

# ■ Musefarmen

– Fra atferd til bestandsdynamikk i Eksperimentelle modellsystemer

---

HARRY P. ANDREASSEN

Artikkelen er fagfellevurdert.

## SAMMENDRAG

På Musefarmen på Evenstad har vi siden 1989 studert smågnagerbestander ved å bruke såkalte Eksperimentelle modellsystemer (EMS). Gjennom EMS bruker vi arter med små arealkrav og egenskaper som gjør at vi i løpet av kort tid kan få testet økologiske hypoteser i kontrollerte eksperimenter. EMS på Musefarmen har vært å bruke smågnagere i innhegninger uten andre pattedyr til å teste økologiske teorier. Jeg gir her et sammendrag fra de første årene hvor vi testet ulike hypoteser knyttet til habitatfragmentering og viser også til resultater fra eksperimenter gjort de siste årene hvor vi har studert hvordan det sosiale systemet påvirker bestandsutviklingen. Vi viser at musene beveger seg mer ved lave tettheter enn ved høye tettheter. Blant annet vil unge dyr som nærmer seg kjønnsmodning flytte hjemmefra. Sannsynligheten for å gjøre det er størst ved lave tettheter. I denne spredningsfasen er musene sterkt utsatt for predasjon. Når forsøksdyrene ble skjermet mot predasjon, hadde habitatfragmenteringen liten betydning for bestandsutvikling. Men siden habitatfragmentering øker risikofylte bevegelser mellom habitatfragmenter og denne atferden øker predasjonen, fører fragmenteringen til økt dødelighet. Dermed er det sannsynlig at studier gjort på en større skala over

lengre tid ville kunne vise negative effekter av habitatfragmenteringen. Predasjon av dominante hanner får flere konsekvenser for bestanden. Hans territorium blir overtatt av en ny fremmed hann som dreper den gamle hannens unger. Også sosiale hunner (hunner med veldig overlappende aktivitetsområder) omkommer i denne prosessen. Men ellers har sosiale hunner som lever i systemer uten predasjon, en høyere reprodusertiv suksess enn solitære hunner. Vi bruker disse resultatene for å forklare smågnagersyklusene som en interaksjon mellom sosiale faktorer og predasjon. Vi fant også at resultater fra EMS kan være overførbare til andre arter og naturlige systemer. Blant annet viser en simulering som bruker våre data fra Musefarmen, at utvikling av smågnagersykluser er typiske for de skandinaviske smågnagerbestandene. Vi viser også at brunbjørn i naturlige bestander og våre fjellmarkmus i innhegninger har de samme selvregulerende mekanismene. EMS synes derfor å være en god metode for å teste økologiske teorier.



**Bilde 1.** Fjellmarkmus er lette å håndtere i felt. Foto: Gry Gundersen.

## INTRODUKSJON

### *Eksperimentelle modellsystemer*

Ims og Stenseth (1989) introduserte begrepet Eksperimentelle modellsystemer (EMS) og mente vi kunne bruke småskala-eksperimenter for å teste teorier knyttet til bestandsdynamikk. Kunne vi bruke insekter eller smågnagere i mindre kontrollerte systemer som modeller for større arter i naturlige bestander? Slike EMS er mindre tidskrevende og rimeligere å gjennomføre enn studier av naturlige bestander. I tillegg kan man få tilstrekkelig replikasjon for å oppnå høy statistisk sikkerhet for årsakssammenhenger. Dette var ikke noen ny tanke. Forney and Gilpin (1989) hadde brukt bananfluer *Drosophila* spp. i laboratoriesystemer for å teste effekter av habitatfragmentering. Og kanskje mer ekstremt var Huffakers (1958) originale studie hvor han introduserte rovmidd som spiste på plantespisende midd på appelsiner for å studere predator-byttedyrinteraksjoner i et laboratorielandskap laget av appelsiner adskilt med gummiballer. Slike eksperimentelle modellsystemer har vært brukt i lange tider i vitenskapen. Vi kjenner godt til bruken av bananfluer og laboratorierotter i biologiske studier (Kohler 1994, Barrett og Peles 1999, Resetarits og Bernardo 2001), og den medisinske vitenskapen har jo vært en av de fremste brukerne av andre dyr som modeller for mennesket. Utfordringen er å vite i hvor stor grad slike studier har relevans for mer naturlige systemer (Ims et al. 1993, Wolff 1999, Odden et al. 2013).

Det å bruke smågnagere for å studere bestandsdynamiske prosesser eksperimentelt i form av empiriske modellsystemer, var utgangspunktet for Musefarmen på Evenstad. Fordelen ved å bruke smågnagere er mange. Blant annet kan man følge individene tett, både når det gjelder atferd, overlevelse og reproduksjon. Det er også rimelig greit å holde en hel bestand innenfor små arealer som i innhegninger på et jorde. De har et sosialt system med det ene kjønn mer eller mindre territorielt slik at du kan studere sosial atferd og dens konsekvenser for bestanden. Og ikke minst så er de lette å jobbe med, håndtere, fange og merke (Bilde 1; se også Barrett og Peles 1999).

Musefarmen (Bilde 2) ble i 1989 satt opp av professor Rolf A. Ims ved Universitetet i Oslo (i dag ved Universitetet i Tromsø). På kort tid bygde han opp en stor gruppe med studenter som jobbet med oppgaver på Musefarmen. Etter hvert har 4 post doktorstudier, 6 doktorgrader og et 20-talls masteroppgaver hatt sitt utgangspunkt på musefarmen gjennom diverse prosjekter hovedsakelig finansiert av Norges forskningsråd. Siden 2003 har Musefarmen vært drevet av Høgskolen i Hedmark.



**Bilde 2.** Bildet viser musefarmen nord på Evenstadjordet. Her ser vi 7 store innhegninger (hver på 50 m x 100m) som hver kan romme en ganske stor smågnagerbestand. Man kan også se antydninger til engfragmentene omgitt av plen. Foto: Harry P. Andreassen

### *Intensjonen med musefarmen*

De første årene ble Musefarmen brukt til å studere landskapsøkologiske problemstillinger. På midten av 80-tallet vokste det fram en bevegelse innen økologien som fokuserte på bevaringsbiologi og landskapsøkologi. Landskapsøkologien tok to retninger: 1) Den tyske geografiske retningen som beskrev naturgrunnlaget i stor skala og 2) Den skandinavisk/amerikanske retningen som studerte hvordan variasjoner i landskapet (landskapsmosaikken) påvirket bestander og økosystemer (Wiens et al. 1993, Wiens 1995). Man begynte å snakke om å gjøre studier i stor skala fordi verden ikke var homogen. Det er litt rart å tenke på at de fleste økologiske studier var og fortsatt blir gjort på 1 m<sup>2</sup> homogene flater. Hvordan individer, bestander og økosystemer ble påvirket av variasjonene i landskapet, startet man først å spørre etter på 70-tallet (Hansson 1977), og gjennom landskapsøkologien fikk det plutselig veldig stor oppmerksomhet.



**Bilde 3.** Bildet viser innhegningene. Helt til venstre ser vi predatorgjerdet som omgir alle innhegningene. En strømledning på toppen hindrer pattedyrpredatorer i å komme inn på området. Plategjerdene omgir selve studieområdet med musebestandene og er i utgangspunktet ca. 50 cm under og 50 cm over bakken. Innafor plategjerdene ser vi habitatfragmenter av engvegetasjon omgitt av kortklipt plen. Bildet er fra et år hvor vi også prøvde med nett for å unngå fuglepredasjon på enkelte fragmenter. I slike innhegninger hvor vi har dekket hele innhegningen med nett, og dermed ikke har verken pattedyr eller fuglepredasjon, er det nesten null dødelighet. Foto: Gry Gundersen.

Musefarmen ble anlagt for at vi skulle studere landskapsøkologi. Vi skulle følge individer i et heterogent landskap bestående av habitatfragmenter av ulik størrelse og se hva som skjedde med bestanden. Stort sett ble dette gjort i relativt små arealer (innhegninger på 100 m x 50 m). Likevel er dette store nok arealer for å ha levedyktige smågnagerbestander. Vi brukte fjellmarkmus *Microtus oeconomus* som var spesialiserte på eng- og gressvegetasjon. Det var derfor lett å manipulere habitatet til fjellmarkmus ved å klippe gresset og dermed lage habitatfragmenter eller gjennomføre en habitatødeleggelse (Bilde 3). Vi lagde landskap med habitatfragmenter bestående av høy og tett engvegetasjon hvor det fantes mat og skjul. Områdene mellom habitatfragmentene hadde vi klipt som en plen. Dyrene kunne lett krysse plenen mellom habitatfragmentene, men

de kunne ikke etablere seg der da det ikke fantes skjul. Noen atferdstudier ble gjort på mer ekstremt liten skala, som for eksempel når vi studerte bevegelsen til fjellmarkmus i habitatkorridorer med varierende bredde og diskontinuerlige korridorer med brudd (Andreassen et al. 1996a, b). Vi gikk så langt som å bruke stående plater av pappkartong som skulle simulere silhuetter av habitatfragmenter omgitt av åpen landskap for et dyr som kryper langs bakken. Her viste vi at mus brukte syn for å søke etter habitat (Andreassen et al. 1998). Men dette var kanskje likevel ikke så ekstremt som for eksempel Huffakers (1958) middstudier på predator-byttedyrinteraksjoner (se over).

Vi manipulerte habitatet (engvegetasjonen) til fjellmarkmus og studerte hvordan dette påvirket adferd og bestander. Vi har gått fra rene landskapsøkologiske studier til mer generelle studier av bestandsdynamikk. For oss har alltid bestandsdynamikken hos de smånagere vi har brukt, vært det mest interessante (demografi og dynamikk), selv om vi også har studert medfødte egenskaper til individene (f. eks. Ims 1994, 1997, dos Santos et al. 1995), ulike aspekter av bevegelsesøkologi (Halle 1995a, b, Hansteen et al. 1997, Berg 1995, Bjørnstad et al. 1998, Aars 1998, Johannesen 1998), spiseatferd (Hovland et al. 1999), sosial organisering (Irgens 1996, Moe 1997), til faktorer som påvirker reproduksjon (Isaksen 1993, Aars et al. 1995, Klaussen 1996, Prestegard 1996).

### *Intensjonen med dette artikkelen*

I dette kapitlet vil jeg kort oppsummere noen av de viktigste resultatene fra studier som jeg har vært med på, fra den perioden hvor vi fokuserte på landskapsøkologiske problemstillinger til nyere studier hvor vi ser på effekten av sosial atferd på bestandsdynamikk.

## GENERELL METODIKK

### *Om musene*

Fjellmarkmus har på mange måter vist seg å være en perfekt art for å belyse landskapsøkologiske spørsmål. Den er en habitatspesialist (Tast 1966). Hele bestander kan være innesperret i relativt små områder, og stor

fangbarhet (Bilde 4) gjør det enkelt å overvåke utviklingen av bestandene og individene. Fjellmarkmus bærer radiosendere uten noen kjent bivirkning (Johannesen et al. 1996), slik at vi lett følger individene og kan studere deres bevegelser og aktivitetsområder (Andreassen et al. 1993, Hansteen et al. 1997). Det er lett å lage laboratoriekolonier av fjellmarkmus som gir grunnlaget for mer kontrollerte studier av livshistorie (Ims 1994, 1997, dos Santos et al. 1995).

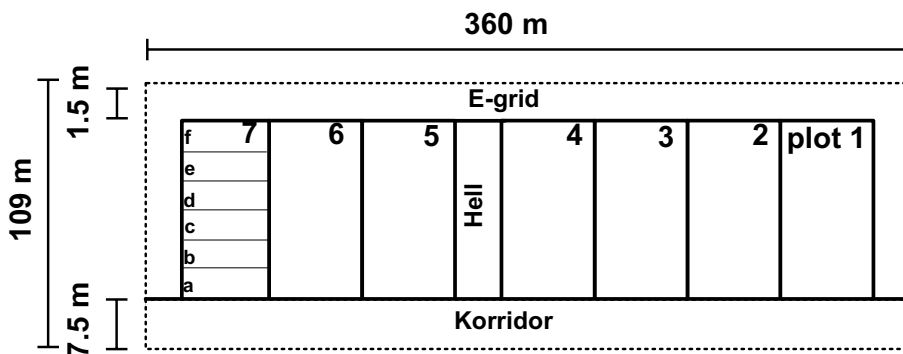


**Bilde 4.** Fangst av fjellmarkmus på musefarmen. Vi bruker både fallfeller som kan fange et helt kull, og Ugglanfeller (taket av fella er fjernet for å ta bildet) som også kan fange mange dyr sammen. Vi fører fellene med havre og gulerotter. Fra en periode hvor vi fanget veldig intensivt de første årene, har vi etter hvert endt opp med å fange 3 dager hver 3-4 uke. Fellene sjekkes da jevnlig, og musene slippes ut rett etter at de er veid og sjekket for reproduktiv status. Foto: Gry Gundersen.

I mange år brukte vi fjellmarkmus avlet opp i dyrestallen ved Universitetet i Oslo i våre innhegninger. På den måten kunne vi om våren starte alle bestandene i innhegningene med likt antall mus av samme opphav. Fjellmarkmus har også et godt utviklet, men ganske fleksibelt sosialt system. Det vil si at hanners aktivitetsområder sjeldent overlapper andre hanners (det vil si at hannene er territorielle), og det er også en viss grad av territoriell atferd hos hunner (Fauske et al. 1997, Andreassen et al. 1998, Andreassen and Ims 1998, Odden et al. 2013).

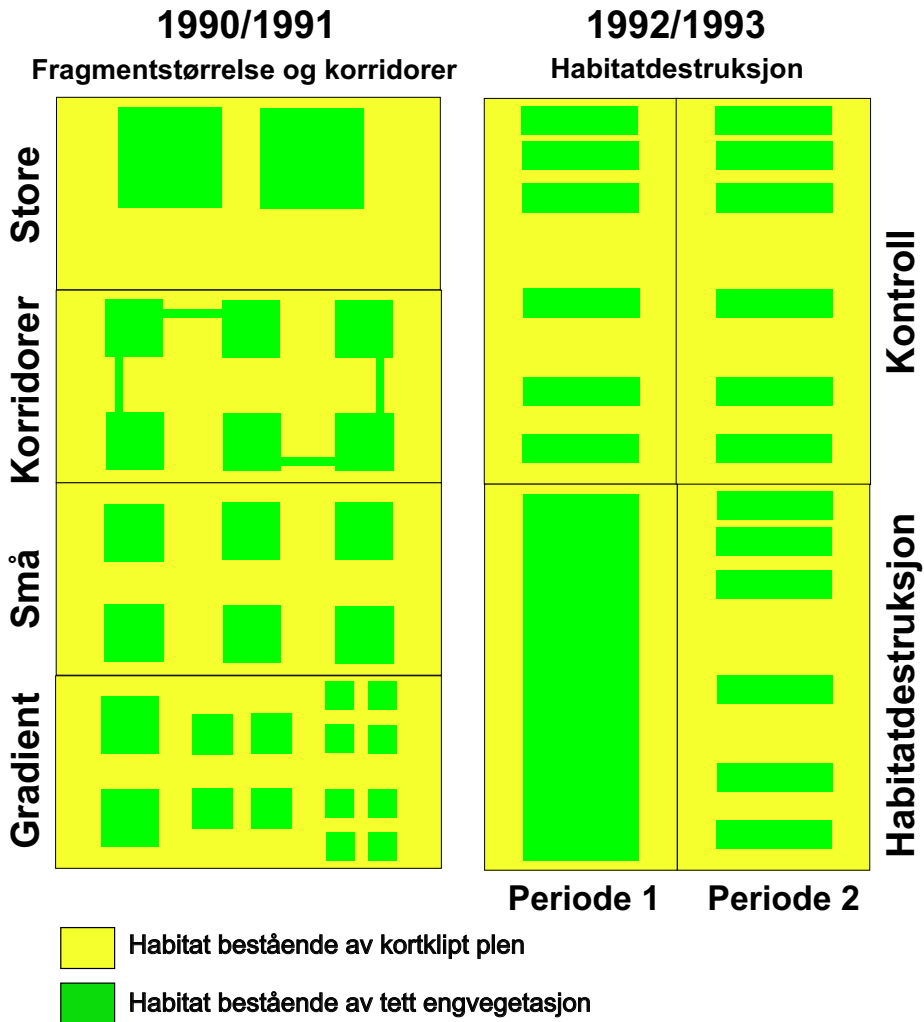
### *Eksperimentene*

Studiene på Musefarmen ble gjennomført som eksperimentelle modell-systemer (EMS: Ims og Stenseth 1989, Ims et al. 1993, Wiens et al. 1993). EMS tester hypoteser empirisk på relativt små arealer. Eksperimentene som presenteres her, har alle blitt gjennomført i innhegninger på jordene på Evenstad (Figur 1). Som vanlig i vitenskapelige eksperimenter har vi en eksperimentell behandling som er manipulasjonen av de faktorer vi ønsker å studere. Hvis vår hypotese er at bestander påvirkes av størrelsen på habitatfragmenter, manipulerer vi størrelsen på habitatfragmentene. I vårt tilfelle ville det si at noen bestander av fjellmarkmus fikk utvikle seg i innhegninger med store fragmenter av engvegetasjon og andre i innhegninger med små fragmenter av engvegetasjon (Figur 2).



**Figur 1.** En skjematisk fremstilling av hele eksperimentområdet med de 7 innhegningene (plot). Innimellom har vi splittet opp den 7. innhegningen i 6 mindre innhegninger. Områdene mellom innhegningene og predatorgjerdet (stiplet linje) har vært brukt til å studere smågnagerbestander i lineære habitat (Fauske et al. 1997) og hvordan de beveger seg i korridorer (Andreassen et al. 1996a, b).





**Figur 2.** Eksempler på habitatkonfigurasjoner brukt på Musefarmen. Disse er fra de første årene hvor vi manipulerte habitatet kraftig. I 1990/91 til venstre hadde vi 4 habitatkonfigurasjoner (2 store fragmenter, 6 små fragmenter forbundet med korridorer, 6 små fragmenter som ikke var forbundet med noen korridor og en innhegning med en gradient av fragmentstørrelser). I 1992/93 hadde vi bare to typer innhegninger: En kontroll som var fragmentert hele tiden, men hvor de små avlange fragmentene lå i ulike distanse fra hverandre (ulike grad av isolasjon); og en manipulert hvor vi startet ut med et stort kontinuerlig habitatfragment i periode 1 og så ødela habitatet midt i den reproduktive sesongen ved å klippe gresset slik at det tilsvarte kontrollinnhegningene i periode 2.

Den flate steinfrie enga på Evenstad har gjort manipulering av habitat til en enkel oppgave ved hyppig klipping og eventuelt også bruk av herbicider. I tillegg må hver manipulasjon gjentas for å kunne gjøre en statistisk sammenligning av manipulasjonen. For å ha et ekte eksperiment må vi også velge tilfeldig hvilke innhegninger som får hvilken behandling (såkalt randomisert design). Det vil si at vi må velge tilfeldig hvilke innhegninger som skal ha store habitatfragmenter og hvilke som skal ha små habitatfragmenter. Dette sørger for å bryte eventuell samvariasjon mellom manipulasjonen og faktorer man ikke kan kontrollere («confounding» effekter). Nå er det ikke alltid realistisk å få til en god «randomisering». Hvis eksperimentområdet ditt ligger i en naturlig gradient (for eksempel fra høyt til lavt over havet, eller fra tørt til våt), eller når man har få gjentak av hver manipulasjon, kan det lønne seg å ha en systematisk fordeling av manipulasjonen. Vi hadde ofte 3 gjentak av hver bestand, og det var også en gradient med høyest næringsinnhold i jorda lengst sør (nærmest gårdstunet; man antar at det skyldes at det ble gjødslet mest nær gården). Vi foretrakk derfor å legge ut manipulasjonen på en systematisk måte (annenhver fra sør til nord).

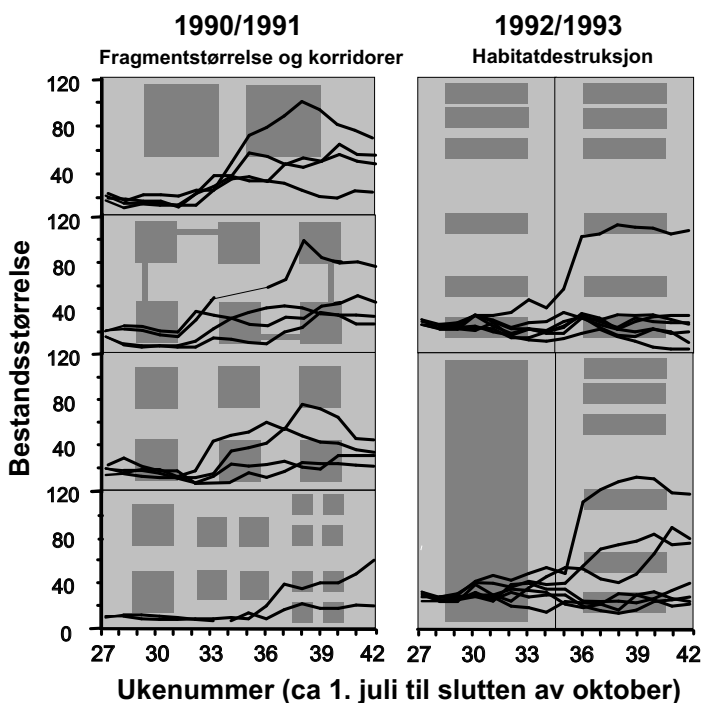
For å unngå faktorer som samvarierer med vår eksperimentelle manipulasjon og kontrollere for faktorer som ikke var i fokus, grunnla vi bestandene ved å bruke dyr med kjent livshistorie som var avlet opp i dyrestallen. Alle bestandene fikk dermed et tilnærmet likt utgangspunkt. Alle innhegningene var tomme for andre dyr hver gang vi startet et eksperiment.

## RESULTATER

### *Effekter av habitatfragmentering*

Vi studerte hvordan musene ble påvirket av å leve i ulike landskapsutforminger med små og store habitatfragmenter, habitatfragmenter som var forbundet med korridorer eller ikke, samt smale habitater (Fauske et al. 1997, Andreassen and Ims 1998, Aars og Ims 1999, Aars et al 1999, Ims and Andreassen 1999, Johannesen et al. 2003). Våre studier viser lite effekter

av habitatfragmentering på bestandsdynamikken til fjellmarkmus (Figur 3). I et studium klippet vi et stort kontinuerlig habitatfragment til seks små fragmenter. Denne fragmenteringen hadde en positiv effekt på populasjonen da den førte til mindre forflytninger blant dyrene med tilsvarende reduserte predasjonsrater. Disse resultatene er jo bare for noen uker gjennom sommeren. Langtidseffekten av denne fragmenteringen vet vi mindre om. Antagelig er også fjellmarkmusene veldig godt tilpasset et fragmentert og lineært miljø da de naturlig lever langs bekkefar og litt fuktige engområder.



**Figur 3.** Effekter av habitatfragmentering på bestandsutviklingen. Her ser vi de samme habitatkonfigurasjonene som i figur 2. Linjene inni hver innhegning viser bestandsutviklingen gjennom den reproduktive sesongen. I 1990/91 hadde vi 4 bestander av hver type (4 linjer for bestandsutvikling), utenom gradientinnhegningen som vi bare hadde 2 replikater av. I 1992/93 hadde vi 7 replikater av hver konfigurasjon.

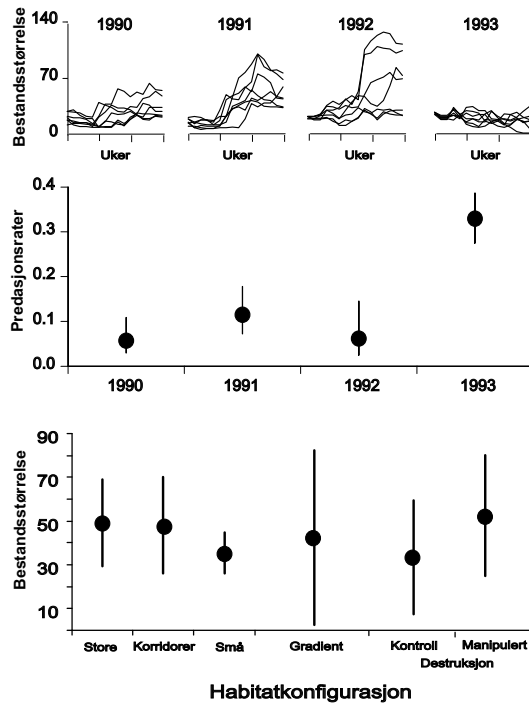
**Tabell 1.** Et sammendrag av korrelasjonen mellom 1) Bevegelsestyper og habitat struktur; og 2) Bevegelsestyper og individuelle demografiske variabler. +: positiv korrelasjon; -: negativ korrelasjon; 0: ingen korrelasjon.

Bevegelsestype	1) Habitatstruktur				2) Demografi	
	Fragmentering <sup>1</sup>	Isolasjon <sup>2</sup>	Fasong <sup>3</sup>	Destruksjon <sup>4</sup>	Overlevelse	Reproduksjon
Emigrasjon/ Immigrasjon	0	0 ii	+ / 0	-	-	0
<b>Bruken av aktivitetsområdet</b>						
Areal	-	0 i, ii	-	-	0	0 / - <sup>5</sup>
Kjerneområdeareal	0	0 i, ii	0	0	0 / - <sup>6</sup>	0
Mellomfragments- forflytning	+	- i, ii		0	-	0
Antall kjerneområder	+				0	+ <sup>7</sup>
Bruk av fragment- kanter	+				-	0
<b>Sosial organisering</b>						
Overlapp mellom aktivitetsområde	+	-	-	+	0	0
<b>Matriarkier</b>	+	0		0	0	0

1. Reduksjon i fragmentstørrelser.
2. Økning i distanse mellom fragmenter (i) eller fragmenter som ikke er forbundet med korridor (ii).
3. Økende omkrets: areal ratio.
4. Umiddelbar respons til reduserte fragmentstørrelser og økt isolasjon.
5. Vi observerte en svak negativ korrelasjon mellom aktivitetsområdets størrelse og kullstørrelse (Gundersen og Andreassen 2014).
6. Vi observerte en negativ korrelasjon mellom kjerneområdestørrelse og overlevelse av hunner (Andreassen og Ims 1998).
7. Vi observerte en positiv korrelasjon mellom antall kjerneområder og kullstørrelse (Gundersen og Andreassen 2014)

## Årseffekter

Selv om det ikke var store effekter av habitatfragmentering på bestandene, var det store variasjoner i bestandsutviklingen mellom år (Figur 4). Årsvariasjonen hadde en veldig sterk sammenheng med predasjonsrater (estimert fra andel dyr med radiosendere som ble tatt av rovfugl – dvs. at senderne ble funnet i uglereir eller utenfor hegnene (Ims and Andreassen 2000).

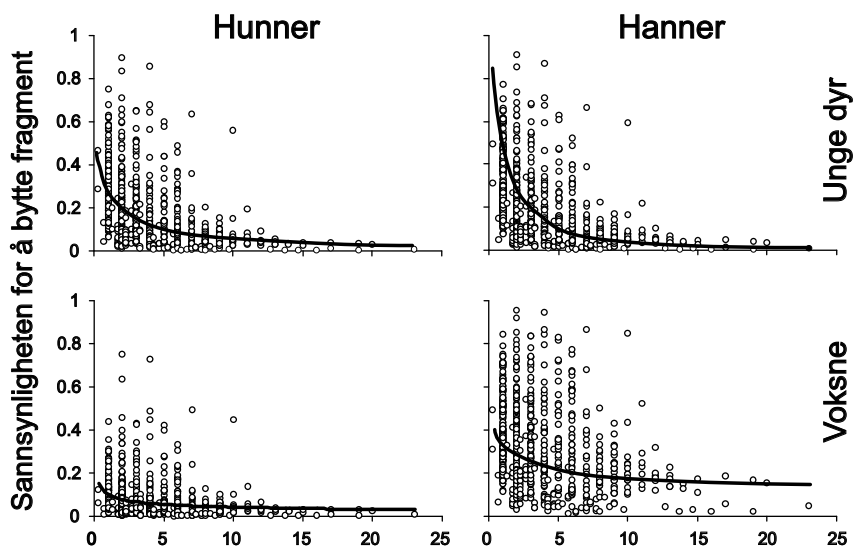


**Figur 4.** Øverst: Bestandsutviklingen gjennom sommeren de 4 første årene på Musefarmen. Midten: Forskjellen i predasjonsrater de 4 årene målt med tap av radiosendere. Nederst: Bestandsstørrelse ved slutten av den reproduktive sesongen for de ulike habitatkonfigurasjonene i figur 2.

### *Atferdsresponser til manipulasjonen*

De atferdene vi har studert, er hovedsakelig knyttet til bevegelsesøkologi, slik som forflytninger mellom habitatfragmenter, aktivitetsområde og overlapp av aktivitetsområder (Andreassen 2000). Det er hovedsakelig unge dyr i kjønnsmodningsfasen som flytter mellom fragmenter fra fødselsområdet til et nytt aktivitetsområde hvor de kan etablere sin egen familie. Men også voksne dominante hanner beveger seg mye mellom habitatfragmenter på søk etter hunner og for å forsvare et stort harem. Selv om vi ikke hadde bestandseffekter av habitatutformingen, var det en klar effekt for mer forflytninger fra små enn fra store habitatfragmenter.

Men det viktigste resultatet vårt om atferd er knyttet til tetthetseffekter på forflytninger (Andreassen og Ims 2001). Dyr emigrerte mest fra fragmenter med lav tetthet (Figur 5) og immigrerte til fragmenter med enda lavere tetthet. Faktisk var det slik at de immigrerte til fragmenter med færre individer av samme kjønn og alder. Emigrasjonsraten var også høyest når det var stor variasjon i tettheten av dyr mellom habitatfragmentene. Dette er et resultat som nå er blitt vist for mange pattedyr (Le Galliard et al 2012). Det er altså ikke slik at dyr flytter når det er høye tettheter og mye stress. Tvert i mot virker det som at når tettheten er høy i hjemmefragmentet, så er det stor sannsynlighet for at tettheten er høy i alle fragmenter, og da blir det ganske store *sosiale gjerd* (Hestbeck 1982) som hindrer dyr i å vandre og immigrere inn til allerede koloniserte fragmenter. Ved høye tettheter i hjemmefragmentet blir unge dyr hemmet fra å bli kjønnsmodne. De får dermed ingen utferdstrang og blir heller værende i hjemmefragmentet framfor å ta risken på å reise ut i det ukjente for å finne et område hvor den kan etablere seg. Men ved lave tettheter eller når det finnes tomme habitatfragmenter vil det fortsatt være en del forflytninger.



**Figur 5.** Tetthetsavhengig forflytning mellom habitatfragmenter. De predikerte linjene fra den statistiske modellen som viser at forflytningsraten synker med økende tetthet, spesielt hos unge dyr og hos voksne hanner.

Mens forflytninger mellom habitatfragmenter har vært en av de viktigste prosessene som er blitt brukt for å modellere hvordan bestander synkroniseres over store områder, vil denne type spredningsmønster (inverst tetthetsavhengig eller negativt tetthetsavhengig) ikke være i stand til å synkronisere tettheter over større områder (Ims og Andreassen 2000).

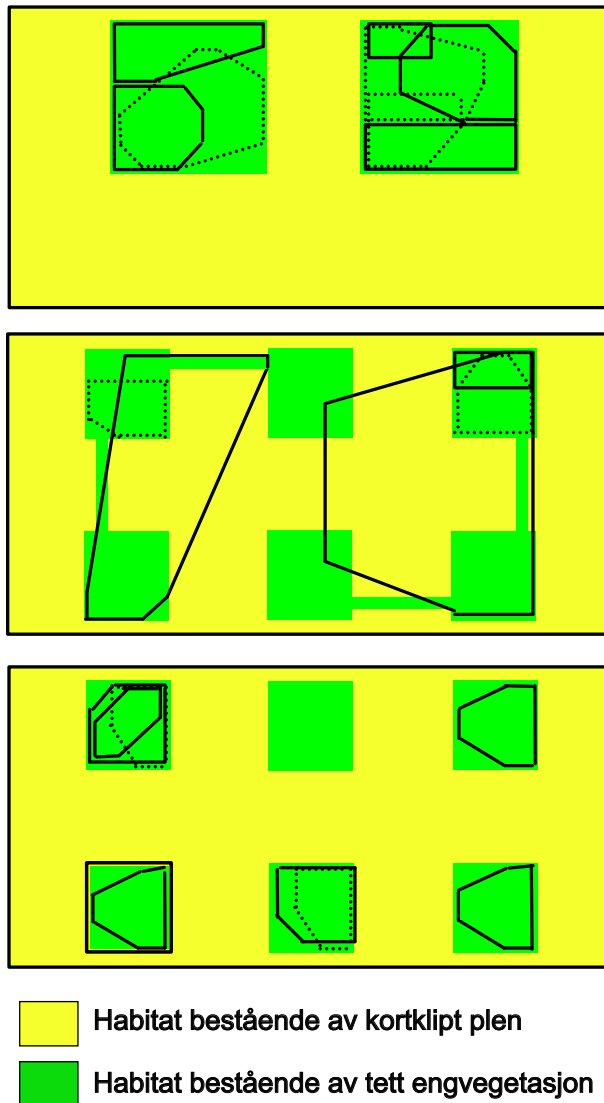
Den forflytningen vi ser, skjer hovedsakelig om våren når bestandstettheten er lav, og det fortsatt er mange tomme habitatfragmenter som kan koloniseres. Vi kan blant annet vise at hvis det er ledige habitatfragmenter gjennom hele sommerhalvåret, har dyrene fortsatt å spre seg helt til høsten (Gundersen og Andreassen 1998).

Vi hadde også andre sterke atferdseffekter som kan knyttes til habitatfragmentering (se Figur 6; Andreassen and Ims 1998, Andreassen et al. 1998). For eksempel hadde unge dyr og voksne hanner størst tilbøyelighet til å oppholde seg i kantene av habitatfragmenter, mens voksne hunner bare i liten grad utnyttet habitatkantene (Gundersen og Andreassen 2014; se også Hovland et al. 1999 for lignende resultater). Unge dyr og voksne hanner hadde også en høyere aktivitet med forflytninger mellom små habitatfragmenter enn voksne hunner (Andreassen og Ims 2001). Vi så også at hannene i det store og hele var mer mobile enn hunnene, og så å si alle unge hanner flytter hjemmefra før eller siden, mens noen hunner kan begynne å reprodusere i samme aktivitetsområde som moren (Aars og Ims 1999).

### *Hvordan er atferden knyttet til demografi?*

Mange av de bevegelsesøkologiske variablene vi har analysert, har på en eller annen måte blitt påvirket av habitatkonfigurasjonen (Tabell 1a), men dette har altså ikke gitt seg utslag i bestandsutviklingen. Kan det likevel være at noe atferd er knyttet til demografiske komponenter?

Det var faktisk få av de bevegelsesøkologiske variablene som kunne knyttes til noen form for variasjon i musenes reproduktive suksess eller overlevelse (Tabell 1b; Gundersen og Andreassen 2014, Andreassen og Ims 1998, Andreassen 2000). Leveområdestørrelse eller andre atferdsvariabler hadde ingen effekt på den reproduktive suksessen til hunnene.



**Figur 6.** En illustrasjon av aktivitetsområder («home range») til voksne hunnfjellmarkmus i våre innhegninger. I dette eksempelet ser vi at i innhegninger med store fragmenter bruker hunnene ganske store aktivitetsområder, men kun ett fragment. I korridorinnhegningene er det stor variasjon, og noen hunner kombinerer flere fragmenter, også fragmenter som ikke er forbundet med korridorer. I innhegninger med små fragmenter har hunnene små overlappende aktivitetsområder innen hvert av de små habitatfragmentene.



Det synes som om fjellmarkmusene har tilpasset seg en svært fleksibel sosial atferd og bevegelsesmønster som de kan variere for eksempel avhengig av habitatkonfigurasjonen uten at det går utover reproduksjon og overlevelse. Selv ikke knyttet opp til forflytninger ser vi noen forskjell i reproduktiv suksess eller overlevelse mellom dyr som har lyktes i å vandre ut og etablere et nytt leveområde, og de som har valgt å bli i det habitatfragmentet de ble født (Johannesen og Andreassen 1998).

Likevel er forflytninger i seg selv risikofylt. Selv om vi hadde gjerder som hindret predasjon fra pattedyr i våre forsøk, hadde vi sjelden nett som hindret fuglepredasjon. Derfor observerte vi tydelig lavere overlevelse hos dyr i forflytningsfasen, dyr som av en eller annen grunn flytter seg mellom habitatfragmenter, eller utnytter fragmentkantene (Andreassen og Ims 2001). Dette gjelder da hovedsakelig unge dyr og voksne hanner. Voksne hanner har derfor en større predasjonsrisiko enn voksne hunner som er veldig stasjonære så snart de har begynt å reprodusere. Voksne hunner som mister kullet sitt, har imidlertid en høy sannsynlighet for å flytte leveområdet sitt. Faktisk hadde vi nesten ingen som døde når vi hadde nett over innhegningene (Andreassen and Gundersen 2006). Uten predasjon virker det derfor som om bestandene har det veldig godt og etablerer gode velfungerende sosiale systemer som reproduserer og overlever godt.

### *Fra atferd til bestandsdynamikk*

I senere studier har vi sett mer direkte på sammenhengen mellom atferdsvariabler og demografi som igjen påvirker bestandsutviklingen. Vi hadde bare mindre effekter av habitatmanipulasjonen vår sammenlignet med den store årsvariasjonen på bestandsutviklingen hos fjellmarkmus. Den store årsvariasjonen kan vi forklare gjennom den sammenhengen vi ser mellom risikofylt atferd, predasjon og tetthet. En studie fra de 28 første bestandene (4 år 1990-1993) vi jobbet med, viser en klar sammenheng mellom andel dyr som forflytter seg og slutt-tettheten (Ims og Andreassen 2000). Årene med stor forflytning, og dermed lave tettheter, sammenfaller med årene som har lav tetthet av smågnagere ellers i regionen, og kan

forklares gjennom fuglepredasjon av dyr som gjør mye risikofylte forflytninger. Denne synkroniseringen av smågnagerbestander i større områder kan dermed forklares med fuglepredasjon slik det er gjort i teoretiske modeller (Ims og Steen 1990).

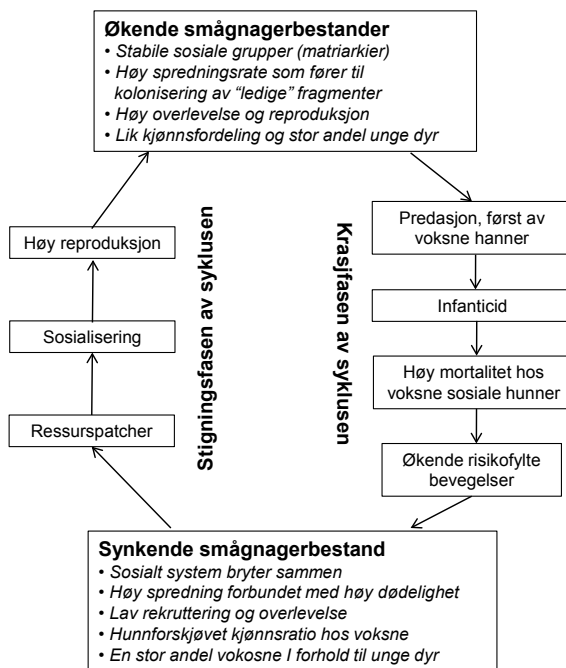


**Bilde 5.** Fjellmarkmus har vært forsøksdyrene på Musefarmen. Foto: Floris Smeets

Rovfugl vil noen ganger ha flere negative effekter for smågnagerbestanden. I tillegg til det dyret som blir tatt av en rovfugl, viser det seg at andre dyr også kan dø. Hvis en voksen hann, som jo er veldig utsatt for predasjon på grunn av all sin risikofylte atferd, blir tatt av rovfugl, vil nye hanner overta hans territorium og med det hans hunner. Den nye hannen ønsker å pare seg så fort som mulig for å få fram egne avkom og vil dermed utføre det vi kaller for infanticid, det vil si at den vil drepe den forrige hannens unger for at mora så fort som mulig skal pare seg med den nye hannen (Andreassen and Gundersen 2006). I tillegg viser det seg at tapet av denne dominante hannen påvirker det sosiale systemet så mye at vi får en høy dødelighet av voksne sosiale hunner (grupper av hunner

med overlappende leveområder, for eksempel en mor med hennes reproduserende døtre) som ikke skyldes predasjon, men sosiale interaksjoner mellom hunner. På den måten kan en predatert hann føre til at 2, 3, 4 hele kull forsvinner, pluss noen av de voksne hunnene. På denne måten, gjennom en interaksjon mellom rovdyr og sosiale forhold, kan en smågnagerbestand krasje ganske fort (Bilde 5).

Det virker altså negativt for hunner å være sosiale i det tidspunktet det sosiale systemet bryter sammen når deres dominante hann forsvinner. Men eksperimenter vi har gjort på klatremus *Myodes glareolus* viser at når det ikke er predasjon har sosiale hunner en mye større reprodutiv suksess enn solitære hunner (Remy et al. 2013, Andreassen et al. 2014). Det kan tyde på at det lønner seg å være sosial ved lave tettheter når bestanden er på vei opp, men ikke når rovdyrbestanden har bygd seg opp og er en stor risiko for de dominante hannene.



**Figur 7.** En forklaring av hva som skjer gjennom en smågnagersyklus i henhold til hypotesen utviklet gjennom ulike studier på Musefarmen (fra Andreassen et al. 2013; se også Radchuk et al. 2014).

## MODELLER FOR MUSEÅR

Lemen, mus og andre smågnagere i Skandinavia har tradisjonelt svingt i tetthet med en 3-4 års syklus. Hvert 3-4 år er det masse smågnagere, for så plutselig å bli borte. Disse toppårene kalles gjerne for museår eller lemenår. Vi har brukt våre resultater for å beskrive hva som skjer i løpet av denne syklusen. Alle er enige om at predasjon er en viktig del av denne syklusen. Vår modell tilsier at også forflytninger mellom habitatfragmenter og sosiale faktorer er viktig for å få den type sykluser som er typiske i Skandinavia (Figur 7; Andreassen et al. 2013).

Ved lave tettheter lønner det seg å være sosial og ha svært overlappende aktivitetsområder. Vi tror dette kan skje i overlevelseslommer under snøen hvor det er godt å være smågnager vinterstid. Sosiale hunner i disse overlevelseslommene vil ha stor reproduktiv suksess og bidra til en økning av bestanden. Samtidig vil antall rovdyr og rovfugl øke, og snart blir mengden av rovdyr så stor at vi får den negative effekten. Rovdyrene/fuglene tar store hanner som utfører mye risikofylt atferd, dette fører til infanticid og høy dødelighet av sosiale hunner. Det sosiale systemet bryter sammen, og bestanden krasjer raskt. Jo lavere tetthet, jo større andel av dyrene vil være i bevegelse og utføre risikofylt atferd, noe som igjen øker sannsynligheten for å bli drept. Dette fører til en rask nedgang i bestanden. Bestanden vil antagelig holdes lavt på grunn av mye forflytninger og høy risiko for å bli drept av de predatorerne som er igjen. Til slutt slipper de ut av denne predatorfella på grunn av lav overlevelse hos spesialistpredatorene ved lave smågnagertettheter, og det lønner seg igjen å være sosial og reprodusere godt, og bestanden vokser igjen.

Vi har simulert denne modellen ved å bruke data fra Musefarmen om forflytninger, overlevelse og reproduksjon, og det viser seg å ligne veldig godt på naturlige smågnagersykluser (Radchuk et al. 2014). Dette gir en 3-4 årig syklus, det gir bestander med samme tetthet som de vi ser naturlig, og en fordeling av vekstrater som vi ser i naturlige bestander. Antagelig er dette den modellen som hittil er kommet nærmest de faktiske smågnagersyklusene.

## EN KONKLUSJON OM EKSPERIMENTELLE MODELLSYSTEMER

Eksperimentelle modellsystemer som et middel for å lage prediktive modeller for økologiske fenomener som museår, har tidligere sjeldent blitt benyttet. Denne modellen og sammenligningen med empiriske data fra naturlige bestander, viser at det som har skjedd innenfor hegnene på Evenstad i et veldig forenklet og kontrollert system, kan overføres til mer naturlige systemer. Nylig har vi også vist at våre fjellmarkmus har akkurat de samme selvregulerende mekanismene som brunbjørn *Ursus arctos* i naturlige bestander (Odden et al. 2013): Hos begge artene danner hunner sosiale grupper av beslektede hunner, såkalte matrilineære grupper, forflytninger er negativt tetthetsavhengig, og kjønnsmodning hemmes hos dyr som ikke flytter seg hjemmefra. Hos begge arter vil tap av en dominant hann ha negative effekter på bestanden gjennom infanticid, og hos begge vil dette tapet som regel skyldes en ytre faktor (predasjon hos smånagere og jakt hos bjørn).

Eksperimentelle modellsystemer er derfor en rimelig og enklere måte å teste potensielle hypoteser på før man går ut i felt og studerer de hypotesene som viser seg å kunne være aktuelle. Men naturlige systemer er uansett mye mer komplekse. Vi vil aldri greie å få all kompleksiteten i landskapet og av andre arter i et EMS. EMS må derfor kombineres med studier av naturlige bestander.

## REFERANSER

- Aars, J. 1998. Demography and genetics in spatially structured vole populations. Dr. scient thesis, University of Oslo.
- Aars, J. & Ims, R. A. 1999. The effect of habitat corridors on rates of transfer and inbreeding between vole demes. *Ecology* 80:1648-1655.
- Aars, J., Andreassen H. P. & Ims, R. A. 1995. Root voles: Litter sex ratio variation in fragmented habitat. *Journal of Animal Ecology* 64: 459-472.

- Andreassen, H. P., Ims, R. A., Stenseth, N. C. & Yoccoz, N. G. 1993. Investigating space use by means of radiotelemetry and other methods: a methodological guide. Pages 589-618 in: Stenseth, N. C. and Ims, R. A. (eds), *The biology of lemmings*. Academic Press, London. Pp 683.
- Andreassen, H. P. 2000. Movement ecology of root voles in patchy habitats: From individual behaviour to population spatiotemporal dynamics. Dr. Philos thesis, University of Oslo.
- Andreassen, H. P., Rémy, A. & Odden, M. 2013. Social bank vole females increase population size. *Ecology Letters* (Submitted)
- Andreassen, H. P. & Gundersen, G. 2006. Male turnover reduces population growth: An enclosure experiment on voles. *Ecology* 87: 88-94.
- Andreassen, H. P. & Ims, R. A. 1998. The effects of experimental habitat destruction and patch isolation on space use and fitness parameters in female root vole *Microtus oeconomus*. *Journal of Animal Ecology* 67: 941-952.
- Andreassen, H. P. & Ims, R. A. 2001. Dispersal in patchy vole populations: role of patch configuration, density-dependence and demography. *Ecology* 82: 2911-2926.
- Andreassen, H. P., Bjørnbom, E., Carlsen, R. G., Gundersen, G. & Gundersen, H. 1998. Visual cues as determinants of perceptual range in root voles *Microtus oeconomus*. *Acta Theriologica* 43:371-378.
- Andreassen, H. P., Glorvigen, M., Rémy, A. & Ims, R. A. 2013. New views on how population-intrinsic and community-extrinsic processes interact during the vole population cycles. *Oikos* 122: 507-515.
- Andreassen, H. P., Hertzberg, K. & Ims, R. A. 1998. Space-use responses to habitat fragmentation and connectivity in the root vole *Microtus oeconomus*. *Ecology* 79: 1223-1235.
- Barrett, G. W. & Peles, J. D. (eds.) 1999. *The ecology of small mammals at the landscape level: experimental approaches*. Springer Verlag, Berlin, Germany. Pp 339.

- Berg, K. W. 1995. Space use responses of root voles (*Microtus oeconomus*) to a habitat fragmentation gradient. Candidatus Scientiarum thesis, University of Oslo.
- Bjørnstad, O. N., Andreassen, H. P. & Ims, R. A. 1998. Effects of habitat patchiness and connectivity on the spatial ecology of the root vole *Microtus oeconomus*. *Journal of Animal Ecology* 67: 127-140.
- Dos Santos, E. M., Andreassen, H. P. & Ims, R. A. 1995. Differential inbreeding tolerance in two geographically distinct strains of root voles *Microtus oeconomus*. *Ecography* 18: 238-247.
- Fauske, J., Andreassen, H. P. and Ims, R. A. 1997. Spatial organization in a small population of the root vole *Microtus oeconomus* in a linear habitat. *Acta Theriologica* 42: 79-90.
- Forney, K. A. and Gilpin, M. E. 1989. Spatial structure and population extinction: a study with *Drosophila* flies. *Conservation Biology* 3: 45-51.
- Gundersen, H. & Andreassen, H. P. 2014. Space use and diel activity of root voles: individual attributes and demographic consequences. (manuscript)
- Gundersen, G. and Andreassen, H. P. 1998. Causes and consequences of natal dispersal in root voles, *Microtus oeconomus*. *Animal Behaviour* 56: 1355-1366.
- Halle, S. 1995a. Diel pattern of locomotor activity in populations of root voles, *Microtus oeconomus*. *Journal of Biological Rhythms* 10: 211-224.
- Halle, S. 1995b. Effect of extrinsic factors on activity of root voles, *Microtus oeconomus* *Journal of Mammalogy* 76: 88-99.
- Hansson, L. 1977. Spatial dynamics of field voles *Microtus agrestis* in heterogeneous landscapes. *Oikos* 29: 539-544.
- Hansteen, T. L., Andreassen, H. P. & Ims, R. A. 1997. Effects of spatiotemporal scale on autocorrelation and home range estimators. *Journal of Mammalogy* 61: 280-290.

- Hestbeck, J. B. 1982. Population regulation of cyclic mammals: The social fence hypothesis. *Oikos* 39: 157-163.
- Hovland, N., Andreassen, H. P. & Ims, R. A. 1999. Foraging behaviour of the root vole *Microtus oeconomus* in fragmented habitats. *Oecologia* 121: 236-244.
- Huffaker, C. B. 1958. Experimental Studies on Predation: Dispersion Factors and Predator-Prey Oscillations. *Hilgardia*: 27: 795-834.  
In: Real, L. A. and Brown, J. H. (eds.) 1991. *Foundations of Ecology. Classic papers with commentaries.* Pages 343-383. Chicago Press, Chicago, USA. Pp 905.
- Ims, R. A. 1994. Litter sex ratio variation in colonies of two geographically distinct strains of the root vole *Microtus oeconomus*. *Ecography* 17: 141-146.
- Ims, R. A. 1997. Determinants of geographic variation in growth and reproductive traits in the root vole. *Ecology* 78: 461-470.
- Ims, R. A. & Steen, H. 1990. Geographical synchrony in microtine population cycles: A theoretical evaluation of the role of nomadic avian predators. *Oikos* 57: 381-387.
- Ims, R. A. & Stenseth, N. C. 1989. Divided the fruitflies fall. *Nature* 342: 21-22.
- Ims, R. A., Rolstad, J. & Wegge, P. 1993. Predicting space use responses to habitat fragmentation – can voles *Microtus oeconomus* serve as an experimental model system (EMS) for capercaillie grouse *Tetrao urogallus* in boreal forest. *Biological Conservation* 63: 261-268.
- Ims, R. A. & Andreassen, H. P. 1999. Effects of experimental habitat fragmentation and connectivity on root vole demography. *Journal of Animal Ecology* 68: 839-852.
- Ims, R. A. & Andreassen, H. P. 2000. Spatial synchronization of vole population dynamics by predatory birds. *Nature* 408: 194-197.



- Irgens, E. G. 1996. Effect of habitat destruction on female root vole (*Microtus oeconomus*) social behaviour. Candidatus Scientiarum thesis, University of Oslo.
- Isaksen, K. 1993. Habitat fragmentation. Demographic effects on the root vole *Microtus oeconomus*. Candidatus Scientiarum thesis, University of Oslo.
- Johannesen, E. 1998. Demographic responses to habitat fragmentation. Dr. scient thesis, University of Oslo.
- Johannesen, E. & Andreassen, H. P. 1998. Survival and reproduction of resident and immigrant female root voles (*Microtus oeconomus*). Canadian Journal of Zoology 76: 763-766.
- Johannesen, E., Andreassen, H. P. & Steen, H. 1996. C-J-S modelling revealed no effect of radio collars on survival of root voles. Journal of Mammalogy 78: 638-642.
- Johannesen, E., Aars, J., Andreassen, H. P. & Ims, R.A. 2003. A demographic analysis of vole population responses to fragmentation and destruction of habitat. Population Ecology 45: 47-58.
- Klaussen, E. M. J. 1996. Offspring viability and growth in experimental root vole populations. Candidatus Scientiarum thesis, University of Oslo.
- Kohler, R. E. 1994. Lords of the fly. Chicago Press, Chicago, USA. Pp. 321.
- Le Galliard, J.-F., Remy, A., Ims, R. A., Lambin, X. 2012. Patterns and processes of dispersal behavior in arvicoline rodents. Molecular Ecology 21: 505-523.
- Moe, J. A. 1997. Does social behaviour among female root voles (*Microtus oeconomus*) depend on familiarity? A combined laboratory and field experiment. Candidatus Scientiarum thesis, University of Oslo.
- Odden, M., Ims, R. A., Støen, O. G., Swenson, J. E. & Andreassen, H. P. 2014. Bears are simply voles writ large. Oecologia (In press)

- Prestegard, I. 1996. Nest location in relation to physical and social edges in root voles (*Microtus oeconomus*): Effects on juvenile survival and growth. Candidatus Scientiarum thesis, University of Oslo.
- Radchuk, V., Ims, R. A. & Andreassen, H. P. 2014. Projecting population cycles from individual life histories: The role of extrinsic and intrinsic factors in rodent population dynamics explored by individual-based models. *The American Naturalist* (Submitted)
- Rémy, A., Odden, M., Richard, M., Le Galliard, J.-F. & Andreassen, H. P. 2013. Food distribution influences social organization and population growth in a small rodent. *Behavioral Ecology* 24: 832-841.
- Resetarits, W. J. and Bernardo, J. 2001. *Experimental Ecology*. Oxford University Press. Oxford. UK, Pp 239.
- Tast, J. 1966. The root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas), as an inhabitant of seasonally flooded land. *Annales Zoologici Fennici* 3: 127-171.
- Wiens, J. A. 1995. Landscape mosaics and ecological theory. Pages 1-26 in: Hansson, L, Fahrig, L and Merriam, G (eds) *Mosaic landscapes and ecological processes*. Chapman and Hall, London.
- Wiens, J. A., Stenseth, N. C., Van Horne, B. & Ims, R. A. 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* 66: 369-380.
- Wolff, J. 1999. Behavioural model systems. In: Barrett, G. W. and Peles, J. D. (eds.) 1999. *The ecology of small mammals at the landscape level: experimental approaches*. Springer Verlag, Berlin. Pages 129-146.