



FIGUR 1. Ilulissat Isfjord, storblomstret gederams (*Chamerion latifolium*, Grønlands nationalblomst) og stenspikker (*Oenanthe oenanthe*).
Foto: U.A. Treier.

Grønlands biodiversitet

- klimaets betydning i fortid, nutid og fremtid

AF SIGNE NORMAND, MAD S. FORCHHAMMER, TOKE T. HØYE, ERIK JEPPESEN
OG JENS-CHRISTIAN SVENNING

1. Mødet med Grønlands biodiversitet

Sejler man langs Grønlands kyster, bliver man betaget af en umådelig skønhed og landskabets skiften fra grønne fjeldheder til golde klippefremspring og kælvende isbræer. Går man i land, fanger storblomstret gederams' farvepragt (se omslagets *Flora Danica*-planché) eller lyden af en stenpikker måske opmærksomheden (figur 1). At betragte én af Grønlands arter genererer mange spørgsmål: Hvorfor lever den lige her? Hvor forekommer den ellers? Hvor kommer den fra? Hvor længe har den været i Grønland? Og vil den stadig være her, når klimaet ændrer sig i fremtiden?

Biologiske forskelle og ligheder mellem arter og steder har fascineret mange grønlandsfarere og naturgeografer gennem tiden [18]¹ og skabt interessen for at forstå fordelingen af den levende natur på Jordens største ø. Kernen til en sådan forståelse er dels at kombinere viden over rum og tid, dels at studere, hvordan arter er fordelt lokalt i landskabet såvel som på tværs af kontinenter, samt deres bestands- og udbredelsesdynamikker både over korte og lange tidsrum. Når vi studerer bestandsdynamikker på lille skala og deres afhængighed af vekselvirkninger mellem arter og årtil-år-variationen i klima, får vi indblik i de økologiske mekanismer, der bestemmer arters udbredelser og opbygningen af biologiske samfund. Studier på stor geografisk skala eller over lange tidsperioder giver indblik i disse mekanismers generelle betydning, samt deres samspil med udviklingshistoriske og andre storskalaprocesser, fx tidligere tiders klimaændringer. En sådan forståelse er central for vores evne til at forudsige konsekvenserne af de igangværende klimaændringer for den biologiske mangfoldighed.

Vi vil her først kort beskrive den geografiske fordeling af Grønlands biologiske mangfoldighed (biodiversitet). Dernæst ser vi på, hvordan klimaændringer har påvirket Grønlands biodiversitet i fortiden, og på hvordan det nutidige miljø i samspil med fortidige klimaændringer former nutidige geografiske mønstre i

Grønlands biodiversitet. Efterfølgende zoomer vi ind på klimaets betydning i nutidige grønlandske økosystemer og specifikt de markante økologiske reaktioner, der er observeret som følge af de seneste årtiers klimaændringer. Til sidst tager vi et kig på, hvordan Grønlands biodiversitet vil blive påvirket af klimaændringer i fremtiden.

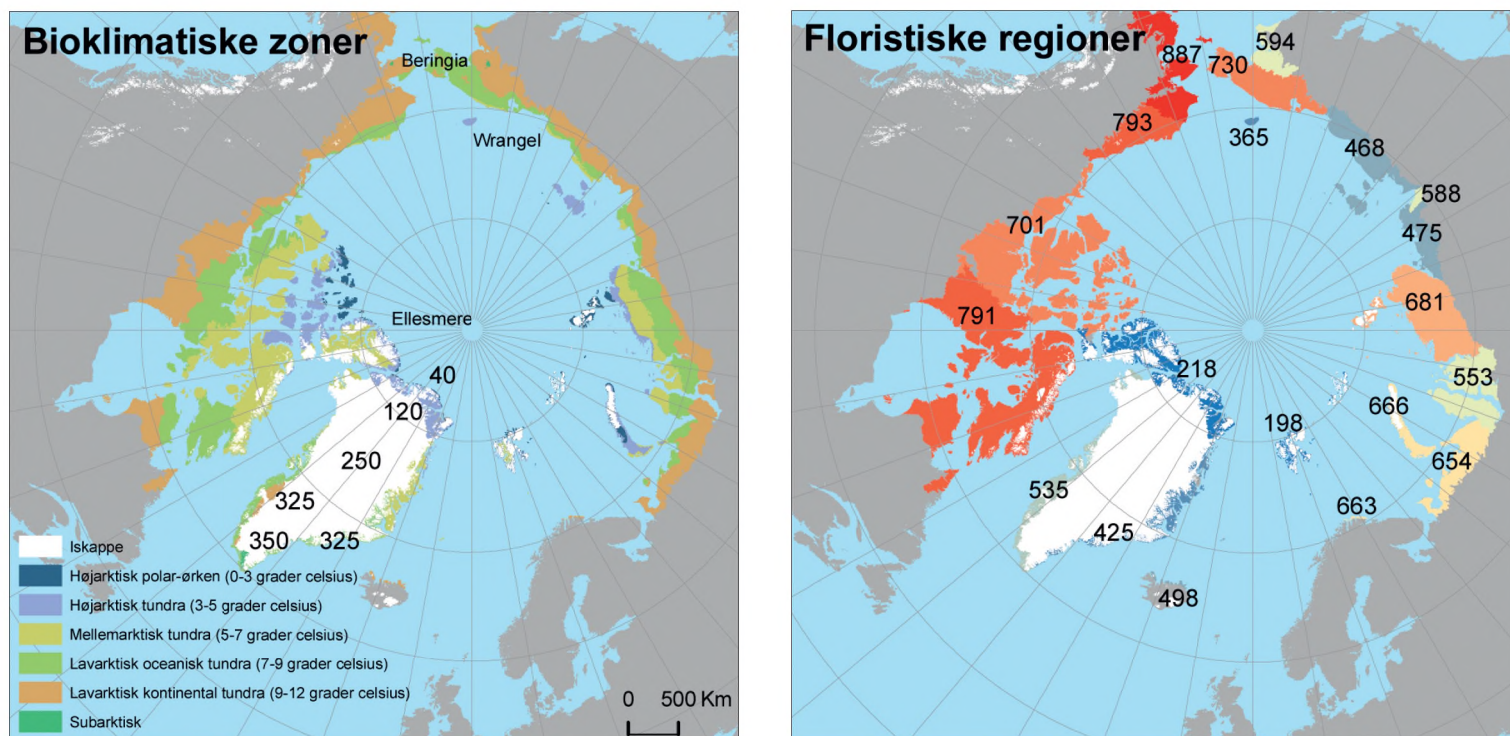
2. Grønlands biodiversitet i tal og mønstre

Siden det 18. århundrede er viden om Grønlands biodiversitet blevet samlet på utallige ekspeditioner, gennem Siriuspatruljens registreringer, fangststatistikker og detaljerede feltstudier ved bl.a. forskningsstationerne Zackenberg og Arktisk Station [16,18,32]. Mere end 9000 arter er kendt fra Grønland [45]. Leddyr (31%), planteplankton (25%), svampe (17%), laver (10%) og mosser (7%) udgør størstedelen, mens de grupper, den typiske grønlandsrejsende beskæftiger sig med, kun udgør en mindre del: Pattedyr (0,3%), fugle (alle 2,5%, ynglende 0,6%) og karplanter (5,5%) [45].

Fra subarktisk birkeskov i syd, over store strækninger med arktisk tundra til polarørken i nord falder antallet af karplanter (figur 2). I Grønland genfinder vi i større eller mindre grad dette fald i biodiversitet – typisk fra sydvest til nordøst – hos leddyr, svampe, fugle, mosser, laver og marine pattedyr, men ikke hos bl.a. landlevende pattedyr, hvor artsrigdommen i nord er lidt højere end i syd (figur 3) [36,45,60].

Zoomer vi ud, gentager mønstret sig fra ækvator mod polerne, og biodiversiteten i Grønland – og i arktiske egne som helhed – er lavere end i områder under sydligere himmelstrøg. Sammenlignet med nærliggende kontinentale områder skiller Grønlands biodiversitet sig dog ud med en tendens til færre fugle, pattedyr og karplanter (figur 2 og 3). Karakteristiske mønstre i Grønlands biodiversitet gentager sig således for mange grupper. Vi tager nu en tur mange millioner tilbage i tiden for at få indblik i, hvilken rolle Grønlands forhistorie spiller for de nutidige mønstre.

1. Tal mellem [] henviser til numre i litteraturlisten.



FIGUR 2. Antallet af karplanter i bioklimatiske zoner og floristiske regioner.

A) Bioklimatiske zoner: Arktiske egne er kendetegnet ved den lave sommertemperatur, som forhindrer trævækst. Bortset fra et område med subarktisk birkeskov i Sydgrønland tilhører hele Grønland den arktiske zone. De arktiske egne inddeles i fem bioklimatiske zoner, bl.a. baseret på den gennemsnitlige julitemperatur som indikeret på kortet [19]. Antallet af grønlandske karplanter i hver af disse zoner falder mod nord; data fra [45].

B) Floristiske regioner: Floraen rundt om det arktiske ocean varierer fra sted til sted og danner grundlag for 21 såkaldte floristiske regioner [19]. Antallet af karplanter i Grønland er lavt (blåt) i forhold til en række andre regioner; data fra [30]. Bemærk, at antallet af arter angivet i Grønland ikke er det samme på de to kort, idet de er beregnet for forskellige områder, bl.a. inkluderer den vestgrønlandske floristiske region både arter fra lavarktiske og subarktiske egne, og den nordgrønlandske floristiske region inkluderer også arter fra Ellesmere Island. Bemærk desuden, at nogle forskelle kan skyldes, at floraen ikke er lige godt kendt i alle regioner.

3. Grønlands fortid

Biodiversiteten på Grønland udgøres i dag primært af kuldetolerante arktiske, arktisk-alpine og boreale arter [18.75]. I størstedelen af Grønlands historie har flora og fauna dog været langt mere varmekrævende og endda af subtropisk eller tempereret karakter (figur 4) [83].

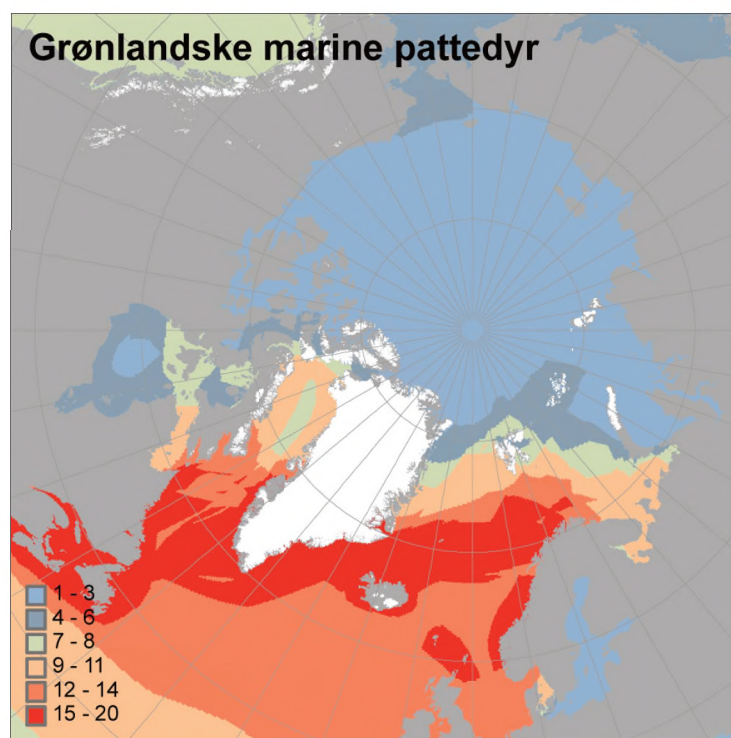
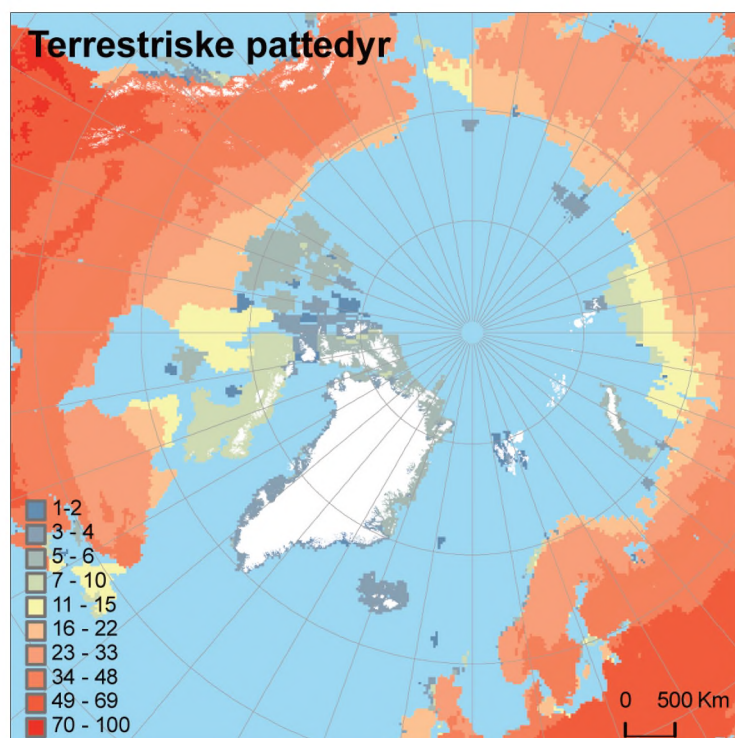
Arktisk tundravegetation i større stil har vi kun kendt de sidste 3 millioner år [39.83]. Det er derfor et godt spørgsmål, hvor og hvornår de arktiske arter er opstået. Både palæoekologiske (afsnit 3.1) og genetiske data peger på, at den nutidige arktiske flora og insektfauna er gradvist udviklet over de sidste ca. 10 millioner år [2.28.39]. Mange arktiske arter er således udviklet før etableringen af tundravegetation over store områder, formodentlig tilpassede lignende habitater inden for den nåleskovsvegetation, der dominerede

datidens Arktis, samt kolde habitater i bjerg- og steppeegne [28.39].

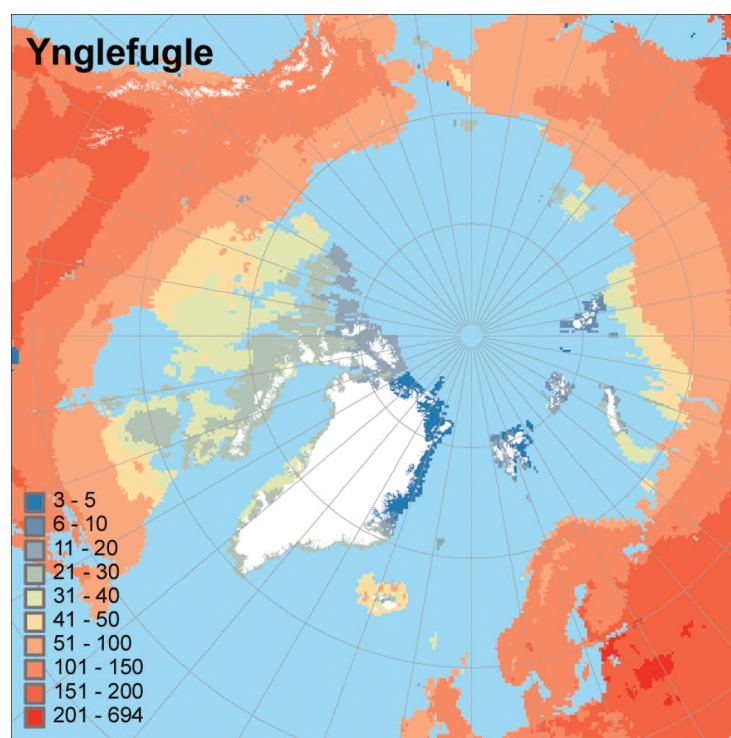
De nutidige arktiske hvirveldyr, fx torsk (*Gadus morhua*), polarhare (*Lepus arcticus*), hvalros (*Odobenus rosmarus*) og ringsæl (*Pusa hispida*), er derimod primært udviklet inden for de sidste 2-3 millioner år [37.77]. Isbjørnen (*Ursus maritimus*) er formodentlig først opstået fra den brune bjørn (*Ursus arctos*) betydeligt senere, for mere end 100.000 år siden [25].

3.1 Fra varmt-tempereret skov til træløs tundra

Den nutidige flora og fauna i Grønland har rødder i området langt tilbage i tiden. Grønland har ligget nær Nordpolen siden engang i Juratiden for godt 170 millioner år siden [57]. Igennem størstedelen af den mel-



FIGUR 3. Antallet af terrestriske pattedyr, grønlandske marine pattedyr og ynglefugle. Artsrigdommen er beregnet ved at opsummere udbredelseskort for alle arter; data fra [43,66]. Bemærk, at artsrigdomsmønstrene for terrestriske pattedyr og ynglefugle er beregnet med baggrund i alle arter, mens der for marine pattedyr kun angives, hvor mange af Grønlands marine pattedyr der findes i et område. Fx viser kortet, at der findes få grønlandske marine pattedyr omkring Danmark. Det totale antal af marine pattedyr i danske farvande er selvsagt større.

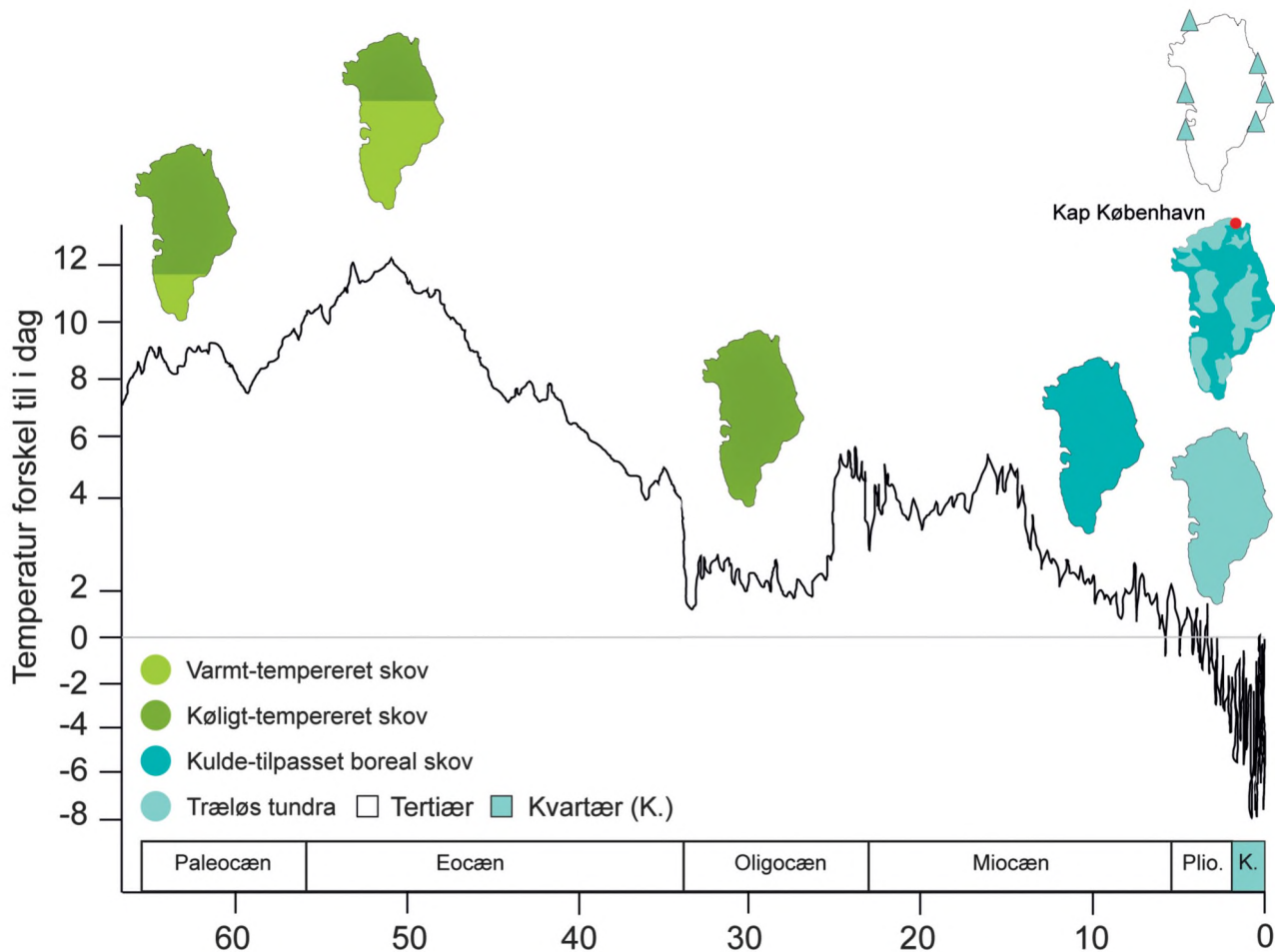


lemliggende periode har Jordens klima været betydeligt varmere end nu, og den fremherskende vegetation i Grønland har været skov indtil de store istiders begyndelse for godt 3 millioner år siden (figur 4) [83].

Frem til omkring midten af Tertiærperioden for ca. 30 millioner år siden har varmt-tempereret skov domineret i Grønland og naboerområder [13,14,44,83]. I denne varmt-tempererede polare skov forekom eksotiske planter som vandgran (*Metasequoia*), tempeltræ

(*Ginkgo*) og endog coryphoide viftepalmer (figur 4) [13,49]. Viftepalmerne var vidt udbredt på den nordlige halvkugle i Kridt og tidlig Tertiær, men er nu trængt sydpå, hvor de i Den Nye Verden stadig er i gang med at invadere Sydamerika nordfra [12].

Faunaen var tilsvarende eksotisk – fx har en tidlig tapir levet på Ellesmere Island for ca. 50 millioner år siden [24]. Forskellene fra det Grønland, vi kender i dag, er store, men alligevel kan vi i Grønlands nærom-



● Varmt til køligt tempereret skov

Udvalgte slægter som er kendt fra Grønland eller Grønlands nærområde:

- Vandgran (*Metasequoia*) ○
- Blommetaks (*Cephalotaxus*) ○
- Tempeltræ (*Ginkgo*) ○
- Coryphoide vifte-palmer ○
- Birk (*Betula*) ●○
- El (*Alnus*) ●
- Pil (*Salix*) ●○
- Gran (*Picea*) ○
- Lærk (*Larix*) ○

● Slægt eller art der findes i Grønland i dag
○ Repræsenteret med foto af samme art eller art i samme slægt

● Kulde-tilpasset boreal skov til træløs tundra

Udvalgte slægter eller arter som er kendt fra Grønland:

- Grønlandsk lærk (*Larix groenlandii*) ○
- Alm. thuja (*Thuja occidentalis*) ○
- Sort-gran (*Picea mariana*) ○
- Kongebregne (*Osmunda*) ○
- En nordamerikansk kogleaks (*Scirpus microcarpus*) ○
- Birk (*Betula sect. Albae*) ●
- El (*Alnus cf. crispa*) ●
- Pil (*Salix*) ●○
- Mose-post (*Ledum palustre*) ●
- Pors (*Myrica arctogale*)
- Dværg-birk (*Betula nana*) ●○
- Fjeldsimmer (*Dryas octopetala*) ●○
- Purpur-stenbræk (*Saxifraga oppositifolia*) ●○

FIGUR 4. Grønlands forhistoriske flora i relation til klimaændringer gennem de sidste 65 millioner år. Gennem Tertiærtiden skiftede vegetationen fra varmt-tempereret skov med eksotiske arter til køligt-tempereret nåle-løvblandskov med repræsentanter for slægter, der i dag findes i Grønland. Med nedisningernes begyndelse i sen Tertiær blev kuldetilpasset boreal skov med forekomst af nutidige arktiske arter vidt udbredt. Træløs arktisk tundra dominerede i Kvartærtiden, om end skovtundra med en rig træflora forekom i nogle mellemistider fx ved Kap København. Under sidste istids maksimum overlevede blot få arter sandsynligvis i isfri områder langs kysten, markeret med trekantner, efter [15]. Fremstillingen af det forhi-



Coryphoid vifte-palme (*Thrinax radiata*)
 Blommetaks (*Cephalotaxus sinensis*)
 Vandgran (*Metasequoia*)
 Tempeltræ (*Ginkgo biloba*)
 Alm. thuja (*Thuja occidentalis*)

Europæisk lærk (*Larix decidua*)
 Kongebregne (*Osmunda regalis*)
 Sort-gran (*Picea mariana*)
 En nordamerikansk kogleaks
 (*Scirpus microcarpus*)

Dværg-Pil (*Salix herbacea*)
 Fjeldsimmer (*Dryas octopetala*)
 Dværg-birk (*Betula nana*)
 Purpur-stenbræk (*Saxifraga oppositifolia*)
 Mose-post (*Ledum palustre*)

storiske klima er baseret på graf fra Robert A. Rohde/Global Warming Art, www.globalwarmingart.com/wiki/File:65_Myr_Climate_Change_Rev_png, udbredelsen af vegetationstyper gennem tiden på [34.83]. Foto: Coryphoid vifte-palme, H. Balslev & D. Pedersen; blommetaks, vandgran, dværg-pil, dværg-birk, J.-C. Svenning; tempeltræ, J.L. Staub; europæisk lærk, N. Zurbriggen; alm. thuja, United States Department of Agriculture: anonym; kongebregne, V.K. Rhian; sort-gran, C. Lott; en nordamerikansk kogleaks, U.S. Fish and Wildlife Service: G. Leppig og A.J. Pickart; kirtel-fjeldsimmer, purpur-stenbræk, mose-post, U.A. Treier.

råde spore forbindelser til den nutidige flora så langt som 50-40 millioner år tilbage. Vi finder repræsentanter for slægter, der i dag stadig findes i Grønland, bl.a. birk (*Betula*), el (*Alnus*) og pil (*Salix*), eller i de tilstødende boreale egne, fx gran (*Picea*), lærk (*Larix*) og fyr (*Pinus*) samt tilhørende dyreliv, fx barkbiller [44.51-54.55].

Den efterfølgende globale afkøling ledte til en mere og mere kuldetilpasset fauna og flora (figur 4), der i højere grad minder om den nutidige [65.83]. Der voksede således køligt-tempereret nåle-løvblandskov lige vest for Grønland for cirka 22 millioner år siden: Birk og el voksede her sammen med forskellige nåletræer. Desuden var arter af lyngfamilien fremtrædende, som de jo stadig er i området. Dyrelivet indbefattede bl.a. arter af næsehorn, svane, kanin og ørred [81].

For 10 til 3 millioner år siden var Grønland udsat for nedisninger, selvom der også var mere eller mindre isfrie perioder [52]. Samtidig blev kuldetilpasset boreal skov (taiga) vidt udbredt i regionen såvel som i Grønland (figur 4) [58.83]. Boreal skov med indslag af nutidige plantearter fra det arktiske område, fx purpurstenbræk (*Saxifraga oppositifolia*) og fjeldsimmer (*Dryas*), dominerede i slutningen af Tertiærtiden i det nordamerikanske arktiske øhav [58]. På Ellesmere Island voksede for ca. 4-5 millioner år siden åben lærkedomineret skov med en righoldig og tilsvarende boreal pattedyrsfauna med arter af bæver, kanin, ræv, bjørn, hest og grævling (figur 4) [74].

I de sidste 3 millioner år har Grønland langt overvejende været mere eller mindre dækket af is ligesom i dag, dog afbrudt af kortere varme perioder med mindre isdække [76]. I samklang hermed har træløs arktisk tundra været dominerende, dog afbrudt af perioder med mere udbredt forekomst af træer.

De 2 millioner år gamle lag ved Kap København i det nordligste Grønland giver et indblik i Grønlands natur under en tidlig mellemistid [7.9.33.34]. Vegetationen havde form af skovtundra med forkrøblede træer, da den var på sit højeste, mens floraen og faunaen udgør en blanding af boreale arter og tundraarter, for en stor dels vedkommende nulevende.

Trods de marginale forhold for træer er træfloraen ganske righoldig og består af den nu uddøde lærk (*Larix groenlandii*), nordamerikanerne alm. thuja (*Thuja occidentalis*) og sort-gran (*Picea mariana*), taks (*Taxus*) samt

træ-birk (*Betula* sect. *Albae*), hvoraf kun sidstnævnte stadig vokser i Grønland (figur 4). Denne »overrigdom« er typisk for sentertiære og tidligt kvartære boreale fund og afspejler formodentlig, at de senere istider har forårsaget betydelig uddøen og ledt til en forarmet nutidig nordlig flora [68.69].

Buske som el (*Alnus* cf. *crispa*), pil (*Salix*), mose-post (*Ledum palustre*) og pors (*Myrica arctogale*) forekom også, igen med en tydelig relation til Nordamerika. Urter og dværgbuske domineres af en lang række arter, som stadig findes i Grønland, bla. dværg-birk (*Betula nana*), mosebølle (*Vaccinium uliginosum*), revling (*Empetrum nigrum* s.l.), kirtel-fjeldsimmer (*Dryas octopetala*) og multebær (*Rubus chamaemorus*). Fundene fra Kap København afspejler således trægrænse-vegetation. Et lidt yngre fund en smule sydligere i Nordøstgrønland viser også forekomst af subarktisk skovtundra med lærk og træ-birk (figur 4) [9].

I adskillige senere mellemistider var der også bedre udviklet vegetation, end det ses i vores nuværende varmetid; pollen fra marine sedimenter ved Sydvestgrønland viser udbredt nåleskov domineret af gran (*Picea*) i en mellemistid for 400.000 år siden [76]. DNA fra den nederste del af en iskerne fra det sydlige Grønland viser ligeledes forekomst af boreal skov på et tidspunkt for mellem 800.000-450.000 år siden [82].

Fra sidste mellemistid for godt 130.000-115.000 år siden viser pollen fra marine sedimenter ved Sydvestgrønland, at el (*Alnus*) og den tempererede kongebregne (*Osmunda*) var særdeles hyppige [76]. Længere mod nord (74°N) i Østgrønland kendes fra samme periode veludviklet dværgbuskhede med forekomst af bl.a. dun-birk (*Betula pubescens*) og el (*Alnus* cf. *crispa*) betydeligt nord for deres nuværende udbredelse [8]. Der er også ganske rige insekfund fra sidste mellemistid med mange subarktisk-boreale arter. Trods evidensen for noget varmere forhold under sidste mellemistid stammer de sparsomme fund af hvirveldyr udelukkende fra arktiske arter som rensdyr (*Rangifer tarandus*), lemming (*Dicrostonyx*), ringsæl og grønlandshval (*Balaena mysticetus*) [6].

3.2 Istiderne og tiden derefter

Under den sidste istids maksimum for ca. 21.000 år siden dækkede en iskappe store dele af Grønland. Dog var der isfri områder ved kysten samt isfri bjergtoppe, der ragede op over isen [15]. Det har længe været debatteret, om arter har kunnet overleve i disse isfri om-

råder under istiderne, eller om de uddøde lokalt i Grønland og har måttet genindvandre efter sidste istids afslutning [15,18,79]. Genetiske studier af dværgarve (*Arenaria humifusa*) viser fx, at denne art med stor sandsynlighed har overlevet istiden i Østgrønland [79]. Formodentlig var sidste istid dog for kold til, at de fleste dyr og planter har kunnet overleve i Grønland, og lokal overlevelse ser ud til at være undtagelsen. En lang række palæoøkologiske og genetiske studier peger således samstemmende på, at arktiske arter har koloniseret Grønland fra andre områder efter sidste istid [3,15]. Eksempelvis indvandrede dværgpil (*Salix herbacea*) til Vest- og Østgrønland fra områder syd for iskapen i henholdsvis Nordamerika og Europa [3]. Generelt er nulevende grønlandske arter indvandret fra istidsrefugier i det centraleuropæiske lavland (fx arter af stenbræk), syd for den nordamerikanske iskappe og i Beringia, det isfri område i og omkring det på den tid tørrelagte Beringstræde (fx kantlyng, *Cassiope tetragona*, og multebær) [3,15,26,17,80].

Som beskrevet ovenfor er der ingen tvivl om, at forhistoriske klimaændringer har haft stor betydning for, hvordan Grønlands biodiversitet har udviklet sig gennem tiderne. Et noget overset spørgsmål er, i hvilken grad disse klimaændringer påvirker Grønlands nutidige biodiversitetsmønstre: Er fortidens omskiftelige klima årsag til, at Grønland har færre arter, end det nutidige klima tillader? Er arterne inden for Grønland udbredt i overensstemmelse med det nutidige klima og andre habitatfaktorer, eller er udbredelserne begrænset af deres indvandringshistorie?

4. Grønland nu

En række faktorer har indflydelse på et områdes biodiversitet. I det 17. og 18. århundrede opdagede naturgeografer, at der var en stor grad af forudsigelighed i artsrigdommens fordeling op ad bjerge og mod polerne [57]. I dag ved vi, at denne forudsigelighed i hvert fald delvist skyldes klimagrader [11,22,48,59]. De tidlige naturgeografer, heriblandt Charles Darwin, observerede dog også, at områder med ens klima ikke nødvendigvis har de samme arter [23]. Spredningsbegrænsning på grund af geografiske barrierer (oceaner og bjergkæder) og isolation (fx øer), samt efter forhistoriske klimaændringer har vist sig også at spille en stor rolle for, hvor de forskellige arter findes, og er således med til at bestemme et områdes biodiversitet [31,61,66, 70,71,72,73]. Dertil kommer, at andre miljøfaktorer (fx jordbundsforhold) og samspil mellem arter også spiller en rolle [62].

4.1 Med de store briller: bestemmende faktorer på stor skala

Tager vi de helt store briller på og betragter kloden som helhed, er biodiversiteten i Grønland som i resten af Arktis lav (figur 2 og 3). En vigtig årsag til dette mønster er, at de lave sommer- og vintertemperaturer og korte somre i Arktis filtrerer mange arter fra. Også inden for Arktis og Grønland er sommertemperaturerne en vigtig faktor for artsrigdommen (jf. figur 2), men snedækket, der reduceres fra syd til nord, og jordbundsforhold spiller også en rolle for mange organisme grupper [45,64,78].

Som nævnt falder biodiversiteten typisk mod nord i Grønland. Der er dog undtagelser: Landlevende pattedyr har udbredelser og rigdomsmønstre, som for en stor del synes bestemt af spredningsbegrænsning (figur 3). Man kan undre sig over, hvorfor der ikke findes flere pattedyr i Grønland. Forklaringen er enkel. Under sidste istid uddøde alle arter af terrestriske pattedyr fra Grønland. Da terrestriske pattedyr generelt er dårlige til at sprede sig over havstrækninger og over områder med store snemængder, har den bedste mulighed for geninvandring været fra Nordamerika gennem det canadiske Arktiske Øhav over Ellesmere Island og nord om Grønland. Dette kræver tilpasning til de højarktiske forhold. Grønlands pattedyrsfauna udgøres derfor i dag kun af arktiske arter, selvom boreale arter sandsynligvis kunne finde passende klimaforhold sydpå i Grønland.

Selv inden for Grønland synes pattedyrenes udbredelse at afspejle spredningsbegrænsning. Eksempelvis har halsbåndslemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) ikke formået at sprede sig sydpå langs Grønlands vestkyst. Og da lækatten (*Mustela erminea*) primært ernærer sig af lemminger, er denne art også begrænset til Nordøstgrønland. Moskusokse (*Ovibos moschatus*) er et særlig interessant eksempel. Arten stortrives i dag i Vest- og Sydgrønland, hvor den gennem 1960'erne og 1980'erne blev indført af mennesket i flere omgange. Ved egen spredning nåede moskusoksen kun frem over Nordgrønland og ned til det centrale Østgrønland.

Indvandringshistoriens betydning for artsrigdomsmønstre kender vi også fra andre regioner, bl.a. for pattedyr i Europa [31]. En tilsvarende spredningsbegrænsning i indvandring efter sidste istid er påvist for en stor del af den europæiske flora med lavere plantediversitet i nordlige arktisk-alpine plantesamfund til følge [56,61].

Samtidig med, at klimaet spiller en stor rolle for

artsrigdommen i Grønland, leder det faktum, at Grønland er en ø, også til nogle konkrete forudsigelser. Artsrigdommen på en ø afhænger af balancen mellem uddøen, indvandring og artsdannelse, og denne balance bestemmes bl.a. af øens alder, størrelse og afstand til fastlandet. Store øer, der er gamle, klimatisk stabile og isolerede, kan have en høj rigdom af arter, som kun findes der (såkaldte endemiske arter) på grund af gode muligheder for artsdannelse og en lav rate af uddøen [57].

Disse forhold gør sig ikke gældende i Grønland og de fleste andre arktiske øer, hvor en ringe forekomst af endemiske arter formentlig afspejler de klimatiske ustabile forhold med jævnlige nedslag [38.39.75]. I overensstemmelse med Grønlands relativt isolerede position er der en tendens til, at der er færre arter af planter, fugle og landlevende pattedyr i Grønland end i de kontinentale arktiske regioner (figur 2 og 3); desuden er der en tendens til flere arter i Vest- end i Østgrønland, dvs. der er flest arter tættest på det nærmestliggende kontinent, Nordamerika [17.45].

Det er derudover bemærkelsesværdigt, at artsrigdommen i Nordgrønlands arktiske tundra og polarørken er meget lavere end på den lille ø Wrangel i Beringstrædet, der ellers huser de samme bioklimatiske zoner. Dette er i modstrid med den klassiske opfattelse af øers økologi [57], men er i overensstemmelse med øernes forskellige historie. Under sidste istid var Wrangel mere eller mindre isfri og på grund af det sænkede havniveau forbundet med fastlandet [2]. I modsætning til Grønland har Wrangel altså været klimatisk stabil, hvilket i højere grad har tilladt overlevelse *in situ* og lokal artsdannelse, mens dens jævnlige forbindelse til fastlandet har givet bedre mulighed for indvandring.

Klimatisk set kunne der således rimeligvis have været flere arter i Grønland, men spredningsbegrænsning samt tidligere tiders klimaændringer formindsker sandsynligvis artsrigdommen.

4.2 *Under luppen: klimaeffekter på arter og deres miljø*

For bedre at kunne forstå, hvordan klimaændringer påvirker Grønlands biodiversitet, er det nødvendigt at kigge nærmere på, hvordan klimaet påvirker de enkelte arters overlevelse og formering, såvel som de arter, de interagerer med.

Overordnet set påvirker klimaet arter på to måder - direkte og indirekte. Direkte klimaeffekter er de mest åbenbare. Kropstemperaturen hos insekter og edderkopper svinger i takt med omgivelserne, og der-

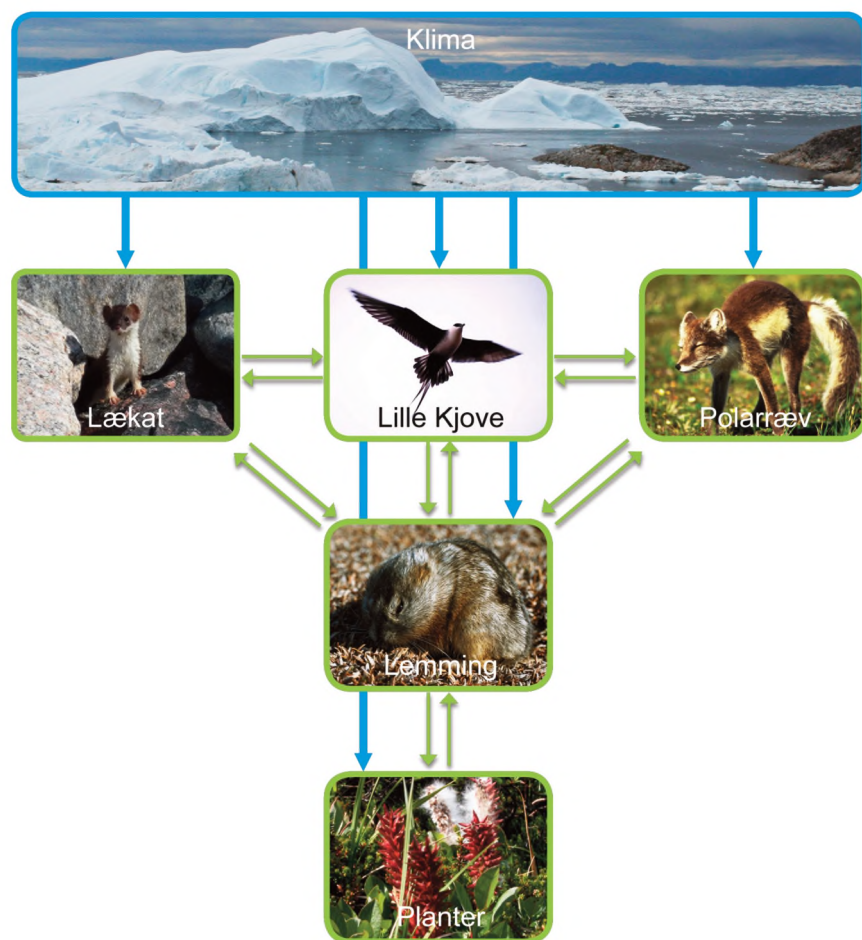
med er deres aktivitet og vækst i høj grad direkte afhængig af klimaet. Nylige studier fra Zackenberg i Nordøstgrønland har vist, at insekternes aktivitet og jagtedderkoppernes kropsstørrelse er forøget i de senere års varme [40.41].

Indirekte klimaeffekter er mere subtile. De involverer ofte flere arter og flere niveauer i fødekæden, og de kan være forskudt i tid. Eksempelvis kan en klimabetinget stigning i polarulvens (*Canis lupus arctos*) jagtsucces påvirke overlevelsen af dens byttedyr, moskusoksen, og det kan igen - med forsinkelse - påvirke mængden af de planter, som moskusoksen æder. Et andet eksempel er klimabetinget indvandring af fisk til fisketomme søer, som på grund af øget nedbør får kontakt til vandløb eller søer med fisk. En sådan indvandring vil betyde tilbagegang eller lokal uddøen af større arter af hvirvelløse dyr [10.46.47].

Direkte og indirekte effekter kan således via en enkelt art kanaliseres til en række andre arter i samme økosystem. Et typisk arktisk system er centreret omkring halvbåndslemmingen, der i Grønland jages af lækat, polarræv (*Vulpes lagopus*), lille kjove (*Stercorarius longicaudus*) og nogle steder sneugle (*Bubo scandiacus*). Lemmingen selv æder en række forskellige plantearter (figur 5). Ser vi nærmere på dette simple system, opdager vi, at mindst fem arter (figur 5, blå pile) kan påvirkes direkte af ændringer i klimaet. Endvidere indeholder systemet mindst 12 biologiske vekselvirkninger (grønne pile), der alle potentielt kan kanalisere indirekte klimaeffekter rundt i systemet til flere arter.

Betydningen af indirekte klimaeffekter er observeret i forbindelse med det seneste årtis fravær af lemmingeår, dvs. år, hvor lemmingebestanden er langt større end det normale. Selvom lemmingers bestandsdynamik ikke er fuldt forstået, peger meget på, at fraværet af lemmingeår kan skyldes tøjrsperioder om vinteren, der fylder lemmingernes gange under sneen med smeltevand og dermed forhindrer opbygningen af store bestande. Som følge heraf har lille kjove og lækat, der er specialiserede i at fange lemninger, haft meget ringe ynglesucces og er blevet mindre talrige. Der er nu en stigende bekymring over, hvor længe de voksne kjoever kan opretholde en ynglebestand i studieområdet ved Zackenberg. Disse fugle er meget tro mod deres yngleområde og vender tilbage til det samme område år efter år. Man kan derfor forestille sig, at kjoeverne langsomt forsvinder fra de dårligste områder i takt med, at fuglene fra de nuværende bestande bliver ældre og dør [35].

Rigtig mange arktiske arter har udvist en imponerende evne til at justere deres biologi i forhold til æn-



FIGUR 5. Økosystemet omkring lemmingen og klimaets påvirkning på de forskellige arter (lækat, polarræv, lille kjove, lemming og flere plantearter); den direkte påvirkning markeres med blå pile, den indirekte med grønne. I hvor høj grad en eller flere arter påvirkes af indirekte klimaeffekter, afhænger af, hvor tæt koblet deres vekselvirkninger er. Jo tættere koblingen er, jo større effekt vil der blive overført mellem arterne. Eksempelvis er lækatten et specialiseret rovdyr, hvis bestandsdynamik er tæt koblet til dens hovedføde, lemmingen, mens polarræven er generalist og således mindre afhængig af ændringer i lemmingbestanden. Foto: Lækat, J. Rebane; lille kjove, U.S. Fish and Wildlife Service, T. Bowman; polarræv, U.S. Fish and Wildlife Service, Brian Anderson; lemming, T.B.G. Berg, Aurora Photo; pil, U.A. Treier.

dringer i klimaet. For eksempel har Grønlands planter, insekter, edderkopper og fugle ændret deres sæsonrytme som følge af de seneste årtiers klimaændringer. Ved Zackenberg i Nordøstgrønland er planternes blomstringstid, smådyrenes fremkomsttidspunkt og fuglenes yngletid rykket frem, så alle disse forårstegn i gennemsnit viser sig to uger tidligere, set over en ti-årig periode [42]. Planterne blomstrer tidligere på sæsonen i de år, hvor sneen smelter tidligere. I nogle tilfælde kan de samme planter blomstre en hel måned tidligere i år med tidlig snesmeltning end i år med sen snesmeltning. Tilsvarende er myg og fluer også på vingerne tidligere på sæsonen, når snesmeltningen starter tidligere, og umiddelbart ser det ud, som om fug-

lene og pattedyrene og dermed hele fødekæden følger med [42]. De fleste arter har altså en iboende elastik i deres såkaldte fænologiske reaktion på ændringer i klimaet. Den evne er højst sandsynligt opstået gennem tilpasning til tidligere tiders ændringer i klimaet. Men ikke alle arter reagerer ens.

Hvis arter, der er koblet sammen i fødekæden, fx planteædere og planter, reagerer forskelligt på ændringer i klimaet, kan det få markante følgevirkninger. Et eksempel er rensdyrene i Vestgrønland, der får deres kalve på stort set samme tidspunkt år efter år trods det, at kalvedødeligheden afhænger af plantevæksten. Rensdyrsimlerne (hunnerne) har et meget stort fødebehov, når de skal producere mælk til de nyfødte kalve, og hvis ikke de har adgang til store mængder helt friske skud, falder næringsindholdet i deres diæt og dermed energiindholdet i mælken. Hvornår plantevæksten starter i de forskellige år, hænger nøje sammen med temperaturen og sneforholdene om foråret. Uoverensstemmelse mellem planternes fremspiring og kalvningstidspunkt er sandsynligvis baggrunden for, at der er observeret en forøget kalvedødelighed i området i de senere år [63].

5. Grønlands fremtid

Opvarmningen af de arktiske egne går stærkt, faktisk omkring dobbelt så stærkt som på resten af Jorden. I løbet af de sidste 40 år er den gennemsnitlige lufttemperatur i de arktiske egne steget med ca. 0,4°C hvert årti [5]. Globalt set vil det arktiske klima også i fremtiden ændre sig mere end klimaet andre steder på Jorden. Frem til år 2080 forudsiger klimamodeller en stigning i vintertemperaturen på 7-8°C i Arktis og hele 12°C i Nordøstgrønland. De højere temperaturer betyder, at vækstsæsonen og perioden med tøvejr forlænges markant, samt at havisen reduceres betydeligt. Nedbøren vil sandsynligvis også stige kraftigt i Grønland [67]. Mere af nedbøren vil falde som regn, hvilket vil føre til større afstrømning af vand fra land til de ferske vande og dermed større næringsstofftilførsel. Vi vil her se nærmere på, hvordan Grønlands biodiversitet vil blive påvirket af fremtidens klima.

5.1 Klimaændringer i vente

Når klimaet ændrer sig, har arter to muligheder for at overleve: De må enten følge det ændrede klima eller tilpasse sig lokalt. I hvor høj grad arter vil være i stand til at tilpasse sig kommende klimaændringer, er usikkert – som beskrevet ovenfor har nogle arter, fx rens-

dyr, ikke ændret deres sæsonrytme i takt med de seneste års klimaændringer, mens andre har [32]. Tidligere klimaændringer vidner om, at arter i høj grad har ændret deres udbredelser, når klimaet har ændret sig. Nogle har fulgt klimaændringerne og hurtigt spredt sig til steder, hvor klimaet er passende. Især synes nogle arktiske arter at have en meget høj sprednings- evne [4]. Som tidligere nævnt gælder det dog bestemt ikke for alle arter, og derfor er det uvist, i hvilken grad de enkelte grønlandske arter vil kunne sprede sig nordover i takt med klimaet.

De øgede temperaturer vil betyde, at store dele af tundraen bliver forvandlet til buskvegetation [29,32]. Dette kan få store konsekvenser, fordi det vil fortrænge tundraens lavt voksende plantearter og dermed også den tilknyttede fauna. Der vil sandsynligvis være en lang række andre direkte og indirekte effekter af et ændret klima. Perioder med tøvejr vil have negative effekter på nogle dyrearter, fx lemmingen og de dyr, som afhænger af den (jf. figur 5 og afsnit 4.2). Mange fuglearter opholder sig kun i Grønland for at yngle i løbet af den arktiske sommer. Derved kan klimaændringer, der påvirker fuglenes overlevelse under deres sydlige vinterophold, få vidtrækkende konsekvenser for arter og økosystemer i Arktis.

Økosystemernes næringsstofniveau vil også ændres med klimaet. Eksempelvis vil de grønlandske søer, som det allerede er konstateret i de seneste år, ofte blive mere næringsrige med større algevækst til følge [21,53]. I takt med den klimabetingede landbrugsudvikling i Sydgrønland vil søer og terrestriske økosystemer desuden blive mere udsat for andre menneskeskabte påvirkninger såsom spildevandstilførsel og nedfald af kvælstof.

Et varmere Grønland vil byde på nye levesteder for mere varmetilpassede arter – som der jo er rigtig mange af både i Nordamerika og Eurasien. De markant anderledes økosystemer, der kendes fra bare lidt varmere forhold i fortiden, vidner om, at indvandring af sydlige arter vil kunne lede til store ændringer i den grønlandske flora og fauna. Eksempelvis vil forskellige laksefisk og amerikansk aborre (*Perca flavescens*) med tiden kunne finde gode livsvilkår i det sydlige Grønland. Med dem følger også parasitter, som vil kunne forårsage højere dødelighed og langsommere vækst hos den arktiske fjeldørred (*Salvelinus alpinus*) [1,50].

En del af de nye arter vil komme af sig selv, men mange vil blive introduceret af menneskelige aktiviteter, måske delvist med overlæg, men også ganske uundgåeligt som en utilsigtet konsekvens af handel og andre globaliserede aktiviteter [20]. Overordnet er det forventeligt, at den samlede artsrigdom i Grønland vil stige under et varmere klima, samtidig med at især den mest kuldetilpassede del af den nutidige flora og fauna vil komme under pres.

Letter vi ankeret og sætter sejl mod sydligere himmelstrøg, forlader vi et Grønland i forandring. Et Grønland, der altid har forandret sig, og hvis nutidige biodiversitet er betinget af landets forhistorie såvel som de nutidige barske arktiske forhold. Med næsen mod syd sejler vi mod egne, hvor repræsentanter for Grønlands forhistoriske flora og fauna findes i dag. Bliver det Grønlands fremtidige flora og fauna? Det afhænger af mange faktorer, bl.a. om arterne kan sprede sig til Grønland, og i hvilket omfang vi flytter dem dertil. Det er svært at gisne om, hvordan Grønland ser ud om 100 år – forhåbentlig vil storblomstret gederams og stenpikker stadigvæk fange opmærksomheden.

Litteraturliste

1. ACIA. (2005). Arctic Climate Impact Assessment. Cambridge University Press.
2. Abbott, R.J. & Brochmann, C. (2003). History and evolution of the arctic flora: in the footsteps of Eric Hultén. *Molecular Ecology*, 12, 299-313.
3. Alsos, I., Alm, T., Normand, S. & Brochmann, C. (2009). Past and future range shifts and loss of diversity in dwarf willow (*Salix herbacea* L.) inferred from genetics, fossils and modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 223-239.
4. Alsos, I., Eidesen, P., Ehrich, D., Skrede, I., Westergaard, K., Jacobsen, G.H., et al. (2007). Frequent long-distance plant colonization in the changing arctic. *Science*, 316, 1606-1609.
5. Anisimov, O.A., Vaughan, D.G., Callaghan, T.V., Furgal, C., Marchant, H., Prowse, T.D., et al. (2007). Polar regions (Arctic and Antarctic). In: Parry, M.; Canziani, O.; Palutikof, J.; van der Linden, P.; Hanson, C., (eds.) *Climate change 2007 - impacts adaptations and vulnerability. Contribution of Working Group II*. Cambridge, Cambridge University Press
6. Bennike, O. (1997). Quaternary vertebrates from Greenland: a review. *Quaternary Science Reviews*, 16, 899-909.
7. Bennike, O. & Böcher, J. (1990). Forest-tundra neighbouring the North Pole: plant and insect remains from the Plio-Pleistocene Kap København Formation, North Greenland. *Arctic*, 43, 331-338.
8. Bennike, O. & Böcher, J. (1994). Land biotas of the last interglacial/glacial cycle on Jameson Land, East Greenland. *Boreas*, 23, 479-487.
9. Bennike, O., Knudsen, K.L., Abrahamsen, N., Böcher, J., Cremer, H. & Wagner, B. (2010). Early Pleistocene sediments on Store Koldewey, Northeast Greenland. *Boreas*, 39, 603-619.
10. Bennike, O., Sørensen, M., Fredskild, B., Jacobsen, B.H., Böcher, J., Amsinck, S.L., et al. (2008). Late Quaternary environmental and cultural changes in the Wollaston forland region, Northeast Greenland. *Advances In Ecological Research*, 40, 45-79.
11. BJORHOLM, S., SVENNING, J.-C., SKOV, F. & BALSLEV, H. (2005). Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 423-429.
12. BJORHOLM, S., SVENNING, J.-C., BAKER, W.J., SKOV, F. & BALSLEV, H. (2006). Historical legacies in the geographical diversity patterns of New World palm (Arecaceae) subfamilies. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151, 113-125.
13. Boyd, A. (1990). The Thyra Ø Flora: Toward an understanding of the climate and vegetation during the early Tertiary in the high Arctic. Review of palaeobotany and palynology, 62, 189-203.
14. Boyd, A. (1993). Palaeodepositional setting of the Late Cretaceous Pautfit Flora from West Greenland as determined by sedimentological and plant taphonomical data. *Geology*, 103, 251-280.
15. Brochmann, C., Gabrielsen, T.M., Nordal, I., Landvik, J.Y. & Elven, R. (2003). Glacial survival or tabula rasa? The history of North Atlantic biota revisited. *Taxon* 3, 417-450.
16. Bruun, L., Kristensen, R.M., Nielsen, N., Pedersen, G.K. & Pedersen, P.M. (2006). *Arktisk Station 1906-2006*. København, Rhodos.
17. Böcher, J. (2001). *Insekter og andre smådyr - i Grønlands fjeld og ferskvand*. Forlaget Atuagkat.
18. Böcher, T. (2000). *Det grønne Grønland*. Forlaget Atuagkat
19. CAVM Team. (2003). Circumpolar Arctic Vegetation Map. (1:7,500,000 scale), Conservation of Arctic Flora and Fauna (CAFF) Map No. 1. U.S. URL <http://www.arcticatlas.org/maps/catalog/index>
20. Chown, S.L., Huiskes, A.H.L., Gremmen, N.J.M., Lee, J.E., Terauds, A., Crossbie, K., et al. (2012). Continent-wide risk assessment for the establishment of nonindigenous species in Antarctica. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 1-6.
21. Christoffersen, K., Amsinck, S., Landkildehus, F., Lauridsen, T.L. & Jeppesen, E. (2008). Lake flora and fauna in relation to ice-melt, water temperature and chemistry at Zackenberg. *Dynamic of a high Arctic Ecosystem: Relations to climate variability and change*.
22. Currie, D.J., Mittelbach, G.G., Cornell, H.V., Field, R., Guegan, J.-F., Hawkins, B.A., et al. (2004). Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, 7, 1121-1134.
23. Darwin, C. 1859. *The origin of species*, 1 edition. Penguin Books, England
24. Eberle, J.J. (2005). A new "tapir" from Ellesmere Island, Arctic Canada - Implications for northern high latitude palaeobiogeography and tapir palaeobiology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 227, 311-322.
25. Edwards, C.J., Suchard, M.A., Lemey, P., Welch, J.J., Barnes, I., Fulton, T.L., et al. (2011). Ancient hybridization and an Irish origin for the modern polar bear matriline. *Current Biology*, 21, 1251-8.
26. Ehrich, D., Alsos, I.G. & Brochmann, C. (2008). Where did the northern peatland species survive the dry glacials: Cloudberry (*Rubus chamaemorus*) as an example. *Journal of Biogeography*, 35, 801-814.
27. Eidesen, P.B., Carlsen, T., Molau, U. & Brochmann, C. (2007). Repeatedly out of Beringia: *Cassiope tetragona* embraces the Arctic. *Journal of Biogeography*, 34, 1559-1574.
28. Elias, S.A., Kuzmina, S. & Kiselyov, S. (2006). Late Tertiary origins of the Arctic beetle fauna. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 241, 373-392.
29. Elmendorf, S.C., Henry, G.H.R., Hollister, R.D., Björk, R.G., Björkman, A.D., Callaghan, T.V., et al. (2012). Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: Heterogeneity over space and time. *Ecology Letters*, 15, 164-175.

30. Elven, R., Murray, D.F., Razzhivin, V.Y. & Yurtsev, B.A. (2011). Annotated Checklist of the Panarctic Flora (PAF) Vascular Plants. URL <http://nhm2.uio.no/paf/>
31. Fløjgaard, C., Normand, S., Skov, F. & Svenning, J.-C. (2011). Deconstructing the mammal species richness pattern in Europe – towards an understanding of the relative importance of climate, biogeographic history, habitat heterogeneity and humans. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 218-230.
32. Forchhammer, M., Meltofte, H. & Rasch, M. (2009). Naturen og klimaændringerne i Nordøstgrønland. Aarhus Universitetsforlag.
33. Funder, S., Abrahamsen, N., Bennike, O. & Feyling-hanssen, R.W. (1985). Forested Arctic: evidence from North Greenland. *Geology*, 13, 542-546.
34. Funder, S., Bennike, O., Böcher, J., Israelson, C., Petersen, K.S. & Símonarson, L.A. (2001). Late Pliocene Greenland – The Kap København Formation in North Greenland. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 48, 117-134.
35. Gilg, O., Sittler, B. & Hanski, I. (2009). Climate change and cyclic predator-prey population dynamics in the high Arctic. *Global Change Biology*, 15, 2634-2652.
36. Hansen, E.S. (1987). Grønlands laver. *Urt*, 4, 27-38.
37. Harington, C.R. (2008). The evolution of Arctic marine mammals. *Ecological applications*, 18, 23-40.
38. Hoffmann, M.H. (2011). Not across the North Pole: Plant migration in the Arctic. *New phytologist*, 193, 474-480.
39. Hoffmann, M.H. & Röser, M. (2009). Taxon recruitment of the arctic flora: an analysis of phylogenies. *New phytologist*, 182, 774-80.
40. Høye, T.T. & Forchhammer, M.C. (2008). The influence of weather conditions on the activity of high-arctic arthropods inferred from long-term observations. *BMC ecology*, 8, 8.
41. Høye, T.T., Hammel, J.U., Fuchs, T. & Toft, S. (2009). Climate change and sexual size dimorphism in an Arctic spider. *Biology letters*, 5, 542-4.
42. Høye, T.T., Post, E., Meltofte, H., Schmidt, N.M. & Forchhammer, M.C. (2007). Rapid advancement of spring in the High Arctic. *Current Biology*, 17, R449-51.
43. IUCN. (2009). IUCN red list of threatened species, version 2009.1.
44. Jahren, A.H. (2007). The Arctic forest of the Middle Eocene. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 35, 509-540.
45. Jensen, D. & Christiansen, K. (2003). The biodiversity of Greenland – a country study. Technical Report no. 55. Pinngortitaleriffik, Grønlands Naturinstitut.
46. Jeppesen, E., Christoffersen, K., Landkildehus, F., Lauridsen, T., Amsinck, S., Riget, F., et al. (2001). Fish and crustaceans in Northeast Greenland lakes with special emphasis on interactions between Arctic charr (*Salvelinus alpinus*), *Lepidurus arcticus* and benthic chydorids. *Hydrobiologia*, 442, 329-337.
47. Jeppesen, E., Jensen, J., Lauridsen, T., Amsinck, S., Christoffersen, K., Søndergaard, M., et al. (2003). Sub-fossils of cladocerans in the surface sediment of 135 lakes as proxies for community structure of zooplankton, fish abundance and lake temperature. *Hydrobiologia*, 491, 321-330.
48. Jetz, W. & Fine, P.V. a. (2012). Global gradients in vertebrate diversity predicted by historical area-productivity dynamics and contemporary environment. *PLoS Biology*, 10, e1001292.
49. Koch, E. (1972). Coryphoid palm fruits and seeds from the Danian of Nûgssuag, West Greenland. *Meddelelser om Grønland*, 193, 1-38.
50. Kristmundsson, Á., Antonsson, T. & Árnason, F. (2010). First record of proliferative kidney disease in Iceland. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists*, 30, 35-40.
51. Labandeira, C.C., LePage, B.A. & Johnson, a H. (2001). A *Dendroctonus* bark engraving (Coleoptera: Scolytidae) from a middle Eocene *Larix* (Coniferales: Pinaceae): early or delayed colonization? *American Journal of Botany*, 88, 2026-39.
52. Larsen, H.C., Saunders, A.D., Clift, P.D., Beget, J., Wei, W. & Spezzaferri, S. (1994). Seven Million Years of Glaciation in Greenland. *Science*, 264, 952-955.
53. Lauridsen, T.L., Raundrup, K., Nymand, J. & Jeppesen, E. (2011). Sø-monitering med henblik for vurdering af klimaændringer i lavarktis – ved Nuuk. *Vand og Jord*, 4, 116-119.
54. LePage, B.A. & Basinger, J. (1991). A new species of *Larix* (Pinaceae) from the early tertiary of Axel Heiberg Island, Arctic Canada. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 70, 89-111.
55. LePage, B.A. (2003). A new species of *Thuja* (Cupressaceae) from the Late Cretaceous of Alaska: implications of being evergreen in a polar environment. *American Journal of Botany*, 90, 167-174.
56. Lenoir, J., Virtanen, R., Oksanen, J., Oksanen, L., Luoto, M., Grytnes, J.-A., et al. (2012). Dispersal ability links to cross-scale species diversity patterns across the Eurasian Arctic tundra. *Global Ecology and Biogeography*.
57. Lomolino, M.V., Riddle, B.R., Whittaker, R.J. & Brown, J.H. (2010). *Biogeography*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts, USA.
58. Matthews, J.V. & Oviden, L.E. (1990). Late Tertiary plant macrofossils from localities in Arctic/Subarctic North America: a review of the data. *Arctic*, 43, 384-392.
59. Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H.V., Allen, A.P., Brown, J.M., Bush, M.B., et al. (2007). Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 10, 315-31.
60. Mogensen, G. (1987). Grønlands mosser, *Urt* 4, 39-46.
61. Normand, S., Ricklefs, R.E., Skov, F., Bladt, J., Tackenberg, O. & Svenning, J.-C. (2011). Postglacial

- migration supplements climate in determining plant species ranges in Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 3644-3653.
62. Pearson, R.G. & Dawson, T.P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography*, 12, 361-371.
 63. Post, E. & Forchhammer, M.C. (2008). Climate change reduces reproductive success of an Arctic herbivore through trophic mismatch. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 363, 2369-75.
 64. Rannie, W.F. (1986). Number of vascular species in Arctic Canada. *Arctic*, 39, 133-137.
 65. Ruddiman, W.F. (2001). *Earth's climate: past and future*. W.H. Freeman & Co. New York.
 66. Sandel, B., Arge, L., Dalsgaard, B., Davies, R.G., Gaston, K.J., Sutherland, W.J., et al. (2011). The influence of Late Quaternary climate-change velocity on species endemism. *Science*, 334, 660-664.
 67. Stendel, M., Christensen, J.H. & Petersen, D. (2008). Arctic climate and climate change with a focus on Greenland. *Advances in Ecological Research*, 40, 2-5.
 68. Swanson, D.K. (2003) A comparison of taiga flora in north-eastern Russia and Alaska/Yukon. *Journal of Biogeography*, 30, 1109-1121.
 69. Svenning, J.-C. (2003). Deterministic Plio-Pleistocene extinctions in the European cool-temperate tree flora. *Ecology Letters*, 6, 646-653.
 70. Svenning, J.-C. & Skov, F. (2007a). Could the tree diversity pattern in Europe be generated by postglacial dispersal limitation? *Ecology letters*, 10, 453-60.
 71. Svenning, J.-C. & Skov, F. (2007b). Ice age legacies in the geographical distribution of tree species richness in Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 234-245.
 72. Svenning, J.-C., Fitzpatrick, M.C., Normand, S., Graham, C.H., Pearman, P.B., Iverson, L.R., et al. (2010). Geography, topography, and history affect realized-to-potential tree species richness patterns in Europe. *Ecography*, 33, 1070-1080.
 73. Svenning, J.-C., Normand, S. & Skov, F. (2008). Post-glacial dispersal limitation of widespread forest plant species in nemoral Europe. *Ecography*, 31, 316-326.
 74. Tedford, R.H. & Harington, C.R. (2003). An Arctic mammal fauna from the Early Pliocene of North America. *Nature*, 425, 2002-2004.
 75. Tkach, N.V., Röser, M. & Hoffmann, M.H. (2008). Range size variation and diversity distribution in the vascular plant flora of the Eurasian Arctic. *Organisms, Diversity & Evolution*, 8, 251-266.
 76. de Vernal, A. & Hillaire-Marcel, C. (2008). Natural variability of Greenland climate, vegetation, and ice volume during the past million years. *Science*, 320, 1622-1625.
 77. Vélez-Juarbe, J. & Pyenson, N.D. (2012). *Bohaskaia monodontoides*, a new monodontid (Cetacea, Odontoceti, Delphinoidea) from the Pliocene of the western North Atlantic Ocean. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32, 476-484.
 78. Walker, D.A., Reynolds, M.K., Daniëls, F.J.A., Einarsson, E., Elvebakk, A., Gould, W.A., et al. (2005). The circumpolar Arctic vegetation map. *Journal of Vegetation Science*, 16, 267-282.
 79. Westergaard, K.B., Alsos, I.G., Popp, M., Engelskjø, T., Flatberg, K.I. & Brochmann, C. (2011). Glacial survival may matter after all: Nunatak signatures in the rare European populations of two west-arctic species. *Molecular Ecology*, 20, 376-393.
 80. Westergaard, K.B., Jørgensen, M.H., Gabrielsen, T.M., Alsos, I.G. & Brochmann, C. (2010). The extreme Beringian/Atlantic disjunction in *Saxifraga rivularis* (Saxifragaceae) has formed at least twice. *Journal of Biogeography*, 37, 1262-1276.
 81. Whitlock, C. & Dawson, M.R. (1990). Pollen and Vertebrates of the Early Neogene Houghton Formation, Devon Island, Arctic Canada. *Arctic*, 43, 324-330.
 82. Willerslev, E., Cappellini, E., Boomsma, W., Nielsen, R., Hebsgaard, M.B., Brand, T.B., et al. (2007). Ancient biomolecules from deep ice cores reveal a forested southern Greenland. *Science*, 317, 111-114.
 83. Willis, K.J. & McElwain, J.C. (2002). *The evolution of plants*. Oxford University Press, New York.