



Lodjurspredation på räv

- och dess sekundära effekter
på bytespopulationerna

Slutrapport



J-O Helldin

*Grimsö forskningsstation,
Inst. för naturvårdsbiologi, SLU*

"Lodjuret kom från sydost i norrsluttningen mot Kvarnbergsvattnet och räven från sjön. Djuren hade tydligen stött ihop av en slump för inga spår på någon jakt eller strid fanns på platsen, endast något enda språng och sedan var allt över. Rävsvansen och några skinnbitar var allt man såg som var kvar av räven."

F. Nilsson

"I områden där lo stadigvarande uppehåller sig, försvinner räven, vare sig det nu beror på att han utrotas av lon eller helt enkelt skyr trakten. Ex. trakten kring Älvsjöhyttan, ett av lodjur under alla årstider frekventerat område. Enligt samstämmiga uppgifter av där boende jägare finns knappast någon räv där, ett rävspår är en sällsynthet."

E. Rådberg

"På spårsnö kan man konstatera att de skogsområden som ligger långt från byarna kan vara så gott som tomma på räv. Här brukar det vara betydligt lättare att hitta spår efter lodjur än att finna ett rävspår. [...] Ortsbefolkningen menar att räven drar sig till bebyggelsen eftersom han är rädd »loa» [...] Rävspåren är koncentrerade till byarna och deras närhet men även där är de fåtaliga [...] Det torde ej råda något tvivel om att den rika lostammen i trakten håller nere rävstammen mycket hårt."

K. H. Lundin

Berättelser från 1950- och 60-talens Bergslagen och Jämtland, sammanställda av Bertil Haglund (1966).

Helldin, J-O. 2004. Lodjurspredation på räv – och dess sekundära effekter på bytespopulationerna. Slutrapport för projektet finansierat av Naturvårdsverkets viltforskningsmedel.

Helldin, J-O. 2004. Lynx predation on red fox and its secondary effect on prey populations. Final report.

*Institutionen för naturvårdsbiologi, SLU
Grimso forskningsstation
730 91 Riddarhyttan
www-grimso.slu.se*

Foto
*Räv sid 1: Åke Aronsson
Övriga bilder förf.*

Innehåll

Sammanfattning	4
English summary	5
Inledning	7
Metoder	12
Studieområden	12
Populationsindex	12
Fångst och pejling av räv	14
Mortalitet för räv	15
Biotopval för räv och lodjur	16
Rävdiet	16
Simuleringar av lodjursetablering	17
Resultat	20
Mortalitet för räv (hypotes 1)	20
Biotopval för och spatiell separation mellan lo och räv (hypotes 2)	20
Populationstätheter (hypotes 3-5)	21
Populationssimulering (hypotes 3-5)	26
Rävdiet (hypotes 6)	28
Diskussion	29
Betydelse för viltförvaltningen	33
Tillkännagivanden	35
Referenser	35
Appendix	39



Sammanfattning

1. Predation mellan rovdjur har potentiellt stor betydelse för populationsdynamik och struktur i viltsamhällen. I det här projektet studerades lodjurspredation på räv, och de effekter denna har på rävpopulationen, men även effekterna på lodjurets och rävens gemensamma bytesarter. Data från Mellansverige (med tyngdpunkt på Grimsö forskningsområde) från perioden 1989-2003 utnyttjades.
2. Rävar pejlades för att studera dödlighet och områdesutnyttjande. Data på räv, lodjur, rådjur, skogshare och skogshöns från Grimsös och Svenska Jägarförbundets viltövervakning analyserades. Födoval hos räv studerades genom spillningsanalys.
3. Studien gjordes under en period av ökning i lodjurspopulationen. Jämförelser av områdesutnyttjande och födoval hos räv gjordes med resultat från en motsvarande studie på 1970-talet (innan lodjursetablering). Jämförelser gjordes också med resultat från lodjursprojektet på Grimsö.
4. En årlig mortalitet från lodjur på ca 14 % av de vuxna rävarna beräknades från pejldata. Denna mortalitet bedömdes åtminstone delvis som additiv.
5. Rävarna uppehöll sig mer i närheten jordbruksmark och byggnader än vad som förväntades av slumpen, och i jämförelse med vad rävar gjorde på 70-talet. Någon spatiell separation med lodjur kunde dock inte påvisas.
6. Antalet rävkullar på Grimsö minskade efter lodjursetablering med ca 6 % årligen. Även andra index på rävtäthet från Grimsö och Örebro län angav vikande rävpopulation. I de norra Svealandslänen var avskjutningen av räv lägre i områden med tätare förekomst av lodjur (i södra Norrlandslänen var dock trenden den motsatta).
7. För skogshare och skogshöns ökade täthetsindex från Grimsö och Örebro län efter lodjursetablering, och i norra Svealandslänen fanns en tendens till högre avskjutning av dessa arter i områden med tätare lodjurspopulation. För rådjur kunde ingen motsvarande positiv effekt av lodjursförekomst skönjas.
8. Populationsmodellering visade att lodjursetablering kan leda till ökad täthet av bytesarterna, om lodjuren förmår minska tätheten av räv. Initialt kan dock en nedgång i bytespopulationerna förväntas.
9. Rävarna konsumerade mer rådjurskadaver än under 70-talet. Födan vintertid utgjordes till hälften av rådjur, vilka i stor utsträckning kan ha varit loslagna. Lodjuren kan på detta sätt förse rävarna med en viktig födoresurs. Att rävpopulationen trots detta verkar minska antyder emellertid att födotillgången inte är avgörande för rävarna i dagsläget.

10. Resultaten ger bättre förutsättningar att förutsäga utvecklingen av lodjurs- och småviltpopulationerna, och de kan skapa ökad tolerans för lodjur hos allmänheten. Studien visar på toppredatorernas roll som nyckelarter i ekosystemen, och på betydelsen av att beakta interaktioner mellan rovdjur vid bedömning av predationseffekter på vilt och tamdjur.

English summary

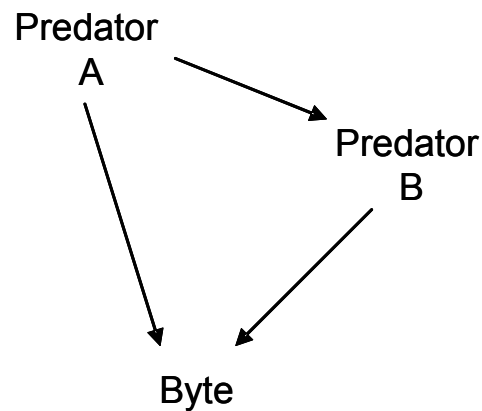
Helldin, J-O. 2004. Lynx predation on red fox and its secondary effect on prey populations. Final project report, Grimsö Wildlife Research Station, Dept. of Conservation Biology, SLU.

1. Interspecific killing among carnivores has a great potential in regulating game population dynamics and community structure. In this project, lynx (*Lynx lynx*) predation on red fox (*Vulpes vulpes*), and its effects on the fox population were studied, along with population effects on their common prey. Data derived from mid-Sweden (primarily Grimsö Wildlife Research Area) from the years 1989-2003.
2. Red foxes were radiotracked to obtain data on mortality and space use. Data were analyzed on red fox, lynx, roe deer (*Capreolus capreolus*), mountain hare (*Lepus timidus*) and forest grouse from monitoring programmes at Grimsö and the Swedish Association for Hunting and Wildlife Management. Food choice of red fox was studied by scat analyses.
3. The study was conducted during an increase in the lynx population. Space use and food choice of red fox were compared with results from a similar study conducted in the 1970s (before lynx established). Results from the lynx project at Grimsö were also used for comparison.
4. Radio tracking data indicated a yearly mortality of ca 14 % of adult foxes due to lynx predation. This mortality was at least in part assumed to be additive.
5. Red foxes stayed more in the vicinity of farmland and settlements, compared to chance, and compared to what foxes did in the 70s. However, no spatial separation between red fox and lynx could be shown.
6. The number of fox litters in the Grimsö area showed a yearly decrease by 6 % after lynx established. Also other fox population indices from Grimsö and Örebro county implied a receding red fox population. In the counties of northern Svealand, the red fox hunting bag was lower in areas with higher lynx abundance (however, for the counties of southern Norrland the trend was opposite).

7. For mountain hare and forest grouse, population indices from Grimsö and Örebro county increased after lynx established, and in the counties of northern Svealand there was a tendency to higher hunting bags of these species in areas with dense lynx population. For roe deer, no comparable positive effect of lynx abundance could be noted.
8. Population modelling showed that the establishment of lynx can lead to increased prey densities, if lynx can lower the density of red fox. Initially, however, a decline in prey populations can be expected.
9. Red foxes consumed more roe deer carcasses compared to the 70s. Roe deer constituted half of the winter food for foxes, and many of these deer may have been killed by lynx. By this, lynx may supply foxes with an important food resource. The decrease in the fox population indicates, however, that the food supply is not a important determinant of the fox population density at present.
10. The results could enhance predictions of lynx and small game population trends, as well as increase the public tolerance for lynx. The study highlights the role of top predators as keystone species in ecosystems, and the importance of considering interactions among carnivores when assessing predation effects on game and live stock.

Inledning

Rovdjur dödar ibland andra rovdjur. Rapporter om detta är ofta av anekdotisk karaktär, och kanske därför har sådan predation traditionellt ansetts obetydlig. På senare år har dock dödande och predation mellan födokonkurrenter ("intraguild predation"; figur 1) alltmer uppmärksamats som betydelsefull för populationsdynamik och därmed struktur i terrestra vertebratsamhällen. Ämnet har under fr a 90-talet givits en mer solid teoretisk grund, och förutsättningar för olika utfall har undersökts (Polis m fl 1989, Pimm 1991, Polis & Holt 1992, Polis & Strong 1996, Holt & Polis 1997).



Figur 1. Näringskedja med intraguild predation. En rovdjursart dödar och äter ett (ofta mindre) rovdjur, som samtidigt är konkurrent om en födoresurs. Pilarna representerar predation och/eller påverkan.

Flera studier har givit exempel på populationseffekter av predation mellan rovdäggdjur. Sålunda har t ex föreslagits att små mustelider kan begränsas av rävpredation (Latham 1952, Mulder 1990), och att gepardens och afrikanska vildhundens sällsynthet beror på kraftig predation från större rovdjur, fr. a. lejon och hyena (Laurenson 1995, Creel & Creel 1996). Efter etablering av varg på Isle Royale och i Yellowstone har prärievargen i områdena minskat kraftigt eller helt försvunnit, detta fr a till följd av predation från varg (Krefting 1969, Crabtree och Sheldon 1999).

För att undkomma predation kan utsatta arter undvika områden där större antagonister finns, något som också kan få stor effekt på populationsnivån även om den enskilda individen på detta sätt undviker att bli dödad. T ex väljer fjällrävar att föda sina ungar långt bort från närmaste förekomst av rödräv, en känd predator på fjällrävsungar, och den svaga svenska fjällrävspopulationen tros åtminstone delvis bero på rödrävsexpansionen i fjällvärlden (Tannerfeldt m fl 2002). På den Nordamerikanska prärien hittades de flesta rävgryten i närheten

av gårdar och vägar, platser som undveks av prärievarg (Sargeant m fl 1987), och rävtätheten tenderar att vara högre i områden där tätheten av prärievarg är låg (t ex Voigt och Earle 1983, Schmidt 1986, Peterson 1995).

Effekterna på populationsnivån kan fortplantas nedåt i näringskedjan, s k trofiska kaskader, med en motsatt populationsförändring av den mindre predatorns bytesdjur. I Kalifornien noterades större fågeldiversitet vid närvaro av prärievarg, och frånvaro av räv och tamkatt (Soulé m fl 1988). Under den skandinaviska rävpopulationens svacka under 80-talet ökade antalet mårdar (Lindström m fl 1995), med en minskning i ekorrpopulationen som följd (egna opubl. data).

I den mån bytesdjuren är gemensamma för de inblandade rovdjursarterna kan effekterna bli oväntade: förekomsten av ett rovdjur kan, genom att begränsa populationen av en mindre konkurrent, leda till en ökning av vissa bytesdjur (Polis & Holt 1992, Holt and Polis 1997). Också på detta finns flera exempel bland rovdäggdjuren. Prärievarg i Nordamerika rövar andreden, men änder visade ändå en större häckningsframgång i områden där prärievargen dominerar över rödräven, en annan bopredator (Sovada m fl 1995). Trots att den spanska lon lever nästan enbart på vildkanin noterades högre täthet av vildkanin i områden med lo, p g a att lodjuren begränsar antalet mindre predatorer, fr a mungo, vilka också tar kaniner (Palomares m fl 1995).

I en översikt över rovdjurslitteratur från hela världen fann Palomares och Caro (1999) 97 artpar där den ena arten dödat den andra (eller de bäge arterna dödat varandra). De beskrev följande generella mönster:

- Det sker ofta mellan arter med stort dietöverlapp,
- det sker ofta i anslutning till kadaver, och
- ofta sker ingen konsumtion av det slagna rovdjuret, men
- konsumtion är vanligare då det råder födobrist.

De drog slutsatsen att dödande mellan rovdäggdjur har en potentiellt stor betydelse för ekologi och naturvård, och att ämnet i förhållande till detta var bristfälligt studerat. De efterlyste därför studier som kvantifierade effekterna av intraguild predation på rovdjurs- och bytespopulationerna, och menade att naturliga experiment i kombination med monitoring av viltpopulationer kan vara nödvändiga förutsättningar för sådana studier.

Att lodjur i Skandinavien både dödar och äter räv är känt sedan gammalt (t ex Haglund 1966). I 22 tidigare studier av lodjurets diet i Nordeuropa (norr om 55° N) hade räv konsumerats i 15 (tabell 1). Även om Pulliainen (1965) nämner räv som ett av lodjurets huvudbyten i Finland, får man nog anta att konsumtionen av räv oftast har liten direkt energetisk betydelse för lodjuret. I de studier där räv förekom i dieten utgjorde arten bara i genomsnitt 3,6 % (0,7-8,8 %) av bytena (tabell 1). Lodjuren lämnar också många slagna rävar utan att äta av dem (37 %, att jämföra med nära 0 % av slagna rådjur och harar; Sunde m fl 1999). Drivkraften för lodjur att döda räv skulle istället för furagering kunna vara eliminering av en konkurrent och kanske också fiende till de egna ungarna.

Tabell 1: Predation på och konsumtion av räv i nordeuropeiska studier av lodjurets diet. Samtliga studier är att betrakta som oberoende av varandra.

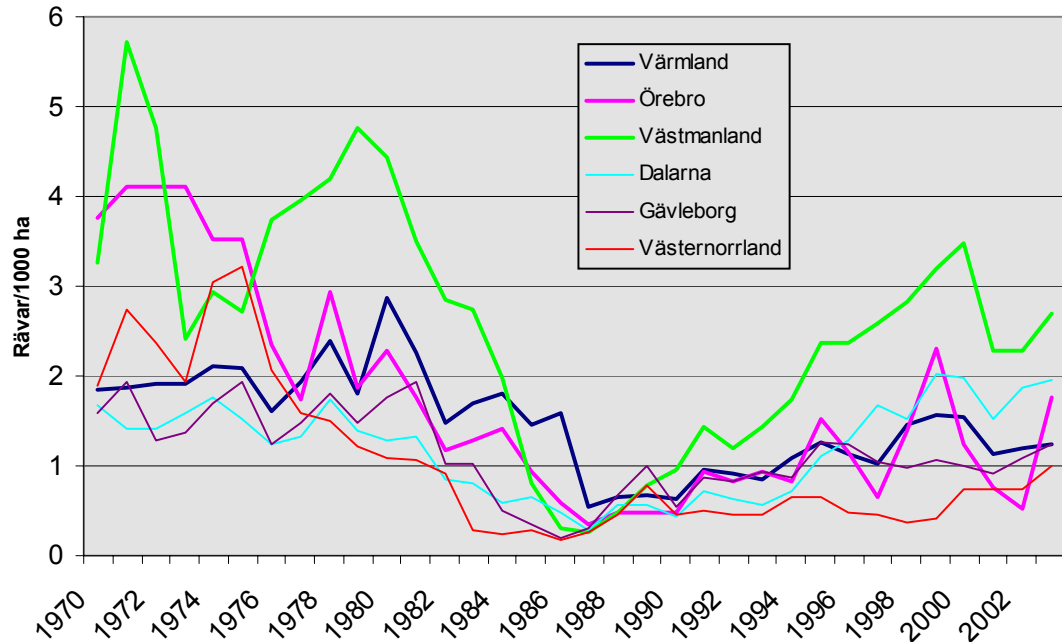
Område	Antal fynd	% av byten	Data	Period	Källa
N Sverige	2	7,7	Mag-/tarminnehåll	1957-65	Haglund 1966
N+M Sverige	0	0	Kadaver (snöspårning) + spillning	1960-63	Haglund 1966
N+M Sverige	0	0	Mag-/tarminnehåll	1996-99	Moshøj 2002
M Sverige	1	0,7	Kadaver (pejling) + spillning	1997-99	Moshøj 2002
SÖ Norge	3	2,2	Kadaver (snöspårning)	1960-82	Dunker 1988
Norge	0	0	Mag-/tarminnehåll	1960-66	Sunde och Kvam 1997
Norge	6	7,6	Kadaver (snöspårning)	1966-75	Sunde och Kvam 1997
Norge	0	0	Mag-/tarminnehåll	1988-96	Sunde och Kvam 1997
Norge	1	3,2	Kadaver (snöspårning)	1995-96	Sunde m fl 2000
Norge	1	0,7	Spillning	1994-97	Sunde m fl 2000
S Norge + N Sverige	8	?	Kadaver (pejling)	1995-98	Linell m fl 1998
SÖ Finland 1975	3	8,8	Kadaver (snöspårning)	1956-68	Pulliainen och Hyypä
SÖ Finland	1	1,1	Mag-/tarminnehåll	1967-80	Pulliainen 1981
Ö Finland	8	1,7	Mag-/tarminnehåll	1980-90	Pulliainen m fl 1995
SV Finland	1	0,8	Mag-/tarminnehåll	1985-90	Pulliainen m fl 1995
NV Ryssland (Karelen)	0	0	”Bytesrester”	1967-97	Danilov m fl 2003
NV Ryssland (St Petersburg)	4	3,8	”Bytesrester”	?	Novikov m fl 1970 Danilov m fl 2003
NV Ryssland (Novgorod)	1	2,5	”Bytesrester”	?	Danilov m fl 1979 i Danilov m fl 2003
NV Ryssland (Pskov)	2	3,3	”Bytesrester”	?	Danilov m fl 1979 i Danilov m fl 2003
Estland	?	7,0	Maginnehåll och spillning	?	Danilov m fl 2003
Lettland	0	0	Maginnehåll	?	Danilov m fl 2003
Litauen	0	0	Maginnehåll	?	Matuzevicius 1972 i Danilov m fl 2003

Lo och räv har flera viktiga gemensamma bytesdjur – primärt rådjur, hare och skogshöns. Rådjuret är lodjurets stapelföda i Sverige söder om renbeteslandet (Glöersen & Liberg 1998, Moshøj 2002). I avsaknad av rådjur och andra mindre klövdjur består lodjurets diet på nordliga breddgrader i huvudsak av hare (70-80 %), och även skogshöns kan utgöra en betydande del (10-20 %; Pulliainen m fl 1995, Danilov m fl 2003). Även om rådjur (kid), hare och skogshöns inte utgör rävens stapelföda på samma sätt är de alla viktiga byten för räven under dåliga sorkår, och räven har visats kunna påverka förekomsten av dessa byten negativt (Angelstam m fl 1984, Lindström m fl 1994, Smedshaug m fl 1999, Kjellander & Nordström 2003). Tydligast är rävens påverkan på har- och skogshönspopulationerna, och även om räven kan ta en stor andel rådjurskid (Cederlund och Liberg 1995) har detta ingen dramatisk effekt på vårpopulationen av rådjur (Lindström m fl 1994, Kjellander & Nordström 2003).

Sannolikt råder alltså födokonkurrens mellan de båda rovdjursarterna, där lodjuren visserligen är effektivare predatorer, men rävarna i kraft av sitt större antal ändå har en större påverkan på småviltpopulationerna. Genom att ”hålla efter” rävarna skulle lodjuren kunna skapa utrymme för ökningar hos de gemensamma bytesarterna. Främst förväntas detta gälla för hare och skogshöns. För rådjurens del skulle det kunna leda till en ökad kidöverlevnad, och därmed en förstärkning av höstpopulationen, men knappast till ett ökat medelantal rådjur. För detta är lodjuret en alltför betydelsefull rådjurspredator (Liberg 1998). Möjligen skulle det kunna innebära att lodjurens nettoeffekt på rådjurspopulationen blir mindre än man annars skulle vänta sig.

Haglund (1966) nämner från studier i mellersta Sverige under 50-talet flera indicier på glesa rävpopulationer i områden med en fast lodjurspopulation, på att rävarna antingen togs av lodjuren eller helt enkelt undvek trakten. Han menade också att rävar i sådana områden drog sig till bebyggelse och jordbruksmark (och antydde att drivkraften bakom detta beteende var att lodjuren inte uppehöll sig där). Bjärvall & Lindström (1984) testade hypotesen om färre rävar i områden med lodjursförekomst och fann stöd för den i rovdjursspårningar i Norrbottens fjällvärld (även om skillnaden ingalunda var dramatisk). Enligt samma resonemang har den täta rävpopulation vi haft i Skandinavien sedan 50-talet (med undantag för 80-talets svacka) delvis skyllts på avsaknad av rävens naturliga fiender, fr a lo och varg (Lindström m fl 1994).

Förhållandet räv/lo kompliceras dock av att räven också utnyttjar de rådjurskadaver som lodjuren lämnar (Jedrzejewska och Jedrzejewski 1998). Så mycket som 25 % av de byten lodjuren slår kan konsumeras av asätare, där räv är en av de viktigaste (Jedrzejewska och Jedrzejewski 1998). Rävar följer ofta lodjurets spårlöpa på jakt efter något ätbart (Haglund 1966). Kadaver är viktiga för rävens överlevnad under stränga vintrar då övriga bytesarter felar (Cederlund och Lindström 1983). Lodjuren skapar en god och stabil tillgång på rådjurskadaver i markerna. Utfallet av loförekomst för rävarna är därför oklart.



Figur 2. Den mellansvenska rävpopulationen har i stor utsträckning återhämtat sig efter svackan i samband med skabbutbrottet på 70- och 80-talen. Här exemplifierat med avskjutningsstatistik från 6 mellansvenska län.

Den mellansvenska rävpopulationen återhämtade sig alltså under tidigt 90-tal (se figur 2). Detta, samt ökningen i lodjurspopulationen under fr a det senare 90-talet (Liberg 1998), skapade förutsättningar att studera hur räven påverkas av en etablering av lodjur, och hur det i sin tur påverkar deras gemensamma bytesarter. Sådana studier inleddes 1999 inom Grimsö-projektet *Lopredation på räv, och dess sekundära effekt på bytespopulationerna*, med finansiering av Naturvårdsverket. Jag avsåg att testa följande **hypoteser**:

1. Lopredationen på räv är i en storleksordning att den kan påverka rävpopulationen.
2. Rävar drar sig mot öppen mark och bebyggelse för att undvika lodjur.
3. På någon av dessa orsaker är det glesare med räv i områden med tät lodjurspopulation.
4. Det är därmed tätare förekomst av hare och skogshöns i områden med tät lodjurspopulation.
5. För rådjur leder tät förekomst till en ökad andel kid, dock ingen ökad populationstäthet.
6. Räven äter mer rådjur (kadaver) vid förekomst av lo.

Hypotes nr 6 motverkar i viss mån effekterna av hypoteserna 1 och 2.

Inom projektet sammanställdes och analyserades data från Grimsös och Jägareförbundets viltövervakning, mättes predation på rävpopulationen, samt studerades diet och biotopval hos räv. Som ett komplement studerades biotopval hos lodjur samt predation på rådjurskid i samarbete med andra Grimsöprojekt (redovisas i detalj i annat sammanhang). Baserat på empiriska data modellerade jag tänkbara utfall av loförekomst på populationerna av räv, skogshare och rådjur.

Metoder

Studieområden

Projektet hade studieområden på tre nivåer (se figur 3):

1. **Norra Svealand och södra Norrland** (= Värmlands, Örebro, Västmanlands, Dalarnas, Gävleborgs och Västernorrlands län). Dessa län utgjorde det sammanhängande svenska utbredningsområdet för lodjur under studien (renbeteslandet undantaget). Området delades upp i de tre sydliga länen (Värmland, Örebro och Västmanland, här kallat norra Svealand) och de tre nordliga (södra Norrland). Det sydliga området skiljer sig från det nordliga bl a genom ett större inslag jordbruksmark, en tätare rådjurspopulation samt en senare och kraftigare ökning i lopopulationen (Cederlund och Liberg 1995, Liberg 1998).
2. **Örebro län**. Länet omfattar såväl större områden med jordbruksmark i söder som skogsbygd i norr. Expansion norrifrån och kraftig ökning i lopopulationen under 90-talet.
3. **Grimsö forskningsområde** (inkl. det direkta närområdet, sammanlagt ca 20.000 ha). Området består i huvudsak av skogsmark, med mindre områden med jordbruksmark, främst i anslutning till byar och gårdar. I detta område etablerades relativt snabbt en tät förekomst av lodjur omkring år 1996, från att arten innan saknats eller förekommit endast sporadiskt (åtminstone från 70-talet och framåt).

Populationsindex

Från Svenska Jägareförbundet erhöles avskjutningsstatistik på kretsnivå (≈kommunnivå) för räv, rådjur, skogshare, tjäder, orre och järpe från norra Svealand och södra Norrland jaktsäsongerna 1995/96-2002/03. Fälthare uteslöts, då arten förekommer endast inom delar av området. Siffrorna för skogshönsen (tjäder, orre och järpe) summerades. Endast uppgifter från kretsar med rapporterad areal ≥ 20 % användes. Genomsnittsvärden för tidsperioden beräknades för varje krets.

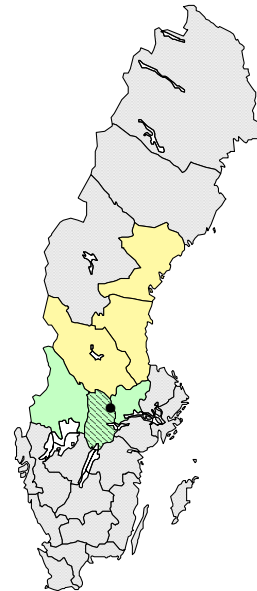
Från samma område erhöles via Viltskadecenter bearbetade data på antalet lodjur/krets funna vid den inventering som genomfördes i Jägareförbundets regi i januari 1995 (Liberg och Glöersen 1995), 1996 (Glöersen 1996), 1998 (Glöersen och Liberg 1998), 2000 (Liberg och Glöersen 2000) och 2001 (Liberg

och Glöersen 2001). Endast uppgifter från kretsar med rapporterad areal ≥ 20 % användes. Genomsnittsvärden för perioden 1994/95-2000/01 beräknades för varje krets.

Populationsuppskattningar för lodjur, räv, rådjur, skogshare, tjäder, orre och järpe jaktsäsongerna 1988/89-2002/03 erhöles från ca 200 jägare i Örebro län. Jägarna rapporterade på enkäter årligen om de uppfattat populationerna som "minskande", "oförändrade" eller "ökande" på sina jaktmarker jämfört med föregående år. Detta omvandlades matematiskt genom att rapporterna gavs värdena 0, 0,5 respektive 1, och ett årligt genomsnitt beräknades. För lodjur beräknades årligen endast andelen av rapporterna där "förekomst" angavs. På dessa sätt erhöles för samtliga arter ett relativt index mellan 0 och 1. För skogshönsen beräknades medelvärdet för de tre arterna. Ett problem med jägarenkäten är att rovdjurspopulationer oftast anges som ökande och växtätare oftast som minskande, en skillnad som förmodligen speglar hur "önskvärda" arterna är i jägarnas ögon (snarare än att rovdjur ständigt är i ökande och växtätarna håller på att försvinna). Det är därför tveksamt om materialet duger till analysera nivåer. Det är dock min övertygelse att de trender materialet visar är relevanta.

Figur 3. De tre nivåerna av studieområde:

- 1) södra Norrland (gult) och norra Svealand (grönt),
- 2) Örebro län (streckad yta), och
- 3) Grimsö forskningsstation (svart punkt i norra Örebro län).



Populationsindex för rådjur, hare och skogshöns på Grimsö forskningsområde vintrarna 1988/89-2002/03 erhöles genom den spillningsinventering som ingår i Grimsös basverksamhet (se Pehrson 1997 för detaljer). Som index för rävpopulationen 1989-2003 användes främst antalet rävkullar inom Grimsö forskningsområde. Detta värde erhöles genom den årliga grytinventeringen inom Grimsös basverksamhet (se Lindström m fl 1994 för detaljer). Som ett komplement till grytinventeringen beräknades också antalet rävar som observerades inom forskningsområdet av Grimsös personal. Dessa observationer utgjorde inte en reguljär inventering, utan insatsen antogs varit lika mellan åren.

Fångst och pejling av räv

Levandefångst av räv bedrevs inom Grimsö forskningsområde under tre höst/vintersäsonger (augusti-mars), från hösten 1999 till vintern 2002. För denna fångst användes värmländskt rävbås. Rävarna sövdes, vägdes, mättes, köns- och åldersbestämdes (grov åldersbestämning baserad på tanduppsättning/tandslitage), samt märktes med öronclips (av märket Dalton) och radiosändarhalsband (av märket Telonics, med mortalitetsfunktion). Med denna fångst erhöles rävar som nått vuxenstorlek, och dessa definierades som "vuxna", även om de i många fall inte uppnått könsmognad (se tabell 2).

Tabell 2: Rävar av vuxenstorlek (ålder $\geq$ ca 4 mån) fångade och pejlade på Grimsöområdet, den period de pejls, och deras öde.

Räv	Kön	Ålder ¹	Start	Slut	Öde	Antal dagar
Adal	M	1	990819	010123	Utvandrad?	523
Bosse	M	1	990819	000924	Utvandrad	36
Clint	M	1	990823	000104	Utvandrad?	134
Diana	F	1	990825	020222	Sändare tystnat	912
Elvira	F	1	990902	010517	Loriven	623
Felicia	F	5	000105	000704	Trafikdödad	181
Igor	M	1	000816	001117	Sändare tystnat	94
Jenny	F	1	000816	000907	Sändare tystnat	20
List	M	1	000911	020618	Okänt	645
Mickel	M	15	001003	021017	Riven av hund/räv	744
Nina	F	?	010317	010830	Utvandrad	166
-"			020801	021205	Sändare tystnat	127
Olle	M	1	010923	011204	Utvandrad?	72
Petter	M	1	010902	020902	Okänt	365
-"			030715	031103	Sändare tystnat	111
Qvanta	F	1	010905	010915	Trafikdödad	10
Rosita	F	1	010914	020102	Utvandrad?	110
Sven-Å	M	1	010924	030515	Loriven	598
Teresia	F	1	011008	(031222)	(levande)	(805)
Urga	F	1	011016	030122	Loriven	463
Verner	M	1	011016	020206	Utvandrad?	113
Weronika	F	1	011102	020916	Riven av hund/räv	318

¹ Ålder vid märktillfället, angivet som antalet påbörjade levnadsår.

Fångst av rävvvalpar (ca 2 mån ålder) genomfördes inom Grimsö forskningsområde somrarna 2000 och 2001 (se tabell 3). Valparna fångades i gryt eller sprangs ikapp, vägdes, mättes, könsbestämdes, samt märktes med öronclips (av märket Dalton) och expanderande radiosändarhalsband (av märket AVM).

Rävarna pejlades sedan (triangel- eller krysspejling) vanligtvis 1-2 ggr/vecka till mortalitet eller tills signalen inte längre kunde upptäckas inom eller i närheten av forskningsområdet. Vid mortalitet fastställdes dödsorsaken via omständigheter på fyndplatsen samt obduktion. Obduktioner utfördes dels av Grimsöpersonal, dels av SVA. Kompletterande åldersbestämning av döda rävar gjordes genom tandsnittning (Matson's Lab., Montana, USA).

Pejlingen pågick fram t o m december 2003, då endast en räv med fungerande sändare fanns kvar.

Tabell 3: Rävvvalpar (ålder < ca 4 mån) fångade och pejlade på Grimsöområdet, den period de pejlats, och deras öde.

Räv	Kön	Start	Slut	Öde	Antal dagar
Gudrun	F	000619	000630	Loriven	11
Hildur	F	000619	000721	Sändare tystnat	32
Igor	M	000621	000816	(övergår till tab.2)	55
Jenny	F	000621	000711	Sändare tystnat	20
-"-		000809	000816	(övergår till tab.2)	7
Karin	F	000621	000712	Sändare tystnat	21
Olle	M	010628	010703	Sändare tystnat	5

Mortalitet för räv

Mortalitets-/överlevnadsberäkningar utifrån pejldata gjordes enligt Trent & Rongstad (1974). För vuxna rävar beräknades en årlig mortalitet, under antagandet att mortalitetsrisken är lika hela året. För valpar beräknades mortaliteten för perioden 15 maj-15 augusti, med det grundantagandet att mortalitetsrisken för valparna är lika under den perioden, men noll dessförinnan, under den tid då valparna ofta befinner sig inne i grytet. Efter 15 augusti övergick de enligt definition till vuxna.

Årlig mortalitet från lopredation beräknades också utifrån de loslagna rävar som hittades under Jägareförbundets loinventeringar (snöspårning) vintrarna 1994/95, 1995/96, 1997/98, 1999/2000 och 2000/01 (data erhållna via Olof Liberg). Även här antogs att lomortaliteten på vuxna rävar är lika under hela året. Antalet loslagna rävar dividerades med det antal "lo-år" (lodygn X 365) som spårningarna sammanlagt representerade.

Biotopval för räv och lodjur

Pejlpositionerna för de vuxna rävarna analyserades med avseende avståndet till närmaste jordbruksmark eller gård. Ett medelavstånd beräknades för varje individ. Endast rävar med minst 10 positioner inkluderades i analysen. På samma sätt analyserades positioner från rävar pejlade på Grimsö forskningsområde under åren 1976-79 (inom det dåvarande rävprojektet under ledning av Erik Lindström). Slumpmässiga värden på avstånd erhöles genom att 1000 positioner fördelades slumpvis inom ett 95 % Kernel-hemområde (ArcView GIS 3.2a) för varje individ, och medelavståndet för dessa positioner beräknades.

Från Grimsöprojektet "Lodjur i Bergslagen" (Henrik Andrén) erhöles pejlpositioner för vuxna lodjur från perioden 1997-2003. Då studieområdet för lopprojektet omfattade stora delar av Bergslagen gjordes ett urval av lodjur med hemområden i eller i anslutning till Grimsö forskningsområde, ofta överlappande med de pejlade rävarnas hemområden. Lodjurspositionerna analyserades på samma sätt som rävarna (inkl. slumpmässiga värden).

I analyserna av biotopval jämfördes resultaten för de tre grupperna (rävar 1976-79, rävar 1999-2003 resp. lodjur 1999-2000) med slumpen och med varandra (rävar 1976-79 vs. rävar 1999-2003 och rävar 1999-2003 vs. lodjur 1999-2000). Analyserna gjordes på individnivå. Då samtliga rävar som pejlades 1976-79 var tikar, som dessutom bara följdes under januari-juli, jämfördes för den senare perioden motsvarande positioner (alltså för tikar januari-juli) med övriga positioner.

Rävdiet

Rävspillningar samlades in från Grimsö forskningsområde under perioden juni 1999-april 2002. Spillningarna samlades in längs ett system av stigar och skogsbilvägar (som hade rensats från äldre spillningar). Under sommarhalvåret (maj-oktober) skedde insamlingen varje månad. Under vinterhalvåret (november-april) omöjliggjorde snö en regelbunden insamling. Istället avsåktes sträckorna vid ett eller två tillfällen, då snöförhållandena var lämpliga, samt i slutet av säsongen, efter att snön försvunnit. Vintertid samlades också spillning in i samband med snöspårning. Ett urval av 350 spillningar analyserades.

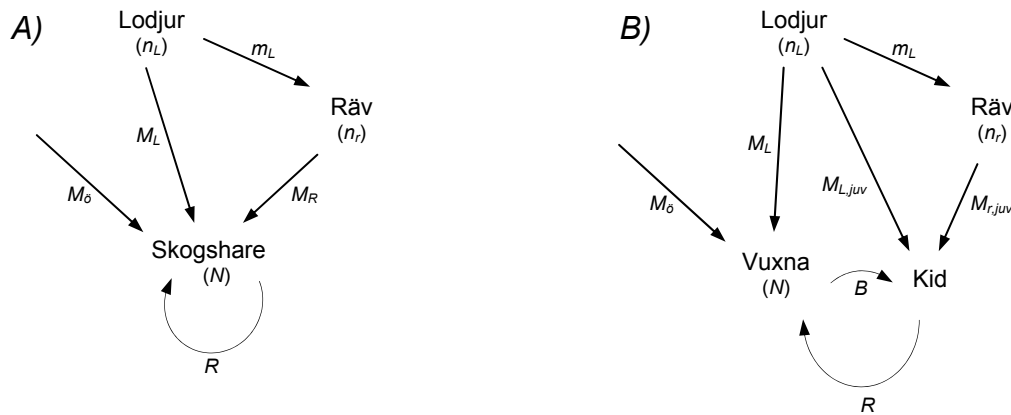
Spillningarna torkades vid 110°C i >5 timmar och vägdes. Innehållet examinerades makroskopiskt och mikroskopiskt, och jämfördes med litteratur (Day 1966, Brunner and Coman 1974, Debrot m fl 1982) och en referenssamling. Födorester hänfördes till någon av 10 kategorier/bytesslag (se tabell 6).

Fördelningen av olika byten i dieten beräknades dels som andel av alla byten, dels som andel av konsumerad biomassa. Som en bytesenhet räknades förekomst av ett bytesslag i en spillning. Konsumerad biomassa beräknades genom att med ögat uppskatta andelen av en spillning som bestod av ett visst bytesslag, samt multiplicera med spillningens torrsvikt (Reynolds and Aebischer 1991) och med en omvandlingsfaktor som motsvarar bytesslagets smältbarhet för räven (enl. Lockie 1959, 1961).

Resultaten från rävdietstudien jämfördes med en motsvarande studie som gjorts med samma metodik och inom samma område åren 1975-1979 (Lindström 1982). I analyserna användes endast vinterdieten, eftersom rådjurskonsumtionen då uteslutande torde utgöras av kadaver, medan rävarna på sommaren själva kan ta kid.

Simuleringar av lodjursetablering

Effekter på bytespopulationen av lodjurförekomst med intraguild predation på räv simulerades med en matematisk modell baserad på täthet och predation i 2 st treartssystem: lodjur – räv – skogshare (figur 4a) respektive lodjur – räv – rådjur (figur 4b). Haren användes här som typart för de mindre bytesarterna.



Figur 4. Populationsmodellen för trofiska interaktioner i två treartssystem: A) lodjur – räv – skogshare, och B) lodjur – räv – rådjur. Se texten för ytterligare förklaringar.

Populationstätheten av bytet (N) vid tiden t beräknades enligt:

$$N_{(t)} = N_{(t-1)} * (1 + R_{(t-1)}) * (1 - M_{r(t-1)} - M_{L(t-1)} - M_\delta)$$

där R är rekryteringen, M_r är rävpredationen (i andel av populationen), M_L lopredationen, M_δ övrig dödlighet (konstant), och tidsenheten är ett år. För rådjur antogs predationen vara åldersspecifik, med en avvikande predation på kid (≤ 2 mån), och rekryteringen (R) beräknades därför enligt:

$$R_{(t)} = B_{(t)} * (1 - M_{r,juv(t)} - M_{L,juv(t)})$$

där B är reproduktionen (antalet födda kid/individ i den reproducerande populationen), $M_{r,juv}$ är rävpredationen på kid och $M_{L,juv}$ är lopredationen på kid. Predationen från räv och lodjur antogs variera linjärt med tätheten av respektive predator. Tätheten av räv (n_r) beräknades enligt:

$$n_{r(t)} = n_{r(t-1)} * (1 - m_{L(t-1)})$$

där m_L är lopredationen på räv. $M_{\bar{O}}$ sattes till $1/(1 + R) - M_{r(t=0)}$, för att stabilisera bytespopulationerna i frånvaro av lodjur. Rävmortaliteten antogs således vara fullt kompensatorisk, medan lodjursmortaliteten antogs vara additiv.

Modellens ingångsvärden på täthet och predation togs från denna eller andra Grimsöstudier (se tabell 4). Modellen kunde alltså sägas vara representativ för Grimsö och motsvarande områden i södra barrskogsregionen.

Hundra olika utfall (samt genomsnittsutfall) av rävtäthet, hartäthet, rådjurstäthet samt andel kid simulerades genom att samtliga ingångsvärden varierades simultant, slumpmässigt ur en normalfördelning, och oberoende av varandra. För att analysera modellens känslighet för olika parametrar varierades samtliga ingångsvärden ± 1 resp. 2 standardavvikelser medan övriga värden hölls konstanta.

Tabell 4: Ingångsvärden i populationsmodellen. Där inte annat anges härstammar värdena från studier på Grimsöområdet.

Parameter	Medel (SD)	Beräkning (källa)
<u>Populationstätheter (ind/1000 ha)</u>		
Hare (före reprod.)	8,91 (1,76)	Spillningsinv. 1997-2003 (Åke Pehrson muntl.)
Rådjur (före reprod.)	58,8 (15,7)	Spillningsinv. 1993-1998 (Åke Pehrson muntl.)
Räv	3 (0,5 ²)	Uppskattning (Lindström 1982)
Lodjur	0,1 (0,05 ²)	Snöspårning norra Svealand 1994-2000 (Liberg och Glöersen 2000)
<u>Reproduktion (kullstorlek/2)</u>		
Hare	4,25 (1,75)	Resonemang utifrån normala kullstorlekar (Åke Pehrson muntl.)
Rådjur	0,91 (0,1 ²)	Resonemang utifrån normala kullstorlekar (Cederlund och Liberg 1995, Jonas Nordström muntl.)
<u>Årlig rävpredation (andel av bytespopulationen)</u>		
Hare	0,378 (0,11)	Spillningsanalys ^{3,4} 1999-2002 (denna studie)
Rådjur vuxna	0	Okänt (Cederlund och Liberg 1995)
Rådjurskid	0,275 (0,228)	Pejling av kid 2000-03 (Jonas Nordström muntl.)
<u>Årlig lodjurspredation (andel av bytespopulationen)</u>		
Hare	0,036 (0,012)	Predationstakt ⁴ Bergslagen 1997-1999 + 2002-2003 (Moshøj 2002, Mattisson 2004)
Rådjur vuxna	0,057 (0,010)	Predationstakt ⁴ Bergslagen 1997-1999 (Moshøj 2002)
Rådjurskid	0,105 (0,081)	Pejling av kid 2000-03 (Jonas Nordström muntl.)
Räv	0,142 (0,050)	Pejling av räv 1999-2003 (denna studie)

² För att konfidensintervallet skulle omfatta den observerade variationen sattes standardavvikelsen till hälften av denna variation.

³ Predationstakten beräknades enligt:

$$P = K_H * K_{tot} / V$$

där K_H är andelen av den konsumerade biomassan som utgjordes av hare, K_{tot} konsumerad biomassa totalt under ett år (146 kg; Angelstam m fl 1984), och V genomsnittlig vikt på en hare (2,5 kg).

⁴ Predationen beräknades enligt:

$$M = P * Q / (N_{t-1} * (I + R))$$

där P är predationstakten (antalet individer av bytesarten som tas av varje predator), Q är tätheten av predatorn, och uttrycket $N_{t-1} * (I + R)$ motsvarar tätheten av bytesarten efter rekrytering.

Resultat

Mortalitet för räv (hypotes 1)

Totalt fångades och pejlades 20 rävar av vuxenstorlek (subadulta eller adulta; se tabell 2). Huvuddelen av djuren var på sitt första levnadsår. Rävarna följdes i sammanlagt totalt 7.173 dagar, eller 19,7 "räv-år". Sju av de pejlade rävarna återfanns döda – 3 st rivna av lodjur, 2 st rivna av okänt rovdjur (trol. hund eller räv) och 2 trafikdödade (se appendix). Av övriga djur utvandrade troligen 6, 4 sändare tystnade, 2 fick ett okänt öde och en följdes fram till projektets avslutande vintern 2004.

Dessa siffror gav en årlig mortalitet från lodjur på 14,2 % (med konfidensintervallet 4,1-33,8 %), under antagandena att mortaliteten i) var lika under året, och ii) inte varierade med åldern inom denna åldersklass. Motsvarande mortalitet från övriga orsaker var 18,4 % (6,7-38,7 %).

Vid lodjursinventeringarna spårades lodjur motsvarande sammanlagt 1.674 "lo-dygn". Längs denna sträcka hittades 7 loslagna rävar (samt ytterligare 8 misslyckade jaktförsök på räv). Med en relativ täthet på 30 rävar per lodjur (enl. värden i tabell 4), och med samma antaganden som ovan, gav detta en årlig mortalitet från lodjur på 5,1 % av rävpopulationen.

Endast 6 valpar fångades (se tabell 3), och p g a sändarproblem kunde dessa följas endast 151 dagar sammanlagt. En av valparna dödades och äts av lodjur, i övrigt noterades ingen mortalitet. En beräkning utifrån detta enda dödsfall gav en sommardödlighet på hela 46 % av rävvalparna.

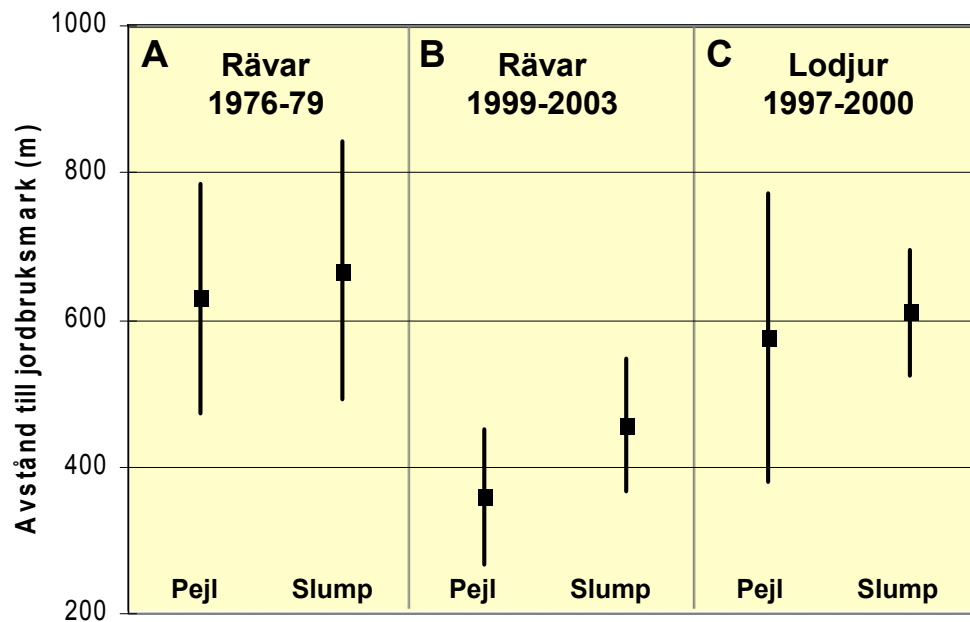
Biotopval för och spatiell separation mellan lo och räv (hypotes 2)

Under den senare perioden (1999-2003) togs på 17 av de vuxna rävarna sammanlagt 914 positioner (3 individer uteslöts p g a för få positioner). Under den tidigare perioden (1976-79) pejlades 6 vuxna rävar vid sammanlagt 274 tillfällen. För 11 vuxna lodjur erhöles sammanlagt 541 positioner. För rävarna under den senare perioden skilde sig inte avstånd från jordbruksmark för tikar på våren från övriga (Mann-Whitney U, $Z = 0,33$, $p = 0,74$). Samtliga rävar från den senare perioden slogs därför ihop i de fortsatta analyserna.

Rävarna som pejlades under den senare perioden uppehöll sig närmare jordbruksmark och bebyggelse än rävarna under den tidigare perioden (Mann-Whitney U, $Z = 2,94$, $p = 0,003$; figur 5a-b), och närmare än vad som förväntades av slumpen (Wilcoxon sign-rank, $Z = 3,62$, $p = 0,0003$; figur 5b). För rävarna från den tidigare perioden var avståndet till jordbruksmark dock inte skilt från slumpen (Wilcoxon sign-rank, $Z = 0,31$, $p = 0,75$; Figur 5a). Även resultaten för slumppositionerna inom rävreviren skilde sig mellan de två perioderna; under den senare perioden var det genomsnittliga avståndet till

jordbruksmark lägre (figur 5a-b), vilket antyder att rävarna redan i sin placering av hemområde undvek större skogsområden.

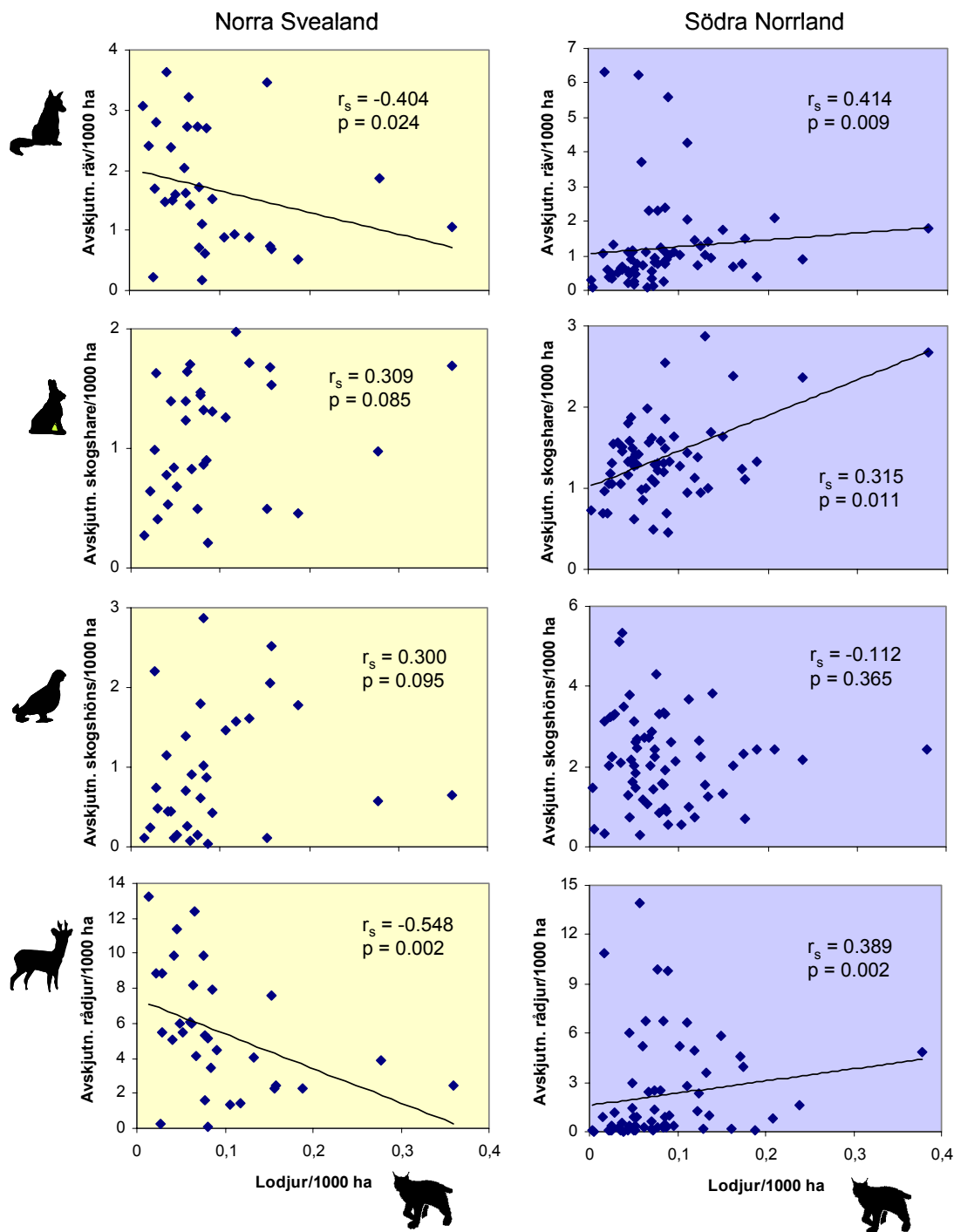
I förhållande till lodjuren uppehöll sig rävarna nästan signifikant närmare jordbruksmark (Mann-Whitney U, $Z = 1.81$, $p = 0,07$; figur 5b-c). Lodjuren uppvisade inga tendenser att vare sig undvika eller föredra jordbruksmark och dess närhet (Wilcoxon sign-rank, $Z = 0,80$, $p = 0,42$; figur 5c).



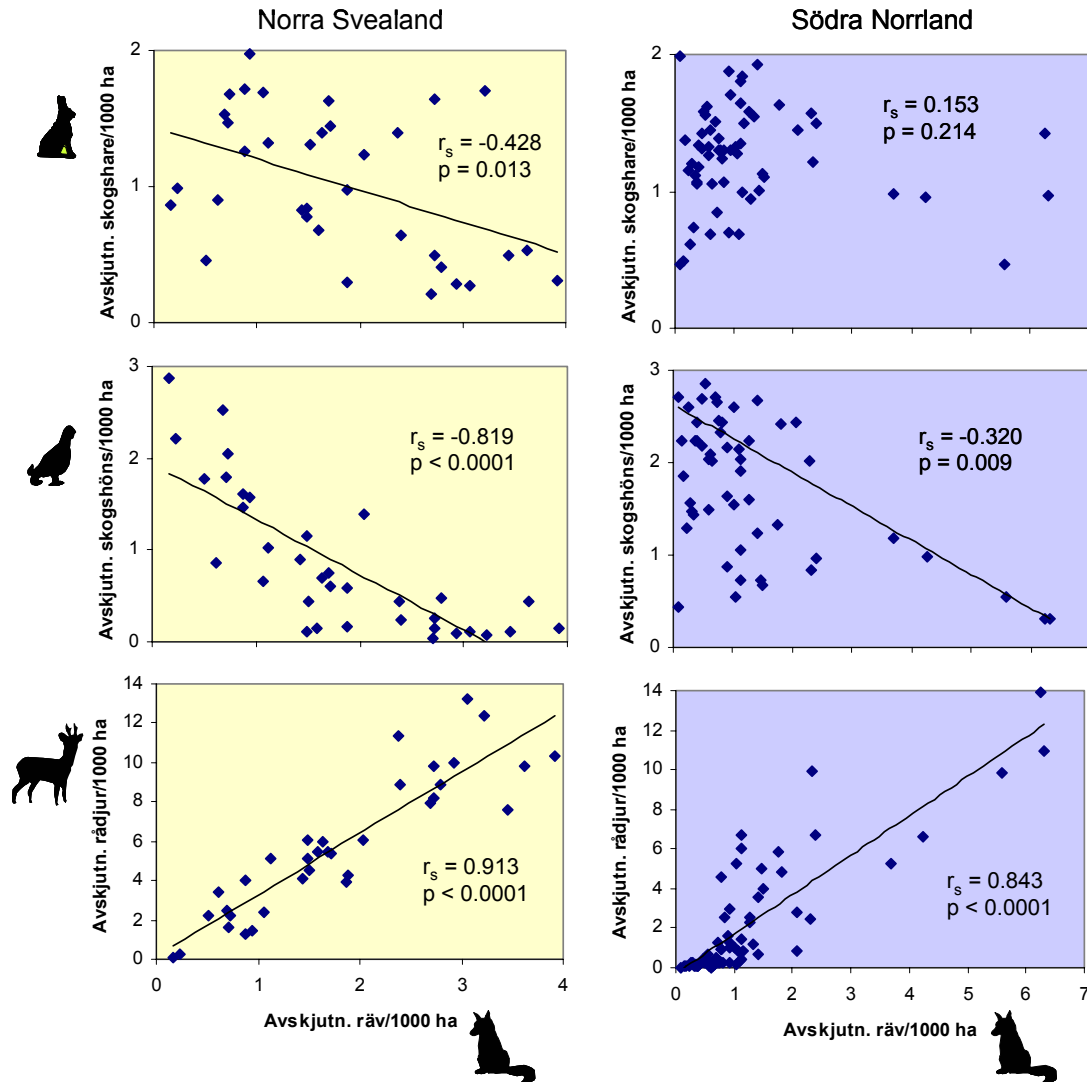
Figur 5. Genomsnittliga avstånd från jordbruksmark och bebyggelse för positioner av rävar pejlade inom Grimsöområdet åren 1976-79 (A), och åren 1999-2003 (B), samt av lodjur i Bergslagen åren 1997-2000 (C). De vänstra värdena ("Pejl") representerar positioner för pejlade djur. De högra ("Slump") representerar 1000 positioner slumpmässigt fördelade inom varje djurs hemområde. Staplarna utgör 95 % konfidensintervall.

Populationstätheter (hypotes 3-5)

I norra Svealand var avskjutningssiffrorna för räv resp. rådjur negativt korrelerade med lodjursförekomsten (figur 6), och positivt korrelerade med varandra (figur 7). Avskjutningen av skogshare och skogshöns visade positiva trender i förhållande till loförekomsten, men sambanden var inte statistiskt signifikanta (figur 6). Dessa variabler var dock negativt korrelerade med rävavskjutningen (figur 7).



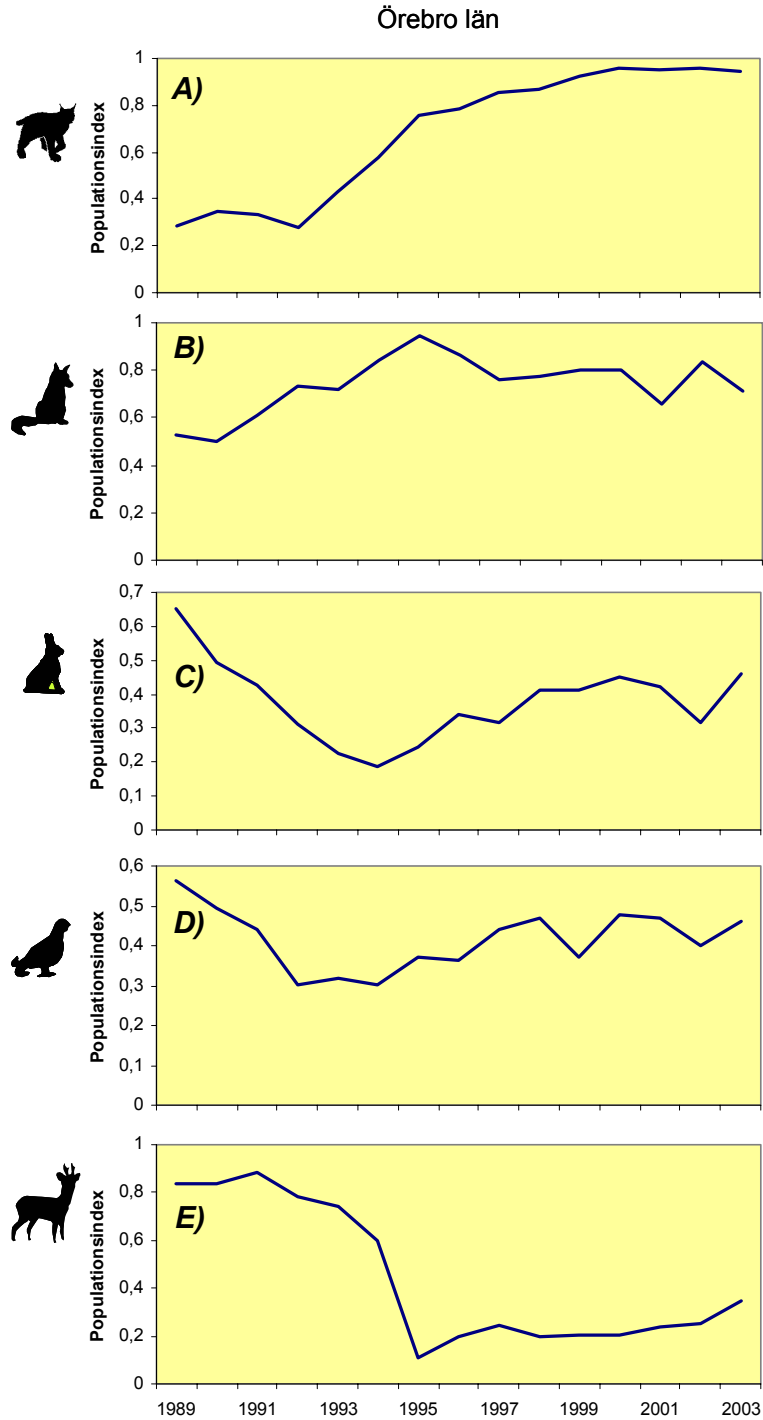
Figur 6. Korrelationer mellan avskjutning av räv – skogshare – skogshöns – rådjur och täthet av lodjur i Mellansverige 1995-2003. Signifikanta korrelationer redovisas med trendlinje i figuren.



Figur 7. Korrelationer mellan avskjutning skogshare – skogshöns – rådjur och avskjutning av räv i Mellansverige 1995-2003. Signifikanta korrelationer redovisas med trendlinje i figuren.

I södra Norrland var resultaten i huvudsak annorlunda. Avskjutningen av såväl räv som hare och rådjur var positivt korrelerade med loförekomsten (figur 6), och avskjutningen av räv och rådjur också med varandra (figur 7). Avskjutningen av skogshöns och räv var negativt korrelerade (figur 7).

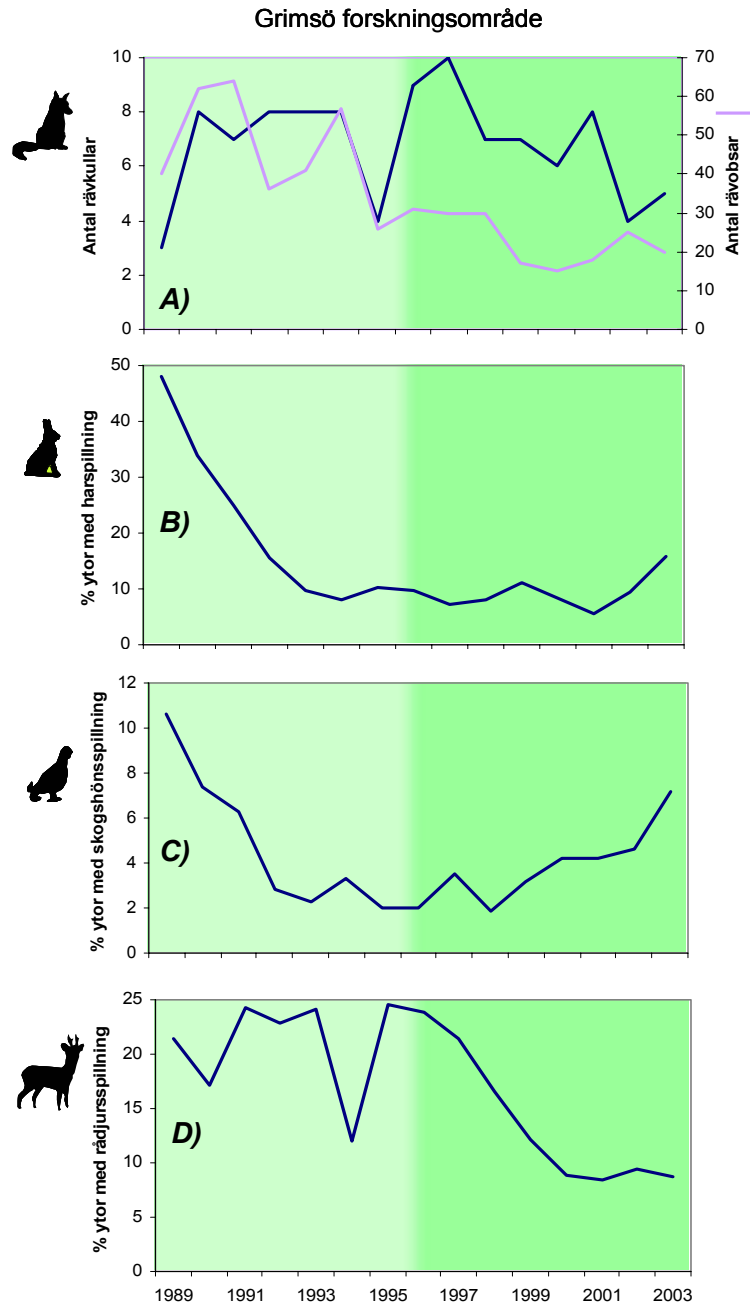
Jägarna i Örebro län angav en ökande utbredning av lodjur under 90-talet, och från 1995 rapporterades lodjur från >75 % av länet (figur 8a). Även för räv ökade jägarnas populationsindex i början av 90-talet, men efter toppåret 1995 övergick detta i en svag minskning (figur 8b). Under samma tidsperiod ökade index för både skogshare och skogshöns något, från rekordlåga nivåer i början/mitten av 90-talet (figur 8c-d). Rådjursindex sjönk dramatiskt under lodjurens kraftigaste ökningsfas (figur 8e).



Figur 8. Populationsuppskattningar för lodjur, räv, skogshare, skogshöns och rådjur gjorda av jägare i Örebro län.

På Grimsö forskningsområde minskade antalet rävkullar efter lodjursetableringen (figur 9a). Åren 2002-03 var antalet kullar nere på ungefär hälften, eller samma låga nivå som under skabbepizootin på 80-talet. Minskningen motsvarade ett årligt bortfall på 6 %. Antalet observerade rävar

inom forskningsområdet minskade också till ca hälften (figur 9a), men med tanke på den stora osäkerheten i dessa data är resultatet endast ett klent stöd för en minskning i rävpopulationen. Spillningsinventeringen visade på en viss återhämtning i antalet skogshöns (figur 9c), ingen nämnvärd ökning av antalet harar utom möjligen de sista åren (figur 9b), och en markant minskning i rådjurspopulationen (figur 9d).

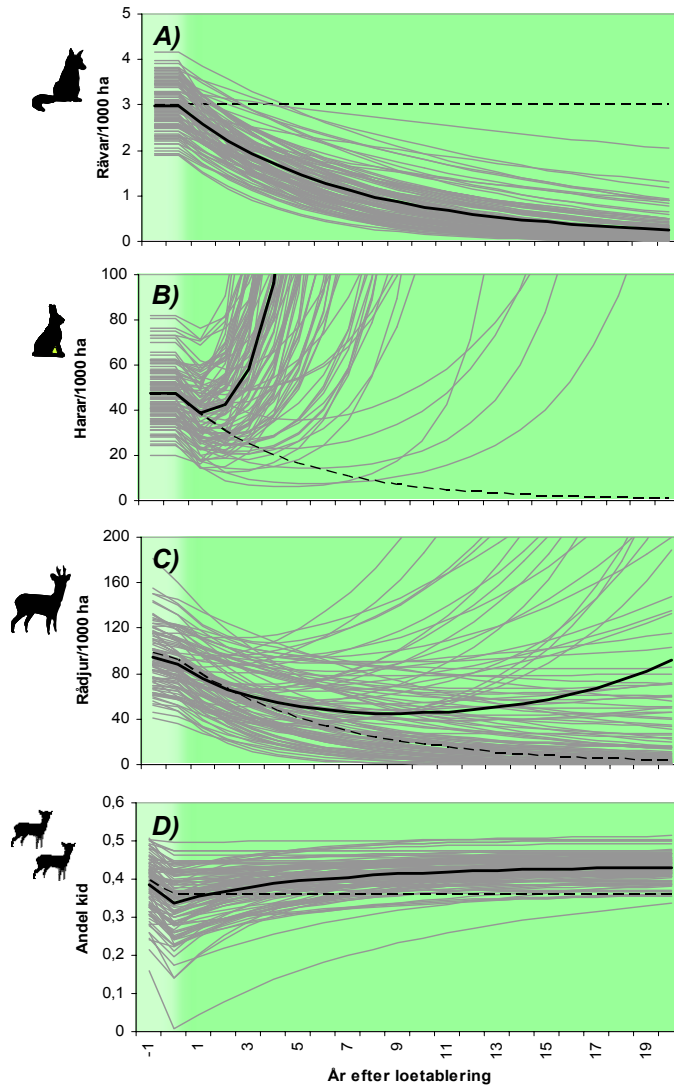


Figur 9. Populationsindex för räv, skogshare, skogshöns och rådjur inom Grimsöområdet. Period med lodjursförekomst representeras av mörkgrön bakgrundsfärg.

Populationssimulering (hypotes 3-5)

Modellen förutsatte en årlig minskning i rävpopulationen motsvarande den årliga predationen från lodjur (figur 10a).

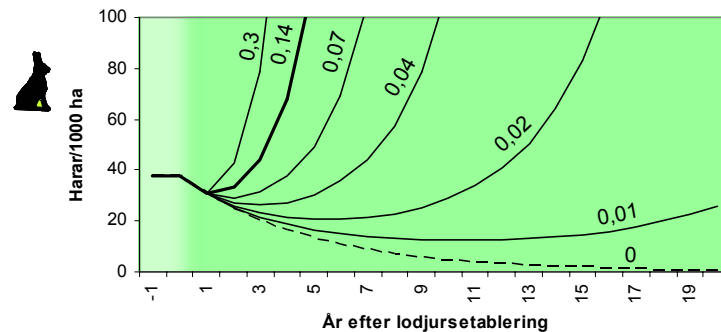
Den modellerade harpopulationen beskrev direkt efter lodjursetableringen en kortvarig minskning, men hade i de flesta simuleringarna återtagit sin tidigare täthet inom bara några år (max 15 år; figur 10b). Därefter ökade harpopulationen snabbt. Modellen var mest känslig för värdet på lopredationen på räv (se tabell 5), men även vid en predationsfrekvens på räv på 0,04 var hararna tillbaka på ursprungsnivån inom 7 år (figur 11).



Figur 10. Resultat av populationsmodelleringen: populationsutveckling för räv, skogshare och rådjur, samt andel kid i rådjurspopulationen, efter lodjursetablering. Utfall för 100 simuleringar (grå linjer), genomsnittsutfall (tjock linje) och utfall utan intraguild predation (streckad linje) anges. Period med lodjursförekomst representeras av mörkgrön bakgrundsfärg.

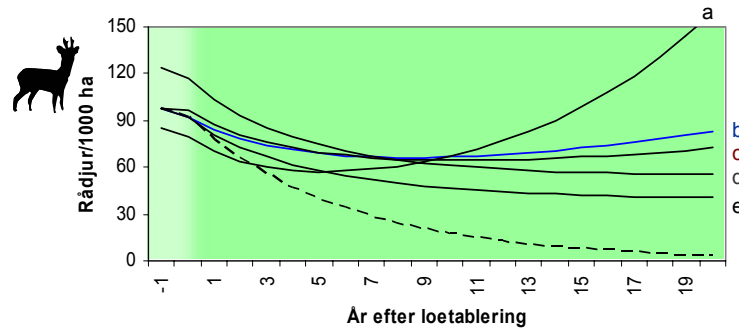
Tabell 5: Resultat från känslighetsanalysen av harmodellen. Tidsskillnad (antal år) mellan snabbaste och långsammaste återhämtningen i harpopulationen när ingångsdata varierades ± 1 resp ± 2 standardavvikelser. Största tidsskillnaderna inom respektive modell indikerar högst känslighet för värdet på denna parameter.

Parameter	± 1 SD	± 2 SD
Populationstäthet av		
hare	0	0
räv	0	1
lodjur	2	3
Reproduktion hare	0	0
Årlig rävpredation på hare	1	4
Årlig lodjurspredation på		
hare	2	2
räv	1	5



Figur 11. Resultat av känslighetsanalysen: populationsutveckling för skogshare efter lodjursetablering vid olika lopredation på räv. Predationen anges vid respektive linje. Streckad linje är utfall utan intraguild predation. Period med lodjursförekomst representeras av mörkgrön bakgrundsfärg.

För rådjur ledde lodjursetableringen vid de flesta simuleringar inte till någon ökning i tätheten, ens på lång sikt (figur 10c). I drygt 10 % av fallen hade dock rådjuren återtagit sin tidigare täthet inom 10 år. Modellen var mest känslig för värdena på rävpredation på kid, lotäthet samt lopredation på kid (figur 12). Särskilt ett högt ingångsvärde på rävpredationen kunde få rådjurtätheten att återhämta sig fortare. På en minskad kidpredation vid förekomst av lodjur ökade andelen kid i populationen något (dock efter en minskning första året), och stabiliserades i de flesta fall strax över 40 % av populationen (figur 10d).



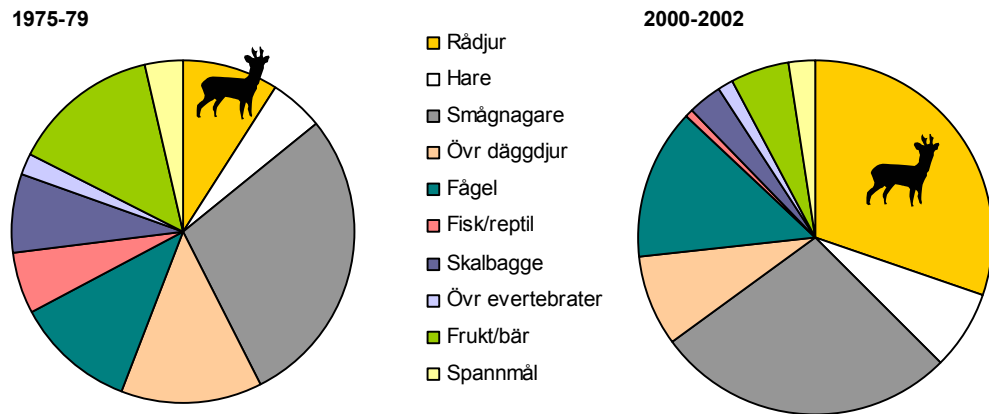
Figur 12. Resultat av känslighetsanalysen: populationsutveckling för rådjur efter lodjursetablering vid a) högre rävpredation på rådjurskid (+1 SD), b) lägre lotäthet (-1 SD), c) lägre lopredation på rådjurskid (-1 SD), d) högre rådjurstäthet (+1 SD), och e) lägre lopredation på vuxna rådjur (-1 SD). Streckad linje är utfall utan intraguilddpredation. Period med lodjursförekomst representeras av mörkgrön bakgrundsfärg.

Rävdiet (hypotes 6)

Vintrarna 2000-02 bestod rävarnas diet till en högre andel av rådjur jämfört med vintrarna 1975-79 (30,3 resp. 9,2 % av bytena, kontingenstabell 2x2, $\chi^2 = 48,9$, $p < 0,0001$; tabell 6 & figur 13). Beräknat som konsumerad biomassa stod rådjur under den senare perioden för 48,3 % av rävdieten vintertid. I gengäld utgjorde födokategorierna fisk/reptiler, skalbaggar och frukt/bär alla mindre andel av födan jämfört med 70-talet (kontingenstabell 2x2, $\chi^2 = 4,65-10,57$, $p = 0,001-0,031$; figur 13). För övriga födokategorier var skillnaderna inte signifikanta.

Tabell 6: Bytesrester i rävspillningar från Grimsö forskningsområde 1999-2002. Data presenteras som antal spillningar med bytesslaget samt den totala vikten (i gram) av biomassan i spillningarna.

Säsong	Sommar 99	Vinter (99-)00	Sommar 00	Vinter (00-)01	Sommar 01	Vinter (01-)02
Antal spillningar	60	60	50	60	60	60
Rådjur	22/78,3	25/72,2	6/20,8	32/98,9	19/59,9	20/99,3
Hare	0	7/30,5	6/42,4	7/35,3	3/11,1	4/32,8
Smågnagare	34/79,2	28/76,6	15/31,4	18/26,8	20/50,9	24/62,4
Övriga däggdjur	5/3,9	6/32,1	9/11,1	8/19,0	6/12,2	7/21,9
Fågel	5/9,5	9/15,6	10/21,9	10/36,0	19/34,0	16/54,4
Fisk och reptiler	0	1/0,4	2/2,4	1/4,3	2/1,1	0
Skalbaggar	12/5,6	1/1,0	8/24,7	4/1,4	21/29,2	3/0,2
Övriga evertebrater	7/0,5	2/0,1	0	1/0,1	0	0
Frukt och bär	37/112,0	12/32,4	24/101,6	1/0,1	22/64,9	1/0,1
Spannmål	1/0,3	1/4,1	0	3/1,7	1/3,2	2/6,4



Figur 13. Födoval för räv på Grimsöområde 1975-79 (Lindström 1982) samt 2000-02, angivet som andel av bytesrester i spillning.

Diskussion

Lopredationen på vuxna rävar uppmättes i pejlstudien till 14 % årligen (med felmarginalen 4-34 %). Beräknat utifrån snöspårning av lodjur var den årliga lopredationen ca 5 %. Trots att lopredation på räv noterats i flera tidigare studier (tabell 1) har man inte förut kunnat kvantifiera denna.

Den uppmätta predationen är visserligen inte till siffran större än att den skulle kunna ersättas av en ökad rekrytering hos rävarna. Räven har en naturligt hög reproduktionstakt, och producerar ofta ett överskott av ungar. Det är dock inte självklart att lopredationen kan kompenseras fullt ut. De 3 lodödade rävarna var alla i tidig reproduktiv ålder, och därmed med en hög reproduktiv potential, samt i övrigt friska. Mortaliteterna inträffade i januari-maj, efter den viktigaste perioden för reviretablering – senhösten till förvintern – och skapade därför kanske inte utrymme för nya rävar förrän året efter. Utöver detta antydde resultaten också en kraftig lopredation på rävvalpar. Om detta mönster är representativt är det rimligt att lopredationen åtminstone till en del är additiv, och att effekten på rävpopulationen på sikt kan bli betydande. Särskilt intressant i sammanhanget är den tik som dödade av lodjur i maj. Hon gav vid denna tidpunkt fortfarande di åt sina (5?) valpar, och dessa kan knappast ha överlevt utan henne.

Möjligen innebär bindningen till grytet under reproduktionen en ökad predationsrisk för såväl vuxna rävar som valpar. Rävgröten är lätt för lodjuren att lokalisera, och det blir lätt för dem att söka bakhåll. Den valp i pejlstudien som dödade av lo hade visserligen lämnat födelsegrytet, men återfanns i direkt närhet till den plats med tät granvegetation där hon och hennes kullsyskon uppehållit sig under ca en veckas tid. En hög mottaglighet för predation i närheten av gryt har föreslagits för rödräv i Nordamerika, som riskerar dödas av

prärievarg (Peterson 1995), och gepard i Serengeti, som erfar predation från lejon och fläckig hyena (Laurenson 1995, Durant 1998).

Det har tidigare antagits att rävar lättast skulle falla offer för lodjur när de besöker loslagna kadaver. Detta mönster kunde varken bekräftas eller förkastas av denna studie. Stephenson m fl (1991) beskrev 14 fall där lodjur hade dödat rödräv, och inte i något av fallen kunde kadaver eller motsvarande kopplas till händelsen. Lodjuren verkade snarare ta rävarna under regelrätt jakt. Jedrzejewska och Jedrzejewski (1998) presenterade en omfattande studie av kadaver, och de menade att lodjur kan döda rävar som besöker kadaver, men att det är sällsynta händelser.

De rävar som pejldes under studien uppehöll sig inom sitt hemområde mer i närheten av jordbruksmark och bebyggelse. Hemområdenas centrering kring jordbruksmark antyder att rävarna redan i sin placering av hemområde undvek de större skogsområdena. Områdesutnyttjandet avvek därmed ifrån vad rävar uppvisade vid den motsvarande studien på 70-talet, innan lodjur etablerade sig i området. Resultaten överensstämde med Haglunds (1966) förutsägelse att rävar i områden med en fast lodjursstam drar sig till bebyggelse och jordbruksmark.

Det går självklart inte att utesluta att skillnaden i områdesutnyttjandet mellan de två tidsperioderna berodde på något annat än just lodjursförekomsten, t ex en förändrad födotillgång för räven. Särskilt som lodjuren inte omvänt uppvisade en preferens för skogsområdena på större avstånd från jordbruksmark. Samma ökade preferens för jordbruksmark vid lodjursförekomst har dock nämnts också för rådjur, och i det fallet förklarats som ett beteende för att undvika predation. Kanske har även räven bättre förutsättningar att klara sig från lopredation i öppen terräng.

Om så är fallet, och rävarna p g a predationsrisken undviker vissa områden, kan loförekomsten i praktiken leda till en arealförlust för rävarna, och därmed till en lägre rävtäthet på landskapsnivå, även om det också innebär en låg lopredationen. För rödräv som riskerade predation från varg presenterade Peterson (1995) ett annorlunda mönster, men en likartad slutsats. P g a sin lägre löphastighet blev rävar lättare tagna i helt öppen terräng (som tundra, gräsmarker och sjöisar), men de kunde rädda sig in i beskogade kantzoner. Predationsrisken gjorde följaktligen vissa områden otjänliga för räven.

Index på rävtäthet från Grimsö och Örebro län var vikande efter lodjursetableringen i mitten av 90-talet. Minskningen inom forskningsområdet (omkring 6 % årligen) var enligt resonemanget ovan (14 % predation, delvis additiv) i storleksordningen att den skulle kunna förklaras enbart av en ökad lopredation. Avskjutningen av räv var i norra Svealand lägre i områden med mycket lodjur.

För skogshare och skogshöns ökade index från Grimsö och Örebro län efter lodjursetableringen, medan rådjurspopulationen minskade, åtminstone i ett inledningsskede. Avskjutningsstatistiken från norra Svealand pekade mot en något starkare förekomst av skogshare och skogshöns, men svagare förekomst av rådjur, i områden med en tätare lodjurspopulation, och fr a i områden med lite

räv (eg. låg avskjutning). Resultaten från de södra delarna av studieområdet gav alltså i stort sett stöd åt hypoteserna om positiva sekundära effekter av lodjursförekomst på populationerna av de mindre bytesarterna.

I södra Norrland var dock mönstret från avskjutningsstatistiken mer komplicerat, och med i huvudsak positiva korrelationer mellan de inblandade arterna (undantag räv – skogshöns). Avvikelsen kan kanske förklaras av en annorlunda landskapssammansättning. Områden med jordbruksmark är i huvudsak koncentrerade till de få älvdalarna, och dessa högproduktiva områden får tätare populationer av såväl bytesarter som rovdjur. Jaktkretsarna är dessutom större, så avskjutningen blir ett grövre mått.

Populationsmodelleringen underströk rävpredationens betydelse för de mindre bytesarterna. För skogshare, troligen även för skogshöns och annat småvilt, är predationen från räv större än den från lodjur. Så länge lodjursförekomst innebär en minskad rävpopulation ger den också utrymme för en ökning i småviltpopulationerna. Rådjuret utgör ett undantag, på den höga predationsfrekvensen från lodjur under hela året. Under vissa omständigheter kan dock rävpredationen vara viktigare även för rådjuren, och då skapa en situation liknande den för de mindre bytesarterna. En rävpredation på 50 % av rådjurskiden, som uppmäts i jordbruksdominerade områden i Uppland och Södermanland (Cederlund och Liberg 1995), gav i modellen en ökning i rådjurspopulationen inom 15 år.

Bytespopulationerna minskade i samtliga simuleringar initialt efter lodjursetablering. Denna effekt beror i stor utsträckning på säsongsmässigheten i predationen. I modellen hade lodjurets predation på bytesdjuren lags in ett år tidigare än den på räv, vilket ”tvingade” ner bytespopulationerna år 1. I praktiken kanske inte tidsskillnaden är så stor, och en eventuell ökning i bytespopulationen kan därmed komma tidigare. Den här initiala minskningen visar emellertid på risken att dra felaktiga slutsatser om effekter av lodjur på bytesarterna. Kanske behövs en längre tid (5-10 år) med stabil lodjursförekomst innan man kan se den slutliga effekten i empiriska studier.

Den marginella ökningen av andelen kid som modellen förutsade kan tolkas som en viss förstärkning i höstpopulationen av rådjur. Dock saknas ännu uppgifter om lopredationens betydelse för rådjurskid under sensommar och höst. Det är rimligt att anta att predationstrycket på dessa är högre än på vuxna rådjur, och att någon förbättrad rekrytering för rådjuren inte alls är att vänta vid förekomst av lodjur.

Rådjur var vintertid den dominerande födan för räv under studieperioden – enligt beräkning bestod nära hälften av dieten av rådjur. Den viktigaste förklaringen till den högre rådjurskonsumtionen jämfört med 70-talet torde vara att räven under studieperioden hade tillgång till loslagna rådjurskadaver. Ökningen kunde inte förklaras med en större rådjursförekomst, då rådjurstätheten enligt Grimsös spillningsinventering snarare var lägre (8,9 % av ytorna med rådjursspillning vintrarna 2000-02, jämfört med 13,7 % vintrarna 1977-79; Pehrson 1997, Pehrson muntl.). Inte heller kan ökningen förklaras av

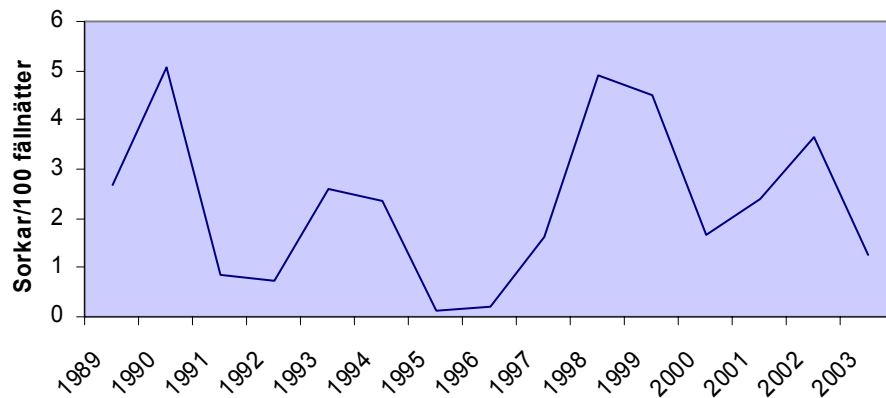
att rådjur i större utsträckning skulle ha dött av andra orsaker. Den stora förändringen i rådjursmortaliteten utgjordes istället av just lodjurspredationen (Olof Liberg muntl.).

Lodjurets betydelse som kadaverproducent kan belysas ytterligare av följande räkneexempel, baserat i huvudsak på uppgifter från Grimsöområdet. En räv beräknas konsumera sammanlagt 36 kg föda under vinterhalvåret (0,2 kg/dag; Sargeant 1978). Om knappt hälften av denna föda utgörs av rådjur (enl. denna studie) och rävtätheten är 3/1000 ha (Lindström 1982), innebär det att rävarna tillsammans konsumerar 53 kg rådjur/1000 ha och vinter. Om lodjuren har en täthet på 0,1/1000 ha (Liberg och Glöersen 2000), och dödar 31 rådjur/individ och vinter, med en genomsnittlig vikt på 17 kg/rådjur (vommen exkluderad), som endast till 48 % konsumeras (beräkningar utifrån data i Andrén m fl 2002, Moshøj 2002), så lämnar lodjuren ca 27 kg rådjur/1000 ha och vinter till asätare. Rävar utgör 55 % av asätarna på kadavren (Moshøj 2002), och kan således antas konsumera en huvuddel av födoresterna. Lodjuren kan på detta sätt förse rävarna med i runda tal en tredjedel av deras konsumtion av as, eller en sjättedel av deras totala vinterföda. Alla beräkningarna här är självklart mycket ungefärliga, och bygger på förenklade antaganden, men visar ändå att lodjurets produktion av kadaver är i rätt storleksordning för att förklara rävens ökade kadaverkonsumtion.

De bytesslag som i motsvarande utsträckning minskat i betydelse (fisk/reptiler, skalbaggar, frukt/bär) torde alla vara av sämre kvalitet för räven, och att betrakta som nödföda, åtminstone vintertid. Det är därför rimligt att anta att rävarna, p g a de kadaver som lodjuren lämnar efter sig, har god tillgång på föda vintern igenom. Denna förbättrade födotillgång kan leda till en minskad vinterdödlighet och ökad reproduktionsframgång för rävarna, och kan därför möjligen motverka de negativa effekterna på rävpopulationen som lodjurspredationen ger upphov till.

Sammantaget ger dock resultaten i stort sett stöd för hypoteserna om lodjurens negativa effekt på rävarna, och motsvarande positiva effekt på de mindre bytesarterna. Effekterna är inte kraftiga, men detta kan bero på att de ekologiska processerna som studerats är långsamma, och att studien inte lyckats inkludera de långsiktiga konsekvenserna på populationerna. Populationsmodelleringen visade att man kan förvänta sig fördröjda effekter. En fortsatt monitoring blir därför mycket värdefull för att testa de förutsägelser som kan göras utifrån resultaten i denna studie.

Det är från tidigare känt att rävpopulationen i Bergslagen kan begränsas av tillgången till föda, främst sork (Lindström 1989), eller av skabb (Lindström m fl 1994). En eventuell dålig sorkförekomst eller ett lokalt skabbutbrott skulle därför kunna vara alternativa förklaringar till rävens minskning inom Grimsö forskningsområde. Någon genomgående försämring i sorkförekomst kunde emellertid inte noteras (se figur 14), och inte heller förekomst av skabb i någon nämnvärd utsträckning (egna observationer). Jag finner därför dessa förklaringar till rävminskningen mindre troliga, även om de inte helt kan uteslutas, och självklart på sikt kan bidra till förändringar i rävpopulationen.



Figur 14. Sorkindex på Grimsöområdet, baserat på slagfällefångst av skogssork och åkersork i september (opubl. data).

Betydelse för viltförvaltningen

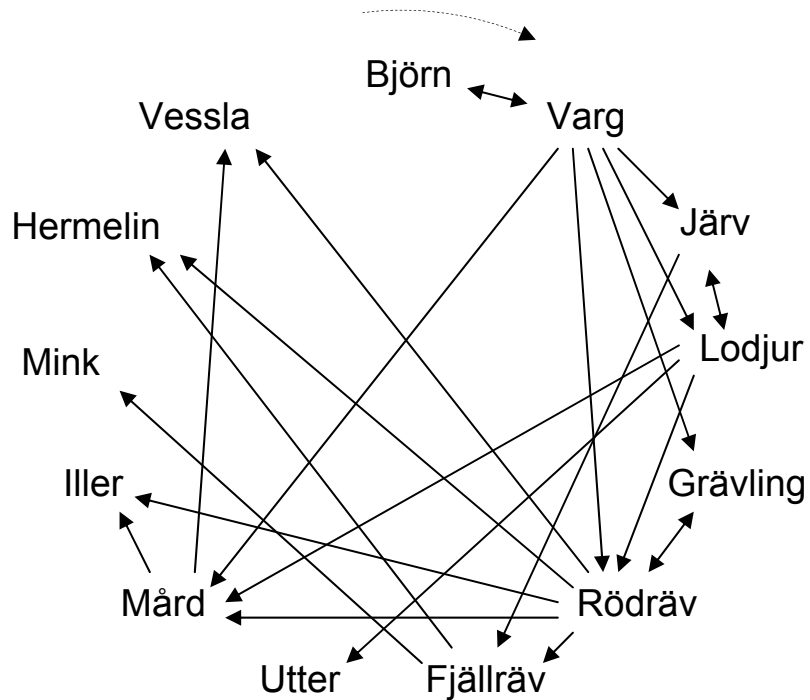
Resultaten från studien har potentiellt stor betydelse för viltförvaltningen. Studien ger ett exempel på toppredatorer som nyckelarter i ekosystemen. I avsaknad av stora rovdjur kan mindre rovdjursarter öka i antal, och skapa helt nya predationsmönster. Återetablering av stora rovdjur kan återställa mer ursprungliga trofiska strukturer.

Studien ger förutsättningar till bättre förutsägelser av utvecklingen av lodjurs- och småviltpopulationerna. Lodjursförekomst kan – med några års fördröjning – leda till en förstärkning av populationerna av de mindre växtätarna (hare och skogshöns). I områden där räven är en viktig predator på rådjurskid (som är fallet i stora delar av Götaland) kan en måttlig lodjurstäthet på sikt skapa ett positivt netto även i rådjurspopulationen. I områden där lodjuren inte har tillgång till rådjur eller andra klövdjur (t ex mellersta Finland, möjligen även södra Norrland inom en framtid) kan drivkraften att ge sig på rävar vara större, dels för att de är större födokonkurrenter till lodjuren, dels för att de kan betraktas som alternativföda (Pulliainen 1965). En effektiv ”rävbekämpning” från lodjurens sida kan där vara en förutsättning för deras egen överlevnad.

Lodjurens aggressivitet gentemot rävar kan framhållas ”som ett försonande drag [...] både för rennäring, annan lantushållning och viltvård” (Haglund 1966), och möjligen leda till en ökad tolerans för lodjur.

Studien pekar också på betydelsen av att beakta interaktioner mellan rovdjur vid bedömningen av effekter av predation på bytespopulationer eller tamdjur. Effekterna från olika arter kan inte enkelt adderas till varandra. Istället måste man ta hänsyn både till eventuellt dödande mellan rovdjur, och till att närvaron av potentiella fiender kan göra stora områden obrukbara för vissa rovdjursarter. Detta gäller inte bara för räv och lo, utan också för andra artpar mellan vilka aggressivitet med dödlig utgång konstaterats, t ex varg och räv (Peterson 1995), varg och lo (Pulliainen 1965), varg och järv (Boles 1977), lo och järv (Haglund 1966), björn och varg (Ballard 1980, 1982), varg och grävling

(Karlsson m fl 1999) samt räv och grävling (Neal och Cheeseman 1996)(se också figur 15).



Figur 15. Svenska rovdjursarter listade i storleksordning från björn och neråt (streckad pil), och de artpar mellan vilka noterats predation eller dödande. Data från Ballard 1980, 1982, Boles 1977, Haglund 1966, Hayes och Baer 1992, Jedrzejewska och Jedrzejewski 1998, Latham 1952, Liberg 1998, Lindström m fl 1995, Macdonald 1977, Mulder 1990, Neal och Cheeseman 1996, Palomares och Caro 1999, Peterson 1995, Pulliainen 1965, Sunde och Kvam 1997, Tannerfeldt 1997, Tannerfeldt m fl 2002.

Tillkännagivanden

Jag vill rikta ett särskilt tack till Leif Silversund, Anna Danielsson och Lars Jäderberg, för stora insatser i fält, på lab, framför datorn och i diskussioner. Tack också till Kent Sköld och Per Ahlqvist för experthjälp vid sövning, till Kjell Pettersson, Börje Johansson och Svante Eriksson för hjälp med rävfångst, samt till övriga studenter, fältassistenter och lokala jägare som på olika sätt hjälpt till inom projektet. Svenska Jägareförbundet samt flera Grimsöprojekt bistod välvilligt med opublicerade data. Studien finansierades av Naturvårdsverkets viltforskningsmedel.

Studien har genererat ett examensarbete: Silversund, L. 2001. Spatial separation in Eurasian lynx and red fox. Inst. för naturvårdsbiologi, SLU.

Referenser

- Andrén, H., J. D. C. Linnell, O. Liberg, P. Ahlqvist, R. Andersen, A. Danell, R. Franzén, T. Kvam, J. Odden och P. Segerström. 2002. Estimating total lynx (*Lynx lynx*) population size from censuses of family groups. *Wildl. Biol.* 8:299-306.
- Angelstam, P., E. Lindström och P. Widén. 1984. Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. *Oecologia (Berl.)* 62:199-208.
- Ballard, W. B. 1980. Brown bear kills gray wolf. *Can. Field-Nat.* 94:91.
- Ballard, W. B. 1982. Gray wolf - brown bear relationships in the Nelchina basin of south-central Alaska. s. 71-80 i F. H. Harrington och P. C. Paquet (red.) *Wolves in the world*. Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey.
- Björvall, A. och D. Lindström. 1984. Lodjuret 1974-83 i Norrbottens fjällvärld – samt något om röd- och fjällräven i samma område. *Fauna och Flora* 79:213-226.
- Boles, B. K. 1977. Predation by wolves of wolverines. *Can. Field-Nat.* 91:68-69.
- Brunner, H. och B. J. Coman. 1974. The identification of mammalian hair. Inkata Press, Melbourne.
- Cederlund, G. och E. Lindström. 1983. Effects of severe winters and fox predation on roe deer mortality. *Acta Theriol.* 28(7):129-145.
- Cederlund, G. och O. Liberg. 1995. Rådjuret – viltet, ekologin och jakten. Sv. Jägareförbundet.
- Crabtree, R. L. och J. W. Sheldon. 1999. Coyotes and canid coexistence in Yellowstone. s. 127-163 i T. W. Clark, A. P. Curlee, S. C. Minta och P. M. Kareiva (red.). *Carnivores in ecosystems – the Yellowstone experience*. Yale University Press.
- Creel, S. och N. M. Creel. 1996. Limitation of African wild-dog by competition with larger carnivores. *Cons. Biol.* 10:526-538.
- Day, M. G. 1966. Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels. *J. Zool. (Lond.)* 148:201-217.
- Debrot, S., G. Fivaz, C. Mermod och J.-M. Weber. 1982. *Atlas des poils de mammifères d'Europe*. Institute of Zoology, University of Neuchâtel.

- Dunker, H. 1988. Winter studies of the lynx (*Lynx lynx*) in southeastern Norway from 1960-1982. *Meddelelser fra Norsk Viltforskning* 3:1-56.
- Durant, S. M. 1998. Competition refuges and coexistence: an example from Serengeti carnivores. *J. Anim. Ecol.* 67:370-386.
- Glöersen, G. 1996. Rapport från lo- och varginventeringen 1996. Sv. Jägareförbundets viltöversvakning.
- Glöersen, G. och O. Liberg. 1998. Rapport från lo- och varginventeringen 1998. Sv. Jägareförbundets viltöversvakning.
- Haglund, B. 1966. De stora rovdjurens vintervanor 1. *Viltrevy* 4:81-310.
- Hayes, R. D. och A. Baer. 1992. Brown bear (*Ursus arctos*) preying upon gray wolf (*Canis lupus*) pups at a wolf den. *Can. Field-Nat.* 106:381-382.
- Holt, R. D. och G. A. Polis. 1997. A theoretical framework for intraguild predation. *Am. Nat.* 149(4):745-764.
- Jedrzejewska, B. och W. Jedrzejewski. 1998. Predation in vertebrate communities – The Bialowieza Primeval Forest as a case study. *Ecological studies* 135, Springer-Verlag.
- Karlsson, J., H. Sand och P. Kjellander. 1999. Intensivstudier av sändarförsedda vargar under sommaren/hösten 1999. Rapport, Viltskadecenter, SLU.
- Kjellander, P. och J. Nordström. 2003. Cyclic voles, prey switching in red fox, and roe deer dynamics – a test of the alternative prey hypothesis. *Oikos* 101:338-344.
- Krefting, L. W. 1969. The rise and fall of the coyote on Isle Royale. *Naturalist* 20(4):24-31.
- Latham, R. M. 1952. The fox as a factor in the control of weasel populations. *J. Wildl. Manage.* 16:516-517.
- Laurenson, M. K. 1995. Implications of high offspring mortality for cheetah population dynamics. s. 385-399 i A. R. E. Sinclair och P. Arcese (red.). *Serengeti II – dynamics, management, and conservation of an ecosystem*. Univ. of Chicago Press.
- Liberg, O. 1998. Lodjuret – viltet, ekologin och människan. Sv. Jägareförbundet.
- Liberg, O. och G. Glöersen. 1995. Lodjurs- och varginventeringar 1993-1995. *Viltforum* 1995:1.
- Liberg O. och G. Glöersen. 2000. Rapport från Svenska Jägareförbundets lo- och varginventering 2000. Sv. Jägareförbundet.
- Liberg O. och G. Glöersen. 2001. Rapport från Svenska Jägareförbundets lo- och varginventering 2001. Sv. Jägareförbundet.
- Lindström, E. 1982. Population ecology of the red fox (*Vulpes vulpes*) in relation to food supply. Doktorsavhandling, Stockholms universitet.
- Lindström, E. 1989. Food limitation and social regulation in a red fox population. *Holarct. Ecol.* 12:70-79.
- Lindström, E. R., H. Andrén, P. Angelstam, G. Cederlund, B. Hörnfeldt, L. Jäderberg, P.-A. Lemnell, B. Martinsson, K. Sköld och J. E. Swenson. 1994. Disease reveals the predator: sarcoptic mange, red fox predation, and prey populations. *Ecology* 75:1042-1049.
- Lindström, E. R., S. M. Brainerd, J. O. Helldin och K. Overskaug. 1995. Pine marten - red fox interactions: a case of intraguild predation? *Ann. Zool. Fenn.* 32:123-130.
- Linnell, J. D. C., J. Odden, V. Pedersen och R. Andersen. 1998. Records of intra-guild predation by Eurasian lynx (*Lynx lynx*). *Can. Field-Nat.* 112(4):707-708.
- Lockie, J. D. 1959. The estimation of the food of foxes. *J. Wildl. Manage.* 23:224-227.

- Lockie, J. D. 1961. The food of the pine marten *Martes martes* in west Ross-shire, Scotland. *Proceedings from the Zoological Society, London* 136:187-195.
- Macdonald, D. 1977. On food preferences in the red fox. *Mammal Review* 7:7-23.
- Mattisson, J. 2003. Functional response of lynx to deer density. Examensarbete, Inst. för naturvårdsbiologi, SLU.
- Moshøj, C. M. 2002. Foraging behaviour, predation and diet of European lynx (*Lynx lynx*) in Sweden. MSc-avhandling, Köpenhamns universitet.
- Mulder, J. L. 1990. The stout, *Mustels erminea*, in the Dutch dune region, its local extinction, and a possible cause: the arrival of the fox, *Vulpes vulpes*. *Lutra* 33:1-21.
- Neal, E. och C. Cheeseman. 1996. Badgers. T. A. D. Poyser Ltd, London.
- Palomares, F. och T. M. Caro. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *Am. Nat.* 153(5):492-508.
- Palomares, F., P. Gaona, P. Ferreras och M. Delibes. 1995. Positive effects on game species of top predators by controlling smaller predator populations: an example with lynx, mongooses, and rabbits. *Cons. Biol.* 9:295-305.
- Pehrson, Å. 1997. Metoder för viltövervakning - erfarenheter från försök vid Grimsö. SNV-rapport 4758.
- Peterson, R. O. 1995. Wolves as interspecific competitors in canid ecology. s. 315-323 i L. N. Carbyn, S. H. Fritts och D. R. Seip (red.) *Ecology and conservation of wolves in a changing world*. Can. Circumpolar Inst.
- Pimm, S. L. 1991. *The balance of nature?* Univ. of Chicago Press.
- Polis, G. A., C. A. Myers och R. D. Holt. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20:297-330.
- Polis, G. A. och R. D. Holt. 1992. Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *TREE* 7:151-154.
- Polis, G. A. och D. R. Strong. 1996. Food web complexity and community dynamics. *Am. Nat.* 147:813-846.
- Pulliainen, E. 1965. Studies of the wolf (*Canis lupus*) in Finland. *Ann. Zool. Fenn.* 2:215-259.
- Pulliainen, E. 1981. Winter diet of *Felis lynx* in SE Finland as compared with the nutrition of other northern lynxes. *Z. für Säugetierk.* 46:249-259.
- Pulliainen, E. och V. Hyypiä. 1975. Winter food and feeding habits of lynxes (*Lynx lynx*) in southeastern Finland. *Suomen Riista* 26:60-63.
- Pulliainen, E., E. Lindgren och P. S. Tunkkari. 1995. Influence of food availability and reproductive status on the diet and body condition of the European lynx in Finland. *Acta Theriol.* 40(2):181-196.
- Reynolds, J. C. och N. J. Aebischer. 1991. Comparison and quantification of carnivore diet by faecal analysis: a critique, with recommendations, based on a study of the fox *Vulpes vulpes*. *Mammal Review* 21:97-122.
- Sargeant, A. B. 1978. Red fox prey demands and implications to prairie duck production. *J. Wildl. Manage.* 42(3):520-527.
- Sargeant, A. B., S. H. Allen och J. O. Hastings. 1987. Spatial relations between sympatric coyotes and red foxes in North Dakota. *J. Wildl. Manage.* 51:285-293.
- Schmidt, R. H. 1986. Community-level effects of coyote population reduction. s. 49-65 i *Community toxicity testing*. American Society for Testing and Materials, Philadelphia.

- Smedshaug, C. A., V. Selås, S. E. Lund och G. A. Sonerud. 1999. The effect of a natural reduction of red fox (*Vulpes vulpes*) on small game hunting bags in Norway. *Wildl. Biol.* 5(3):157-166.
- Soulé, M. E., D. T. Bolger, A. C. Alberts, J. Wright, M. Sorice och S. Hill. 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Cons. Biol.* 2:75-92.
- Sovada, M. A., A. B. Sargeant och J. W. Grier. 1995. Differential effects of coyotes and red foxes on duck nesting success. *J. Wildl. Manage.* 59:1-9.
- Stephenson, R. O., D. V. Grangaard och J. Burch. 1991. Lynx (*Felix lynx*) predation on red foxes (*Vulpes vulpes*), Caribou (*Rangifer tarandus*), and dall sheep (*Ovis dalli*) in Alaska. *Can. Field-Nat.* 105(2):255-262.
- Sunde, P. och T. Kvam. 1997. Diet Patterns of Eurasian lynx (*Lynx lynx*): what causes sexually determined prey size segregation? *Acta Theriol.* 42(2):189-201.
- Sunde, P., K. Overskaug och T. Kvam. 1999. Intraguild predation of lynxes on foxes: evidence of interference competition? *Ecography* 22:521-523.
- Sunde, P., T. Kvam, J. P. Bolstad och M. Bronndal. 2000. Foraging of lynxes in a managed boreal-alpine environment. *Ecography* 23:291-298.
- Tannerfeldt, M. 1997. Population fluctuations and life history consequences in the arctic fox. Doktorsavhandling, Stockholms universitet.
- Tannerfeldt, M., B. Elmhagen och A. Angerbjörn. 2002. Exclusion by interference competition? The relationship by red and arctic foxes. *Oecologia* 132:213-220.
- Trent, T. T. och O. J. Rongstad. 1974. Home range and survival of cottontail rabbits in south-western Wisconsin. *J. Wildl. Manage.* 38:459-472.
- Voigt, D. R. och B. D. Earle. 1983. Avoidance of coyotes by red fox families. *J. Wildl. Manage.* 47:852-857.

Appendix

Hur fastställdes dödsorsakerna?

Dödsorsakerna för rävarna fastställdes med hjälp av omständigheter på fyndplatsen samt obduktion av kroppen. Detta var en grannliga uppgift, särskilt i de fall rävarna var rovdjursrivna, då få tidigare belägg finns kring detta. Här redogörs därför kortfattat för fyndomständigheterna i varje enskilt fall.



2000-06-30

Tikvalpen "Gudrun" funnen nerbäddad under lavar och mossor på typiskt lodjursmanér. Skallen krossad, kroppen till hälften uppäten.

Slutsats: Loriven.

2000-07-04

Femåriga tiken "Felicia" funnen liggande i vägdike, kraftigt trubbigt våld mot ena kroppssidan.

Slutsats: Trafikdödad.

2001-05-17

Tvååriga tiken "Elvira" funnen liggande på marken, dödad med strupbett (utan blödning). I övrigt ringa skador på kroppen. Lakterande, livmoderärr visande på 5 ungar i kullen.

Slutsats: Loriven.



2001-09-15

Ungtiken "Qvanta" funnen liggande i vägren, kraftigt trubbigt våld mot ena kroppssidan.

Slutsats: Trafikdödad.



2002-09-16

Sextonåriga hanräven "Mickel" funnen liggande på marken under en gran. Flera bett över rygg, buk och ben, men huden ringa perforerad. Ett revben brutet och lungan punkterad, skelettet i övrigt intakt.

Slutsats: Riven av rovdjur, möjligen hund eller räv.



2002-10-17

Ettåriga tiken "Weronica" funnen liggande under en loge. Kraftigt bett på vänster framben, lättare bett i halsregionen samt kring munnen, tandavstånd möjligen 30 mm. Kraftigt avmagrad, kan ha tagit sårlega en period (pejlad levande på platsen under >en veckas tid). Livmoderärr efter 3 valpar.

Slutsats: Dog av sviterna efter ett angrepp av rovdjur, möjligen hund eller räv.



2003-01-22

Tvååriga tiken "Urga" funnen två meter in i ett gryt. Lätta klomärken på framkroppen, kraftigt bett över huvudet (tandavstånd ca 30 mm), som krossat muskulaturen och lämnat ett stort öppet sår över hjässan, samt brutit okbågen. Tandavtryck på kraniet antyder att angriparen försökte krossa skallen med bettet. (Livmoderns utseende visade på att tiken tidigare valpat.)

Slutsats: Loriven.



2003-05-15

Tvååriga hanräven "Sven-Å" funnen liggande på marken. Kraftiga rivsår på framkroppen (yttre och inre blödningar, punkterad lunga), samt bett över bakkroppen med tandavstånd ca 36 mm.

Slutsats: Loriven.