species: Exploring the Role of Cultural Keystone Species in Central Asia.
- Thomas DW, Stenseth NC, Blondel J, Perret P, Lambrechts MM, Speakman JR. 2001. Energetic and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding birds. *Science* **291**: 2598-2600.
- UNEP. 2006. Migratory species and climate change – Impacts of a changing environment on wild animals. United Nations environmental programme and convention on Migratory species.
- Visser ME, Both C, Lambrechts MM. 2004. Global climate change leads to mistimed avian reproduction. *Birds and Climate Change* **35**: 89-110.
- Walker M. 1995. Patterns and causes of arctic plant community diversity. I: Chapin FS, Körner C (red). *Arctic and alpine biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem consequences*, ss. 3-20. Springer, Berlin.
- Wang MY, Overland JE. 2004. Detecting arctic climate change using Koppen climate classification. *Climatic Change* **67**: 43-62.
- Widstrand S. 2006. De fem stora. WWW-dokument 2009-12-10: <http://www.de5stora.com/bildVisare.asp?ID=244>. Hämtad 2009-12-10.
- Wiens J, Graham CH. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **36**: 519-539.
- Wipf S, Rixen C, Fischer M, Schmid B, Stoeckli V. 2005. Effects of ski piste preparation on alpine vegetation. *Journal of Applied Ecology*. **42**: 306-316
- Zimov SA, Chuprynin VI, Oreshko AP, Chapin FS, Chapin MC, Reynolds JF. 1995. Effects of mammals on ecosystems change at the Pleistocene-Holocene boundary. I: Chapin FS, Körner C (red) *Arctic and alpine biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem consequences*. ss 127-135. Springer, Berlin.