

Naturförhållanden och dynamik inom den fennoskandiska fjäll- och tundravärlden

AV LAURI OKSANEN

Inverkan av klimat, topografi och berggrund

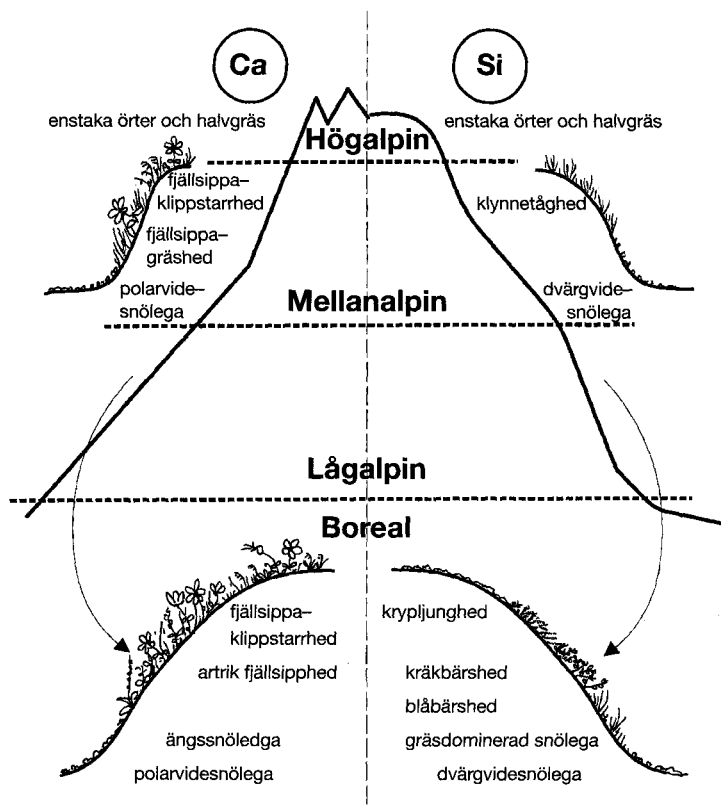
Den klaraste gradienten i vår fjällnatur förorsakas av att sommar-temperaturen avtar med ökad höjd över havet. I vegetationen syns detta som en gradvis övergång från den boreala barrskogen, via fjällbjörkskog, ris- och gräshed till det högalpina blockhavet och till evig snö. Övergången mellan dessa zoner sker på lägre höjder i norr. I de södra delarna av fjällkedjan ligger barrskogsgränsen ungefär 800 meter över havsytan, medan längst uppe på Nordkalotten är barrskogen begränsad till dalgångar med särskilt gynnsam lokalklimat. Även gränsen för den sammanhängande fjällbjörkskogen sjunker till havsnivån, fastän enstaka fläckar av björkskog förekommer i skyddade ställen på hela Nordkalotten.

De olika vegetationszonerna på kalfjället och tundran är ingalunda homogena. I en skogslös miljö blåser snön bort från ryggar och samlas i svackorna. På lågfjället har man därför de mest gynnsamma förhållandena på sluttningarna. Där skyddar snön mot kylan på vintern och uttorkning på vårvintern men tinar likväl ganska tidigt. Det är här som man träffar de typiska lågalpina blåbärsrishedarna. På ryggaras vidblottor har man växter, som tål köld och torka. I svackorna bildas snölegor, dominerade av gräs, örter, krypande ris och mossor som klarar av en kort växtsäsong. I mer höglänt terräng tinar snön saktare, och rishedsbältena mellan vindblottorna och snölegorna blir allt smalare.

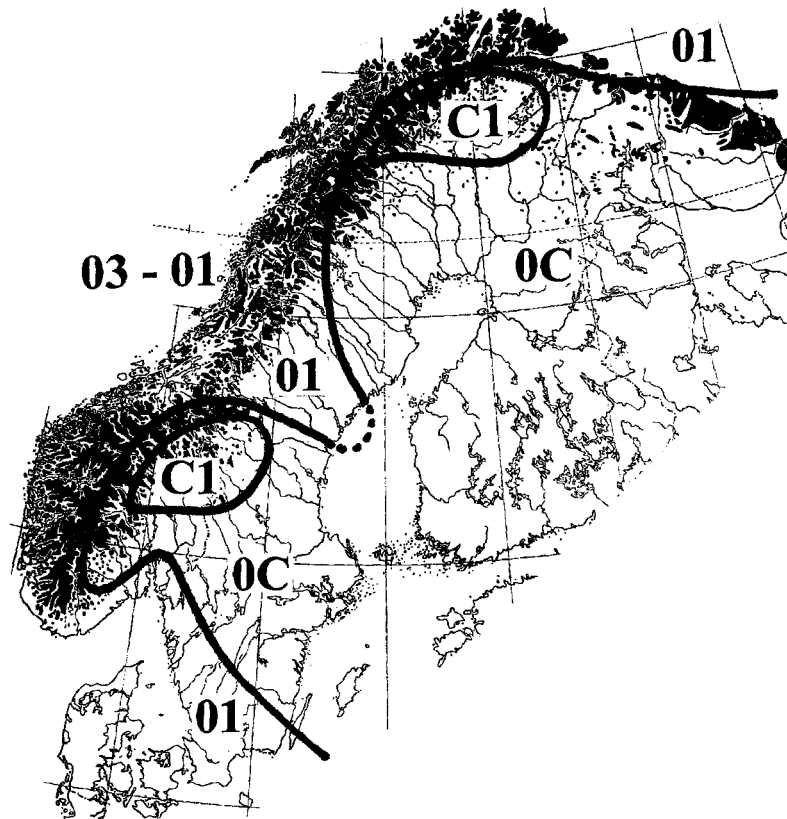
I den mellanalpina zonen sträcker sig snölegorna ända fram till vindblottorna, där kuddväxterna har blivit allt ovanligare och in-

slaget av halvgräs (framför allt klynnetåg) har ökat. Det är detta möte, som skapar de typiska mellanalpina gräshedarna. På ännu högre höjd över havet bildar kölderosionen det högalpina blockhavet, där "vegetationen" normalt består av små fläckar av isranunkel eller polarfryle, tiotals eller hundratals meter från varandra.

Det ovan beskrivna mönstret är typiskt för näringsfattiga fjällområden, men finns med mindre modifikationer även i många områden med relativt näringsrik berggrund. På riktigt närings- och kalkrika bergarter bildas annorlunda vegetationsmönster. Fjällsippan förekommer rikligt både i den lågalpina och i den mellanalpina zonen, och inslaget örter är mycket starkare. Dessa mönster är sammanfattade i figur 1. Mer detaljerade beskrivningar har gjorts av de nordiska klassikerna (t ex Nordhagen 1928, Gjaerevoll



Figur 1. Typiska vegetationsmönster på silikatunderlag (Si) och på kalk- och näringsrika bergarter (Ca) inom den oceaniska delen av den skandinaviska fjällkedjan.



Figur 2. Fördelningen av områden med hygrikt oceaniskt klimat (03-01), intermediärt klimat (OC) och kontinentalt klimat (C1) i Fennoskandien. Den mörka rastern hänvisar till fjäll och tundra.

1956), medan Sjörs (1971) har sammanställt deras resultat i relativt lättläst form.

Dessa klassiska skandinaviska vegetationsmönster är typiska för merparten av fjällkedjan som får riklig nederbörd från Atlanten. Detta gäller samtliga kustfjäll, huvudvattendelaren samt den mellersta delen av fjällkedjan (från Storlien till Ammarnäs) som är så låg och smal att den fuktiga Atlantluften tränger sig även till den östra fjällranden (figur 2, områden markerade med 03-01; modifierat från Ahti et al 1968 efter Oksanen & Virtanen 1995). Till följd av god tillgång till vatten kan kärlväxterna täcka marken med sina blad. Mossorna tål skugga och bildar en vanligtvis tjock markskikt under kärlväxterna.

På de nederbördsrikaste fjällen vid Atlantkusten kan mossmattan växa så kraftigt att fjällheden övergår till terrängtäckande mossmark (blanket bog), och backmyrarna täcker stora arealer även på de svenska fjällen. De ljuskrävande busklavarna finns vanligtvis bara på extrema vindblottor, stenar och klipphyllor. Även där kan de undanträngas av raggmossor inom de mest nederbördsrika områdena. Lavarnas begränsade förekomst i vår fjällvärld är alltså i första hand klimatiskt betingad och har litet med renbetet att göra.

De norra och de södra delarna av fjällkedjan är väsentligt högre och bildar därför en rejäl regnskugga på läsidan. Här förhindrar torka och brist på näring kärlväxterna från att bilda ett sammanhängande växttäckte. Lavarna kan lägga beslag på utrymmet mellan risen, och inte nog med det. Ett ostört lavtäckte tar emot fukt från luften, förhindrar fröna från att nå markytan och för kemiskt krig mot risens mykorrhiza. Här finns det alltså en klar positiv återkoppling: där det blir utrymme för lavar, tenderar lavarna att ytterligare utöka sin andel av växtsamhället genom att framgångsrikt konkurrera mot kärlväxter.

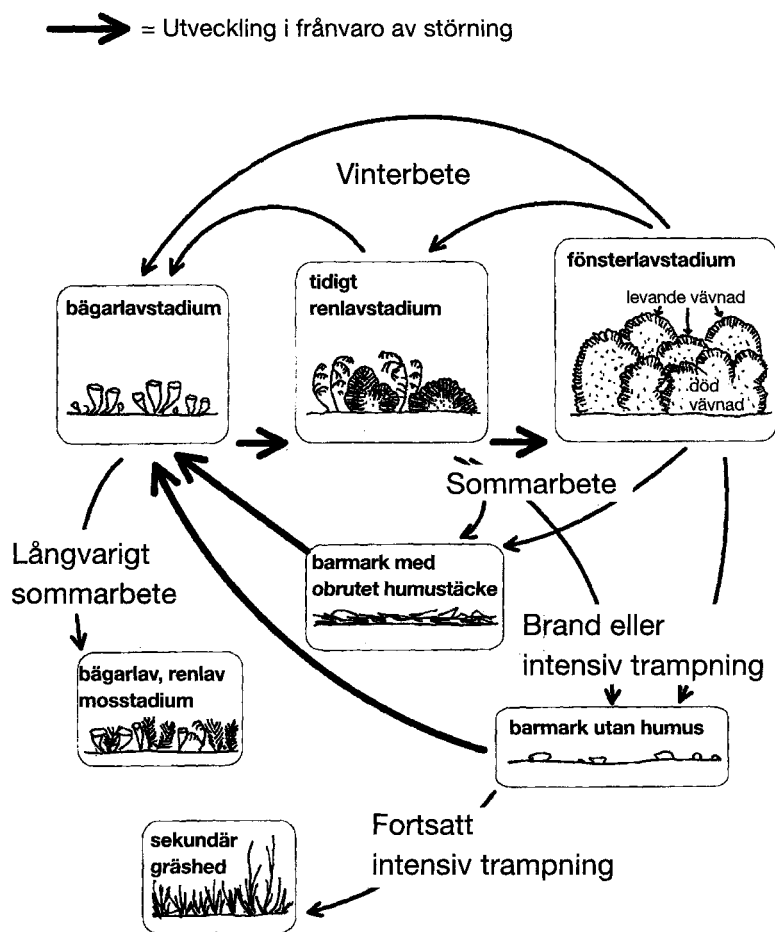
Övergången från den kärlväxtdominerade oceaniska fjällvegetationen till de lavdominerade inlandsfjällen sker naturligtvis gradvis. Först märks denna övergång som fläckvis förekomst av lavdominerad vegetation på torra ståndorter samt som måttligt riklig förekomst av syllavar och relativt skuggtåliga busklavar under ristäcktet på hedarna i övrigt. Denna typ av fjällvegetation sträcker sig i söder från Telemark till Sylarna, där den har beskrivits av Nordhagen (1928). I norr förekommer motsvarande vegetation längs den östra högfjällsranden samt på de isolerade lågfjällen i Norrbotten och i och norra Finland (Kalliola 1939, Haapasaari 1988). I figur 2 har området betecknats med OC. I ännu mera nederbördsfattiga områden i Oppland, Hedmark, Härjedalen och Dalarna samt i norra Torne Lappmark, Finnmarksvidda och nordligaste Finland (C1-områden i figur 2) blir lavhedarna helt dominerande, medan slutna rishedar förekommer bara i fuktstråk (för beskrivningar, se Du Rietz 1925, Kalliola 1939, Nordhagen 1943, Dahl 1957, Haapasaari 1988, Oksanen & Virtanen 1995).

Den lavdominerade fjällvegetationens förhållande till störning och bete

Lavhedarnas utveckling efter brand är väl känd (Ahti 1959). Först koloniserar området av skorp- och bägarlavar samt av några brandanpassade mossarter. Sedan kommer de snabbt växande renlavarterna (i huvudsak *Cladina mitis* och *C. rangiferina*). Ett par decennier efter branden bildar dessa arter ett sammanhängande lavtäckte. Fönsterlaven (*C. stellaris*) kan kolonisera området nästan samtidigt, men till en början hamnar den i skuggan av sina mera snabbväxande släktingar. Så småningom börjar de kompakta och allt större fönsterlavbålarna att undantränga de övriga lavarterna. En mogen lavmatta, som kan vara 10–15 cm tjock, brukar därför vara helt dominerad av fönsterlaven. Mattan består i huvudsak av dött material; levande vävnad finns bara som tunt skikt på bålarnas yta (figur 3, s 128). Sådan vegetation är alltså ytterst känslig för störning, och dess återhämtning brukar gå den långa vägen – via barmark, skorp- och bägarlavstadium samt det tidiga renlavstadiet – vilket tar flera decennier i anspråk.

Om lavdominerade kalfjäll används som vinterbete, brukar det tidiga renlavstadiet dominera i landskapet. På grund av slumpen och variationen i snödjupet är betet emellertid ojämnt fördelat på vinterfjällen. Vanligtvis är deras vegetation därför mosaik, där alla utvecklingsstadier är representerade och den biologiska mångfalden är stor.

Inverkan av sommarbete påminner mera om fjällbrändernas inverkan (Oksanen 1978). På sommaren är lavarna relativt ointressanta som föda, särskilt under torra perioder, men det förekommer även mera eftertraktade födoobjekt (t ex soppar och gräs) på de lavdominerade fjällryggarna. Dessutom erbjuder de blåsiga fjällryggarna lindring mot hettan och myggplågan och är redan därför attraktiva på högsommaren. Följden av renarnas rörelser på torra renlavmattor är drastisk nedtrampning, även i de områden där renarnas antal inte är särskilt högt. Om humustäcket blir kvar, invaderas det störda området relativt snabbt av skorp- och bägarlavar, och även renlavarna kommer så småningom tillbaka. Men om sommarbetet består, stannar utvecklingen av någonstans mellan



Figur 3. Olika utvecklingsstadier av renlavhedar inom den kontinentala delen av den fennoskandiska fjäll- och tundravärlden. De dubbla pilarna anger relativt snabba utvecklingstrender efter det att störningen har upphört.

bägarlavstadiet och det tidiga renlavstadiet. Någon sammanhängande renlavmatta bildas aldrig. Däremot börjar vissa trampningståliga syllavar (t ex *Cladonia uncialis*) öka, och även vissa björnmossor (framför allt *Polytrichum hyperboreum*) kan bli rätt dominerande i kontinentala fjäll- och tundraområden efter långvarigt sommarbete (figur 3, se även Oksanen & Virtanen 1995).

När de trampningståliga mossorna har invaderat heden, verkar de kunna hävda sina positioner i decennier, även sedan betet har

upphört (Väre et al. 1996), vilket innebär en långvarig försämring av områdets värde som vinterbete.

Längs renstängsel kan trampningen bli så intensiv att även stora delar av humustäcket försvinner. Detsamma kan hända på de högsta punkterna av ett sommarbetat lågfjällområde, där dessa kullar utgör de svalaste och mest myggfria ställena och därför blir utsatta för mycket hårt bete. Om utgångspunkten är en renlavdominerad fjällhed, kan marken vara nästan vegetationsfri ännu tio år efter det att det intensiva betet började. Även humusskiktet kan delvis försvinna (Oksanen 1978). Men naturen gillar inte tomrum. Även på fjället och tundran finns det graminoider som kan invadera nedtrampade områden och så småningom förvandla dem till sekundära gräshedar. Denna process studeras för närvarande av Heidi Kitti, Johan Olofsson och Pirjo Rautiainen, och huvuddragen har redan klarlagts. På moränmarker domineras dessa gräshedar av fårsvingel och styvstarr. På torrare och mera vindpinade ståndorter förblir graminoidtäcket glest; de dominerande arterna är klynnetåg och en del fryler. När en sekundär gräshed en gång har utformats, verkar den vara rätt stabil även efter det att betet har upphört.

Från fjällen till tundran

Om man har rest runt i Fennoskandien på högsommaren och bara ytligt tittat på vegetationen, kan man tycka att fjällvärlden sprider sig som en homogen biom från sydligaste Norge till Barentshavet. Skillnaderna mellan fjället och tundran har inte alltid varit klara för mig heller. Under min första vandring på Finnmarksvidda skrev jag i min dagbok:

Precis som på Hardangervidda – bara tusen kilometer högre upp i norr och tusen meter närmare havsytan.

Men efter att ha taxerat fåglar på Finnmarksvidda under några juniveckor, fick jag anledning att tänka om. På Hardangervidda hade man under samma årstid traskat i vårrusk genom tinande drivor och sett hur växterna börjat grönska så fort som de kommit i dagsljuset. På Finnmarksvidda försvann nästan all snö inom några få dagar av intensiv ”ryssvärme”, men konstigt nog förblev vegeta-

tionen brun och ödslig i en hel vecka. Vad växterna väntade på förstod jag inte.

Om man besöker samma områden även på vintern, börjar man inse att en flack fjällvidd och ett tundraområde verkligen inte är samma sak. Under typiska vinterförhållanden rullar lågtrycken från Atlanten över de södra och mellersta delarna av Fennoskandien och vräker snö över fjällkedjan – oavsett om området är flackt eller kuperat. Under högtrycksperioderna på vintern blir det bara lindrig kyla på fjället, för kalluften dräneras ned till dalgångarna. I norr råder det ofta högtrycksbetonat, klart och kallt vinterväder. Även där är det kallast i dalgångarna, men eftersom de kalla perioderna är långvariga och höjdskillnaderna är beskedliga, täcker ”kallluftsdomen” ofta hela landskapet (Tenow & Nilssen 1990). Periodvis kan lågtrycksaktiviteten vara intensiv även på Nordkalotten, men då hamnar snön mestadels på högfjällen, medan platåerna öster om fjällkedjan endast får litet nederbörd.

Olikheterna i temperatur- och nederbördsförhållandena på vintern reflekteras i markförhållanden. Den stränga kyla, som kännetecknar vintrarna i norr, tränger sig relativt ohindrat genom det tunna, hårt packade snötäcket (Dingman et al 1981). Därför blir marken ordentligt tjälad, och på ståndorter med tjock jordmån kan permafrost bildas. På en typisk fjällhed brukar marken däremot frysa bara lätt på senhösten och tina på vintern, när snödjupet har ökat (Dahl 1957). När snön försvinner kan fjällväxterna därför börja växa för fullt med detsamma. Detta gynnar vintergröna ris (t ex lappljung), ris med snabb lövsprickning (t ex blåbär), örter och gräs. På tundran måste växterna däremot tåla intensiv vårvärme utan tillgång till vatten. Dvärgbjörken är särskilt väl anpassad till att hantera denna situation och brukar dominera stort på hedartade ståndorter inom den södra delen av tundran.

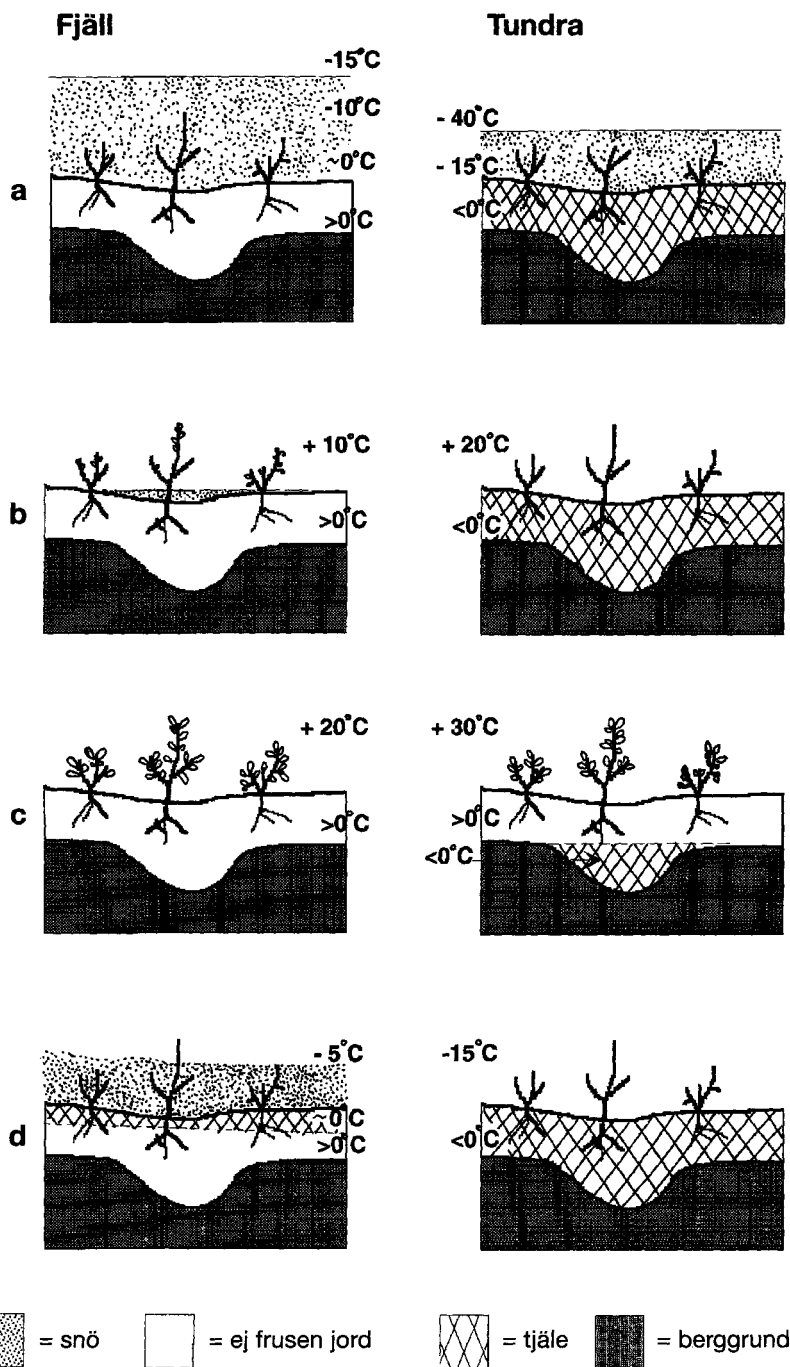
Förhållandena varierar naturligtvis även i tid. Milda och snörika vintrar förekommer då och då på tundran, och då gynnas de typiska fjällväxterna. Den tjälebetingade vårtorkan slår emellertid till tillräckligt ofta för att hålla blåbärsrisen och lappljungen i schack. På motsvarande sätt kan dalsidorna i fjällområden drabbas av en kall och snöfattig vinter med ordentlig tjälebildning, följd av intensiv vårvärme. Då kan man observera omfattande torkskador på granarna inom den fjällnära skogen samt på blåbärs-

ris, ljung, lappljung och kråkbärsris på kalfjället (Kullman 1989). I och med att sådana förhållanden är relativt ovanliga i fjällvärlden, behåller granarna ändå sina positioner, och de typiska fjällrisen hinner återhämta sig innan dvärgbjörken blir dominerande. Skillnaderna mellan fjäll- och tudravegetationen reflekterar alltså de långsiktiga konsekvenserna av olika klimat och det kan periodvis råda obalans mellan vegetationen och de aktuella väderleksförhållanden.

Det öppna havet och de relativt stora höjdskillnaderna på Skanderna gör de klimatiska mönstren i de nordliga fjällområden komplicerade (se Oksanen & Virtanen 1995). Eurolas (1974; se även Eurola et al 1986) data från lågfjällshedar intill Treriksörset visar, att marken brukar vara tjälad under hela vintern men tina fram under snösmältningsperioden. Vegetationen i området domineras av blåbärsris och av vintergröna växter (Kyllönen 1988). Detta antyder att själva fjällkedjan i stora drag behåller sin alpina karaktär även på Nordkalotten. På platåerna norr om Torneträsk och öster om fjällkedjan råder däremot arktiska förhållanden (för beskrivning av de sydligaste tundraområdena, se Jonasson 1981, 1982). Hedarna domineras av dvärgbjörk, medan blåbärsrisen förekommer sparsamt och är mycket lågvuxen (Oksanen & Virtanen 1995). Myrmarkerna kännetecknas av palsar med en kärna av evig is (Eurola & Vorren 1980).

Även i inlandet varierar förhållandena emellertid lokalt, och relativt beskedliga höjdskillnader kan ha dramatisk inverkan på den lokala klimaten. Under en köldperiod kan temperaturerna inom Enare-bassängen och på Finmarksvidda ligga väl under -40°C , medan det i den något mera höglänta terrängen mellan dessa områden sällan blir kallare än -25°C . Myrarnas struktur och de isolerade granförekomsterna inom detta något höglänta området vittnar om ett klimat utan stark tjälepåverkan (Oksanen 1995), och de högsta ryggarna kännetecknas av typiska lågalpina hedar, dominerade av blåbär, kråkbär och lappljung. På motsvarande sätt kan tundralika förhållanden förekomma fläckvis inom snöfattiga och kalla dalgångar mellan högfjällen långt söder om Torneträsk.

De huvudsakliga skillnaderna mellan en typisk fjällhed och en motsvarande ståndort inom den södra delen av den arktiska tund-



Figur 4. En typiskt hed på lågfjället och en tundrahed med likadana edafiska och topografiska förhållanden under en kall vinterdag (a), omedelbart efter snösmältningen (b) på en varm sommardag (c) och på senhöst (c).

ran har sammanfattats i figur 4. Även andra skillnader finns. Bortsett från branta sluttningar med flytjord kännetecknas de lågalpina hedarna av relativt stabila markförhållanden, medan stenarna på tundran vanligtvis har lyfts av de tjälebetingade markrörelserna. Ett moräntäckt tundraområde brukar därför vara rätt pucklig med "minivindblottor" vid stenar och med små svackor som blir vattenfyllda på hösten och fast frusna på vintern. I dessa svackor trivs påskrislavarna, vilkas rikliga förekomst på tundran felaktigt har tolkats som en indikation på överbete.

På grund av tjäle kan marken vara dåligt dränerad även i nederbördsfattiga tundraområden. Detta skapar vegetationen som ser ut som ett underlig mellanting mellan en lavhed, en mossshed och en bultmyr – med tuvull, odon, rosling och björnmossor tillsammans med renlavar och kvastmossor. Sådan "bulttundra" (tussock tundra) är särskilt typisk för Alaska och östra Sibirien, där det aldrig har funnits inlandsis och där jordmånen därför är mycket finare och djupare än på de typiska Fennoskandiska tundrabiotoperna.

Tundrans nyckfulla dräneringsförhållanden har många praktiska konsekvenser. Under en regnig period på sommaren kan även de fordonsleder, som löper inom till synes mycket torra biotoper (t ex renlavdominerade rullstenåsar), förvandlas till formliga fordonsfällor. Samtidigt kan lägerplatser på skarpa lavhedar förvandlas till våta gungflyn. Dessa otrevliga överraskningar förorsakas av skikt av mjäla i marken. I skogslandet och på fjällen tinar dessa skikt snabbt (om de alls blir tjälade) och har därefter inte någon större inverkan på dräneringsförhållandena. På tundran förblir mjälan däremot frusen långt in på sommaren. Sanden ovanpå mjälan blir därför lätt vattenmättad och börjar fungera ungefär som kvicksand. Därför är det helt på sin plats att inte tillåta barmarkskörning över tundran tidigt på sommaren eller under regniga perioder.

*Vad berättar de fluktuerande populationerna
av lämlar och sorkar om
den naturliga dynamiken på fjället och tundran?*

Ekosystemstudier i vår fjällvärld (Wielgolaski 1975) och på den arktiska tundran (Batzli et al 1980) visar att de viktigaste växtätande djuren på fjällen och på tundran är smågnagarna och hovdjuren. De mellanstore däggdjuren förekommer bara i låga antal. De är varken starka nog för att gräva sig ned till vinterfödan eller små nog för att röra sig under snön och har därför begränsat resursunderlag. Insekterna kan vara viktiga för de nordligaste skogarna – hos oss har t ex fjällbjörkmätaren upprepade gånger dödat stora arealer fjällbjörkskog (Tenow 1972) – men på fjället och tundran är de ryggradslösa växtätarnas roll beskedlig, med undantag på några skalbaggar som periodvis kan påverka hjortron och dvärgviden (Wielgolaski 1975).

Bland hovdjuren dominerar renen vanligtvis stort, även i områden där tamrenar inte förekommer (Batzli et al 1981, Tihomirov 1959, Crête & Manseau 1996).

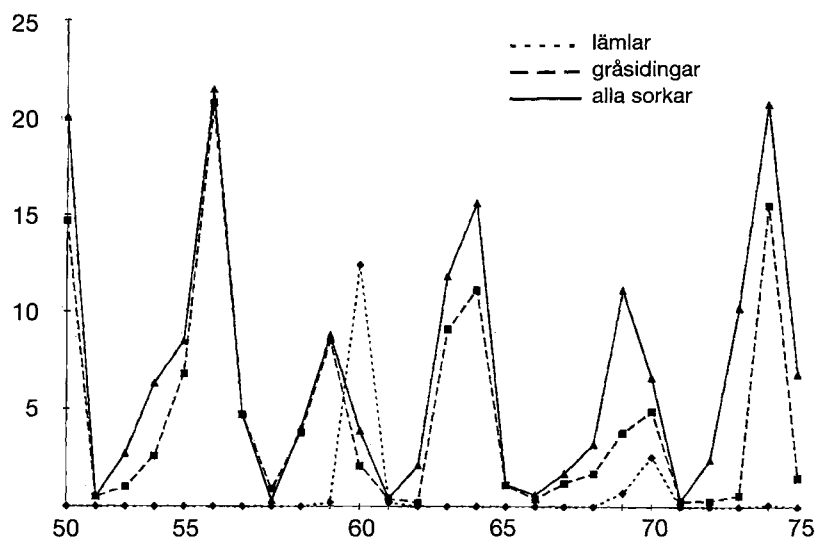
I de flesta eurasiska och nordamerikanska tundra- och fjällområden domineras smågnagarsamhället av två lämmelarter. Den ena tillhör släktet *Lemmus* och äter mossa och graminoider. Den andra tillhör släktet *Dicrostonyx* och äter ris och kuddväxter. I Fennoskandien har vi bara en lämmelart: fjälllämmeln (*L. lemmus*). I frånvaron av det andra lämmelsläktet har den risätande gråsidingen (*Clethrionomys rufocanus*), som i Ryssland bara förekommer i skogslandet, spritt sig till fjällen och till tundran, fastän den inte har specialiserade grävklor och därför inte är särskilt väl anpassad till livet i skogslösa områden med hård snö.

Det har länge varit väl känt att lämlarna då och då har våldsamma populationsexplosioner, medan de under andra perioder verkar vara helt borta. När lämlarna plötsligt kom från ingenstans, trodde bönderna i fjälldalarna att de regnade ned från molnen. Olaus Magnus har ofta fått den tvivelaktiga äran att stå för denna uppfattning, fastän detta nog beror på dålig källkontroll. Han citerar instämmande Gunnerus (biskopen av Nidaros) som visserligen nämner denna "teori" men inte betraktar den som särskilt trovärdigt. Enligt honom kunde sambandet mellan lämmeltågen och vårregnet

förklaras på ett betydligt rimligare sätt. Hans förklaring var att lämlarnas antal då och då ökar inne i den obebodda fjällvärlden. När sedan vårregnet fyller lämlarnas vinterbon med vatten, tvingas lämlarna ut och vandrar ned till de bebodda dalarna, där de blir iakttagna. Detta var inte alls dumt tänkt för en biskop på 1500-talet.

Den internationella forskargemenskapens intresse för lämlarnas populationsdynamik väcktes, när Charles Elton (1942) upptäckte klart periodiska upp- och nedgångar i den norska statistiken om pälsdjurfångst. I de flesta delarna av Norge verkade dessa fluktuationen ha en period på ungefär fyra år. Eltons tolkning var att variationen berodde på fluktuationer i djurens viktigaste byten – smågnagarna. De välkända lämmelutbrotten verkade passa in i denna bild, för de vittnade om starka upp- och nedgångar hos åtminstone en smågnagare.

Olavi Kalela blev inspirerad av Eltons bok. Så fort kriget var slut i finska Lappland, satte han igång ett systematiskt forskningsprojekt, där fjälllämlar fångades varje vår och höst längs fasta fångstlinjer i fjällbjörkskogen inom Kilpisjärvi-området intill Trerikrsröset. Redan på 50-talet stod det klart att det var någonting som inte stämde – antingen med projektet eller med Eltons uppfattning om lämmelcykler. Statistiken från Kilpisjärvi (figur 5,



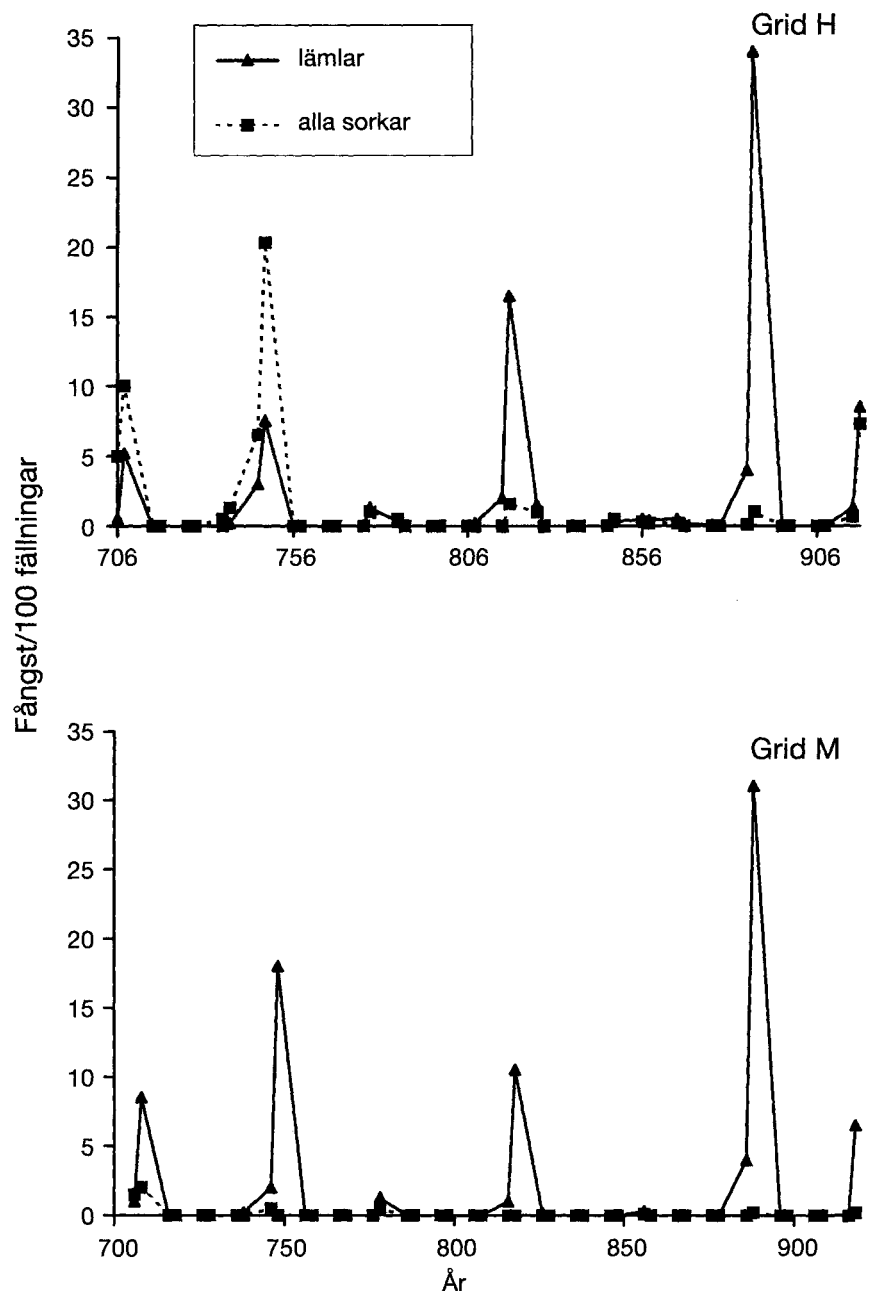
Figur 5. Beståndsfluktuationer hos smågnagare vid Kilpisjärvi, Torne (Enontekis) Lappmark, under 1950–75. Förenklad från Lahti et al 1976.

baserad på Lahti et al 1976; se även Laine & Henttonen 1983) visar visserligen kraftiga och relativt regelbundna fluktuationer hos sorkar som en grupp och hos gråsidningen som var den dominerande sorkarten i området, men lämlarna lyste med sin frånvaro. Med undantag för ett fåtal individer, som fångades 1946, fick Kalela vänta ända tills 1959 innan hans fångstlinjer gav några lämlar. Nästa utbrott kom 1969–70. Åtminstone i detta område skilde sig lämlarnas helt kaotiska dynamik alltså klart från sorkarnas regelmässiga populationssvängningar.

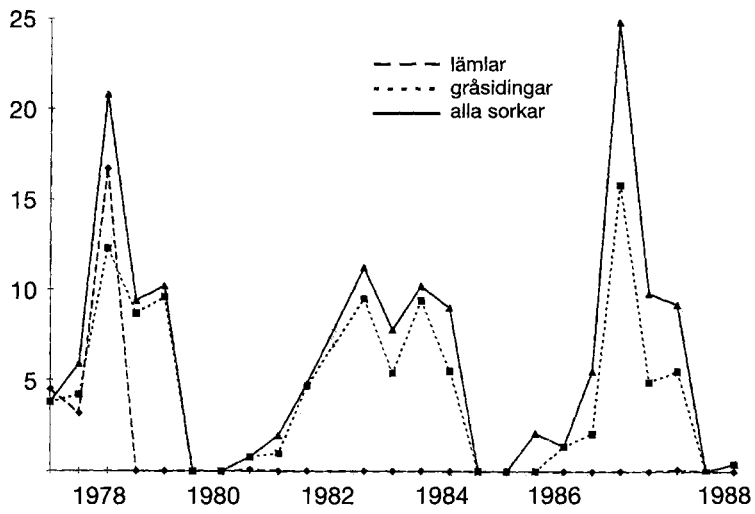
Den första tanken, som dåtida biologistudenter – mig medräknad – fick av Kilpisjärvi-materialen var att Olavi Kalela inte hade valt de rätta biotoperna. Lämlarna borde ju höra hemma i den obrutna högfjälls- och tundravärlden. Kanske berodde märkligheterna i Kilpisjärvi-materialet på att man hade arbetat i ett för lämlarna perifert område, där djuren bara fanns under exceptionellt starka populationstoppar.

Med denna utgångspunkt började tre unga norska biologer studera fjälllämlar kring Finse som ligger vid den högsta punkten för Bergenbanan, i hjärtat av de sydnorska högfjällen. Jag och Tarja Oksanen inledde en motsvarande långtidsstudie vid Iešjávri i de centrala delarna av Finnmarksviddas tundra. Den norska gruppen kunde så småningom konstatera att det faktiskt fanns en viss tendens till fyraårsperiodicitet i lämmelfluktuationerna vid Finse (Framstad et al 1993; data återgivna i figur 6). Men jämfört med sorkcyklerna vid Kilpisjärvi är periodiciteten hos lämmelfluktuationerna i Finse mycket vag. För att ens få en antydning till fyraårig cyklicitet vid Finse måste man räkna med även mycket låga ”toppar” som ingen skulle ha upptäckt utan intensiv forskning och som omöjligtvis kunde synas i Eltons rovdjurstatistik.

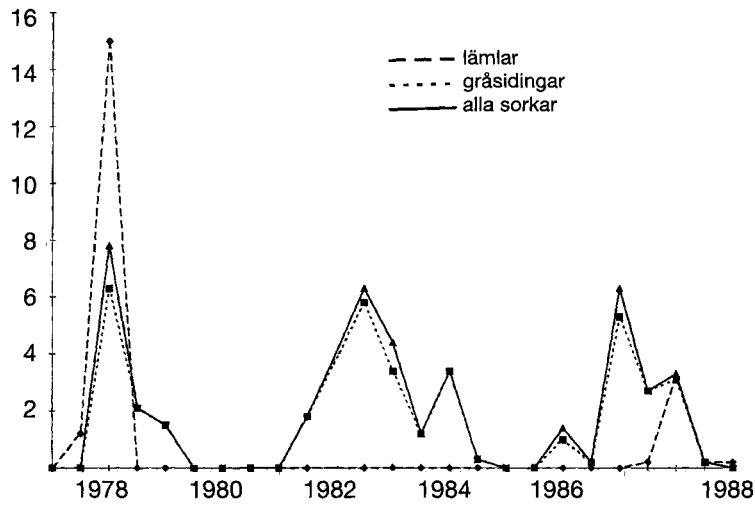
Vi studerade smågnagare både i det låglänta tundralandskapet, som utgör merparten av Finnmarksvidda, och i ett mera höglänt område vid gränsen mellan tundran och Skandernas högfjällsformation (Oksanen & Oksanen 1992). Data från lågländstundran (figur 7a och 7b, s 138) motsvarar Kilpisjärvi-mönstret: sorkarna hade regelrätta cykler, medan lämlarna fångades endast 1977–78 och 1987–89. Data från fjällområdet (figur 7c, s 138) vittnade om genomgående låga sorktätheter, medan lämlarna hade två kraftiga utbrott, båda med brått och våldsamt slut.



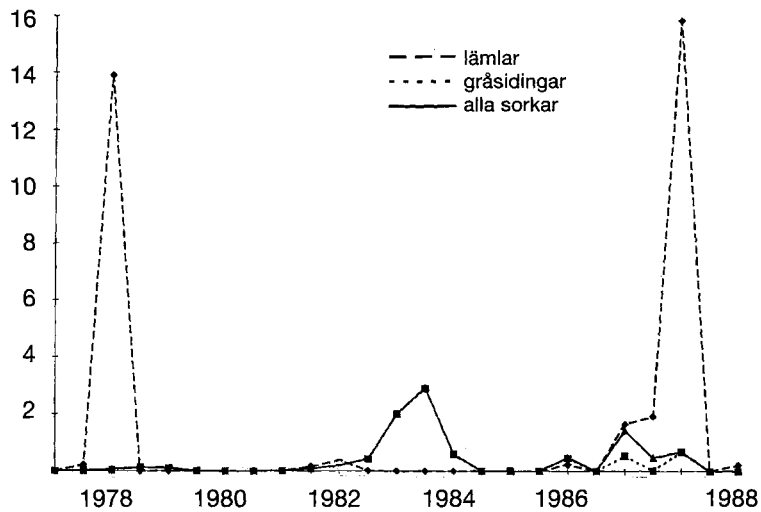
Figur 6. Beståndsfluktuationer hos smågnagare i Finse på de sydnorska högfjällen. Källa: Framstad et al 1993.



a



b



c

Under vintrarna 1978–79 och 1988–89 blev fjällen helt nedbetade av lämlarna (Oksanen and Oksanen 1981, Moen et al 1993). På våren fanns det orörda, döda lämlar över allt på fjället. Rovdjuraktiviteten var däremot låg och tecken på vinterbopredation saknades (Oksanen et al 1992, 1997). Det första utbrottet, som inträffade under en sorkuppgång på låglandstundran, blev lika våldsamt även där. Under nästa topp, som sammanföll med en nedgångsfas i sorkcykeln, koloniserade lämlarna visserligen låglandstundran men följde där den pågående sorknedgången utan att ha någon dramatisk inverkan på vegetationen. De frodigaste tundrabiotopterna blev denna gång inte koloniserade av lämlar (figur 7a).

Det visade sig alltså, att varken Kilpisjärvi-materialen eller våra data från videsnåren på Finnmarksvidda var representativa för lämlarnas dynamik hemma på fjällen, sannolikt på grund av intensiv predation i de frodiga biotopterna (Viitala 1977, Oksanen 1993). Ändå är det klart att lämlarnas fluktuationer överallt är mera oregelbundna än de sorkcykler som kännetecknar de nordborerala skogarna (Henttonen et al 1987, Hanski et al 1993, Hörnfeldt 1994). Även själva fluktuationsmönstret ser annorlunda ut.

En typisk sorkcykel kännetecknas av en gradvis uppgång, en toppfas med höga sorktätheter redan på våren och en gradvis nedgång. Bottentätheterna är låga, men någon sork brukar man alltid fånga, om man har rimligt stort antal fällor spridda över landskapet. Sorkarnas inverkan på vegetationen är inte försumbar (Ericson 1977) och kan medföra omfattande ekonomiska skador (Hansson 1987), men någon total förödelse av vegetationen kan man normalt inte iaktta i skogslandet.

Lämlarna på högfjällen verkar däremot föröka sig mycket snabbt från mycket låga tätheter. Någon riktig toppfas med höga vartätheter kan inte ses i lämmelfluktuationerna vid Iešjávri eller Finse. I stället följs uppgången av en bråd kollaps under vintern – uppenbart på grund av nedbetning och svält. Därefter är lämlarnas

Figur 7. Beståndsfluktuationerna hos fjälllämlar och sorkar på Finnmarksvidda i nordligaste Norge under 1977–90: (a) Mönstret inom videsnåren på låglandstundran, (b) mönstret inom karga tundrabiotopter och (c) mönstret på högfjället. Källa: Oksanen & Oksanen 1992.

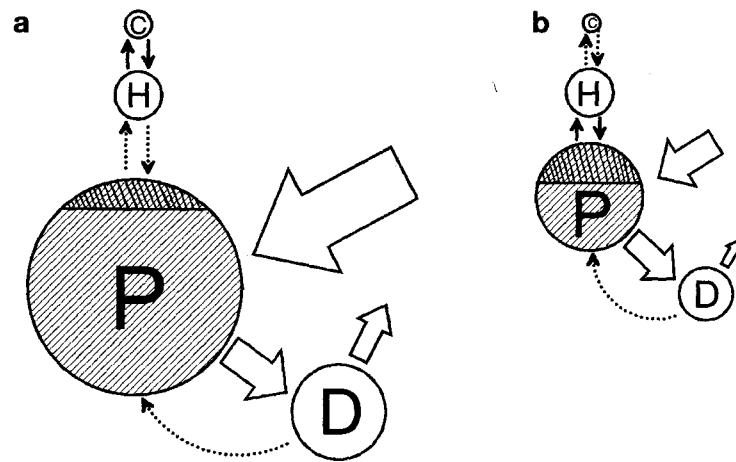
täthet på fjällen för låg för att man över huvud taget ska kunna fånga några individer. Detta mönster har bestått sedan 70-talet (sannolikt under hela efterkrigstiden) och kan knappast bero på den sentida ökningen i tamrenarnas antal. Även på högfjällen kring Finse, som bara betas av en gles vildrenpopulation, verkar den typiska intervallen mellan två ordentliga lämmeltoppar vara sju år.

Forskarnas intresse för populationsfluktuationer hos lämlar och sorkar beror inte i första hand på intresset för dessa djur eller ens på deras periodvis starka påverkan på vegetationen. Vad vi i första hand vill förstå är hur växtätarna regleras i naturen. Några forskare ville veta varför världen är grön (Hairston et al 1960) – dvs vad som förhindrar växtätarna från att beta ned vegetationen – medan andra forskare (t ex Fretwell 1977) påpekade att världen inte är grön alltid och överallt och att det finns gott om områden där upprepad nedbetning av vegetationen förekommer helt naturligt.

Min forskargrupp har utvecklat Fretwells tankegångar (Oksanen et al 1981, 1992, 1997, L Oksanen 1990, T Oksanen 1990). Resultatet kallas för *hypotesen om exploateringsekosystem*, för den bygger på antagandet att växelverkan mellan växter, växtätare och rovdjur kännetecknas av exploateringsförhållanden, där ingen bryr sig om den egna populationens långsiktiga intressen men tar vad som tas kan och försöker maximera sin egen överlevnad och produktionen av överlevande ungar.

Om rovdjuren exploaterar växtätare, blir konsekvensen att växtätarnas täthet i naturen antingen hålls i närheten av rovdjurens svältgräns eller fluktuerar så att rovdjuren upplever perioder av fest och perioder av omfattande svältdöd. I rovdjurens frånvaro kunde växtätarna gärna öka tills akut svältkris uppstår, men på grund av rovdjurens påverkan blir detta inte av. Sorkcyklernas karaktär verkar passa väl ihop med denna resonemang som i dag gillas av flera smågnagarforskare (Henttonen et al 1987, Hanski et al 1993, Norrdahl & Korpimäki 1995) och sammanfattas i figur 8a.

Detta förutsätter emellertid att biotopen är så frodig att vegetationen tål relativt höga tätheter av växtätare. I karga miljöer räcker ett relativt glest växtätarbestånd till för att beta ned vegetationen. Därför kan inte rovdjuren etablera permanenta populationer i



C = rovdjur, H = växtätare, P = växter, D = detritus

Figur 8. Grunddragen hos hypotesen om exploateringsekosystem (Oksanen et al 1981). I ett frodigt område (a), där växterna har gott om resurser (symboliserade av den breda pilen), är växtätarna kontrollerade av rovdjur och deras förbrukning (symboliserad med den skuggade delen av växt-cirkeln) är försumbar. Praktiskt taget all energi går till detritusvävet, där näringsämnen mineraliseras och energin förbrukas. I ett område (b) med kärva miljöförhållanden (symboliserade av den smala pilen), är växternas årliga tillväxt beskedlig och växtätarna tar allt som är tillgängligt under den begränsande årstiden. Rovdjuren kan utnyttja området, om växtätarna har ett tillfälligt utbrott, men rovdjuren har ingen reglerande inverkan på växtätarna.

karga områden. Om dessa miljöer täcker tillräckligt stora arealer (så att rovdjuren inte lätt kan komma in från frodigare miljöer; se T Oksanen 1990), uppstår det intensivt exploateringsförhållande mellan växtätare och vegetationen. Detta verkar stämma väl överens med dynamiken hos lämlarna på högfjällen och inom de karga tundraområden, där lämmeltopparna slutar i svältdöd och total förödelse av vinterbiotopen (se ovan, se även Tihomirov 1959). Undra på att lämlarna är motiverade till att tåga ut ur dessa områden under ett toppår.

En vanlig feltolkning av hypotesen är att den inte vore förenlig med rovdjurens periodiska existens inom karga områden. Så rådet fallet bara om de dominerande växtätarnas antalsförhållanden är

stabila. Om växtätarna har utbrott (vilket kan förväntas vara typiskt för små växtätare i säsongmässiga områden; se L Oksanen 1990), kan deras tätheter periodvis vara tillräckligt höga för att vara attraktiva för rovdjur. Det verkar till och med finnas rovdjur som är särskilt anpassade till att utnyttja dessa "tundrans specialerbjudanden" genom att ha en alternativ överlevnadsbiotop eller genom att vandra runt omkring på den cirkumpolara tundran. Fjällabben verkar representera den förstnämnda strategin, fjällugglan den sistnämnda (Pitelka 1973, Andersson 1976, Batzli et al 1981). Kruxen är att med eller utan predatorer kommer svält-döden att skörda de allra flesta lämlarna under vintern efter en toppår, medan predatorerna skördar bara en del av det dömda överskottet (figur 8b).

Även om den befintliga informationen om sorkarnas och lämlarnas dynamik verkar stämma överens med den ovan skisserade hypotesen, finns det gott om öppna frågor och osäkerhetsmoment. Våra teorier debatteras intensivt både i samband med smågnagarfluktuationer (Seldal et al 1994) och på en mera allmän plan (Polis & Strong 1996).

En starkt begränsande faktor i denna diskussion är begränsade dataunderlag. Kunskaperna om smågnagardynamiken på fjällen och tundran är fortfarande starkt beroende av studier på ett fåtal ställen som råkade vara relativt lätta att nå från Helsingfors eller Oslo. Vi vet nästan ingenting om smågnagardynamiken på de svenska fjällen eller i de angränsade delarna av Norge (men se Andersson & Jonasson 1986). Här borde det finnas en utmaning för unga svenska fältbiologer, och även naturvårdmyndigheterna borde vara intresserade av att åtgärda situationen.

Renproblematiken

Den ovan beskrivna synen på den naturliga dynamiken inom karga fjäll- och tundraområden har nyligen fått stöd av studierna om växelverknningar mellan vegetation, hovdjur och stora rovdjur i Quebec, Kanada (Crête & Manseau 1996). I de produktiva taigaområden i provinsens sydliga och mellersta delar finns det gott om vargar och björnar, vilka har älg som det huvudsakliga bytet. Den vilda skogsrenen (woodland caribou) finns i området, men dess

täthet är mycket låg på grund av predation (se även Bergerud 1988). I de nordligaste delarna av provinsen har däremot vildrenarna (barren ground caribou) förökats kraftigt och förstört renlavstäckets på de tundra- och fjällområden som betas på sommaren. Vargen förekommer sporadiskt även i norr men har inte någon reglerande inverkan på dessa renar. Principen är samma som har skissats ovan: växternas tillväxthastighet i norr är så låg att redan en måttligt tät vildrenpopulation har mycket stark inverkan på vegetationen.

De i stort sett orörda fönsterlavhedar, som tidigare kännetecknade området, hade uppenbart skapats av Hudson Bay Company som försåg indianerna med eldvapen och uppmuntrade till en ohållbart intensiv renjakt (t ex genom att betala ett högt pris för rentungor). Syftet var att tvinga indianerna från sin "onyttiga" roll som självförsörjande renjägare till den "nyttiga" pälsdjursfångsten (Kelsall 1968).

För nordiska förhållanden är det naturligtvis litet tveksamt om det över huvud taget lönar sig att diskutera hur fjäll- och tundranaturen skulle se ut utan mänsklig påverkan. Människan kom hit omedelbart efter inlandsisens avsmältning, först i rollen av en effektiv predator som med tiden blev ännu effektivare. I denna roll måste människan ha haft en negativ inverkan på vildrenarnas antal, särskilt i områden där det fanns alternativa resurser för människor.

I södra Norge har människan behållit denna roll fram till vårt århundrade, och för några decennier sedan fanns vildrenarna kvar bara på Hardangervidda. De tjocka, grågula renlavmattor som i dag täcker ett typiskt fjällandskap i sydöstra Norge, har alltså skapats genom fjällböndernas vildrenjakt.

I områden med samisk befolkning ledde det minskande antalet vildrenar och fortsatt efterfrågan på renkött till utvecklingen av den storskaliga renskötseln under perioden 1400–1600. Utgångspunkten var de små tamrenhjordar som samerna alltid hade haft och som nu hade mycket gott om bete. Vad som hände med de sista vildrenarna vittnar språket om. Ordet *goddi* betyder både *vildren* och *omarkerad tamren*. Renarna skiljer inte mellan tama och vilda individer. Det är svårt att ha ett större antal tamrenar i ett område, där det finns gott om vildrenar, för tamrenar sluter sig

lätt till vildrenhjordar. Av samma skäl kan det inte i längden finnas några vildrenar kvar i ett område, där renskötseln har fått övertag. Där går varje kvarstående goddi förr eller senare in i en tamrenhjord, och i nästa skiljning blir den antingen slaktad eller öronmärkt som en privatägd *boazu* (tamren).

Den storskaliga rennomadismen uppstod som en kreativ blandning av element från två näringar som samerna redan kände till: vildrenjakt och fårskötsel. Den representerade samernas urgamla sätt att effektivt utnyttja fjällens resurser, men själva rennomadismen är en relativt ny företeelse. Under hela sin existens har den storskaliga renskötseln lämnat starka spår i naturen. Det verkar klart att den kombinerade inverkan av bete och bränsleförbrukning på fjällen och framför allt i skogsgränsområden var mycket starkare vid sekelskiftet än i dag (Emanuelsson 1987). Vad som skapades av det intensiva betet och avverkningar var ett rikt och estetiskt mycket tilltalande beteslandskap.

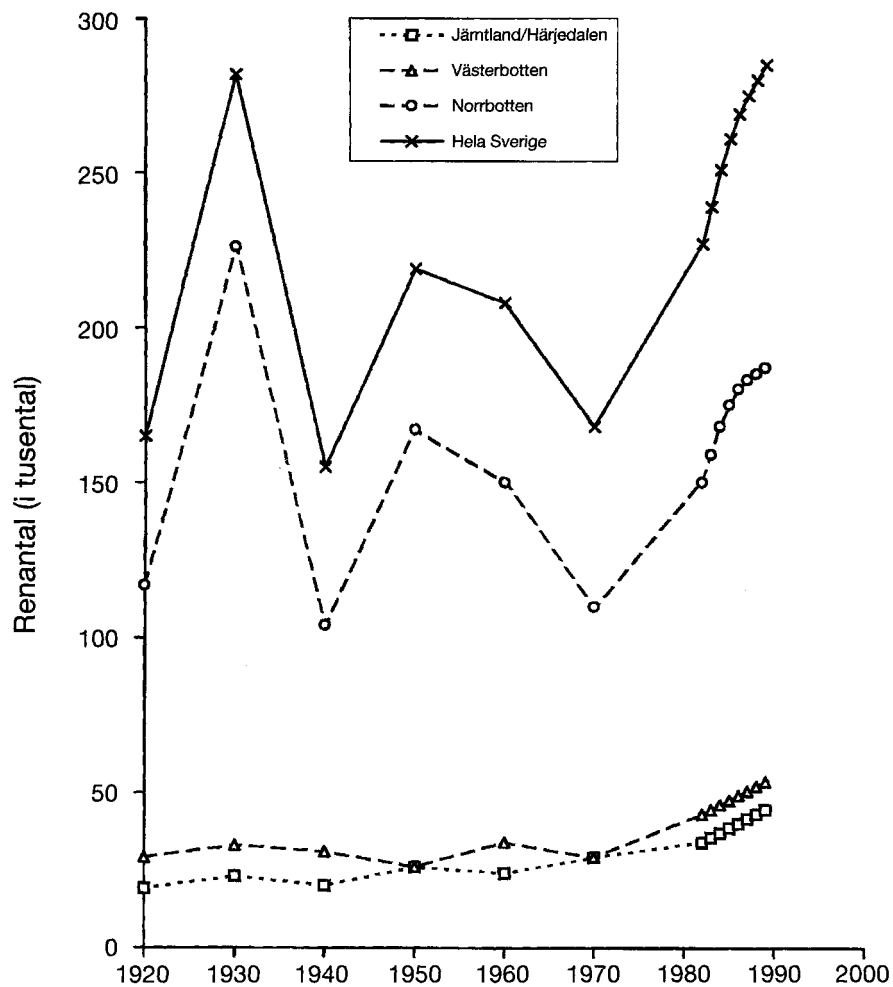
Det är lätt att bli nostalgisk, när man likt Emanuelsson jämför gamla fotografier, där krokiga björkar står glest på öppna hedar och ängar, med det täta björksly som i dag har intagit dessa ståndorter och på många ställen håller på att utplåna den rika ängsvegetationen. Men när rennomadismens inverkan var som intensivast, var det helt andra toner som gällde. Man rapporterade om omfattande och hänsynslös skövling av den känsliga fjällnaturen och förordade i starkaste ordalag, att någonting måste göras omedelbart för att stoppa detta. Det fanns politik med i bilden – de svenska samernas framfart i Norge var ett tacksamt ämne för unionmotståndarna – men i grunden låg en stark och till synes uppriktigt oro för oåterkallelig ödeläggelse av fjällnaturen.

Så brukar det vara med betet. När dess intensitet ökar, ser man förödelse och erosion. Så småningom bildas ett floristiskt rikt beteslandskap bestående av hedar och vallartatade ängar, där örternas blomningsfrekvens emellertid är relativt låg på grund av betet. När betet upphör, förvandlas vallen ofta till en vacker blomsteräng, för den omedelbara effekten av upphört bete är drastisk ökning i örternas blomningsfrekvens. Även de nästa successionstadierna (blandad ängsvegetation och högörtäng) är ofta vackra, men den biologiska mångfalden brukar minska till följd av intensifierad konkurrens. Därefter tränger björkarna eller viden in och bildar

snabbt täta snår eller sly, där örterna kan förekomma bara sporadiskt.

Om man vill återskapa ett beteslandskap, måste man naturligtvis tillåta och även uppmuntra intensivt bete och avverkning av fjällbjörkskog. Man får även acceptera att vägen från björksly eller videsnår till vall inte är lika vacker att gå som vägen åt det motsatta hållet.

Enligt den tillgängliga statistiken (figur 9) har renarnas antal i Sverige fluktuerat med en periodicitet på ungefär 30 år, vilket



Figur 9. Beståndsfuktuationer hos tamrenarna i Sverige under 1920–90. Källa: Utsi 1992.

säkerligen har förorsakat motsvarande fluktuationer i abundansförhållandena mellan konkurrensstarka och betespassade växter i vår fjällvärld. Snarlika fluktuationer är typiska för alla betessystem, där djuren ägs privat men marken disponeras kollektivt, för under dessa förhållanden kan djurägarna inte förbättra sin situation genom att vara rädda om betet. Om en svältsituation hotar, bör man tvärtom försöka ha så många djur som möjligt, för även om man anstränger sig till det yttersta för att ta hand om sina djur, kommer de flesta att dö.

I Sverige har man spätt på problemet genom att låta merparten av vinterbeteslandet vara tillgängligt för flera samebyar så att inte ens en hel sameby, som bestämmer sig för att reducera hjordarna, kan få någon utdelning av sin insats (Utsi 1992). Det är inte lätt att finna någon bra lösning på problemet, men det kunde åtminstone minska, om gränserna mellan samebyarna skulle dras ända fram till Bottenviken.

I det akuta krisläge som råder i dag försöker de flesta renägare att hålla sina djur vid liv genom stödutfodring. Detta har skett även under alla tidigare krisfaser som man vet någonting om (t ex i form av avverkning av granar med hänglavar), men framgångarna har nu blivit större tack vare de förbättrade transportmöjligheterna. I många samebyar verkar man åtminstone tillfälligt ha kunnat stabilisera renbeståndet på en hög nivå, och det diskuteras allvarligt om inte detta skulle kunna bli en framgångsrik modell för den framtida renskötseln. Detta tål att tänka på.

Om nu renarna skall överleva vintern genom stödutfodring, måste man åtminstone ifrågasätta höstflyttningen till kustlandet, för det är lättare att transportera hö än att driva renar. Dessutom verkar det tveksamt, om det över huvud taget lönar sig att satsa på renar under sådana förutsättningar. Man kunde mata får med samma hö, och jämfört med renen har fåret många fördelar, bl a snabbare tillväxt, högre kalvningsfrekvens och bättre hanterbarhet. Om det är ekonomiskt att utnyttja fjällens produktion genom att kombinera renskötsel med fårskötsel, borde samebyarna naturligtvis kunna göra så. Men det verkar illa genomtänkt att börja bedriva fårskötselartad renskötsel som förstör det naturliga vinterbetet. Renens stora fördel ligger i dess förmåga att själv finna sin vinterföda, och renskötselns framtid beror på utnyttjandet av denna förmåga.

Så länge renskötseln bedrivs som renskötsel genom att använda det naturliga vinterbetet (marklavar, vintergön gräs och hänglavar) som den huvudsakliga födokällan under vintern, finns det knappast någon konflikt mellan rationell renskötsel och bevarandebestånden. Våra data (opublicerat material av Heidi Kitti, Johan Olofsson, Pirjo Rautiainen, Sari Stark och undertecknad), som baseras på jämförelser mellan intensivt utnyttjade sommarbeten och lätt utnyttjade höst- och vinterbeten, visar att den typiska skandinaviska fjällnaturen tål hårt bete och att periodisk förekomst av mycket hårt bete gynnar gräs och ökar hastigheten i näringskretsloppet. Bete kan alltså förbättras genom koncentration av renarna till olika delar av sommarfjällen under olika år. Detta verkar inte heller minska biodiversiteten. Det är även möjligt att gräsdominerad vegetation skapad av periodiskt hårt bete är mera ursprunglig än dagens ris-, moss- och lavdominerade vegetation, för en av människans första tunga inverkingar var drastisk minskning av antalet stora djur betande på tundran (Zimov et al. 1995).

Periodiskt hårt bete ökar gräsinslaget även på lavhedarna, men detta går långsamt, och grästäcket förblir ojämnt. Att utnyttja nederbördsfattiga fjällområden som sommarbete är därför knappast rationellt för renskötseln och bidrar definitivt inte till fjällvärldens estetiska njutbarhet. Även barmarkskörning med terrängfordon är förkastlig i dessa områden, både med tanke på renskötseln och med tanke på naturvärden. Å andra sidan finns det knappast någon anledning att hålla stora lavdominerade fjällområden i det sena fönsterlavstadiet. Sådan vegetation är mer störningskänslig än det tidigare renlavstadiet, och även den biologiska mångfalden minskar, när fönsterlaven tar över och undantränger de mindre konkurrensstarka lavarerna. Utnyttjande av de kontinental fjällområden som vinterbete vore sannolikt ett optimalt sätt att förena naturvårdens och renskötselns intressen.

Ett ekologiskt sunt betesutnyttjande förutsätter alltså att alla samebyar har tillgång både till områden med lavdominerad vegetation och till nederbördsrika fjällområden. För att uppnå detta borde gränserna mellan de sydliga samebyarna förändras radikalt så att vinterbetet skulle ligga i Härjedalen eller i norra Dalarna och sommarbetet inom de mera nederbördsrika fjällområdena norr om Helags och Sylarna. I norra Lappland bör man värna och utveckla

den svensk-norska renbeteskoncessionen, som är oumbärlig för samebyarna norr om Torneträsk. Den starka begränsningen av tillgången till sommarbete i Norge har redan medfört nedtrampning av lavhedarna på den svenska sidan och i inre Troms, där de kvarstående, små koncessionsområdena ligger.

Det vore en stor vinst för renskötseln och för naturvård i båda länder, om de svenska samerna åter kunde flytta till sina gamla sommarfjäll närmare havet, vilket enligt den ursprungliga gränsöverkommelsen borde vara deras självklara rättighet. Redan när riksgränsen blev fastlagd, insåg man att gränsen delar ett i princip odelbart beteslandskap. Därför tillades en särskild paragraf, s k Lappcodicill, som garanterade de renskötande samernas rättigheter att även i fortsättningen använda sig av sina naturliga vinterbeten i Sverige och sommarbeten i Norge, oavsett vilket medborgarskap de valde. Det är rimligt att förutsätta, att denna insikt inte har förlorats av dagens beslutsfattare som har mycket bättre kunskapsunderlag om de biogeografiska förhållandena på Nordkalotten.

Riporna och ripjakten

Även om sorkarna, lämlarna och renarna utgör den överlägset dominerande delen av fjällens växtätarsamhälle, har de mellanstora växtätarna stort intresse i samband med jakt. Hararna jagas i första hand av lokalbefolkningen, och denna jakt har inte blivit någon het tvistefråga, medan det motsatta gäller för ripjakt. Tidigare hade samebyarna ensamrätt till att sälja licenser för ripjakt i fjällområden ovanför odlingsgränsen. Jägarna ansåg detta vara alltför godtyckligt och restriktivt. Under de senaste åren har småviltjakt i vår fjällvärld varit fri enligt den norska modellen.

Det finns många, som har haft glädje av de förbättrade möjligheterna till jakt på de höstgranna fjällen, men detta har även förorsakat problem. I Norge ligger ripjaktens tyngdpunkt av naturliga skäl i de södra fjällområden, där det inte finns någon renskötsel, medan den svenska ripjakten sker på sommar- och höstbetet under början av höstflyttningen, vilket kan vara störande för rennäringen. Den fria jakten kan även i Sverige ha likadan negativ inverkan på rippopulationer som i vissa fjällområden i Norge (Pedersen et al 1996). En sådan utveckling skulle skada jaktintres-

sen. Dessutom skulle jaktfalkens existens i vår fjällvärld bli hotad, för riporna utgör dess huvudsakliga bytesunderlag (Langvatn & Mosknes 1979). Problematiken kan inte bortförklaras genom att hänvisa till de svenska ripjägarernas låga antal. En självklar konsekvens av den fria fjälljakten är att de norska ripjägarerna fritt kan jaga även i de svenska fjällen som är en del av närområdet för många norrmän. Dessutom verkar det rimligt att anta att den fria jakten på sikt ökar det svenska jakttrycket i vår fjällvärld.

För att förstå problematiken bör vi alltså fråga oss hur jakttrycket kan förväntas samverka med de övriga faktorer som styr ripornas populationsdynamik. En central aspekt i ripodynamiken är att deras antal fluktuerar och att dessa fluktuationer följer gnagar-cykler. Detsamma gäller även de övriga hönsfåglarna i Norrland. Typiskt för nedgångsåren är mycket låg kycklingproduktion (Myrberget 1974, Marcström & Höglund 1980, Angelstam et al 1984). Åtminstone i skogslandet kan nedgångarna förhindras genom hård jakt på mellanstora rovdjur (Marcström & Engren 1982, Marcström et al. 1988). Dessa iakttagelser samt skillnaderna i sorkarnas och de flesta hönsfåglarnas föda är svåra att förena med hypotesen att kopplingen mellan fluktuationerna hos hönsfågel- och sorkpopulationer skulle förorsakas av betningsinducerat försvar hos ripornas födoväxter (Seldal et al 1994).

Allt tyder på att ripornas nedgång i första hand beror på predation. De mellanstora rovdjuren verkar vara i huvudrollen, men på fjällen har även hermelinerna stark påverkan på riporna (Myrberget 1975). Rovdjuren ökar i antal under gnagartoppar, och under sorknedgångar försöker de förtvivlat finna alternativa byten. De ruvande honorna och de icke-flygga ripungarna är särskilt utsatta och lider stora förluster. Situationen blir lättare på senhösten, då de överlevande ripungarna är flygga och hermelinernas antal minskar på grund av svält.

Att förstå denna korttidsdynamik innebär inte att vi har förstått vad som reglerar ripornas antal i naturen. Man måste också förstå vad som bestämmer topparnas höjd och svackornas djup.

För fjällripans del är frågan relativt lätt. Dess vinterföda (kuddväxterna på vindblottorna) kan inte livnära särskilt täta populationer. Å andra sidan kan inte rovdjuren förväntas ströva i typiska fjällripbiotoper, om inte fjällripornas täthet är relativt hög, för där

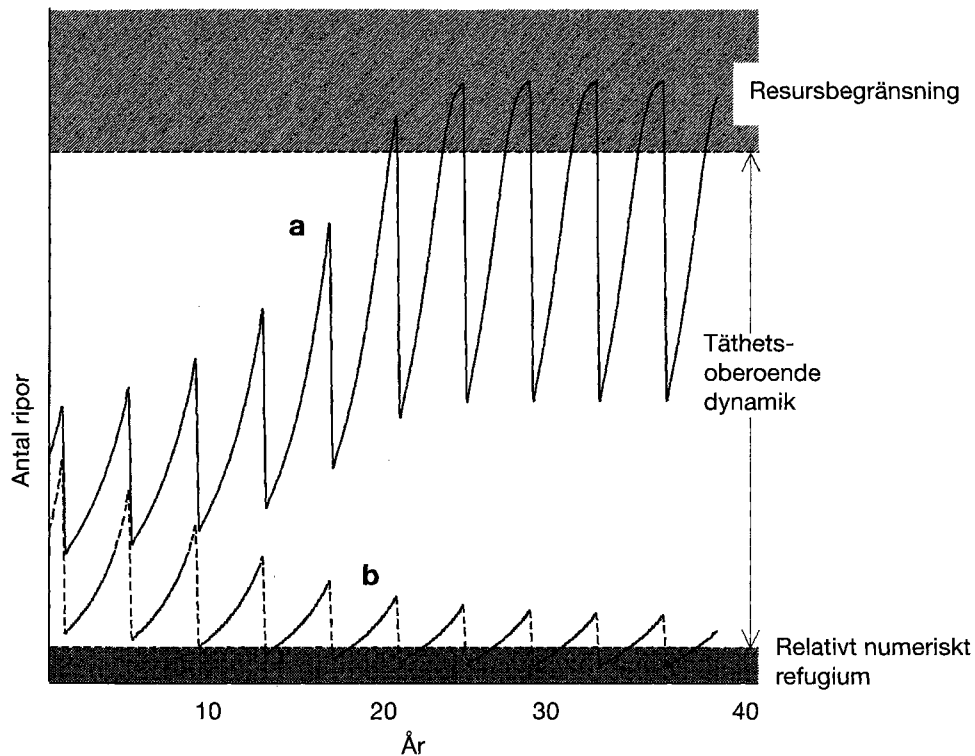
finns det inte mycket annat att äta för ett rovdjur. Detta medför klara, täthetsberoende faktorer som borde hålla fjällripans populationssvängningar inom strama ramar.

För dalripan är läget annorlunda. De typiska dalripiotoperna är samtidigt de bästa sork- och harebiotoperna i fjällvärlden. Därför kan rovdjuren förväntas jaga där oavsett ripornas egen täthet (vilket de också gör; se Oksanen et al 1992, 1997). Den enda nytta, som dalripan möjligtvis kan ha av låga populationstätheter, är att rovdjurens sökbild för detta byte inte utvecklas fullt ut. Därför kan ett mycket sparsamt förekommande dalriptestånd kanske finnas i "relativt numeriskt refugium", där förlusterna begränsas av rovdjurens dåliga förmåga att jaga ripor. Taket för dalripiotoperna sätts av vinterfödan (årsskotten av björk och vide) som förekommer rikligt i de flesta fjällområden. En annan potentiellt begränsande faktor är de rovdjur som är väl anpassade till att jaga ripor – duvhöken i skogslandet och jaktfalken på fjällen. Med dagens låga jaktfalktätheter kan denna faktor knappast vara viktig i fjällvärlden.

Den befintliga informationen tyder alltså på att dalripan kännetecknas av långtidsdynamik, som på fackspråk kallas för täthetsvag (*density-vague*, Strong 1986). De negativa, täthetsberoende faktorerna blir aktuella först vid mycket höga riptätheter, medan de positiva effekterna av låga riptätheter bara upplevs i en mycket gles rippopulation. Mellan dessa kritiska gränser kan tätheterna "flyta" fram och tillbaka till följd av de korttida svängningarna och olika täthetsberoende faktorer (t ex jakttrycket, se figur 10)

Vad som är kritiskt är dödsligheten under bottenåren i det korttida fluktuationsmönstret. Nästa uppgång bygger på antalet överlevande ripor enligt ränta på ränta-principen. Bottenåret har alltså en motsvarande roll som våren brukar ha för de flesta fåglar. Dagens jägare har lätt att förstå behovet att avstå från jakt på våren. Det borde vara lika lätt att förstå att jakt under ripornas bottenår allvarligt skadar de långsiktiga jaktintressena. I och med att hypotesen om relativt numeriskt refugium är allt annat än ett prövat faktum, kan figur 10 snarast ge en alltför optimistisk bild av de potentiella konsekvenserna av oreglerad ripjakt.

Från ripjägarernas synpunkt vore det önskvärt att ripbeståndet utvecklades längs trajektoriet a i figur 10 så att beståndet skulle



Figur 10. Förväntad dynamik hos dalripan (a) inom ett område med lågt jakttryck under bottenåren samt relativt låga tätheter av rovdjur och (b) inom ett område med hårt jakttryck under bottenåren eller höga tätheter av rovdjur. Under intermediära förhållanden kan beståndet förväntas ha *random walk*-dynamik inom det täthetsberoende området.

ligga på den nivå som vinterfödan tillåter. Då kunde man skörda relativt stora antal ripor under de två, tre åren med bra förnyring utan kännbara konsekvenser för ripbeståndet. Detta kunde åstadkommas genom att öka jakttrycket på rödräv och totalförbjuda all ripjakt under smågnagarnas nedgångsår. Det borde vara lätt för jägarna, renskötarna och naturvårdarna att komma överens om detta alternativ, särskilt eftersom rödräven inte är helt ofarlig för nyfödda renkalvar och dessutom verkar utgöra ett akut hot mot fjällrävstammen.

Konflikten kring småviltjakten verkar alltså inte ligga mellan de objektiva jaktintressena och samernas samt naturvårdarnas motsatta intressen utan mellan de sistnämnda intressena och jägarnas kortsiktiga intressen av ohindrad ripjakt.

I samband med renskötseln har vi redan sett följderna av oreglerat användande av gemensamma resurser. Det är djupt beklagligt att Sveriges riksdag – efter att ha ratificerat Riokonventionen om hållbar utveckling – gör riporna till en motsvarande ”allmänning” som i alla samhällen har brukat bli överexploaterad. Det är också trist att Svenska Jägareförbundet har prioriterat bekvämhetssynpunkterna. Förbundets forskningsavdelning har tidigare gjort ett viktigt arbete genom att tillbakavisa myten om ”det snälla rovdjuret” som bara tar de svaga och de döende byten. Man kunde hoppas att dessa forskare även skulle ta itu med myten om ”den snälla jägaren” som automatiskt bara skördar överskottet av bytets årliga produktion.

Ökad dödlighet har vanligtvis populationsdynamiska konsekvenser. Det viktigaste undantaget är en resursbegränsad population som lever i en säsongmässig miljö och därför producerar ett överskott som kan skördas på hösten utan någon negativ inverkan på värtätheter. Oreglerad jakt är knappast ett effektivt sätt att skapa sådan situation.

Ryms vi alla i fjällvärlden?

Fjällen ligger inte särskilt långt borta, och även om fjällvärlden verkar stor, finns det också relativt gott om människor som vill använda dessa områden för olika syften.

För att förstå problematiken bör man först fråga sig vad som driver människor till fjälls. Till denna fråga finns det bara subjektiva svar.

För egen del gav den första kontakten med fjällvärlden vid elva års ålder de starkaste naturupplevelser som jag någonsin haft, och ”fjällfebern” har inte släppt mig sedan dess. Det var inte alls bara fråga om exotik och estetisk tillfredsställelse. När jag för första gången lämnade de skogsklädda dalarna bakom mig och kunde se över de öppna ryggarna, som försvann ut mot horisonten, fick jag en omedelbar och mycket stark känsla av att ha återvänt hem – trots att jag var uppvuxen i södra Finland, hade gjort min bardoms strövtåg i den slutna skogen och inte hade någon som helst konkret anknytning till det aktuella fjällområdet i södra Norge. Det enda sättet för mig att förstå denna reaktion var att anta att denna känsla

kommer från forntiden, då våra förfäder levde på den pleistocena mammutsteppen. Därefter har vi nog blivit anpassade till annorlunda miljöer, men vi kan ändå på en gång känna igen vårt riktiga hem, när vi ser ett öppet landskap, där jorden och himlen möts vid horisonten.

Om detta må psykologerna tvista. Huvudsaken är att fjällen förmår skapa starka känslor som gör många människor beredda för att offra upp tid, möda och resurser för att få uppleva denna miljö. Fjällen skapar också en känsla av att detta är mitt land. Hemma på fjällen vill man inte ha några begränsande regler, men man vill inte heller ha omkring sig aktiviteter som man upplever som störande. I dag kolliderar dessa två aspekter av "fjällens frihet" med varandra och kan även kollidera med principen om ekologiskt hållbar utveckling.

Jaktdebatten samt debatten om snöskoteråkning, användandet av helikoptertransporter och utbyggandet av skidanläggningar handlar i huvudsak om denna kollision. Några av oss uppskattar naturens tysthet, medan andra uppskattar höga hastigheter eller den bekvämlighet, som helikoptertransporterna medför. Man måste inse att dessa grupper av människor inte ryms inom samma område. Det hjälper inte att skoteråkarna visar hänsyn till skidåkare på lederna, om själva skoterljudet redan har förstört naturupplevelsen.

Skoterförbudsområden löser problemet för de tuffaste skidåkarna, som inte bryr sig om leder eller stugor, men dessa är relativt få. De övriga får fortfarande samsas med skoteråkarna, även i de nuvarande förbudsområdena, för skoteråkning på lederna är tillåten, och det finns skoterleder till stugorna. Detta skapar konkreta problem på grund av olikheter i vilobehov, dyngsrytm och sätt att koppla av. Mötet blir synnerligen obehagligt, för skotrarna förstör just den resurs som skidåkarna vill utnyttja – fjällens tystnad. Utförsåkarnas obegränsade helikoperanvändande kan vara ett lika allvarligt problem i vissa områden, och man kan fråga sig om det är rätt att tunga och estetiskt mycket störande skidanläggningar byggs i varje dalgång.

Lösningen på dessa problem torde ligga i differentierad användning av fjällvärlden så att alla kan få sina fjällupplevelser och ha en känsla av frihet samtidigt som man slipper kontakter med de

aktiviteter som man upplever som störande. Några vattentäta skott kan det emellertid aldrig bli mellan olika slags användningsformer. Därför behövs det även hänsyn, både turisterna emellan och gentemot samerna och annan ortsbefolkning, för vilka fjällen även är en arbetsplast och en konkret närmiljö.

För att vi ska kunna ta hand om de konkreta och estetiska resurser, som fjällen ger oss, behövs kunskap. Samernas tradition att dölja det verkliga renantalet är historiskt begriplig men oacceptabel, för den hindrar rationell utveckling av renskötseln. Vår uppfattning om tundrans och fjällets utbredning i Norden är mycket schematisk, trots att dessa två naturtyper ställer rätt olika villkor för människans aktiviteter. Vi vet nästan ingenting om smågnagarnas dynamik i de svenska fjällen (eller i angränsade norska områden), trots att dessa arter har en nyckelroll i fjäll- och tundraecosystemen. Det finns även behov att kartlägga vad vi är ute efter, när vi drar till fjälls. På alla dessa områden finns det klara forskningsbehov.

Visst ryms vi alla i fjällvärlden men inte utan regler och inte nödvändigtvis alltid på samma leder och i samma stugor. Vad som inte bör få utrymme i fjällvärlden är vanföreställningen om ett obegränsat utrymme, där vårt agerande inte har några konsekvenser. Vi har naturligtvis ett psykologiskt behov att uppleva just detta, och det är inget fel på att dra till fjälls för att uppleva ett gränslöst område. Men just dessa upplevelser förutsätter regler och begränsningar, annars blir deras underlag förstört. Våra möjligheter att njuta av fjällvärlden är beroende av vår förmåga att hantera denna paradox.

Tack

till Tarja Oksanen, som tillbringat en stor del av sitt liv med mig i fjällen, till Ulla Carlson, Lars Ericson, Peter Hambäck och Laura Rainio, som hjälpte mig att bearbeta texten både språkligt och innehållsligt, till Björn Holmgren, Vidar Marcström, Harald Steen och Christer G Wiklund, som gav mig värdefulla inblickar i ripproblematiken, till Per Mikael Utsi och otaliga andra samer, som gav värdefull information om renar och renbete, till mitt ”rengäng”

bestående av Heidi Kitti, Johan Olofsson Pirjo Rautiainen och Sari Stark, som lät mig använda sina ännu opublicerade resultat, samt till Katarina Stenman och Peter Hambäck som hjälpte till med figurerna. Min forskning har stötts av Naturvetenskapliga forskningsrådet, Skogs- och jordbrukets forskningsråd, Kungliga Vetenskapsakademien och Finlands Akademi.

Referenser

- Ahti, T (1959) "Studies on caribou lichen stands of Newfoundland". *Ann. Bot. Soc. Vanamo* 30(4):1-44.
- Ahti, T, Hämet-Ahti, L, & Jalas, J (1968) "Vegetation zones and their sections in northwestern Europe". *Ann. Bot. Fennici* 5:169-211.
- Angelstam, P, Lindström, E, & Widén, P (1984) "Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia". *Oecologia* 62:199-208.
- Andersson, M (1976) "Population ecology of the Long-tailed Skua *Stercorarius longicaudus* (Vieill.)". *J. Animal Ecology* 45: 537-559.
- Andersson, M, & Jonasson, S (1986) "Rodent cycles in relation to food on an alpine heath". *Oikos* 46:93-106.
- Batzli, G O, White, R G, MacLean Jr, S F, Pitelka, F A, & Collier, B D (1980) "The herbivore-based trophic system" i Brown, J, Miller, P C, Tieszen, L, & Bunnell, F (eds.) *An arctic ecosystem: the coastal tundra AT Barrow, Alaska*, pp. 335-410. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg PA.
- Bergerud, A T (1988) "Caribou, wolves and man". *Trends in Ecology and Evolution* 3: 68-72.
- Crête, M, & Manseau, M (1995) "Top-down and bottom-up forces in food webs". *Evol. Ecology* 10:51-62.
- Dahl, E (1957) "Rondane. Mountain vegetation in South Norway and its relation to the environment". *Skrifter Norske Videnskaps-Akad. Oslo. I. Matem.-Naturvidensk. kl.* 1956(3):1-374.
- Dingman, S L, Barry, R G, Weller, G, Benson, C, LeDrew, E F, & Goodwin, C W (1980) "Climate, snow cover, microclimate, and hydrology" i Brown, J, Miller, P C, Tieszen, L L, & Bunnell, F L (eds.) *An Arctic ecosystem. The coastal tundra AT Barrow, Alaska*, pp. 30-65. Dowden, Hutchinson and Ross, Strasbourg, Pennsylvania.
- Du Rietz, G E (1925a): "Zur Kenntnis der flechtenreiche Zwergstrauchheiden im kontinentalen Südnorwegen". *Svenska Växtsoc. Sällsk. Handl.* 4:1-80.
- Emanuelsson, U (1987) "Human influences on vegetation i the Torneträsk area during last three centuries". *Ecol. Bull.* 38:95-111.

- Ericson, L (1997) "The influence of voles and lemmings on the vegetation in a coniferous forest during a 4-year period in northern Sweden". *Wahlenbergia* 4:1–114.
- Euroala, S (1974) "The plant ecology of Northern Kiölen, arctic or alpine?" *Aquilo Ser. Bot.* 13:10–22.
- Euroala, S, Kyllönen, H, & Laine, K (1986) "The nature of the fjeld Jehkats (Kilpisjärvi, NW Lapland, 69°01'N and 20°50'E). II. The temperature, snow and soil conditions". *Kilpisjärvi Notes* 9:7–12 (på finska, med engelsk sammanfattning).
- Euroala, S, & Vorren, K-D (1980) "Mire zones and sections in North Fennoscandia". *Aquilo Ser. Bot.* 17:39–56.
- Framstad, E, Stenseth, N C, & Östbye, (E 1993) "Time series analysis of population fluctuations of *Lemmus lemmus*" i Stenseth, N C, & Ims, R A (eds.) *The Biology of Lemmings*, pp. 97–115. Linn. Soc. (London) Symposium Series 17. Academic Press, London.
- Fretwell, S D (1977) "The regulation of plant communities by food chains exploiting them". *Perspectives in Biology and Medicine* 20:169–185.
- Gjærevoll, O (1956) *The plant communities of the Scandinavian alpine snow-beds*. Kongel. Norske Videnskabers Selsk. Skrifter 1956(1):1–405.
- Haapasaari, M (1988) "The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation". *Acta Bot. Fennica* 135:1–219.
- Hairston, N G, Smith, F E, Slobodkin, L B (1960) "Community structure, population control, and competition". *Amer. Natur.* 94: 421–425.
- Hanski, I, Turchin, P, Korpimäki, E, & Henttonen, H (1993) "Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos". *Nature* 346:232–235.
- Hansson, L (1987) "Sorkskador på contortaplantor". *Skogsfakta* 38:1–4
- Henttonen, H, Oksanen, T, Jortikka, A, & Haukisalml, V (1987) "How much do weasels shape microtine cycles in northern Fennoscandian taiga?" *Oikos* 50: 353–365.
- Hörnfeldt, B (1994) "Delayed density-dependence as a determinant of the vole cycles". *-Ecology* 75:791–806.
- Jonasson, S (1981) "Plant communities and species distribution of low alpine *Betula nana* heaths in northernmost Sweden". *Vegetatio* 44:51–64.
- Jonasson, S (1982) "Organic matter and phytomass on three north Swedish tundra sites, and some connections with adjacent tundra areas". *Holarctic Ecol.* 5:367–375.
- Kalliola, R (1939) "Pflanzensoziologische Untersuchungen in der alpinen Stufe Finnisch-Lapplands". *Ann. Bot. Soc. 'Vanamo'* 13(2):1–321.
- Kelsall, J P (1968) "The migratory barren ground caribou of Canada". *Can. Wildl. Serv. Monogr.* 3., Ottawa.
- Kullman, L (1989) "Cold-induced dieback of montane spruce forests in the Swedish Scandes: a modern analogue of paleoenvironmental processes". *New Phytologist* 113:377–389.

- Kyllönen, H (1988) "Alpine and subalpine vegetation at Kilpisjärvi, Finnish Lapland: distribution of biomass and net production and annual variations in biomass". *Acta Univ. Ouluensis Ser. A., Bull.* 202:1–78.
- Lahti, S, Tast, J, & Uotila, H (1976) "Fluctuations in small rodent populations in the Kilpisjärvi area in 1950–1975". *Luonnon Tutkija* 80:97–107 (på finska, med engelsk sammanfattning).
- Laine, K, & Henttonen, H (1983) "The role of plant production in microtine cycles in northern Fennoscandia". *Oikos* 40:407–418.
- Langvatn, R, & Moksness, A (1979) "On the breeding ecology of the Gyrfalcon, *Falco rusticolus*, in central Norway". *Fauna Norwegica Ser. C., 'Cinclus'*: 7:46–56.
- Marcström, V, & Engren, E (1982) "Fältförsök på skärgårdöar: hård jakt på rovvilt fördubblade skogsfågelstammen". *Svensk Jakt* 120:102–105
- Marcström, V, & Höglud, N (1980) "Factors affecting reproduction of willow grouse (*Lagopus lagopus*) in two highland areas of Sweden". *Swedish Wildlife Research* 11:285–314.
- Marcström, V, Kenward, R E, & Engren, E (1988) "The impact of predation on boreal tetraonids during vole cycles: an experimental study". *J. Animal Ecology* 57:859–872.
- Moen, J, Lundberg, P A, & Oksanen, L (1993) "Lemming grazing on snowbed vegetation during a population peak in northern Norway". *Arctic & Alpine Res.* 25:130–135.
- Myrberget, S (1974) "Variations in the production of the willow grouse, *Lagopus lagopus*, (L.) in Norway, 1963–1972". *Ornis Scand.* 5:163–172.
- Myrberget, S (1975) "Age distribution, mortality and migration of willow grouse, *Lagopus lagopus*, on Senja, North Norway". *Astarte* 8:29–35.
- Nordhagen, R (1928) "Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes. I. Die Vegetation". *Skrifter Norske Videnskaps-Akad.* Oslo. I. Matem.-Naturvidenskapelig kl. 1927(1):I–IX + 1–612 + map + 18 tables.
- Nordhagen, R (1943) "Sikilsdalen og Norges fjellbeiter. En plantesosiologisk monografi". *Bergens Mus. Skrifter* 22:I–XVI + 1–607.
- Norrdahl, K, & Korpimäki, E (1995) "Effects of predator removal on vertebrate prey populations: birds of prey and small mammals". *Oecologia* 103:241–248.
- Oksanen, L (1978) "Lichen grounds of Finnmarksvidda, northern Norway, in relation to summer and winter grazing by reindeer". *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat.* 14:64–71.
- Oksanen, L. 1990. Exploitation ecosystems in seasonal environments. - *Oikos* 57: 14–24.
- Oksanen, L (1995) "Isolated occurrences of spruce, *Picea abies*, in northernmost Fennoscandia in relation to the enigma of continental mountain birch forests". *Acta Bot. Fennica* 153:81–92.

- Oksanen, L, and Oksanen, T (1992) "Long-term microtine dynamics in north Fennoscandian tundra: the vole cycle and the lemming chaos". *Ecography* 15:226–236.
- Oksanen, L, & Virtanen, R (1995) "Topographic, altitudinal, and regional patterns in continental and suboceanic heath vegetation of northernmost Fennoscandia". *Acta Botanica Fennica* 15: 1–80.
- Oksanen, L, Fretwell, S D, Arruda, J, and Niemelä, P(1981) "Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity". *Amer. Natur.* 118:240–261.
- Oksanen, L, Moen, J, & Helle, T (1995) "Timberline patterns in northernmost Fennoscandia: the relative importance of climate and grazing". *Acta Bot. Fennica* 153:93–105.
- Oksanen, L, Aunapuu, M, Oksanen, T, Schneider, M, Ekerholm, P, Lundberg, P A, Toomas Armulik, T, Aruoja, V, & Bondestad, L (1997) "Outlines of food webs in the hemiarctic tundra-brushwood landscape of Finnmarksvidda, Norwegian Lapland, in relation to three theories of trophic dynamics" i Gange, A C, & Brown, V K (eds.) *Multitrophic interactions in terrestrial systems*, pp. 351–373. Blackwell, Oxford
- Oksanen, T (1990) "Exploitation ecosystems in heterogeneous habitat complexes". *Evol. Ecology* 4:220–234
- Oksanen, T (1993) "Does predation prevent Norwegian lemmings from establishing permanent populations in lowland forests" i Stenseth. N C, & Ims R A (eds.) *The Biology of Lemings*, pp. 425–437. Linn. Soc. (London) Symposium Series 17. Academic Press, London.
- Oksanen, T, Oksanen, L, and Norberg, M (1992a) "Habitat use of small mustelids in north Fennoscandian tundra: a test of the hypothesis of patchy exploitation ecosystems". *Ecography* 15:237–244.
- Pedersen, H. Chr, Steen, H, & Steen, J B (1996) "Rypebestandene kan skytes i senk!" *Jakt og Fiske* 1996(8):50–52.
- Polis, G A, & Strong, D R (1996) "Food web complexity and community dynamics". *Amer. Natur.* 147:813–846.
- Seldal, T, Andersen, K-J, and Högstedt, G (1994) "Grazing-induced proteinase inhibitors: a possible cause for lemming population cycles". *Oikos* 70: 3–11.
- Sjörs, H (1972) *Ekologisk botanik*. Almquist & Wicksell, Stockholm.
- Strong, R D (1986) "Density vagueness: abiding the variance in the demography of real populations" i Diamond, J, & Case, T J (eds.) *Community Ecology*, pp. 257–268. Harper & Row, New York.
- Tenow, O (1972) "The outbreaks of *Oporinia autumnata* Bhk. and *Oporophtera* spp. (Lep., Geometridae) in the Scandinavian mountain chain and in northern Finland. 1862–1968". *Zool. Bidrag Uppsala*, Suppl. 2:1–107.
- Tenow, O, & Nilssen, A (1990) "Egg cold hardiness and topographic limitation to outbreaks of *Epirrita autumnata* in northern Fennoscandia". *J. Appl. Ecology* 27:723–734.

- Tihomirov, B A (1959) "Vzajmosvjazi životnogo mira i rastitel'nogo pokrova tundry. *Trudy Botaničeskij institut V.L. Komarova*, Akademija Nauk SSSR. Moscow.
- Utsi, P M (1992) "Renar och betnig" i Nyman, L, & Jennersten, O (red) *WWFs rembeteskonferens 1992, Umeå*, s 14–20. Världsaturfonden, Solna.
- Viitala, J (1977) "Social organization in cyclic subarctic populations of the voles *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) and *Microtus agrestis* (L.)". *Ann. Zool. Fennici* 14:53–96.
- Väre, H, Ohtonen, R, & Mikkola, K (1996) "The effect and extent of heavy grazing by reindeer in northeastern Fennoscandia". *Ecography* 19:245–253.
- Wielgolaski, F E (1975) "Functioning of Fennoscandian tundra ecosystems" i E. Wielgolaski, E (ed.) *Fennoscandian tundra ecosystems. Part 2. Animals and Systems analysis (Ecological Studies 17)*, pp. 301–326. Springer-Verlag, Berlin.
- Zimov, S A, Čuprynin, V I, Oreško, A P, Chapin III, F S, Reynolds, J F, & Chapin, M C (1995) "Steppe-tundra transition: a herbivore-driven biome shift in the end of the Pleistocene". *Amer. Natur.* 146:765–794.

