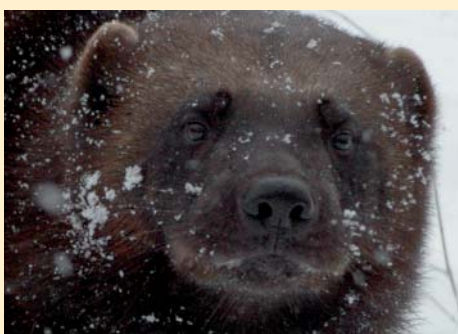




Andrés Ordiz

DE STORA ROVDJURENS EKOLOGISKA ROLL

*En kunskapssammanställning
baserad på aktuell forskning*

INNEHÅLL

Rovdjursföreningens sammanfattning och kommentar	3
1. Inledning	7
2. De stora rovdjuren i Skandinavien och deras ekologiska roll	
2.1. Varg	15
2.2. Björn	20
2.3. Lo	23
2.4. Järv	27
3. Interaktioner mellan rovdjursarterna	31
3.1. Additiv eller kompensatorisk dödlighet	37
3.2. Kan jakt ersätta rovdjurspredation?	39
4. Diskussion	41
Referenser	50

De stora rovdjurens ekologiska roll

Text: Andrés Ordiz

Översättning: Annika Müllern-Aspegren, Roger Olsson

Grafisk form och diagram: Roger Olsson

Utgiven av Svenska Rovdjursföreningen 2010.

Omslagsfoto: Frank Visler (varg), Friday (lo), Sandrine Pinard (björn),
Belizar (järv) / Fotolia

Svenska Rovdjursföreningen

Masthamnen, 116 30 Stockholm

08 44141 17

www.rovdjur.se info@rovdjur.se

ROVDJURSFÖRENINGENS SAMMANFATTNING OCH KOMMENTAR

Svensk rovdjurspolitik handlar mest om siffror. Politiska beslut fastställer hur många individer eller föryngringar av varje art som ska finnas i landet och - i vissa fall - i vilka delar av landet de inte ska finnas alls. Att de rovdjurspolitiska besluten har biologiska konsekvenser som sträcker sig långt bortom de direkt berörda arterna tycks få inse eller ta hänsyn till.

Men stora rovdjur är verkligen inte bara siffror. Menar man allvar med ambitionerna att bevara biologisk mångfald och fungerande ekosystem kan man inte behandla de stora rovdjuren som om de vore isolat, utan samband med den natur där de lever. Det är en av de grundläggande slutsatser som Andrés Ordiz, zoolog och forskare i det skandinaviska björnprojektet och i ett liknande projekt i Spanien, slår fast i denna rapport. Ordiz har på Rovdjursföreningens uppdrag sammanställt aktuell vetenskaplig kunskap om de stora rovdjurens ekologiska roll, med särskilt fokus på de fyra stora i Skandinavien - varg, björn, lo och järv.

Länge var den förhärskande uppfattningen, också bland ekologer, att ekosystem i grunden formades nedifrån och upp och att deras produktivitet var den avgörande faktorn. Ju mer växtbiomassa de kunde producera, desto mer mat fanns det för växtätarna. Och ju fler växtätare, desto mer mat för rovdjuren. I dag finns en överväldigande mängd data som visar att det inte är så enkelt. Produktiviteten och nedifrån-upp-processerna har stor betydelse, men ekosystem formas också av samband och processer i motsatt riktning, från de stora rovdjuren i toppen av näringskedjorna. Rovdjurens närvaro får effekter som sprider sig nedåt genom näringsvävarna. Rapporten innehåller flera slående exempel på sådana kaskadeffekter. Uppifrån-ned-kontroll är starkare och vanligare än man tidigare ansett, och tycks dessutom spela särskilt stor roll i ekosystem på nordliga breddgrader.

I ett modernt perspektiv på ekosystemens funktion och processer är nedifrån-upp- och uppiifrån-ned-processerna oupplösligt sammanflätade. Den dynamiska balansen mellan dem ger systemen struktur och reglerar ytterst artsammansättning och diversitet. Av detta följer också att topprovdjuren spelar avgörande roller i ekosystemen.

Viktiga slutsatser i rapporten är:



Topprovdjur kontrollerar stammarna av växtätare.

Att rovdjuren påverkar ekosystemen genom att deras predation håller nere stammarna av växtätare är välkänt sedan länge. Minskat betestryck får i sin tur konsekvenser för hela ekosystemet. Täthetsbegränsningar bland hovdjur verkar vara kopplade till ökad biodiversitet. När varg och björn utrotades i nationalparken Grand Teton i USA blev följden minskat artantal och glesare stammar av häckande flyttfåglar. I Yellowstone konstaterades långsiktiga förändringar i förekomsten av torrakor av asp och hålhäckande fåglar efter att vargen försvunnit.



Topprovdjur påverkar bytesdjurens beteende.

Predationsrisk och störningar kan påverka bytesdjurens populationer indirekt genom att tvinga dem att förbruka energi på att undvika rovdjur, så att de därigenom kan satsa mindre på att äta eller vila. Sådana effekter kan faktiskt vara av större betydelse för bytesdjuren än den direkta dödligheten. Efter vargens återkomst i Yellowstone har både wapiti och bison ändrat rörelsemönster och födosöksbeteende, vilket fått effekter på strandvegetationen och dess fauna.

Där det finns flera olika bytesdjur som predatorn kan välja emellan kan predatorns närvaro leda till att bytesdjuren begränsar sina ekologiska nischer, vilket minskar konkurrensen mellan dem. Om predatorn avlägsnas suddas de gränser som kontrollerar konkurrensen ut, vilket kan leda till att konkurrensstarka arter tränger undan svagare.

Studier av lodjur och snöskohare i Nordamerika har visat att risken för lodjurspredation kan leda till förändringar i hararnas betesbeteende och fysiska kondition. Honor som överlevt perioder med hög stress på grund av täta lodjursstammar kan bli mindre fertila och föda ungar med nedsatt livskraft flera år efter att lodjursstammen och därmed predationsrisken minskat.

Topprovdjur kontrollerar populationerna av mindre rovdjur.

Om topprovdjuren försvinner kan stammarna av mindre rovdjur växa snabbt, och effekterna på bytesdjuren blir den omvända mot vad man skulle kunna förvänta sig.

Kanin är det iberiska lodjurets stapelföda. Ändå är kaninstammarna 2-4 gånger tätare i områden där lodjuret förekommer, än i likartade områden där det saknas. Förklaringen är att lodjuret håller nere stammarna av rödrev, tamkatt och andra mindre rovdjur.

Genom att kontrollera mindre rovdjur skyddar topprovdjur indirekt biodiversiteten på lägre nivåer i näringsvävarna från effekter av överpredation. Förluster av topp-predatorer har lett till explosionsartade ökningar av mindre rovdjur på många håll i världen. Det har ökat påfrestningarna på bytesdjur som redan tidigare i många fall befann sig i utsatta lägen. I takt med att småfågelpopulationer minskar snabbt och andra bytespopulationer kollapsar, delvis till följd av förhöjd predationstakt, börjar de fullständiga ekologiska, sociala och ekonomiska konsekvenserna av detta att bli uppenbara.

Det har hävdats att den generellt täta stammen av rödrev i Sverige under de senaste 50 åren delvis varit en följd av frånvaron av naturliga predatorer på räv, främst lo och varg. Studier i Skandinavien under perioden 1995-2004 har visat att rödrevpopulationen kan begränsas markant genom att tillåta att lopopulationen återhämtar sig.

Topprovdjur gynnar biologisk mångfald.

I allmänhet är det förändrade tillstånd i ekosystemet som utvecklas efter att topp-predatorer utrotats enklare än ursprungstillståndet och biodiversiteten är därför mindre. Sekundära artförluster inträffar snabbare när en topp-predator försvinner än när arter på lägre nivåer i näringsvävarna försvinner. Från USA finns exempel på djupgående ekologiska kollapsar till följd av förlusten av stora rovdjur.

Vissa rovdjur har en viktig funktion som asätare.

Hos oss gäller det främst järven. Asätarfunktionen är viktig i landekosystem, eftersom den påskyndar återföringen av näringsämnen till näringsvävarna, sprider näringsämnen och späder ut potentiella infektionshärdar. Speciellt i kalla klimat utgör kadaver en viktig energiresurs för predatorsamhället under vintern.

De stora rovdjursarterna är inte utbytbara.

Vi kan inte utgå från att de stora rovdjursarterna är utbytbara och kan ersätta varann. De interagerar på olika sätt och denna interaktion har betydelse för ekosystemens funktion. Vargen ger till exempel förutsättningar för asätande arter genom att skapa födoresurser för dem. I Skandinavien har vargens återkomst ökat möjligheterna för järven, som i stor utsträckning är beroende av kadaver. Studier i afrikanska ekosystem med många stora rovdjursarter har visat att det är viktigt för systemets biologiska mångfald att hela rovdjursgruppen bevaras.

Rovdjur påverkar växtsamhällets struktur.

Eftersom växtätare äter frön och växter kan predation på dem påverka växtsamhällets struktur. Fröspredning genom björnar kan vara avgörande för evolution och utbredning av växtarter.

Tätheten spelar roll.

För att rovdjuren ska kunna spela sin ekologiska roll räcker det inte att de finns i ekosystemen. De måste förekomma i ekologiskt funktionella tätheter.

Jakt kan inte ersätta predation.

I nuvarande kunskapsläge står det klart att jakt och rovdjurspredation inte generellt är utbytbara vad avser deras effekter i ekosystem. Det finns stora skillnader, exempelvis vad gäller intensitet och tidsmässig spridning av predationen, fördelning på kön och ålder, påverkan på stammarna av mindre rovdjur och på relationer mellan asätare och kadaver.

En studie i Skandinavien har visat att rådjursjakt inte kopierar lodjurspredation på rådjur vad gäller fördelning av kön och ålder. Liknande resultat har redovisats från Bialowieza i Polen. Jakt kan också påverka bytesdjurens beteende på ett annat sätt än rovdjurspredation. Den skandinaviska traditionen att jag älg med ställande hund innebär att det sedan mer än 100 år finns ett selektionstryck *mot* älgens mest effektiva anti-predatorbeteendet mot varg, det vill säga att stå upp mot vargen och vara aggressiv. Frånvaron av varg i kombination med löshundsjakten har istället gynnat älgar som försöker fly.

Nya studier av hur rovdjur och bytesdjur interagerar beteendemässigt tyder på att det är mycket svårt att helt återskapa topp-predatorers påverkan på ekosystemen.

Jakt på topprovdjur äventyrar deras ekologiska roll.

Topprovdjur har inga evolutionärt signifikanta fiender och kan därför inte förväntas reagera som arter som är bytesdjur. Att jaga stora rovdjur innebär att man minskar en population som naturligt är liten och kan framkalla beteendemässiga reaktioner som förändringar i habitat användning och störningar av sociala system. Det kan ske även

när uttaget är begränsat och bedöms som hållbart.

Jakt på socialt komplexa arter kan få djupgående sociala konsekvenser som till stor del blir osynliga om man bara ser till populationens storlek. Komplexa beteenden som kollektiva jakttekniker kan gå förlorade. Även ensamlevande rovdjur ingår i sociala system. Bland skandinaviska björnhonor är sannolikheten att en hona ska få ungar ett visst år lägre om närmaste andra hona fått ungar samma år.

Vetenskaplig litteratur om de stora rovdjurens ekologi och människans utnyttjande av naturen ifrågasätter starkt huruvida ett stort rovdjur som utsätts för jakt och förebyggande kontroll kan utföra sin ekologiska roll effektivt. Kontroll av och/eller jakt på stora rovdjur som motiveras med skydd av boskap och skademinskning är grunden felaktig om inte skyddsåtgärder samtidigt vidtas. Det enda som åstadkoms i sådan fall är att rovdjur dör.

Andrés Ordiz avslutar sin rapport med konstaterandet att förvaltning av rovdjur till stor del handlar om att hantera människor. Svenska Rovdjursföreningen delar den uppfattningen. De stora rovdjuren väcker känslor och orsakar konflikter. Det är en uppgift för rovdjurspolitik och rovdjursförvaltning att hantera detta, och därför kan besluten inte fattas med utgångspunkt enbart från ekologisk kunskap. Däremot är det ett rimligt krav att beslut om de stora rovdjuren baseras på kunskap om deras ekologiska roll och att konsekvenserna av olika handlingsalternativ för den biologiska mångfalden och ekosystemens funktion i stort värderas. I det avseendet har svensk rovdjurspolitik hittills lämnat mycket i övrigt att önska.



1. INTRODUKTION

Diskussionen om vilka processer som styr ekosystem har pågått mycket länge. Enkelt uttryckt finns det två ståndpunkter. Den ena är att ekosystemen regleras nedifrån och upp, genom tillgången på födoresurser, den andra att regleringen sker uppifrån och ned, genom predation. Förklaringsmodeller som bygger på en kombination av båda alternativen förekommer också. För ett halvsekel sedan hävdade Hairston m. fl. (1960) att världen inte är överbetad av växtätare, eftersom den ser grön ut. Deras "Green World"-hypotes utgick från tidigare studier som börjat erkänna predatorernas betydelse för populationerna av växtätare (det vill säga uppifrån-ned-processerna) (t. ex. Elton 1927) och den explosionsartade tillväxten av klövdjurspopulationer i frånvaro av rovdjur, med synbara konsekvenser för växtligheten (Leopold m. fl. 1947). Om det är så att växtätare sällan begränsas av födotillgång, så är den begränsande faktorn istället sannolikt predatorer. Hairston m. fl. (1960) drog slutsatsen att täthetsberoende processer reglerar rovdjur i toppen av näringskedjorna och producenter i botten av dem, men att de konsument som finns på mellannivåer i näringsvävorna regleras av processer som inte är täthetsberoende, som till exempel predation. Moderna förklaringsmodeller, som rovdjurens roll för att bevara den biologiska mångfalden, uppifrån-ned-påverkan på näringsvävornas struktur eller betydelsen av interaktion mellan arter har sin grund i denna uppsats (Steneck 2005). Andra författare har förutsatt att tillgången på primära resurser (alltså nedifrån-upp kontroll) är den allmängiltiga modellen (t. ex. Sinclair och Krebs 2002), eftersom födotillgången avgör tillväxttakten hos populationer av ryggradsdjur. Samtidigt påpekade Sinclair och Krebs att denna primära kontroll kan sättas ur spel eller modifieras i betydande utsträckning av uppifrån-ned-processer som predation, sociala interaktioner inom arter och störningar (till exempel bränder), och att en rad olika kombinationer av dessa processer kan påverka populationers tillväxttakt på olika sätt. Sinclair och Krebs (2002) drog slutsatsen, att

interaktion mellan dessa kontrollmekanismer orsakar den mångfald av komplexa, icke-linjära effekter på populationstillväxt som vi kan se i naturen. De pekade också på att de faktorer och processer som styr populationstillväxt är av avgörande betydelse för bevarande och förvaltning av djurpopulationer.

Exempel från flera kontinenter

Studier från olika kontinenter och breddgrader illustrerar den variation som finns vad gäller regleringsprocesser och deras påverkan. Resultat från den svenska Tundra Northwest-expeditionen i arktiska Kanada 1999 tyder på, att ekosystem på höga nordliga breddgrader tycks vara organiserade mer uppifrån-ned än nedifrån-upp, eftersom nettoprimärproduktionen inte begränsades av växtätare på någon av de platser expeditionen studerade (Krebs m. fl. 2003). Mycket längre söderut, i ekosystemet i Serengeti i Östafrika, tycks såväl predation (uppifrån-ned) som resurstillgång (nedifrån-upp) samtidigt påverka populationerna av växtätare, och författarna föreslår att den modellen kan tänkas gälla generellt för system där diversiteten av predatorer och bytesdjur är stor (Sinclair m. fl. 2003). Därutöver kan andra företeelser, som specifika beteenden hos djur, gynna en kombination av uppifrån-ned- och nedifrån-upp-processer. Migration är en sådan process. Migration gör det möjligt för djur att tillgodogöra sig födoresurser över större områden. Om predatorer inte kan följa migrerande hovdjur på deras långväga vandringar kommer deras påverkan på klövdjurspopulationernas storlek relativt sett att begränsas (Fryxell m. fl. 1988). Migrerande gnuer (*Connochaetes taurinus*) stämmer in på hypotesen om predationskänsligt födosök, där födotillgång och predation samverkar i regleringen av populationerna (Sinclair och Arcese 1995).

Miller m. fl. (2001) summerar litteraturöversikter som påvisar rovdjurens betydelse för ekosystem, exempelvis Terborgh m. fl. (1999). Med utgångspunkt från en helhetssyn på såväl

kvalitativa som kvantitativa belägg drar de slutsatsen att uppifrån-ned-kontroll är starkare och vanligare än man tidigare ansett. Schmitz m. fl. (2000) gjorde en kvantitativ meta-analys av kaskadeffekter (det vill säga indirekta effekter av rovdjur på två eller flera lägre nivåer i näringsvävar, enligt definition av Estes m. fl. 2001) i landekosystem. De begränsade sin analys till ryggradslösa djur och små ryggradsdjur, men fann likväl kaskadeffekter i 45 av 60 testade fall. I 75 procent av dessa studier hade avlägsnande av rovdjuren en påtaglig direkt effekt på antalet växtätare, vilket i sin tur hade betydande effekter på växtskador, mängden växtbiomassa och växternas möjligheter att föryngra sig. Slutsatsen blev att kaskadeffekter förekom under skilda förhållanden och för olika typer av rovdjur och att de var mer vanligt förekommande än vad som allmänt antagits (Schmitz m. fl. 2000).

Rovdjur som nyckelarter

Att topprovdjur är en nödvändig del av ekosystem, eftersom de kontrollerar populationerna av växtätare, var faktiskt en vanligt förekommande och accepterad uppfattning i början av 1900-talet. Senare kom den dock att i stor utsträckning förkastas (Ale och Whelan 2008). I dag förefaller det klart att rovdjur är viktiga komponenter i många ekosystem, eftersom de står för uppifrån-ned-kontroll av systemens struktur (t. ex. Brodie och Post 2010). Beläggen för detta har blivit allt starkare. I dag står det klart att förståelsen av kaskadeffekter är viktig för naturvården och för förvaltningen av populationer och ekosystem, och att predatorernas roll som nyckelarter är en giltig grund för att bevara rovdjur (t. ex. Hebblewhite m. fl. 2005)*. Förekomst av topppredatorer främjar biologisk mångfald. Att bevara dem innebär samtidigt att bevara biologisk mångfald, även om detta samband är beroende av omständigheterna och inte nödvändigtvis giltigt för alla arter och system (Sergio m. fl. 2008). I allmänhet är dock det förändrade tillstånd i ekosystemet som utvecklas efter att topppredatorer eliminerats enklare än ursprungstillståndet och biodiversiteten är därför mindre. Rovdjur är nödvändiga för att upprätthålla de höga nivåer av biologisk mångfald som vi förknippar med ursprunglig, opåverkad natur (Terborgh m. fl. 2010), och förekomsten av hotade arter har visats vara en indikator för uppifrån-ned-reglering i relativt opåverkade områden (Wallach and O'Neill 2009).

Varje förändring av populationsdynamik eller ekologi i en population av ett stort rovdjur kan

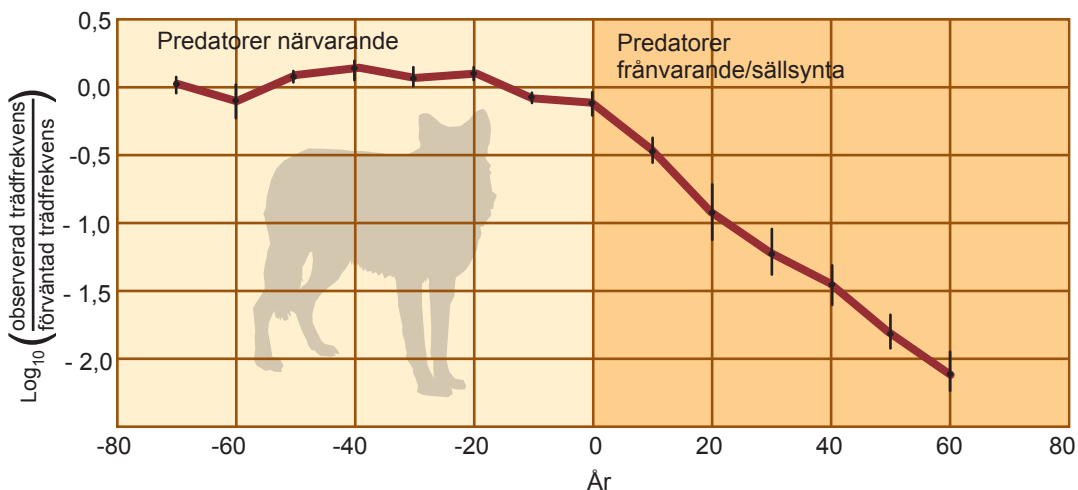
fortplantas genom näringsväven. Det har påvisats att förlust av predatorer, i synnerhet av topprovdjur, resulterar i minskad biologisk mångfald (t. ex. Soulé m. fl. 2003).

Det är rentav så att sekundära artförluster inträffar snabbare när en topp-predator försvinner än när arter från lägre trofnivåer försvinner, vilket pekar på att bevarande av topp-predatorer borde prioriteras högt (Borrvall och Ebenman 2006). Terborgh m. fl. (2001) noterade att tätheten av plantor av skogbildande träd reducerades kraftigt på öar där predatorer hade försvunnit, vilket visar att förlusten av uppifrån-ned-reglering utlöste en kaskadefekt. I detta fall utnyttjade forskarna en oplanerad experimentsituation som uppstod i samband med byggandet av en kraftverksdamm i Venezuela. De visade att frånvaron av predatorer konsekvent tillät populationer av vissa växtätare att öka till nivåer många gånger över de "normala", vilket utlöste kaskadeffekten. Terborgh och hans kolleger tolkade dessa observationer som en varning för att liknande processer kan förekomma på andra håll, eftersom stora predatorer som utövar uppifrån-ned-kontroll har utrotats från större delen av världens landområden.

Ekologiska kollapsar

Onormalt höga tätheter av hovdjur i system där populationer av stora rovdjur utrotats eller reducerats kraftigt (t. ex. Ripple and Beschta 2005) kan illustrera de starka negativa konsekvenser för ekosystemens funktion som blir följden när de stora rovdjuren inte längre spelar sin roll i systemen. Till exempel påvisade Berger m. fl. (2001a) en kaskad av ekologiska händelser utlösta av lokal utrotning av brunbjörn (*Ursus arctos*) och varg (*Canis lupus*) från ekosystemet i Greater Yellowstone i USA. Förändringarna innefattade en explosionsartad populationsökning hos älg (*Alces alces*), vilket i sin tur orsakade förändringar i strandvegetationens täthet och struktur på grund av bete, samtidigt som antalet flyttfåglar i de betespåverkade, videdominerade växtsamhällena minskade. Studier från andra områden i USA har bekräftat att så djupgående ekologiska kollapsar kan bli följden av förlusten av stora rovdjur (t. ex. Beschta and Ripple 2009). Vidare kan begränsning av predatorpopulationer gynna ekologiska tillstånd där invasion av främmande arter spelar en dominerande roll. Det är särskilt oroande eftersom invasiva arter anses vara ett av de allvarligaste hoten mot den biologiska mångfalden globalt sett (Wallach m. fl. 2009a).

*) Nyckelarter är arter vars påverkan på ekosystemen är oproportionerligt stor i förhållande till deras förekomst (Paine 1980).



Figur 1. Genomsnittligt förhållande mellan observerad och förväntad trädthet över tid, med respektive utan närvaro av Stora rovdjur. Diagrammet bygger på sammanställd statistik från fem amerikanska nationalparker för tidsperioder som sträcker sig från 70 år före rovdjurens försvinnande till 60 år efter. (Från Beschta och Ripple 2009).

Rovdjur i den översta toppen av näringsvävarna (så kallade *apex*-predatorer, det vill säga arter som inte själva i nämnvärd utsträckning utsätts för predation) har trängts tillbaka dramatiskt över hela världen till följd av mänskliga aktiviteter som förföljelse och förstörelse eller fragmentering av habitat. Nedgången har regelmässigt följts av lika dramatisk tillväxt i populationer av mindre rovdjur. Följden av denna process, som med en vetenskaplig term kallas "mesopredator release"*, är nedgång och utrotning av bytesdjur (t. ex. Crooks och Soulé 1999, Prugh m. fl. 2009, Ritchie och Johnson 2009). Ett stort antal länder har utvecklat eller stött initiativ för att ta bort stora rovdjur, och många gör det fortfarande, oftast på grund av konflikter med människor om tamboskap. Ofta kan marknadsekonomiska omständigheter förklara varför sådana initiativ misslyckas (boskapsskötsel påverkas i större utsträckning av priser och kostnader än av predation (t. ex. Berger 2006)), men en orsak är också att utrotning eller kraftig begränsning av rovdjursstammar kan leda till att meso-predatorerna ökar. I USA dödades exempelvis omkring 24 000 björnar, 50 000 vargar och 3 000 000 coyotes (*Canis latrans*) under perioden 1937-1970 (från Cain m. fl. 1972, citerad i Frank och Woodroffe 2001). Samtidigt som detta ledde till närmast total utrotning av björn och varg i flertalet stater växte populationen av coyote, vilket sannolikt förklaras av "mesopredator release" till följd av att vargen eliminerats. Vi återkommer till denna typ av interaktion mellan rovdjursarter längre fram.

Alla de beskrivna processerna har att göra med att stora rovdjur kan kontrollera sina byten på två sätt:

- numeriskt; rovdjur minskar antalet bytesdjur genom predation (t. ex. Estes m. fl. 1998)

- genom att påverka beteendet hos bytesdjuren, som försöker göra sig mindre utsatta för predation.

Det senare fenomenet har uppmärksammats först ganska nyligen och man har påvisat att även sådana beteendeförändringar kan driva på kaskadeffekter, med motsvarande eller till och med mer omfattande konsekvenser än direkt predation (t. ex. Schmitz m. fl. 2004, Peckarsky m. fl. 2008; Laundré m. fl. 2010).

Indirekt påverkan

Predation orsakar dödlighet, men predationsrisk och störningar kan påverka populationsdynamiken hos bytesdjur indirekt genom att tvinga dem att förbruka energi på att undvika rovdjur (till exempel genom ökad vaksamhet), så att de därigenom kan satsa mindre på "lönsamma" aktiviteter (som till exempel att äta och vila; Lima 1998, Frid och Dill 2002). Dessa icke-dödliga beteendeeffekter till följd av predationsrisk är stora för många arter (t. ex. Preisser och Bolnick 2008). De kan faktiskt vara av större betydelse för bytesdjurens populationsdynamik än direkta demografiska effekter genom dödlighet (Creel och Christianson 2008). Som nämnts kan de också driva på kaskadeffekter (t. ex. Ripple m. fl. 2001).

Predation kan också förändra konkurrensförhållanden mellan bytesarter. Om en predator har ett brett spektrum av bytesdjur att välja bland kan predatorns närvaro leda till att alla bytesarterna begränsar sina ekologiska nischer, vilket minskar konkurrensen dem emellan. Att avlägsna predatorer kommer i sådana fall att sudda ut de ekologiska gränser som kontrollerar konkurrensen. Som en följd av detta kan bytesdjuren komma att konkurrera om begränsade resurser. Konkur-

*) Det finns inga etablerade svenska begrepp för dessa mindre rovdjur eller för detta fenomen. I denna rapport används därför begreppen *mesopredator* och *mesopredator release* genomgående.

rensstarka arter kan tränga undan mer konkurrenssvaga, vilket resulterar i minskad biologisk mångfald genom så kallad konkurrensuteslutning.

Rovdjurens påverkan på ekosystem sträcker sig således längre än till predation. Eftersom växtätare äter frön och växter kan predation på dem påverka växtsamhällets struktur (t. ex. Terborgh m. fl. 1997; Estes m. fl. 1998). Växtsamhällena har i sin tur inverkan på utbredning och förekomst av grupper av fåglar, däggdjur och insekter och på konkurrensen mellan arter i dessa grupper (t ex Miller m. fl. 2001).

Kaskadeffekter

Beschta och Ripple (2009) sammanställde studier av kaskadeffekter i närvaro och frånvaro av stora predatorer i fem nationalparker i västra USA: Olympic, Yosemite, Yellowstone, Zion och Wind Cave. Deras översikt inkluderade en rad predator-byte-relationer i de undersökta områdena, däribland varg / kronhjort (*Cervus elaphus*) i Olympic och Yellowstone, puma (*Puma concolor*) / svartsvanhjort (*Odocoileus hemionus*) i Yosemite och Zion och potentiella effekter av varg, björn och svartbjörn (*Ursus americanus*) på kronhjort, bison (*Bison bison*) och svart- och vitsvanhjort (*Odocoileus spp.*) i Wind Cave. Studien visar att trädens föryngring i de studerade områdena började försämrast strax efter att de stora rovdjuren försvunnit. Beschta och Ripple konstaterade att kaskadeffekten förstärktes över tid, oavsett om parkförvaltningen försökte hålla nere bytesdjursstammarna genom jakt eller ej (Beschta och Ripple 2009). Se även figur 1.

Beschta och Ripple jämförde generaliserade uppifrån-ned-mekanismer i närvaro respektive frånvaro av en topp-predator. Deras modell (figur 2), som förenklats genom att nedifrån-upp-krafter och deras tänkbara komplexa interaktioner utesluts, visar att närvaron av en apex-predator kan påverka beteende och populationstäthet av klövvilt, vilket i sin tur påverkar funktion och struktur hos växtsamhällen. Slutsatsen är att i frånvaro av stora rovdjur kan tillståndet hos ekosystemet och därmed de ekosystemtjänster det tillhandahåller förändras genomgripande i relation till ett naturligt tillstånd, där predationen spelar sin roll.

Liknande processer förekommer också i andra ekosystem (se t ex Ray m. fl. 2005). Det finns belägg för att predatorer kan ha långtgående indirekta effekter på många aspekter av den biolo-

giska mångfalden i en region genom sin direkta påverkan på bytesdjuren. Att bevara predatorerna bidrar därför till bevarande av de komplexa relationerna inom regionens fauna och flora (t ex Miquelle m. fl. 2005). Det har hävdats, att i områden med flera rovdjursarter kan förlusten av en art kompenseras av någon eller några av de andra. Sådan funktionell redundans eller utbytbarhet förutsätter att olika rovdjursarters effekt på bytesdjuren är mycket snarlik. Om däremot rovdjursarterna är funktionellt olika, det vill säga att deras påverkan på bytesdjuren inte är identisk, så kan konkurrensuteslutning eller ersättning av en stor rovdjursart med andra föra med sig kaskadeffekter som påverkar systemets struktur (Miquelle m. fl. 2005). Det finns fall som belyser detta och som samtidigt ger fler exempel på de stora rovdjurens ekologiska roll i vitt skilda ekosystem världen över.

Kompleta rovdjursgrupper behövs

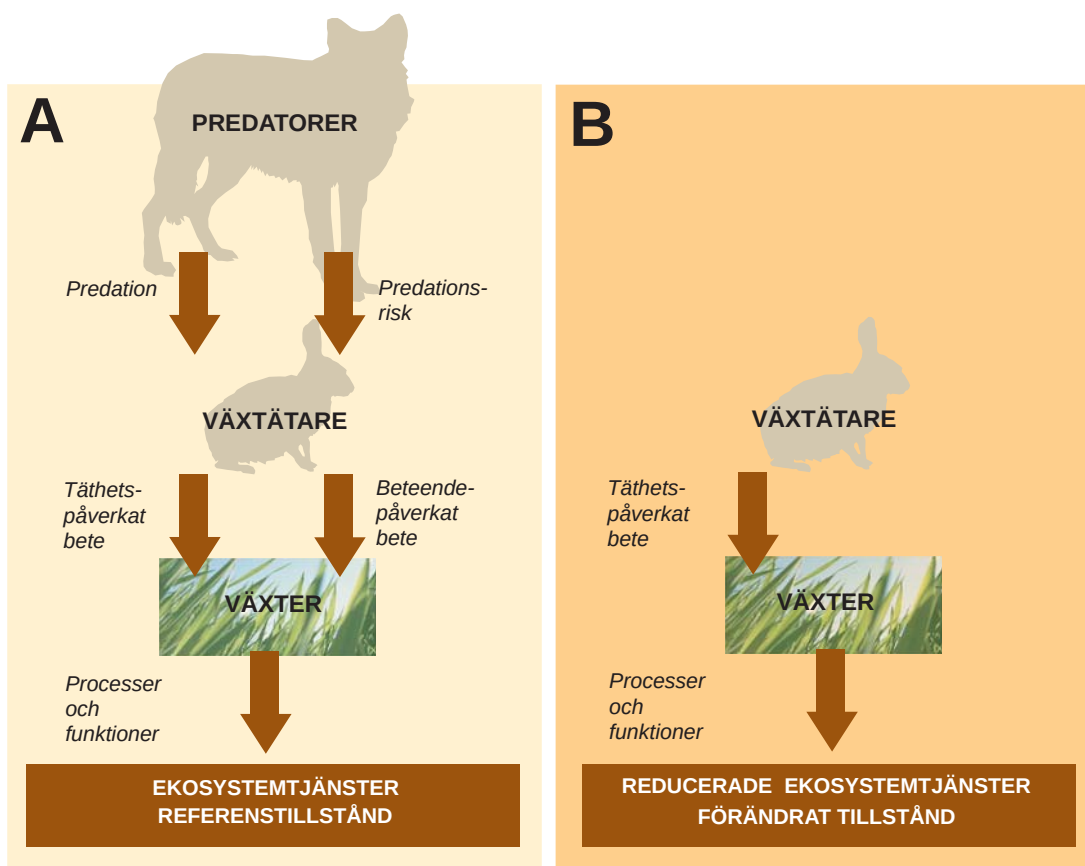
Exempelvis studerade Dalerum m. fl. (2008) i vilken mån arterna inom en sydafrikansk grupp* av stora rovdjur kan ersätta varann i sina respektive roller för bevarandet av biologisk mångfald. I studieområdet i södra Afrika utgjordes rovdjursgruppen av brun hyena (*Hyaena hyaena*), fläckig hyena (*Crocuta crocutta*), gepard (*Acinonyx jubatus*), leopard (*Panthera pardus*), lejon (*Panthera leo*) och afrikansk vildhund (*Lycaon pictus*). De intressanta slutsatserna blev att:

- rovdjursgruppen måste vara komplett för att de stora rovdjuren fullt ut ska kunna fylla sina funktioner som nyckelarter,
- förekomst av livskraftiga populationer av stora rovdjur kan vara användbara indikatorer på ofragmenterade landskap, och
- mångfald inom rovdjursgruppen kan spegla stor biologisk mångfald i systemet som helhet (Dalerum m. fl. 2008).

Utifrån ett vidare afrikanskt scenario, inkluderande Kruger National Park, Ngorongorokratern, södra Kalahari och Serengeti, som sammantaget representerar ett bredare spektrum av ekologiska villkor och förvaltningsförhållanden, drog Mills (2005) slutsatsen, att även om inte predation är den dominerande faktor som styr förekomsten av bytesdjur så är den likväl en integrerad del av ekosystemen, med betydande konsekvenser för bevarande av biologisk mångfald och evolution.

Om vi går vidare till ryska Fjärran Östern kan vi

*) Det engelska fackuttryck som används är guild, som betyder gille eller skrå. Inom ekologin definieras guild som en grupp av arter som använder likartade resurser och därför kan tänkas konkurrera med varann. I denna rapport används genomgående begreppet grupp.



Figur 2. Principiell modell över uppifrån-ned-samband för ekosystem med stora rovdjur och kaskadeffekter (A), respektive ekosystem där de stora rovdjuren har utrotats eller avlägsnats (B). Denna förenklade modell redovisar inte direkt eller indirekt påverkan av människan eller naturliga störningsregimer och inte heller de nedifrån-uppkrafter som förekommer i alla ekosystem. (Från Beschta och Ripple 2009).

konstatera att amurtiger (*Panthera tigris altaica*) och varg förefaller skapa ett uppifrån-ned-tryck i ekosystemet i Sikhote-Alin, genom att interagera genom konkurrens. Det tyder på att den direkta effekten på bytesarterna är olika för de båda rovdjursarterna, vilket gör det osannolikt att deras påverkan på ekosystemet är likvärdig (Miquelle m. fl. 2005).

Exemplen inte bara bekräftar styrkan i predationen från stora rovdjursarter utan belyser också vikten av att bevara grupper av stora rovdjur med förmåga att spela sin bestämmande ekologiska roll.

Studier i boreal miljö

De studier som summeras av Boutin (2005) rör boreala skogar, en miljö som här beskrivs som ett trädbevuxet biom, dominerat av en blandning av barr- och lövträd och med varg och järv (*Gulo gulo*) som de viktigaste predatorerna, på sina håll i sällskap med svart- och/eller brunbjörn. Älg, caribou eller ren (*Rangifer tarandus*) och olika hjortar är rovdjurens huvudsakliga byten. Boutin lyfte fram de storskaliga störningarna, exempelvis bränder, och de tydliga populationscyklerna hos flera växtätare som karaktäristiska och särskiljande drag hos detta ekosystem. Predatorer som lo (*Lynx spp.*), rödrev (*Vulpes vulpes*), coyote samt vesslor och hermeliner (*Mustela spp.*) har

stor betydelse för de nämnda populationscyklerna.

Nordamerika och Eurasien skiljer sig åt vad gäller förekomsten av flera av dessa rovdjursarter och relationerna mellan dem. Enligt Boutins (2005) sammanfattning spelar rovdäggdjuren i boreala skogar en viktig roll genom att begränsa populationstätheten hos sina bytesdjur, men de data som finns kring kaskadeffekter vid exempelvis vargens försvinnande indikerar endast måttliga förändringar i vegetationens täthet och struktur. I boreala områden skulle således, enligt de studier Boutin summerar, kaskadeffekterna av en specifik arts predation inte vara särskilt uttalade, även om han framhåller att vargens försvinnande skulle få följder längre ned i näringsvävarna – det vill säga orsaka en kaskadeffekt. Boutin menar, att om naturvårdsprogram i boreala skogar ska fokusera på nyckelarter bland rovdjuren så finns det sannolikt starkare skäl att inrikta sig på det cykliska samspelet mellan lodjur och hare (t. ex. Krebs m. fl. 2001), än på varg. Vi kommer att diskutera detta samspel närmare längre fram.

I ett globalt perspektiv är den boreala regionen enligt Ripple m. fl. (2010) ett av de bäst lämpade områdena för studier av dynamiken mellan olika trofnivåer, eftersom det alltså finns goda stammar av stora rovdjur i stora delar av regionen. De lyfter fram studier av Krebs och

*) "exploitation ecosystem hypothesis"

kolleger som visar hur populationstätheten hos hare fördubblas i provytor där antalet rovdjur reduceras, men ökar med en faktor elva om man både minskar rovdjursantalet och tillför föda för hararna. Detta visar de starka sambanden mellan de faktorer som påverkar systemet uppifrån-ned och nedifrån-upp, och kan samtidigt hjälpa oss förstå varför den relativa betydelsen av uppifrån-ned- respektive nedifrån-upp-krafter förändras beroende på miljöns eller systemets produktionsförmåga. Söder om vargens utbredningsområde i Nordamerika ökar biomassan av hjortar med ökande primärproduktion, helt i enlighet med den hypotes om ekosystemexploatering* som säger att den regionala strukturen hos ekosystem bestäms av exploatering (uppifrån-ned) och produktivitet (nedifrån-upp). I närvaro av varg var hjortbiomassan en femtedel av vad den var i områden där vargen utrotats. Det finns klara belägg för att betetrycket nått högre nivåer än någonsin tidigare till följd av övertäta hjortdjurstammar (t ex McShea m. fl. 1997). På motsvarande sätt har älgstammen i östra Nordamerika visats nå sju gånger högre täthet i områden utan varg än i områden med varg, trots att primärproduktionen var högre i de senare. I Sverige har höga älgstätheter lett till omfattande betesskador på skogen (Hörnberg 2001). Älgstätheten har visats vara fem gånger högre i Sverige (i områden utan varg) än i områden med habitat av likartad karaktär i ryska Karelen, där det fanns varg. Tätheten var 1,3 respektive 0,25 älgar per kvadratkilometer (Angelstam m. fl. 2000). Ripple m. fl. konstaterar att populationsexplosioner bland hovdjur är mycket sällsynta i områden med intakta rovdjurspopulationer och att de i boreala skogar typiskt inträffar endast efter utrotning av vargen (Ripple m. fl. 2010 och referenser däri).

Studier i tempererade skogar

Några av de bäst studerade relationerna mellan rovdjur och bytesdjur i tempererade skogar i Europa har gjorts i och omkring Biaolowieza, ett relativt opåverkat lövskogsområde på gränsen mellan Polen och Vitryssland. Jedrzejewska och Jedrzejewski (2005) diskuterar om uppifrån-ned- eller nedifrån-upp-processer kontrollerar ett ekosystem med fem arter av stora hovdjur – visent (*Bison bonasus*), älg, vildsvin (*Sus scrofa*), kronhjort (*Cervus elaphus*) och rådjur (*Capreolus capreolus*) – och två stora rovdjur, varg och lo (*Lynx lynx*). I enlighet med vad Sinclair m. fl. (2003) fann för ekosystemet i Serengeti föreföll både predation (uppifrån-ned) och resursbegränsning (nedifrån-upp) vara verk samma sam-

tidigt och påverka växtätarpopulationerna. Varg och lo höll stammarna av kronhjort och rådjur på nivåer markant under systemets bärförmåga och skapade konstant tillgång på bytesrester för asätare, medan de större arterna bison och älg (samt även vildsvin med sin höga reproduktionsförmåga) begränsades av resurstillgången. Sinclair m. fl. (2003) fann också att i Serengeti utsattes mindre klövdjursarter för stark predation, medan större arter (omkring 150 kg eller tyngre) hade färre predatorer och snarare begränsades av födotillgång.

Goda exempel från öar

Ett av de bästa exemplen på ekologiska effekter av att ta bort rovdjur kommer från öar (Terborgh m. fl. 2001; se ovan). Öar ger också goda exempel på förändringar efter att predatorer introducerats. Croll m. fl. (2005) visade att introduktionen av fjällräv (*Alopex lagopus*) i Aleuterna, en rad enligt belägna öar som sträcker sig västerut från Alaska-halvön, ledde till kraftiga förändringar i växtproduktivitet och växtsamhällets struktur genom tidigare okända samband. Resultaten visade att introduktionen av fjällräv förvandlade öarna från gräsmark till maritim tundra. Sammanfattningsvis fann man att rävpredation reducerade sjöfågelstammarna såväl till storlek som utbredning, vilket minskade näringstransporten från hav till land. Det mer näringsfattiga ekosystem som blev följden gynnade lågproduktiva örter och ris framför mer produktiva gräs och halvgräs (Croll m. fl. 2005). Flera andra intressanta studier som belyser betydelsen av trofiska kaskadeffekter och deras dynamik på öar summeras i Oksanen m. fl. (2010) och Schoener and Spiller (2010).

Det är också intressant att notera att mänskliga aktiviteter kan ha förändrat rovdjurens roll i vissa system och att detta fått effekter på ekosystemnivå (t ex Estes m. fl. 1998). Utöver den vanligaste formen av mänsklig påverkan på populationer av stora rovdjur, det vill säga utrotning eller kraftig decimering av stammarna, har också mänskliga verksamheter och störningar sidoeffekter. Novaro och Walker (2005) föreslog att introduktion av främmande europeiska arter som harar (*Lepus spp*) och kronhjort i Patagonien kan ha gjort det möjligt för stammarna av inhemska rovdjur som puma och magellanräv (*Pseudalopex culpaeus*) att växa såväl till antal som utbredning. Det kan i sin tur ha skapat en kraftigare uppifrån-ned-effekt på inhemska bytesdjur som till exempel guanaco (*Lama guanicoe*) och vanlig mara (*Dolichotis patagonum*). Enligt Novaro och Walker är

det tänkbart att sådana förändringar i rovdjurens roll inte är ovanliga även på andra håll, eftersom mänsklig verksamhet påverkat topprovdjurens begränsande roll på sina bytesdjur många gånger på skilda håll i världen under det senaste årtusendet. Några författare har exempelvis pekat på att Europa är en kontinent som formats av människan och att de stora rovdjurens ekologiska roll är långt mindre kraftfull där än i mer orörda områden (Linnell m. fl. 2005). Vidare hävdar Linnell och kolleger att även om en del populationer av stora rovdjur växer i Europa (Ensering och Vogel 2006) så är det osannolikt att de någonsin kommer att återhämta sig till så höga nivåer att interaktioner inom näringsvävarna kommer att bli den avgörande faktorn för populationernas storlek, vare sig för rovdjuren eller deras bytesdjur.

Iberisk lo som topp-predator

Det finns dock kvantitativa exempel, baserade på iakttagelser i fält, som pekar i motsatt riktning. Ett sådant exempel kan hämtas från Białowieża (det vill säga Centraleuropa) och belyser den nyckelroll som varg- och lopredation har på rådjur och kronhjort (se ovan). Ett annat exempel kan faktiskt hämtas från det tätbefolkade Sydeuropa och belyser den iberiska lons (*Lynx pardinus*) roll som topp-predator. 1996 klassade IUCN:s specialistgrupp för kattdjur den iberiska lon som världens mest sårbara kattdjur med hänsyn till faktorer som påverkar populationsstorlek och utrotningsrisk. Trots att arten bara finns kvar i ett fåtal restområden i södra Spanien och i ganska små populationer, har det visats att den förmår kontrollera populationerna av mindre rovdjur, vilket återspeglas i förekomsten av bytesdjur (t. ex. Palomares m. fl. 1995). Vuxna lodjur dödar ofta andra mindre rovdjur inom sina hemområden, däribland hund, tamkatt, rödräv, vanlig genett (*Genetta genetta*), faraokatt (*Herpestes ichneumon*) och utter (*Lutra lutra*). Som en följd av denna predation inom rovdjursgruppen utnyttjar mindre rovdjur lodjurens hemområden bara i liten omfattning. I områden där lon förekommer är stammarna av mindre predatorer inte lika täta som i områden utan lo. Glesa stammarna av rovdjur innebär att predationstrycket blir svagare, vilket i sin tur kan medföra relativt höga tätheter av bytesdjur. Genom att hålla nere stammarna av mesopredatorer begränsar lodjuren konkurrensen och ökar tätheten hos populationen av sin stapelföda kanin (*Oryctolagus cuniculus*) i sina hemområden (Delibes m. fl. 2000). Kaninstammarna var 2-4 gånger tätare i områden som användes av lodjur än i områden

utan lo, trots att områdena liknade varann habitatmässigt (Palomares m. fl. 1995). Exemplet är värdefullt, eftersom det visar att även en population av en starkt hotad topp-predator förmår spela en roll som apex-predator, även satt under hård mänsklig påverkan.

Kraftigt negativ påverkan av klövdjur (inklusive mycket kraftig sådan påverkan av tamdjur; Jedrzejewska och Jedrzejewski 2005) på skogsåterväxten i predatorfria miljöer är vanlig i Europa och Nordamerika (t. ex. McShea m. fl. 1997). Drastiska förändringar av ekosystem har kopplats till utrotning eller begränsning av rovdjur, exempelvis genom att viltförvaltare minskat rovdjursstammarna för att hålla klövdjursstammarna på onaturligt höga nivåer för att tillgodose nöjesjaktens intressen. Sådana massförekomster av vitsvanshjort (*Odocoileus virginianus*) har visats kunna minska antalet arter av gnagare, minska stammarna av häckfåglar i buskskiktet, utplåna undervegetationen i vissa skogar och till och med göra det omöjligt att föryngra trädskiktet av ek (*Quercus spp.*) (Miller m. fl. 2001 och referenser däri).

På samma sätt har massförekomster av kronhjort i varg- och grisslybjörnfria delar av ekosystemet i Greater Yellowstone fått djupgående ekologiska konsekvenser (Berger m. fl. 2001, se ovan). Ripple och Larsen (2000) rapporterade att rekryteringen av trädskiktet av asp (*Populus tremuloides*) upphörde när vargen försvann från Yellowstone nationalpark. Varg är en viktig predator på kronhjort och kan därför gynna aspskog genom en kaskadeffekt som inbegriper begränsning av antalet hjortar, påverkan på hjortarnas rörelsemönster och förändring av deras betesbeteende på asp (Ripple och Larsen 2000).

Rovdjur och restaurering av ekosystem

Mot bakgrund av vad som sagts ovan är det inte förvånande att många hävdar att en viktig strategi för restaurering av ekosystem som degraderats av klövdjur är att återskapa goda stammarna av stora rovdjur (både i Nordamerika, t.ex. Beschta och Ripple 2009; och Europa, t. ex. fallet med restaurering av vargpopulationen i Skottland, Manning m. fl. 2009). Nyligen har återintroduktionen av varg i Yellowstone visat hur återkomsten av en topp-predator kan medföra att ett hårt betestryck på vegetationen lättar (t. ex. Ripple och Beschta 2003). Vi ska titta närmare på detta fall längre fram.

De beskrivna exemplen visar på de mycket stora skillnaderna mellan situationer där rovdjuren

utrotats och där de fortsatt att spela sin roll som apex-predatorer, eller där de återkommit efter att tidigare varit tillbakapressade eller utrotade. Ex-
emplen har visat rovdjurens betydelse i vitt skilda ekosystem på olika håll i världen. Vi har också påvisat fall där rovdjurens betydelse är föremål för debatt inom forskarsamhället. I de följande avsnitten ska vi:

- 1) summera den vetenskapliga litteraturen om de stora rovdjurens roll med särskilt fokus på de arter som förekommer i Skandinavien, det vill säga varg, brunbjörn, lo och järv,
- 2) ge en översikt över kunskapen om interak-

tioner mellan predatorer och ge exempel på "mesopredator release" och dess effekter på bytesdjur

- 3) diskutera kompensatorisk och additiv dödlighet och i vilken grad predation och människans jakt är krafter som spelar eller kan spela samma roll i ekosystemen, och slutligen
- 4) diskutera dagens förvaltning av de stora rovdjuren och hur den skulle se ut om den beaktade den kunskap som finns om rovdjurens roll i ekosystemen.

2. DE STORA ROVDJUREN I SKANDINAVIEN OCH DERAS EKOLOGISKA ROLL

2.1. Varg

Vargen har varit utbredd över hela norra halvklotet norr om tjugonde breddgraden, både i Nordamerika och Eurasien. Människans ansträngningar att utrota vargen har begränsat utbredningsområdet kraftigt. Ursprungligen fanns vargen över hela Europa. I dag återstår mindre populationer i Portugal, Spanien, Italien, Grekland och Finland, och större i Östeuropa. Under de senaste decennierna har arten återhämtat sig naturligt i flera länder, som Frankrike, Tyskland, Schweiz, Sverige och Norge. År 2000 hade sex länder vargpopulationer på mer än 1 000 djur, elva hade mer än 500 och åtta länder hade färre än 50 djur (Boitani 2000).

Vargen är en sann generalist som opportunistiskt utnyttjar de födoresurser som är mest tillgängliga. Dieten kan innehålla stora byten, som älg, rådjur och vildsvin, eller mindre ryggradsdjur, ryggradslösa djur, vegetabilier och kadaver. Dieten varierar över vargens hela utbredningsområde och är beroende av den relativa tillgången på och tillgängligheten av bytesdjur (Boitani 2000).

Vintern 2008/2009 fanns det totalt 213-252 vargar i Skandinavien, varav 85 % i Sverige och 15 % i Norge (Wabakken m.fl. 2009 i Tønnessen 2010; Liberg 2010). År 2008 bidrog troligen immigrerande individer från Finland/Ryssland till den Skandinaviska vargstammens genetiska variation, för första gången på 15 år. Två finsk/ryska hanvargar reproducerade sig, en på vardera sidan om gränsen. (Liberg 2010, Tønnessen 2010). Såväl Sverige som Norge har nationella mål för sina vargpopulationer; 20 årliga föröingringar i Sverige och 3 i Norge. Nyligen införde Sverige också ett tillfälligt mål på 210 vargindivider. Målet ska utvärderas efter tre år (Liberg 2010).

Vargen skiljer sig från de övriga stora rovdjur som behandlas i denna rapport genom att den lever i sociala enheter (flockar) som samarbetar kring jakt, fortplantning och försvar av sina

territorier. En flock är i grunden en familjegrupp som uppstår när ett vargpar etablerar sig i ett revir och börjar reproducera sig. Starka sociala band inom flocken reglerar dess interna stabilitet och dynamik (Boitani 2000). Den sociala aspekten är intressant i förhållande till artens ekologiska roll, vilket diskuteras närmare längre fram. Vargar är stationära och flocken försvarar aktivt sitt revir mot vargar från andra flockar i närheten. Revirens storlek varierar inom vida gränser beroende på tätheten av vargar och bytesdjur, geografi, mänskliga störningar och infrastruktur. Revirstorleken skiftar mellan 80 och 2 500 km² i Nordamerika, och från 100 till 500 km² i tempererade områden i Europa (summerat i Boitani 2000). I Skandinavien är dock vargreviren större än länge söderut i Europa. Karlsson m fl (2007) fann att medelstorleken för 12 vargrevir i Skandinavien var 1 000 km², med en spännvidd från 30 till 2 000 km².

Exemplet Yellowstone

Några av de mest välkända exemplen på rovdjurens roll i olika ekosystem inbegriper vargen som central art. Det fall som sannolikt fått mest uppmärksamhet under det senaste årtiondet är ekosystemet i Greater Yellowstone i Nordamerika, där vargen återinfördes för 15 år sedan. I föregående avsnitt redovisades några konsekvenser av att vargen utrotades, som förändringar i habitat till följd av klövdjurens överbetning och följdeffekter på exempelvis fågelfaunan i strandskogar.

Berger m fl (2001a) konstaterade, att konsekvensen av att varg och björn utrotades från nationalparken Grand Teton blev minskat artantal och glesare stammar av häckande flyttfåglar. Hebblewhite m fl (2005) fann en negativ effekt på tätheten och diversiteten av småfåglar* i delar av Banff National Park där vargtätheten var låg. Hollenbeck och Ripple (2007) konstaterade långsiktiga förändringar i förekomsten av torrakor av asp och hålhäckande fåglar i Yellowstone

*) Egentligen song birds, arter inom ordningen tättingar (Passeriformes) tillhörande underordningen Passeri eller Oscines.



National Park efter att vargen försvunnit. Idag kan vi se effekterna av återinförseln av varg, vilket erbjuder möjligheter att studera bytesdjurens beteende och strukturen hos växtsamhällena och deras fauna före och efter återintroduktionen. Utöver den direkta demografiska effekten av vargens predation på klövdjuren har både wapiti och bison uppvisat förändrat födosöksbeteende och rörelsemönster. De har också blivit mer vaksamma. Klövdjurens beteende har med andra ord förändrats i områden som ofta används av varg (Creel m. fl. 2005). Vargen åstadkom en beteende-inducerad indirekt effekt på strandvegetationens återväxt och på tillhörande fauna (t. ex. Ripple and Larsen 2000, Laundré m. fl. 2001, Ripple m. fl. 2001, Ripple och Beschta 2007).

Den relativa betydelsen av direkta demografiska effekter i förhållande till indirekta, beteende-inducerade effekter är under diskussion (t. ex. Ripple och Beschta 2003, 2004; Creel m. fl. 2005, Creel m. fl. 2008, Creel och Christianson 2008), men det tycks vara klarlagt att såväl antal som beteende hos kronhjort har förändrats sedan vargen återkom, och att effekterna av detta spridit sig nedåt till växtsamhället och dess fauna. Det finns med andra ord betydande kaskadeffekter genom hela systemet. Vargintröduktionen medförde också att populationen av coyote reducerades med 50-90 % (Smith m. fl. 2003). Förekomst av varg kan emellertid också gynna asätare. Vintrarna i Yellowstone blir kortare på grund av klimatförändringarna, vilket begränsar asätarnas födotillgång. Vargen betyder dock mer för tillgången till hjortkadaver i Yellowstone än miljöfaktorer som vintersvält, och dessutom jämnare försörjning med födoresurser året runt (Wilmer m. fl. 2003, Wilmer and Getz 2005). Som Mao m. fl. (2005) konstaterat innebar vargens återkomst till Yellowstone att viktiga ekologiska processer restaurerades.

Även om återintroduktionen redan har gett starka bevis på vargens påverkan på olika nivåer i ekosystemet är det angeläget att omfattande forskning och övervakning förblir en viktig del i förvaltningen av Yellowstone även på lång sikt, eftersom det kommer att ta decennier innan de fulla effekterna av vargens återkomst blir tydliga (Smith m. fl. 2003).

Exemplet Isle Royale

Det finns ett fall där det varit möjligt att studera ekosystemets dynamik på längre sikt, nämligen den 544 km² stora ön Isle Royale i Lake Superior, dit vargen återvände på naturlig väg för

drygt ett halvsekel sedan. Det långa tidsperspektivet har gjort det möjligt att få ökad kunskap om sambanden kring vargpredation på älg och konstaterade vegetationsförändringar. I början fokuserade man på vargpredationens betydelse. Systemet uppfattades alltså som uppifrån-ned-reglerat (t. ex. McLaren och Peterson 1994). Senare hävdades att både uppifrån-ned- och nedifrån-upp-processer var viktiga. (Vucetich m. fl. 2002). Vucetich och Peterson (2004) uppmärksammade att mellanårsvariationen i älgstammens tillväxttakt påverkades av naturliga, kortsiktiga variationer i vargförekomst. Tidigare studier hade fokuserat mer på hur den genomsnittliga älgförekomsten påverkades av olika genomsnittliga vargtätheter. Slutsatsen blir att vargpredation, som är den vanligaste dödsorsaken för älgar på Isle Royale (Peterson 1977), tycks vara en dominerande faktor när det gäller älgstammens jämviktsläge, men att den har mycket mindre betydelse för variationerna runt detta läge. Utan att förneka betydelsen av vare sig de uppifrån-ned- eller nedifrån-upp-processer som tycks finnas i systemet kan man hävda, att den sistnämnda studien stödjer slutsatsen att i relation till biotiska faktorer är påverkan av abiotiska faktorer på dynamiken hos djurpopulationer i landekosystem viktiga och komplexa, i det här fallet på mellanårsvariationer i antalet älgar (Vucetich och Peterson 2004). Några av dessa författare (Vucetich m. fl. 2005) analyserade populationstrenden för kronhjort i Yellowstone under mer än 40 år och hävdade att klimat och beskattning nöjaktigt kan förklara huvuddelen av stammens minskning på senare år. Deras slutsats är att om det stämmer var dödligheten genom vargpredation mellan 1995 och 2004 huvudsakligen kompensatorisk.

Exemplen bidrar till att visa att predation är en viktig mekanism i dessa system, men att den måste ses och tolkas inom ramen för den vanliga komplexa dynamiken i systemen och inverkan av abiotiska faktorer.

Exemplet Banff

Vargen har beskrivits som den viktigaste drivkraften bakom en kaskadeffekt runt Banff National Park i Kanada (Hebblewhite m. fl. 2005; figur 3). Runt 1985 dök vargen åter upp i Banff efter att ha varit utrotad sedan 1930-talet. Vargarna prederade på den stora och växande stam av kronhjort som fanns i hela Bow Valley. Omfattande mänskliga aktiviteter i höll vargarna borta från en del av dalen, medan de utnyttjade

ett intilliggande område fullt ut. Hebblewhite m fl (2005) studerade hur skillnaderna i vargpredation mellan dessa två områden påverkade en lång rad faktorer:

- populationstäthet,
- hondjurens överlevnad och kalvrekrytering hos kronhjort,
- betestryck och tillväxt hos asp,
- produktion, betestryck och nettotillväxt hos viden (*Salix spp*),
- bäverstammens (*Castor canadensis*) täthet,
- samt diversitet, förekomst och utbredningsmönster hos småfåglar i strandskogar.

Vid studiens slut visade sig kronhjort vara tio gånger talrikare i det vargfattiga området än i det vargtäta. Den årliga överlevnaden bland vuxna hondjur var 62 % i det vargtäta området mot 89 % i det vargfattiga. Den årliga rekryteringen av kalvar var 15 % i närvaro av varg mot 27% i området utan varg. Där vargen hölls borta minskade återväxten av asp och produktionen hos videarterna, medan betestrycket på asp och vide ökade. Förekomsten av bäverhyddor visade ett negativt samband med hjortstammens täthet och hjortens bete hade en indirekt negativ effekt på förekomst och diversitet bland småfåglarna. Dessa förändringsmönster genom flera nivåer i näringsvävarna stödjer hypotesen om kaskadeffekter orsakade av varg. En bakomliggande orsak till kaskadeffekterna var mänsklig aktivitet, som påverkade hur vargarna utnyttjade olika habitat (Hebblewhite m. fl.. 2005).

Hebblewhite m. fl. (2005) fann starka indikationer på att det var de återkoloniserande vargarna som orsakade kaskadeffekten, även om andra stora rovdjur också förekommer i området. En av flera sådana indikationer var att endast vargen hade återkommit efter att ha varit utrotad, medan björn och andra rovdjur aldrig var helt borta under den studerade perioden. De faktiska dödsorsakerna hos kronhjort liksom modellsimuleringar gav också stöd för slutsatsen att vargen spelade en huvudroll för kaskadeffekten. Det är särskilt intressant att notera att mänskliga aktiviteter låg bakom den kaskad som bortträngningen av vargar orsakade i den mer påverkade delen av det studerade området (Hebblewhite m. fl.. 2005), tillsammans med den utjämnande effekten av abiotiska faktorer som väder (Hebblewhite 2005). Hebblewhite m. fl. (2005) drar slutsatsen att ekosystemens dynamik kan påverkas allvarligt genom att människan avlägsnar varg och andra stora rovdjur. Deras resultat ger ökat stöd för att naturvårds- och förvaltnings-

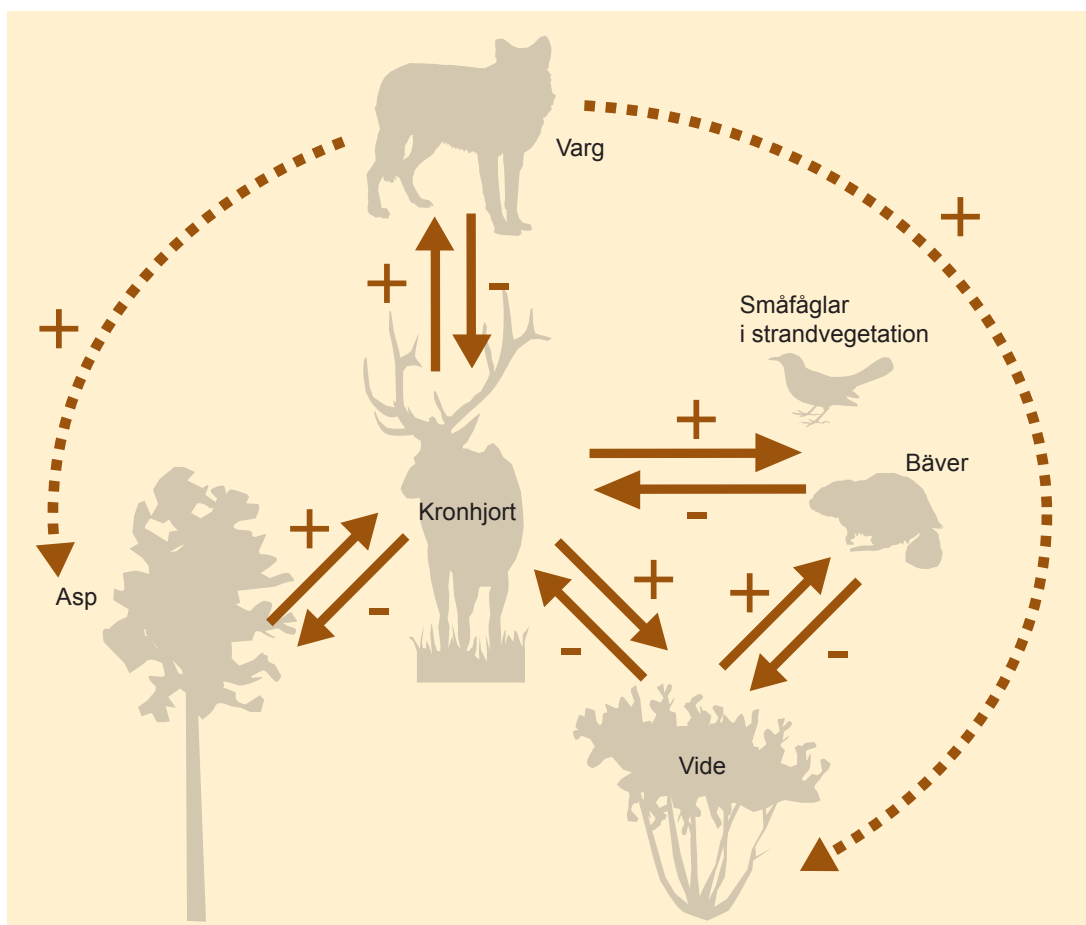
planer i landekosystem bör baseras på de stora rovdjurens viktiga roll i näringsvävarna.

Exedmplet Bialowieza

Vargens predationstakt och faktorer som påverkar hur den varierar, liksom predationens effekt på klövdjur, har studerats i den polska delen av Białowieza (Jedrzejewski m. fl. 2002). Forskarna har använt sig av populationsdynamiska data för rovdjur och klövdjur över en hundraårsperiod och visat att kronhjortstammen ökat snabbt i frånvaro av varg och rådjursstammen i frånvaro av lo. Visent, älg och vildsvin reagerade däremot svagt eller inte alls på utrotning av rovdjuren. Jedrzejewski m. fl. (2002) fann att vargen visade en stark preferens för kronhjort, vilket märkbart begränsade artens populationstillväxt. Vargen utövade starkast påverkan på kronhjorten och mycket svagare på rådjur och vildsvin. För alla bytesdjur gällde att predationen, i procent räknat, antingen var omvänt proportionell mot populationstätheten eller oberoende av den (det vill säga att samma andel av populationen prederades oavsett populationstäthet). Predationen ökade med snötäckets tjocklek, ett samband som också påvisats i Nordamerika. Förklaringen kan vara att bytesdjuren blir mer sårbara under perioder med tjockt snötäcke, samtidigt som vargflockarnas sammanhållning ökar. I Białowieza föreföll snöförhållandena vara den faktor som hade störst påverkan på vargens predationstakt på hjort, och den bakomliggande mekanismen var ökad sårbarhet hos ungdjur med utarmade fettreserver (Jedrzejewski m. fl. 2002). Författarna drog slutsatsen att vargen, genom att döda ett betydande antal hjortar i förhållande till den totala årliga föröngningen, kan hämma populationstillväxten så att det tar längre tid innan populationen når habitatets biologiska bärförmåga. I detta fall, med flera arter av rovdjur och bytesdjur i systemet, tycks således en kombination av uppifrån-ned- och nedifrån-upp-processer vara inblandade i de observerade relationerna mellan rovdjur och bytesdjur, i enlighet med vad Jedrzejewski och Jedrzejewska (2005) hävdar (*se avsnitt 1*).

Naiva älgar i Skandinavien

I Skandinavien, där vargstammen började återetableras på 1980-talet efter långvarig och intensiv förföljelse (Wabakken m. fl. 2001), har man förklarat älgens ”naiva” beteende vid vargattacker – det vill säga bristande respons i form av förändrat beteende i närvaro av predatorer – med det



Figur 3. Förenklad modell av trofiska interaktioner i Bow Valley, Banff National Park, Alberta, Canada. Heldragna linjer visar direkta konsument-resurs-samband. + anger positiv effekt på den högre trofinivå, - anger negativ effekt. Indirekta effekter markeras med streckade linjer och representerar indirekt bortträngning av vargar genom mänsklig aktivitet och konkurrens om resurser mellan olika nivåer av växtätare. Efter Hebblewhite m. fl. 2005.

faktum att den viktigaste dödsorsaken för älgen under lång tid varit människans jakt och inte predation av stora rovdjur (Sand m. fl. 2006). Bilden skiljer sig från andra studier som beskriver hur älgen ändrat sitt beteende för att minska predationen efter att rovdjur etablerat sig (t. ex. Berger m. fl. 2001b), eller hur kronhjortens rörelsemönster förändrats efter att vargar satts ut i Yellowstone (se ovan). Sand m. fl. (2006) tolkade sina resultat som stöd för tesen att skandinaviska älgar var naiva inför återkoloniserande vargar jämfört med älgpopulationer i områden där det kontinuerligt funnits vargar (t. ex. Denali i Alaska) eller där vargen varit frånvarande bara en relativt kort period, 40–50 år, som exempelvis Isle Royale (se ovan). Detta kontrasterar mot en studie av hur älgen reagerat på den expanderande björnstammen i Skandinavien (Berger m. fl. 2001b), som visade att björnar i utkanten av artens expanderande utbredningsområde var mer framgångsrika i sin jakt än björnar i centrum av utbredningsområdet, vilket tyder på en adaptiv förändring i älgens beteende när den utsätts för björnpredation.

En tänkbar förklaring till skillnaden i älgens respons på varg respektive björn kan vara att

den skandinaviska björnstammen har en längre historia av överlappande utbredning med älgen (30–50 år i artens kärnområden) än med den relativt nyligen återetablerade vargen (10–25 år; Wabakken m. fl. 2001). Adaptiva förändringar i antipredator-beteende hos älgen kan tänkas ta längre tid än den period som studerades av Sand m. fl. (upp till 21 år). Sand m. fl. (2006) föreslog också som en alternativ förklaring att mer subtila förändringar i älgens beteende kan ha skett i vissa vargrevir, dock utan att återspeglas i förändrad jaktframgång hos vargen. Älgen i södra och mellersta Skandinavien har inte varit utsatt för vargpredation under en period på 120–150 år, medan de flesta älgpopulationer i Alaska och Kanada har en historia av kontinuerlig exponering för varg och björn sedan flera sekel. (Sand m. fl. 2006 och referenser däri). Det skulle åtminstone delvis kunna förklara skillnaderna i beteende. Dessutom dödas det stora flertalet älgar (95 %) i Skandinavien av jägare, ofta med hund, vilket kan ha format älgens beteende på annat sätt.

Kanske kan älgens skilda reaktioner på björn respektive varg attacker delvis förklaras av den stora skillnaden mellan de båda rovdjurens nuvarande populationsstorlek. Om den skandina-

viska vargstammen i framtiden tillåts expandera till nivåer närmare systemets bärkraft kan det dock tänkas att man kommer att kunna konstatera förändringar i bytesdjurens beteende.

Det är viktigt att notera att en absolut övervägande del av alla studier av stora rovdjur, inklusive studier av predationstakt och konsumtion, är gjorda under vinterförhållanden (Sand m. fl. 2008 och referenser däri). Sand och kolleger presenterade detaljerade empiriska data om skandinaviska vargars predationstakt och bytesval i ett varg-älgssystem sommartid, och fann att predationstakten var mycket högre (94-116 %) än den som skattats för vinterperioden. Att utgå från vinterns predationstakt när man beräknar den årliga predationen i liknande predator-bytesystem kan alltså resultera i betydande underskattningar av det totala antalet dödade bytesdjur (Sand m. fl. 2008), och kan därför också underskatta vargpredationens effekt på lägre nivåer i näringsvävarna.

Andra samband

Det finns även andra samband som är värda att notera när det gäller vargens roll i ekosystemen. Som nämnts ovan ger vargen förutsättningar för asätande arter genom att skapa födoresurser för dem, vilket har påvisats vara en viktig process både i Nordamerika och Europa (t. ex. Berger 1999, Wilmers m. fl. 2003, Selva och Fortuna 2007). I Skandinavien har vargens återkolonisation ökat möjligheterna att leva på as för ett annat stort rovdjur som är fakultativ asätare, nämligen järven. Van Dijk m. fl. (2008) observerade förändringar i järvens diet efter vargens återkomst till ett område och drog slutsatsen att det kan ha bidragit till att även järven efterhand återkoloniserade samma område.

Vargens roll för att försörja de asätande arterna med kadaver kan få stor betydelse i ett framtida varmare klimat (t. ex. Wilmers och Post 2006). Den globala uppvärmningen kan innebära ett hot mot exempelvis järven i de nordliga områden där de lever (Brodie och Post 2010).

Hittills har vargens ekologiska betydelse inte fått mycket uppmärksamhet i Skandinavien (van Dijk m. fl. 2008), vilket den borde få.

2.2. Björn

Brunbjörnen är världens mest spridda björnart. Den har en holarktisk utbredning som sträcker sig från nordlig arktisk tundra till torra ökenhabitat i Europa, Asien och Nordamerika, (Swenson m. fl. 2000). Liksom de flesta stora rovdjur hotas brunbjörnen mänsklig aktivitet, habitatfragmentering och habitatförlust (t. ex. Servheen m. fl. 1999). Brunbjörnen fanns tidigare i hela Europa (förutom på de större öarna), men försvann från de flesta områdena när befolkningen ökade. Lämpliga habitat förstördes genom avverkning och jordbruk och arten förföljdes. Totalt finns i Europa omkring 50 000 brunbjörnar (inklusive Ryssland; annars omkring 14 000) på en yta av mer än 2,5 miljoner km² (Swenson m. fl. 2000). Den skandinaviska björnpopulationen omfattar ungefär 3 000 individer med en uppskattad tillväxttakt för populationen på 4,5% för åren 1998-2007 (Kindberg m. fl. 2009).

Brunbjörnen kan vara aktiv både natt och dag, beroende på miljöförhållanden, tillgång på föda samt mänsklig aktivitet. Människans förföljelse kan ha orsakat att brunbjörnar i Europa har blivit mer försiktiga och nattaktiva än sibiriska och nordamerikanska brunbjörnar, något som även gäller för vargar (Woodroffe 2000). Brunbjörnar förekommer i låg täthet, särskilt i nordliga populationer (t.ex. 0,5 björnar/1000 km² i sydöstra Norge, 20-25 björnar/1000 km² i ett område i mellersta Sverige, 100-200 björnar/1000 km² i Rumänien) och har stora hemområden (sammanfattat i Swenson m. fl. 2000).

Beroende av bär

Brunbjörnen är allätare. Matsmältningskanalen är i princip ett rovdjurs, fast längre – troligen för att få förbättrad nedbrytning och absorption av växtmaterial. Brunbjörnar har tre stadier i sin aktiva period från vår till höst, där de går från lågt födointag (hypofagi) på våren, via ett stadium av normal aktivitet på sommaren, till ett högt födointag (hyperfagi) på hösten, vilket är av stor vikt för vinterdvalan. Brunbjörnar intar olika sorters föda beroende på område och tid på året, och väljer den mest näringsrika föda som finns tillgänglig vid varje tillfälle (Swenson m. fl. 2000). Gräs och örter äts huvudsakligen på våren och försommaren. Björnarna går över till bär och frukt när de mognar. Senare på hösten och under vintern och våren, äter björnarna stora mängder hårda frukter, som ekollon (*Quercus*), bokollon

(*Fagus*), kastanjer (*Castanea*), och hasselnötter (*Corylus*) där de finns att tillgå. En betydande skillnad i födovägar hos brunbjörnar på nordliga och sydliga breddgrader i Europa är bristen på hårda frukter och stora mjuka frukter som plommon (*Prunus*), äpplet (*Malus*) och päron (*Pyrus*) på nordliga breddgrader. Brunbjörnar i nordliga populationer är beroende av ett antal olika bär för sin viktökning under hösten. På grund av dess höga smältbarhet och höga näringsvärde tycks de välja kött när det finns tillgängligt. De flesta studier av brunbjörnars födovägar baseras på analyser av spillning, och har underskattat betydelsen av animaliska substanser, speciellt större däggdjur, i dieten.

Alla europeiska brunbjörnar finns i inlandet och når inte de extrema kroppsstorlekar som är typiska för kustnära populationer med tillgång till fet och proteinrik lekande lax, som i Alaska och östra Ryssland (Swenson m. fl. 2000).

Predator på älgkalvar

Under senvår/försommar är älgkalvar den viktigaste födan för björnar. Generellt verkar brunbjörnar norrut jaga mer än björnar söderut, och mer i expansionsområden än i kärnområden. Dahle m. fl. (1998) analyserade födointaget hos björnar i centrala Skandinavien. Klövdjur, huvudsakligen kadaver, var den viktigaste födan på våren. På sommaren utgjorde klövdjur (ren och älg) samt myror och örter huvudsaklig föda på den svenska sidan, medan frigående får var viktigast på den norska sidan. Medan de svenska björnarna fick 14-30% av sin totala energi från hovdjur, fick björnarna i Norge 65-87% av sin totala energi från klövdjur, huvudsakligen får (Dahle m. fl. 1998). Detta har att göra med att man övergivit traditionella metoder för att vakta boskap. I ett europeiskt perspektiv är boskap inte en viktig föda för brunbjörnar (Swenson m. fl. 2000). I norra Skandinavien var älg björnarnas viktigaste föda under våren och sommaren, och utgjorde 85% respektive 70% av det uppskattade energiinnehållet i födan. Under hösten var bär den viktigaste födan, och utgjorde 49% av energiinnehållet, men klövdjur utgjorde fortfarande 30%. Insekter och växter hade liten betydelse under alla säsonger. Av denna anledning var andelen hovdjur i dieten hos brunbjörnar i norr (Pasvikdalen) betydligt större än längre söderut i Skandinavien (Persson m. fl. 2001). Detta stämmer med studier från norra europeiska Ryssland och nordöstra Sibirien som visar på att brunbjörnar äter mer kött i nordliga än i sydliga

områden. Om björnpopulationer är tillräckligt stor har den till och med visats kunna orsaka en minskning i antalet älgar i nordliga områden (Kaleckaya 1973 i Persson m. fl. 2001).

I Nordamerika är brunbjörnen också en viktig predator på älgkalvar och andra klövdjur, med rapporterade predationsnivåer som sträcker sig från 2% till 52% (Swenson m. fl. 2006). Matson (1997), Ballard m. fl. (1981), Reynolds m. fl. (1987) och Boertje m. fl. (1988) har, bland andra, tagit upp effekten av brunbjörnars predation på älg i Nordamerika. Boertje m. fl. (1988) undersökte huruvida brunbjörnar livnär sig som asätare på djur dödade av vargar, eller om de dödar sina byten själva. Alla halsbandsförsedda vuxna brunbjörnar (som följdes under minst 11 dagar under våren) dödade älgkalvar, men några var mer effektiva jägare än andra. Under de första 20 dagarna efter älgens kalvning dödade till exempel 4 av 9 halsbandsförsedda björnar 21 av 29 av alla björndödade kalvar (72%), vilket betyder att brunbjörn var en viktig predator på älg under våren. Brunbjörnar tog över och åt mer vargdödade vuxna älgar än vice versa, men brunbjörnarna dödade ändå fyra gånger mer i animalisk biomassa än de åt av kadaver. Bevis på attacker på vuxna älgar, inklusive direkta observationer och tecken på platsen där de dödades, tydde också på att brunbjörnar var effektiva predatore på älg. I fyra studier av den årliga mortaliteten hos älgpopulationer efter kalvning dödade björnar 9-27% och vargar 8-15% av populationen årligen. I sju av åtta studier av kalvmortaliteten drogs slutsatsen att björnar var den viktigaste predatoren på älgkalv. I samtliga studier identifierades kombinerad predation av svartbjörn och brunbjörn som den huvudsakliga dödsorsaken hos älgkalvar (Boertje m. fl. 2010).

6,8 älgkalvar per år

Swenson m. fl. (2007) undersökte björnens predationstakt på älgkalvar i mellersta Sverige. I ett område med hög björntäthet (20-25 björnar/1000 km²) var predationsgraden omkring 25%. De beräknade att predationsgraden var den totala mortaliteten hos omärkta kalvar gånger andelen mortalitet som dokumenterats orsakas av björn hos märkta kalvar. Detta gav en uppskattad predationsgrad på mellan 21% och 28%. Baserat på antagandet att björnar dödade 61% av kalvarna med okänd dödsorsak (den dokumenterade predationsgraden hos märkta kalvar), var den rimligaste uppskattningen 26%; 92% av den mortaliteten inträffade under de första



fyra veckorna, och inga kalvar dog efter att de uppnått en ålder av 13 veckor. Baserat på populationstätheten för björn, åldersfördelningen i björnpopulationen, antalet födda älgkalvar och andelen björndödade kalvar drog denna svenska studie slutsatsen att varje björn som var 4 år eller äldre i genomsnitt dödade 6,8 älgkalvar per år. Denna relativt höga predationstakt stöds av resultat från tidigare spillningsanalyser i samma område, som visade att älgkalvar var en viktig födokälla för björnar under sena maj-juni. Tiden för predation liknade också den som rapporterats i Nordamerika (Swenson m. fl. 2007 och referenser däri). Haglund (1974, citerad i Swenson m. fl. 2007) har dragit slutsatsen att björnpredation inte är viktig för älgens populationsdynamik i Sverige, och följaktligen har predationsfaktorn inte beaktats i beslut om beskattningen. Björnpopulationen ökar dock i storlek och utbredning (Swenson m. fl. 1995, Kindberg och Swenson 2006) och finns nu i större delen av älgens utbredningsområde i Sverige. Swenson m. fl. 2007 hävdar att det därför är viktigt att svenska viltvårdare inkluderar effekten av brunbjörnspredation i sina modeller för älgpopulationer, åtminstone där björnar är vanliga.

Det har också hävdats den nordamerikanska brunbjörns predation på lax kan ha givit upphov till vissa egenskaper hos bytesdjuren, det vill säga att predation kan ha drivit fram en divergens i storlek och form i populationer av indianlax (sockeye salmon) (Carlson m. fl. 2009), påverkat åldersstrukturen i naturliga laxpopulationer (Carlson m. fl. 2007), och att den kan påverka balansen mellan naturlig och sexuell selektion i samspelet mellan kroppsstorlek, reproduktiva möjligheter och utsatthet för björnar (Quinn m. fl. 2001). Det senare är intressant nog ett av de exempel Genovart m.fl. (2010) hänvisar till för att belysa naturlig selektion driven av predation som en viktig evolutionär selektionsfaktor.

Sprider frön

Björnar kan påverka ekosystemens funktioner även på andra sätt. Björnar bidrar till att överföra kväve från marina till terrestra system genom predation på lekande lax, det vill säga att björnen är en mycket interagerande art som sprider kväve där de äter lax, och som därför är delaktiga i ekosystemets effektivitet (Soulé m. fl. 2003). Björnar sprider också fröer. Trots att betydelsen av den rollen kan framstå som liten jämfört med predation, kan fröspridning av björnar vara avgörande för evolution och utbredning hos växt-

arter. Ett märkligt och illustrativt fall involverar evolution och utbredning av de äpplen vi har i dag i Europa (Juniper 2007). En mångfald av ätbara äpplen förekommer nu från västra till östra Europa, genom Asien ända till kinesiska gränsen och Gobiöknen. Juniper (2007) beskriver hur Eurasiska brunbjörnar sannolikt varit drivkraften bakom den ursprungliga utvecklingen och expansionen av *Malus pumila*, det söta äpplet, från Tian Shan-bergen i Centralasien. Juniper (2007) förkastar alternativa möjligheter som fåglar eller hästar och anser björnen vara den mest sannolika spridaren av äppelfrön västerut.

Det finns således flera sätt på vilka björnar, i funktion av antingen rovdjur och/eller allätare, kan påverka lägre nivåer i näringsvävar. Några av dessa är beroende av sammanhanget. Till exempel förekommer kvävespridning från marina till terrestra system endast i nordamerikanska populationer, eftersom björnar i Europa huvudsakligen finns i inlandet. Andra möjligheter, till exempel predation på klövdjur och fröspridning, kan finnas på flera håll.

2.3. Lo

Den Eurasiska lons utbredningsområden sträcker sig från västra Europas atlantkust till Stilla havet i asiatiska Ryssland (von Arx m. fl. 2004). I Europa och Sibirien lever lon huvudsakligen i stora löv-, bland- och barrskogar. På nordliga latituder kan lon ströva omkring på tundran. Efter att man begränsat jakten har antalet lodjur ökat i hela Skandinavien sedan 1980-talet och finns nu över stora delar av den skandinaviska halvön (Linnell m. fl. 2007), med en populationsstorlek på omkring 1800-2000 djur (Linnell m. fl. 2010). Den stora variationen i hemområdesstorlek inom Skandinavien och över hela Europa verkar vara relaterad till bytestillgång (Herfindal m. fl. 2005). Lodjurens huvudsakliga byten är klövdjur, av vilka de väljer de minsta arterna (t.ex. rådjur och gems). I norra Skandinavien är tammen (*Rangifer tarandus tarandus*) i vissa områden det vanligaste bytet (t. ex. Pedersen m. fl. 1999). Stora klövdjur som kronhjort, älg och vildsvin är mindre vanliga byten. I vissa områden med liten tillgång på klövdjur jagar lon rådjur, fåglar och gnagare. Odden m. fl. (2006) upptäckte att i boreala skogar i sydöstra Norge var rådjur den vanligaste bytesarten (de utgjorde 83% och 34% av konsumerad biomassa under vintern respektive sommaren), men ett stort antal andra arter

påträffades också, inklusive skogsharar, hönsfåglar, rödrävar, tamfår, vildren och till och med älg. Rådjur var det vanligaste bytet som påträffades i lospillning (41%), följt av harar (23%). Större delen av dieten kom från predation, även om Odden m. fl. (2006) noterade flera fall av asätande. Faktum är att släktet *Lynx* generellt är specialiserat på hardjur, men över 30 olika arter har hittats i det eurasiska lodjurets diet och det har föreslagits att det Eurasiska lodjuret kan anses vara en opportunistisk, generalistisk predator som har specialiserat sig på små klövdjur i en stor del av sitt utbredningsområde (Jedrzejewski m. fl. 1993).

Föredrar rådjurstäta områden

Lodjurspredationens inverkan på lokal klövdjurs-samhällen beror på strukturen i rovdjurs-samhället, ålders- och könsstruktur i klövdjurspopulationen, antal och struktur i lodjurspopulationen, andra mortalitetsorsaker samt abiotiska faktorer. Vidare förändras effekten av predation betydligt över tid (Breitenmoser m. fl. 2000). I Schweiz noterade Molinari-Jobin m. fl. (2007) att rådjur och gems utgjorde upp till 90% av bytesdjuren i fem olika studieområden, däribland Alperna och Jurabergen. En jämförelse mellan tillgänglighet och proportionen rådjur och gems i dieten påvisade selektiv predation i samtliga fall. Moa m. fl. (2006) fann att lodjur i Norge visade en tydlig preferens för rådjurstäta områden. Trots att predation på tamboskap är en av de huvudsakliga konflikterna när det gäller lodjur i landet drog författarna slutsatsen att lodjurens val av habitat tycktes styras av ett antal andra faktorer än endast föda, och att lodjurspredation på tamboskap (i synnerhet får) inte borde anses vara ekologiskt ekvivalent med predation på vilt byte, eftersom det inte fanns en aktiv selektion för boskapstäta områden. Stahl m. fl. (2002) gjorde motsvarande iakttagelse i de franska Jurabergen; habitatvariabler förklarade antalet rivna får bättre än tillgången på får. Stahl m. fl. (2001) noterade också att antalet rivna får var större i områden med mer rådjur, men även där utgjorde får endast 3,1% av lodjurens föda.

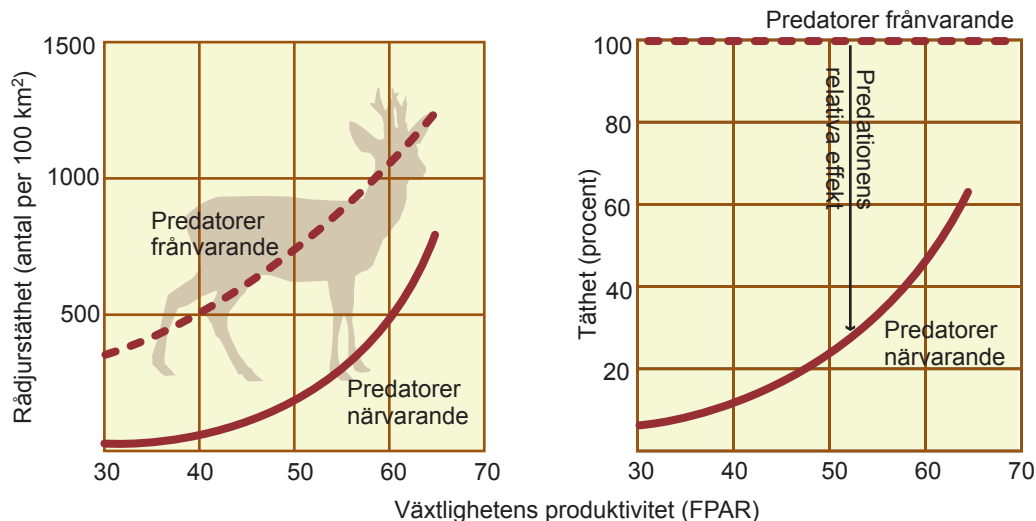
Odden m. fl. (2008) menar också att lodjurs-attacker på får i sydöstra Norge, ett område med låg rådjurstäthet, främst verkar orsakas av slumpmässiga möten mellan lodjur och får snarare än av att lodjuren aktivt uppsöker får som byte. Därför skulle skötselsystem som skiljer lodjur och får åt, till exempel genom att koncentrera boskap till mindre områden eller mindre föredragna habi-

tat, kunna minska antalet attacker (Odden m. fl. 2008). Att lodjuren undviker lättillgängliga friggående får tycks avspegla en inneboende motvilja mot får. Samtidigt kan man konstatera att inte i något annat undersökt område i Eurasien består lodjurets diet till så stor del av tamdjur som i sydöstra Norge. Det framstår därför som om det stora antalet attacker på får i detta område åtminstone till viss del är en följd av den låga rådjurstätheten, även om graden av växling av byten från rådjur till får var mycket lägre än vad man skulle vänta sig utifrån deras relativa tätheter (Odden m. fl. 2006).

I norra Sverige är tamrenar det primära bytet för det Eurasiska lodjuret (Danell m. fl. 2006). Trots att renar migrerar mellan vinterbete i skogen och sommarbete i fjällen, en sträcka på 100-150 km, kunde Danell m. fl. (2006) inte se att lodjur i det området flyttade med de migrerande renarna, eftersom det fanns stor genomsnittlig överlappning mellan lodjurens aktivitetsområde mellan årstiderna.

Rådjurspredation i Bialowieza

Okarma m. fl. (1997) studerade lodjurens predationsmönster på klövdjur i den polska delen av Bialowieza (580 km²) mellan 1985 och 1996. Hjortdjur var det huvudsakliga bytet och utgjorde 90% av konsumerad biomassa och 84% av fällda byten. Rådjur selekterades positivt av alla lodjur. Kid och vuxna rådjur av båda könen prederades i proportion till deras relativa antal i populationen. Kronhjort fälldes mindre ofta än väntat för ett slumpmässigt urval, och kid selekterades positivt av lodjur. Den genomsnittliga predationstakten för lo var en hjort per 5,4 dagar. Predationseffekten av lodjurspopulationen på rådjur och kronhjort uppskattades 1991-1996, när det registrerade antalet djur var 288-492 rådjur och 359-607 kronhjortar per 100 km² under sen vinter (mars), och 501-820 rådjur och 514-858 kronhjortar per 100 km² under våren (maj/juni). Under denna period minskade hjorttätheten märkbart på grund av ökat jaktuttag i syfte att minska viltskador på skogsbruket. Variationen i lodjurstäthet var liten (2,4-3,2 lodjur/100 km²), men reproduktionstakten varierade mycket till följd av minskningen av hjort, från 0,67 ungdjur/vuxen lo 1991/92 till 0,25 ungdjur/vuxen lo 1995/96. Lodjuren dödade årligen 110-169 rådjur/100 km², vilket utgjorde 21-36% av antalet rådjur på våren (säsongsmässigt högst). Okarma m. fl. (1997) konstaterar att lodjurspredation var den viktigaste mortalitetsfaktorn för



Figur 4. Grafisk modell som beskriver den kombinerade uppifrån- och nedifrån-upp-kontrollen av rådjurspopulationers täthet i Europa. Till vänster: medeltäthet av rådjur längs en produktivitetsgradient under förhållanden med respektive utan inverkan av predation. Till höger: predationens generella roll för att begränsa rådjurstätheten under habitatets bär-förmåga, längs en produktivitetsgradient. Den uppnådda medeltätheten vid predation (undre linjen i det högra diagrammet) visas som procent av tätheten utan predationseffekt. Efter Melis et al (2009).

rådjur. Jedrzejewski m. fl. (1993) hade funnit att hjortdjur utgjorde 87% av den biomassa lodjuren konsumerade under vintern, medan fältharar (*Lepus europaeus*) utgjorde upp till 11% och vildsvin 2%. Av 138 lodjursdödade kadaver av hovdjur i undersökta skogar under den kalla säsongen var 76% rådjur. Lodjuren selekterade inte rådjur från någon köns- eller åldersklass, men av kronhjort valdes i första hand kid. Angående predationstakter, visade en analys av 1090 hovdjurskadaver i Bialowieza att predation var orsaken till 75% av den kända naturliga mortaliteten hos kronhjort (66% av varg, 9% av lo), 62% hos rådjur (37% av lo, 25% av varg), 27% hos älg (allt av varg), och 12% hos vildsvin (11% av varg, 1% av lo). Jedrzejewski m. fl. (1993) gick igenom undersökningar från palearktiska regionen som visade att andelen harar i lodjurens diet hade var positivt korrelerad med latituden (alltså större andel ju längre mot norr), medan andelen klövdjur var omvänt relaterad till latituden. Av palearktiska klövdjur med kroppsvikter från 15 kg till 920 kg (bisontjur) valde lon den minsta tillgängliga arten.

Lodjur och rådjur

Melis m. fl. (2009) analyserade variationen i rådjurstäthet i Europa för att bestämma vilka faktorer som påverkar tätheten. Man tog hänsyn till miljöfaktorer (till exempel vegetation och närvaro av predation av bland annat varg och lo), jaktuttag och närvaro av en konkurrent (kronhjort). Antalet rådjur ökade med produktiviteten i vegetationen och med glesare trädskiktet. Glesare trädskikt betydde att en större andel av den totala växtproduktiviteten fördelades till markvegetationen och blev på så sätt tillgänglig för lodjuren. Betydelsen av stora predatorer (varg

och lo) var relativt liten i högproduktiva miljöer och i områden med mildt klimat, men ökade betydligt i områden med låg växtproduktivitet och kärva vintrar. Tydligt hade jakt, sommartorka och konkurrens med kronhjort ingen signifikant effekt på antalet rådjur. Därför drog Melis m. fl. (2009) slutsatsen att rådjurspopulationen kontrollerades av en kombination av nedifrån-upp- och uppifrån-ned-processer. I biogeografisk skala har populationsstorleken för rådjur formats av födorelaterade faktorer och stora predatorer, där de två predatorernas effekt är additiva (figur 4).

Molinari-Jobin m. fl. (2002) studerade betydelsen av lodjurspredation på rådjur och gems i de schweiziska Jurabergen under perioden 1988-1998. De såg en tydlig skillnad i predationstakt och val av bytesklass beroende på lodjurens ålder, kön och fortplantningsstatus. Hanar fällde fler gemser än honor, medan ungdjur inte fällde några. Tätheten av ensamma lodjur var ungefär 1/100 km², och baserat på predationstakt och lodjurens populationsstruktur, uppskattade Molinari-Jobin m. fl. (2002) att lodjuren fällde 354±13 rådjur och 87±13 gemser årligen inom undersökningsområdet på 710 km². Författarna drog slutsatsen att lodjurspredation hade en betydande inverkan på bytesdjurens populationsdynamik, då de fällde maximalt 9% respektive 11% av rådjurs- och gemspopulationerna under våren. De ansåg också, med tanke på skillnaden i rekryteringspotential hos rådjur och gems, att den sistnämnda arten borde påverkas mest av lodjurspredation.

Funktionell respons

Att beskriva den funktionella responsen hos konsumenter är grundläggande i samhällsekolo-

gisk forskning och bestämmer till stor del vilken effekt en rovdjurspopulation har på bytesdjurens population (Abrams and Ginzburg 2000). Nilsen m. fl. (2009a) försökte belysa den funktionella responsen på lo genom jämförande demografiska analyser av rådjurspopulationer i Norge och Frankrike. Jägare och predatorer (lo och räv) förekom i två av de studerade populationerna i Norge, och bidrog till stor del till variationen i rådjurspopulationernas tillväxttakt (λ). Vidare delade Nilsen m. fl. (2009a) upp variationen i λ i bidrag från lodjurs- och rödrävspreddation och jaktuttag. Variationen i jaktuttag mellan åren motsvarade 15% (Akershus/Østfold) respektive 16% (Østerdalen) av variationen i λ . Vidare förklarade lodjurspreddation ytterligare 25% (Akershus/Østfold) respektive 43% (Østerdalen). Slutligen svarade rödrävspreddation på kid under den första sommaren endast för omkring 2% av variationen i λ i båda områdena.

Antar man fullt additiva effekter av preddation och jakt, utgjorde dessa faktorer 70% och 35% av variationen i λ i Østerdalen respektive Østfold/Akershus. Därför rapporterade Nilsen m. fl. (2009a) hur preddation och jaktuttag orsakade relationer mellan λ och demografiska parametrar som skilde sig mycket från de som noterats i populationer som inte jagats och inte utsatts för preddation på vuxna individer. Nilsen m. fl. (2009a) beskrev hur preddation och jakt kan resultera i fall där variation över tid vad gäller överlevnaden hos vuxna individer driver dynamiken i populationer av stora herbivorer i tempererade områden. Således har preddation, i synnerhet i kombination med jakt, potentiellt dramatiska effekter på populationsdynamiken hos långlivade arter, effekter som i sin tur skulle kunna utlösa en mängd kaskader genom hela ekosystemet (Andersen, Linnell och Solberg 2006 i Nielsen m. fl. 2009a). Vidare fann Nilsen m. fl. (2009b) att också klimat, säsong och social status påverkade den funktionella responsen av lo. Denna predator-bytesrelation är alltså del av ett komplext system, som också är beroende av en mängd miljöfaktorer. Lodjurens inverkan på rådjuren kan öka i områden där klimatförändringar ger mer snö, även om de icke-linjära relationer som ofta observeras i biologiska system bör tolkas med försiktighet (Nielsen m. fl. 2009b).

Det faktum att lodjur kan uppvisa en hög preddationstakt vid låg rådjurstäthet tyder på en potentiellt stark uppifrån-ned-begränsning av bytespopulationen. Det gäller framförallt i de nordliga delarna av undersökningsområdet, där rådjurstätheten är som lägst, preddationstakten högst och

lodjurens konsumtionstakt tydligast kopplad till klimatfaktorer. Nielsen m. fl. underströk därför att predatorers konsumtionstakt av bytesdjur är mer komplex än att enbart vara en funktion av bytestäthet. De visade att en bytesberoende modell för funktionell respons kan stämma dåligt överens med data, och att ytterligare faktorer behövs för att få en pålitlig bild av rovdjurens konsumtionstakt. Sådan detaljerad kunskap är viktigt om vi ska kunna göra förutsägelser om predator-bytesrelationens natur (Nilsen m. fl. 2009b).

Lodjuret som topp-predator

Det är också intressant att utforska den roll andra *Lynx*-arter kan ha i olika ekosystem för att diskutera lons roll som topp-predator. Snöskoharar (*Lepus americanus*) är det huvudsakliga bytet för kanadensiskt lodjur (*Lynx canadensis*) i artens hela utbredningsområde i Nordamerika, och deras predator-bytescykel är ett vanligt skolboksexempel.

Periodiska fluktuationer i inlämnade pälsar av kanadensiska lodjur har påverkat ekologisk teori på ett grundläggande sätt, till exempel när det gäller koncept som predator-bytesfluktuationer, näringsvävsdynamik, kaos och synkronisering regionalt och inom ekosystem. På samhällsnivå gör detta den boreala skogen – inom vilken haren och lodjuret är huvudaktörer – till ett särskilt intressant system att studera (Stenseth m. fl. 1998).

Krebs m. fl. (2001) sammanställde 40 års studier av denna 10-årscykel. Hararnas cykel orsakades av interaktioner mellan preddation och tillgång på mat, och dess biologiska påverkan nådde många predator- och bytesarter i boreala skogar. Krebs m. fl. (2001) hävdade att den dominerande faktorn i regleringen av harcykelns var preddation; cykelns dynamik ändrades inte av att ytterligare näring tillfördes, och den direkta dödsorsaken för 95% av hararna var preddation. Vidare var lo inte den enda art som prederade på hararna. Snöskoharar dödade av lodjur, prärievargar, duvhök (*Accipiter gentilis*), virginiauv (*Bubo virginianus*), små rovfåglar och små däggdjur (Krebs m. fl. 2001). Stenseth m. fl. (1998) använde 21 tidsserier från 1821 för att analysera hare-lodjurscykeln, och visade att cykelns fluktuationer orsakades av icke-linjära processer med fördröjd reglerande effekt. Trofiska interaktioner mellan lodjur och harar orsakade fördröjda täthetsberoende regleringar av lodjurens populationstillväxt. De icke-linjära effekterna verkade dock uppstå genom fasberoenden i lodjurens jaktframgång genom cykeln.

De belyste hur förskjutningar i trofiska interaktioner mellan lodjuren och hararna gav upphov till den icke-linjära processen, huvudsakligen genom att förskjuta kurvorna för funktionell respons under öknings- och minskningsfaserna (Stenseth m. fl. 1998).

Nyligen granskade Peckarsky m. fl. (2008) klassiska exempel på predator-bytesinteraktioner för att undersöka om ickekonsumtiva, beteendemässiga effekter var viktiga för dessa relationer. Ett av fallen som granskades var hare-lodjurscykeln. Risken för lodjurspredation kan leda till förändringar i hararnas betesbeteende och fysiska kondition, vilket bidrar till populationsminskningen och den fördröjda återhämtningen för populationer av snöskoharar i den låga fasen av cykeln. Observationen att hararnas födelsetal förblir lågt i flera år efter perioder med hög predator-täthet tyder på att honor som överlever perioder med hög stress kan vara utsatta för bestående fysiologiska effekter, som minskar både deras fertilitet och avkommans fitness*. Denna tolkning stöds av långsiktiga data över reproduktionskapaciteten för honharar fångade under perioder med hög stress (hög predator-täthet). Under en fyraårsperiod fick "högstress"-honorna hälften så många avkommor per hona och år som "lågstress"-honorna under identiska laborieförhållanden. Att detta kunde bero på genetiska skillnader mellan populationerna uteslöt, vilket antyder att kroniska stressfaktorer har en livslång negativ påverkan på hararnas reproduktion och därmed på följande generationer. Ökad predation till följd av stresseffekter på honorna och de förlängda icke-konsumtiva effekterna av predationsrisk på unga harar gör att hararnas återhämtning från cykelns låga fas går långsammare.

Förbisedda effekter

Observationen att icke-konsumtiva effekter av lodjurspredation på harpopulationens storlek gick i samma riktning som effekterna av konsumtion förklarar kanske varför icke-konsumtiva effekter länge förbisågs. Medan nyare studier visar att cykelns karaktäristika, som period och fasförskjutning av predator- och bytespopulationer, förändras av icke-konsumtiva effekter, återstår det att fastställa huruvida icke-konsumtiva effekter är avgörande för cykelns existens. Icke desto mindre borde bevisen för lons kumulativa påverkan på hararnas beteende, fysiologi och livshistoria läggas till i läroböckernas behandling av predator-bytescykler (Peckarsky m. fl. 2008

med referenser). Detta exempel visar att indirekta, beteenderelaterade effekter av predation adderas till direkta demografiska effekter, vilket är relevant för att förstå predator-bytesrelationer.

Diefenbach m. fl. (2009) förflyttade rödlo (*Lynx rufus*) till Cumberland Island, Georgia, USA, under åren 1988-1989 för att återställa en ursprunglig population. Bomullssvanskaniner (*Sylvilagus palustris*), vitsvansad hjort och bomullsråttor (*Sigmodon hispidus*) var de huvudsakliga bytesdjuren. Efter tio år (1997-1998) hade lodjuret förändrat sitt utnyttjande av bytesdjuren. Vitsvansad hjort och bomullssvanskaniner förekom mer sällan i spillningsprover, medan alla andra arter förekom oftare. Uppskattningar av antalet hjortar tydde på att populationen minskade efter återintroduktionen av rödlo, och fortsatte vara låg, medan hjortarnas kroppsvikt i genomsnitt var 11 kg högre 1997 än 1989. I nio områden med 87 ekar, där förögringen vid varje träd mättes 1990, ökade antalet träd med skott eller rotskott från 52 till 86, och det genomsnittliga antalet skott per område ökade med 153,5. I områden som innehöll skott både 1990 och 1997, ökade medelhöjden 4,6 cm. Observationen av rödlons val av hjort som huvudsakligt byte, minskningen i hjortantal och ökningen av ekförögring tydde på att rödlo orsakade kaskadeffekter på ön (Diefenbach m. fl. 2009).

Det är också värt att notera lodjurens roll i interaktioner med mesopredatorer, och de därav följande konsekvenserna för bytesdjur. Fallen med den eurasiska lon och rödräven samt den iberiska lon och ett antal mesopredatorer är anmärkningsvärda och kommer att utgöra en del av kapitel 3 i den här rapporten.

2.4. Järv

Järven, det största landlevande mårddjuret, har ett cirkumpolärt, holarktiskt utbredningsområde som sträcker sig över alpin-, tundra- och taigahabitat. Brodie och Post (2010) kallar järven ett snöanpassat rovdjur, med morfologiska egenskaper som gör den särskilt väl anpassad till snö, det vill säga en kraftig byggnad med en värmebevarande päls och stora fötter som ger lågt marktryck. Snötäcket kan ha betydelse för järvarnas jakt- och rörelseeffektivitet under vintern, och kan vara särskilt viktigt under tidig vår då djuren håller till i lyan och har nyfödda ungar

*) Fitness ("lämplighet") innebär grad av genetisk anpassning till en biologisk miljö. Fitness är ett fundamentalt begrepp inom evolutionsbiologin, som går tillbaka till Charles Darwins uttryck "survival of the fittest".

(Brodie och Post 2010 med referenser). Järvens nuvarande utbredning i Europa omfattar endast de centrala och nordliga delarna av Norge, Sverige, Finland och Ryssland, där Landa m. fl. (2000) uppskattade att det fanns ungefär 2 000 järvar. Nuvarande järvpopulationer i Skandinavien finns i centrala till nordliga delar av Norge och Sverige, primärt i bergsområden (t.ex. van Dijk 2008). Hedmark och Ellemerik (2006) rapporterade uppskattningsvis 800 järvar i Sverige och Norge, 330 individer i Norge och 480 i Sverige. I Norge gav en uppskattning baserad på den genomsnittliga årliga minimiantalet reproduktioner under tre år resultatet 354 ± 42 individer (≥ 1 år) 2006 (Andersen och Brøseth 2006).

Generalist och asätare

Järvar beskrivs vanligen som generalister och asätare, med säsongrelaterade mönster för huvudsakligen asätande på vintern och en mängd olika bytesdjur under sommaren (Persson 2003). Järven har utvecklats till asätare på kadaver lämnade av lo och varg, samt även djur som dött av andra orsaker. Större djur i dieten är huvudsakligen kadaver. Järvor kan dock predera på tamfår och tamrenar, och har rapporterats fälla stora bytesdjur som älg under vissa snöförhållanden. Mindre djur som harar (*Lepus timidus*) och smågnagare är också viktiga byten (Landa m. fl. 1997). Bäver (*Castor fiber*) och hönsfåglar har också rapporterats förekomma i järvornas diet, men deras betydelse är sannolikt områdesspecifik, relaterad till populationer och tillgång på olika bytesdjur. Växter har också visat sig kunna förekomma i järvornas diet, men de kan ha intagits av en tillfällighet tillsammans med byte snarare än på grund av frånvaro av byte. Överlag är järven en generalistisk asätare/predator, vilket ger den möjligheten att byta mellan olika födoresurser när en bytesart blir otillräcklig. Hemområdets storlek varierar med habitat, kön och status för olika individer (Landa m. fl. 2000). Järven förknippas sällan med attacker på tamboskap i Nordamerika, där de sällan överlappar utbredningsområdet, men i Europa dödar den boskap, vilket är den huvudsakliga orsaken till att järven historiskt sett minskat i antal (Landa m. fl. 2000). Tamrenar som är frigående året runt (omkring 210 000 i Norge, 250 000 i Sverige och 300 000 i Finland), som ofta lämnas oövervakade långa perioder; Landa m. fl. 2000) samt oövervakade får (mestadels i Norge) som är frigående under sommaren är återigen kärnan i problemet. Trots att järven dödar får verkar det inte som om får är en

viktig del av järvens diet (Landa m. fl. 1997).

Jämfört med andra stora rovdjursarter har det inte forskats mycket på järv och många fundamentala frågor förtjänar att undersökas vidare (t.ex. Powell 2007), men dess viktiga roll för ekosystemens helhet och hälsa är något man inser mer och mer (Landa m. fl. 2000). Järven anses vara en av toppkonsumenterna i den boreala miljön (Boutin 2005), där den i många områden fungerar som topp-predator (Landa m. fl. 1995), och sannolikt, på ekosystemnivå, som ett stort rovdjur (Persson 2003). Det har föreslagits att järven är ett klövdjursberoende rovdjur, huvudsakligen som asätare, med en ekologisk roll liknande den för stora rovdjur som brunbjörnar (Banci 1994). Dalerum (2005) menade att det är sannolikt att järvens evolutionära förflutna begränsar den morfologiskt till en ekologisk nisch som asätande generalistisk predator. I denna nisch är den rumsliga fördelningen av resurser inte tillräckligt ojämn för att det ska vara gynnsamt att sluta sig samman för att försvara dem. Järven tycks också gömma mat hellre än att stanna och försvara ett kadaver, vilket ytterligare minskar behovet att sluta sig samman för att försvara födoresurser. Detta stödjer antagandet att järven huvudsakligen lever ensam på grund av ekologiska begränsningar mot att leva i grupp (Dalerum 2005).

Asätarfunktionen är viktig

Asätarfunktionen är viktig i terrestra ekosystem eftersom den påskyndar återföringen av näringsämnen till näringsvävarna, sprider näringsämnena över ett stort område och späder ut potentiella infektionshärddar (t.ex. Default m. fl. 2003). Speciellt i kalla klimat utgör kadaver en avgörande energiresurs för predatorsamhället under vintern (t.ex. Selva and Fortuna 2007). Van Dijk (2008) hävdade att det, givet den observerade runsliga och tidsmässiga separationen mellan järv och varg och lo för att undvika predation inom gruppen, är ekologiskt möjligt att upprätthålla en järvpopulation i närvaro av andra rovdjursarter i det boreala ekosystemet. Medan björnars, vargars och lodjurs habitat användning är mer beroende av låglandsområden och skog, väljer järvor främst oländig terräng med mindre skog men på högre höjd (May m. fl. 2008). Närvaron av flera rovdjursarter i samma område (det vill säga en funktionell grupp av stora rovdjur) ger stabilitet åt ekosystemsprocesser (t.ex. Soulé m. fl. 2003). Därför kan järv, som har en specialiserad funktion som asätare, spela en viktig

bidragande roll i boreala ekosystem. I förhållande till sin kroppsstorlek har järven mycket stora hemområden (Banci 1994), vilket skulle kunna förstärka varje järvindivids funktion som asätare i den större rumsliga skalan.

Saether m. fl. (2005) analyserade den framtida livskraften hos järv i Skandinavien. Arten är skyddad i Sverige,* men regelbunden jakt eller avlivning av kullar är ett verktyg för att begränsa populationen i Norge. Saether m. fl. (2005) fann att man i Norge givit för höga kvoter för att säkra en livskraftig järvpopulation enligt World Conservation Unions kriterier, och därigenom utsatt arten för utrotningsrisk. De påpekade också att

olaglig jakt är ett hot till och med i den svenska nationalparken Sarek. Dalerum m. fl. (2008a) studerade också livskraften hos järvpopulationer. Den markanta effekten av jakt på avgränsade populationer och spridningens betydelse för lokala populationers fortlevnad tyder på att det kan behövas ett spatialt synsätt på järvjakt, där tillflyktsområden måste säkras i närheten av jagade populationer, tillsammans med säkra spridningskorridorer. Dalerum m. fl. (2008a) föreslog att jagade järvpopulationer bör ses som sänkor och att käll-populationer i kombination med tillräckliga spridningskorridorer måste säkras för att jakt på järv ska vara hållbar.*

*) skyddsjakt förekommer dock.

*) Sänkor (*sinks*) och källor (*sources*) är viktiga begrepp inom populationsbiologi. En *sänka* är en population eller ett habitat som inte i sig själv förmår bibehålla sin numerär och sin livskraft, utan är beroende av tillskott av nya individer utifrån. En *källa* är en population eller habitat som producerar fler individer än vad som krävs för långsiktig stabilitet och livskraft, och från vilken individer således kan utvandra.



3. INTERAKTIONER MELLAN ROVDJURSARTERNA

Hunter och Price (1992) utvecklar diskussionen om nedifrån-upp- eller uppifrån-ned-processer som dominerande i populationer och system, och drar i likhet med andra forskare slutsatsen att båda är viktiga. De hävdar att en syn-tes av uppifrån-ned- och nedifrån-upp-processer förutsätter att man förstår interaktioner mellan krafter på alla nivåer i näringsvävarna och över hela skalan från lågproduktiva till högproduktiva system (Hunter och Price 1992, Müller och Brodeur 2002).

Traditionellt har uppifrån-ned-effekter av rovdjur på bytespopulationer, och bytespopulationernas effekter på sina habitat, ägnats större intresse än de effekter som olika rovdjur har på varann. I takt med att naturvårdens fokus har flyttats från bevarande av enskilda arter till bevarande av ekosystem har det dock blivit allt mer uppenbart att interaktioner i ekosystemen potentiellt kan påverka arters livskraft och bevarandestatus (Palomares och Caro 1999, Linnell och Strand 2000). Det är faktiskt så att direkta (till exempel predation) och indirekta (till exempel kaskadeffekter) samband mellan arter reglerar naturliga populationer och formar ekosystemens struktur. Detta är av stort intresse för det potentiella inflytandet på näringsvävarnas struktur, i synnerhet när det gäller näringsvävar som innehåller landlevande rovdäggdjur (eftersom – vilket beskrivits tidigare – några av dem fungerar som nyckelarter i uppifrån-ned-kontrollen av ekosystemen).

En faktor som påverkar rovdjurspopulationer är att individer av olika rovdjursarter dödar varann (interspecifikt dödande), vilket har antagits ha både direkta och indirekta effekter på populationer och systemstruktur. Dessa effekter kan vara mer komplexa än de som uppstår enbart genom konkurrens eller predation (Palomares och Caro 1999).

Tillgången till alternativa byten kan vara av-

görande både för interspecifikt dödande och konsumtion, eftersom dieten hos rovdjursarter som lever i samma område (sympatrisk utbredning) ofta är i hög grad överlappande. Sympatrisk utbredning med andra rovdjursarter kan exempelvis minska en vargpopulations effektiva täthet. Brunbjörnen kan öka andelen kött i sin diet genom att ta över byten som dödas av varg och på det sättet driva vargarna att döda fler byten än de annars skulle behöva. I vissa boreala skogsområden i Nordamerika har sympatriskt förekommande rovdjur begränsat älgstammarna till en femtedel av ekosystemets bärförmåga vad gäller födotillgång, vilket är en tydlig indikation på hur ekologiskt effektiv denna mekanism kan vara (Soulé m. fl. 2003). I områden där björnar prederar på älgkalvar och där det samtidigt förekommer varg kan älgstammens täthet gå ner till 0,5 djur per km², vilket är sju gånger mindre än i varglösa områden med sämre födotillgång och hårdare vinterförhållanden (Soulé m. fl. 2003 och referenser däri). Således är relationerna mellan rovdjursarter av betydelse både för rovdjuren själva och för deras roll i ekosystemen. Detta gäller även för boreala ekosystem. Vargens närvaro har gjort det möjligt för järven att återkolonisera vissa områden i Skandinavien, eftersom vargen förser asätande arter med föda. Topp-predatorernas bytesrester gynnar asätare, en process som konstaterats både i Nordamerika och Europa (referenser ovan).

Faktorer som gynnar samexistens

Bevarande av samhällen med stora rovdjur har störst utsikter till framgång om det finns kunskap om de faktorer som gynnar samexistens mellan rovdjursarterna (t. ex. van Dijk 2008). För järven kan det mycket väl handla om en avvägning mellan risken att bli dödad av andra predatorer och de fördelar i form av ökad tillgång på kadaver som närvaron av dessa predatorer innebär. Det faktum att möjligheten att snylta på byten

som fällts av andra rovdjur är viktig för järven, i kombination med den observerade separationen i tid och rum mellan järv och varg eller lo, tyder på att det är möjligt att upprätthålla en järvpopulation i närvaro av andra stora rovdjur i det boreala området (van Dijk 2008).

Nyligen har Wikenros m. fl. (2010) studerat effekterna av en återkoloniserande vargstam på den stationära lopopulationen i södra och centrala Sverige. Utbredningsmönstret för 378 undersökta lofamiljer under fyra vintrar påverkades inte märkbart av vargpopulationens storlek eller utbredning. Lodjursungarnas överlevnad (upp till nio månaders ålder) skiljde sig inte signifikant mellan vargrevir och områden utanför vargrevir. Lodjurshonor valde att lägga sina lyor i samma områden före och efter att varg etablerat sig. Wikenros och kolleger fann inga bevis för att vargen snyltar på rådjur som dödats av lo och drog slutsatsen att intensiteten vad gäller störningar och konkurrens om byten mellan varg och lodjur var låg (Wikenros m. fl. 2010).

Interaktion med meso-predatorer

Interaktioner mellan topp-predatorer och meso-predatorer är en annan form av samband genom vilka topprovdjur kan påverka och strukturera ekosystem (t. ex. Crooks och Soulé 1999). Mesopredatorer är ofta generalister, som i frånvaro av uppifrån-ned-kontroll kan nå höga populationstätheter och utöva högt predationstryck på en lång rad små bytesdjur. Genom att kontrollera mesopredatorer skyddar topprovdjur indirekt biodiversiteten på lägre nivåer i näringsvävarna från effekter av överpredation (t. ex. Prugh m. fl., 2009, Ritchie and Johnson 2009). Trots detta är definitionerna av apex-predatorer och mesopredatorer relativa, och i viss utsträckning beroende av sammanhanget. I vissa ekosystem kan exempelvis coyote ses som en apex-predator (Crooks och Soulé 1999), medan den i andra snarare är en mesopredator som fått ökat utrymme i frånvaro av varg (Berger och Conner 2008). Coyotepopulationer har vuxit över hela Nordamerika till följd av att vargen utrotats och på grund av coyotens förmåga att anpassa sig i landskap som domineras av mänsklig påverkan. Berger m. fl. (2008) visade att minskade coyote-stammar till följd av vargens närvaro orsakade en fyrfaldig ökning i överlevnaden hos unga gaffelantiloper (*Antilocapra americana*) i områden i Greater Yellowstone Ecosystem där vargen återinförts.

Studier av restpopulationer av ökenräv (San Joaquin kit foxes, *Vulpes macrotis mutica*) i Ka-

lifornien visade att omfattande predation, främst av coyote, stod för 75-90 % av dödligheten hos radiomärkta ökenrävar. Tåta coyotepopulationer har också äventyrat återutsättningsprogram för svartfotad iller (*Mustela nigripes*) och katträv (*Vulpes velox*). Å andra sidan har coyote-kontroll visat sig ha komplex påverkan på populations-täthet och diversitet bland såväl mindre rovdjur som bytesdjur i Texas (fall summerade i Linnell och Strand 2000). Utbredning och förekomst av mindre bytesdjur kan påverka ekologiska faktorer som fröspridning, djursjukdomar, jordarnas kemi och porositet, växtbiomassa och växternas näringsinnehåll. Soulé m. fl. (1988) och Crooks och Soulé (1999) dokumenterade vidare fler arter av buskmarksberoende fåglar i kanjoner med coyote än i liknande miljöer utan coyote, också detta i Kalifornien. Frånvaro av coyote har också visats innebära mindre tryck på beteendemönstret hos opossum (*Didelphis virginianus*), räv och tamkatt i ett landskap präglat av mänsklig påverkan, där dessa arter, domesticerade eller gynnade av människans närvaro, utövade ett hårt predationstryck på småfåglar och gnagare.

Bedömningen av coyotens position i näringskedjan blir således beroende av om den förekommer tillsammans med den större vargen eller inte (Ritchie och Johnson 2009). Exempelen illustrerar hur interaktionen inom rovdjursgruppen är beroende av sammanhanget och av topprovdjurens, i detta fall nordamerikanska hunddjurs, försvinnande eller återkomst. Vargens försvinnande från större delen av USA och dess återkomst till Yellowstone, tillsammans med olika grader av förändring av habitat till följd av mänsklig påverkan, är faktorer som avgör coyotens roll i olika scenarier.

Utrotning öppnar för andra rovdjur

Vidare har, som Prugh m. fl. (2009) och Brashares m. fl. (2010) visat i sammanfattningar av aktuell forskning, förluster av topp-predatorer till följd av förföljelse och förändringar av habitat lett till explosionsartade ökningar av mesopredator-populationer på många håll i världen. Det har påverkat hav, floder, skogar och gräsmarker negativt och ökat påfrestningarna på bytesdjur som redan tidigare i många fall befann sig i utsatta lägen. I takt med att småfågelpopulationer minskar snabbt och andra bytesdjurspopulationer kollapsar, delvis till följd av förhöjd predationstakt, börjar de fullständiga ekologiska, sociala och ekonomiska konsekvenserna av "mesopredator release" att bli uppenbara (t. ex. Prugh m. fl. 2009).

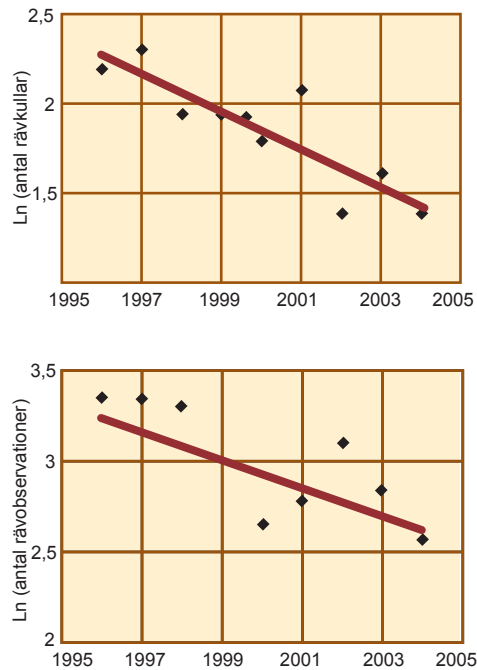
Att utrota topprovdjur kan alltså öppna för expansion av andra predatorer och därmed få konsekvenser på lägre nivåer i näringskedjorna. Det betyder att predation inom rovdjursgruppen är mycket intressant från naturvårdssynpunkt. Vissa forskare hävdar att återuppbyggnad av populationer av topprovdjur kan vara ett verktyg för naturvården, eftersom det kan gynna återhämtningen av bytesdjursarter som är under hårt tryck från mindre rovdjur. (se Vance-Chalcraft m. fl. 2007, Prugh m. fl. 2009, Ritchie och Johnson 2009, Brashares m. fl. 2010 för översikter och meta-analyser i detta ämne).

I fall där en rovdjursart dödar individer av en annan kan den mindre arten söka sig till områden utanför predatorns hemområden, eller använda andra habitat. Exempelvis undviker genett och faraokatt habitat som är lämpliga för dem om tätheten av iberisk lo är hög (Palomares m. fl. 1996). I sydvästra Spanien kan täta populationer av iberisk lo gynna kaninen genom att lodjuren kontrollerar populationerna av andra rovdjur som också har kaninen som bytesdjur.

Kontroll av mindre önskvärda arter

Såväl i naturvårds- som förvaltningsperspektiv kan bevarande av större rovdjur spela en viktig roll för kontrollen av mindre önskvärda arter (Palomares och Caro 1999). Genom att bevara den iberiska lon kan man dämpa den negativa påverkan från rödräv och faraokatt på populationer av småvilt (Palomares m. fl. 1995). Det finns andra likartade exempel från andra håll och med andra rovdjursarter. Förvaltning av vissa rovdjursarter kan därför vara en billig och effektiv metod att öka stammarna av vissa bytesdjur. Insikten om hur viktiga topprovdjur är och om deras positiva indirekta effekter på viktiga bytesdjur kan motivera att vissa hotade arter skyddas. Det gäller exempelvis den iberiska lon, som annars skulle kunna uppfattas som ett hinder för förvaltning med inriktning att skapa goda stammar av jaktbart vilt (Palomero och Caro 1999).

Helldin m. fl. (2006) studerade i vilken omfattning lodjur dödade rödräv och vilka effekter detta fick på populationen. Studien gjordes i Skandinavien under åren 1995–2004, en period då lodjursstammen i mellersta Sverige växte. Den visade att rödrävspopulationen kan begränsas markant genom att tillåta att lodjurspopulationen återhämtar sig. Flera tidigare studier hade bara noterat enstaka fall där lodjur dödar rödräv, och därför tycktes det vara ett sällsynt om än regelbundet förekommande fenomen, som inte



Figur 5. Index för populationstäthet hos rödräv vid Grimsö, Sverige, efter att en fast stam av lodjur etablerats i området: Överst: antal rävkullar per år, nederst: antal observationer av räv. Från Helldin m. fl. (2006).

bidrog till lodjurets diet annat än möjligen marginellt (översikt i Helldin m. fl. 2006). Tidigare hade Lindström m. fl. (1994) hävdat att den generellt täta stammen av rödräv i Sverige under de senaste 50 åren delvis varit en följd av frånvaron av naturliga predatorer på räv, främst lo och varg. De förutspådde att rävsstammen skulle minska om de stora rovdjuren tilläts bli fler. Helldin m. fl. (2006) fann att den årliga dödligheten bland vuxna rödrävar på grund av lopredation (beräknad med utgångspunkt från radiosändarmärkta djur) var 0,142 [95% konfidensintervall (CI): 0,041–0,338], medan den årliga dödligheten av andra orsaker var 0,184 (CI: 0,067–0,387). Under spårning av lodjur över sammanlagt 8 339 km fann man totalt sju lodjursdödade rävar och ytterligare sju misslyckade jaktförsök på rödräv. Baserat på spårningsdata beräknades den årliga predationstakten till 1,3 rävar per lodjur (CI: 0,6–2,8) och den årliga rävdödligheten till 0,044 (CI: 0,021–0,095). Såväl antalet rävkullar som antalet observationer av räv per år visade negativa trender i det studerade området efter 1996, då lodjuret etablerade sig där (figur 5).

Även om mortalitetssiffrorna inte var dramatiska och osäkerheten betydande föreslog Helldin m. fl. (2006) att dödligheten hos rödräv på grund av lopredation åtminstone delvis var additiv och således kunde ha potential att orsaka en nedgång i rävspopulationen. Deras data gav stöd för att antalet rävar kan minska när lodjuret blir vanligare, och att den negativa populationstillväxten som beräknades i deras undersökningsområde (figur 5) potentiellt kunde förklaras uteslu-

tande av loppredation. Hälften av dödligheten i rävpopulationen orsakades av lo-attacker, vilket var tillräckligt för att förklara den observerade nedgången av rävsstammen i Sverige med 10 % per år. Det förefaller också som om räven nyligen ändrat sitt sätt att använda sina habitat, vilket kan vara relaterat till behovet av att undvika lodjur. Något sådant kunde inte konfirmeras av Helldin m. fl. i den refererade studien, men det har visats att mindre rovdjur byter habitat för att undgå att bli dödade av iberisk lo (Palomares m. fl. 1996, Delibes m. fl. 2000).

Interferenskonkurrens

Begränsningen av mesopredatorers habitat till områden där de har bäst möjligheter att undvika att möta topprovdjur kan starkt bidra till att minska deras populationsstorlek (Ritchie och Johnson 2009). I det svenska fallet kan det förändrade beteendet hos räven, vare sig det motiverades av att undvika loppredation eller inte, ha resulterat i att vissa områden inte användes av räven och således till lägre storskalig populationstäthet. Sammanfattningsvis kunde Helldin m. fl. inte utesluta att rävsstammens tillbakagång åtminstone delvis orsakades av någon annan faktor än predation, men överensstämmelsen mellan den observerade mortaliteten på grund av loppredation och rödrevens populationsminskning visar likväl ett möjligt orsakssamband mellan dem (Helldin m. fl. 2006). Lodjuret prederade huvudsakligen på rådjur, men begränsade såväl rådjur som räv. Samtidigt visade skogshöns och hare ökande trender, vilket indikerar att trycket på småviltet till följd av rödrevens kontroll minskat. Det är också intressant att notera att Helldin och Danielsson (2007), baserat på spillningsanalyser, fann att rödrevens konsumtion av rådjur var större i närvaro av lodjur, sannolikt därför att räven utnyttjade lodjursdödade rådjurskadaver.

Lodjurets aggression mot rödräv i detta system kan tolkas som en form av interferenskonkurrens* om ett delat byte, där lodjuret förebygger konkurrens från räv genom att döda dem (Johnson 2010). Ett annat exempel från Skandinavien (Olsson m. fl. 1997) tyder på att interspecifikt dödande begränsar populationstätheten hos mård och grävling, med rödräv och varg som respektive predator. Baserat på antagandet att vargen utesluter coyote och rävar kan man dra slutsatsen att vargens försvinnande från stora delar av Skandinavien har lett till att rödrevan blivit den dominerande predatorn i systemet (Lindström m. fl. 1994).

*) Konkurrens som innebär att arter kommer i kontakt med varann och kämpar om samma resurs.

Elmhagen m. fl. (2010) studerade relationerna mellan topp-predatorer (lo), mesopredatorer (rödräv) och bytesdjur (skogshare) i ett stort område i Finland för att försöka klarlägga om kaskadeffekterna uppifrån och ned hade effekter på ekosystemens storskaliga struktur. De fann intressant nog att de kaskadeffekter som omfattar topp-predatorer, mesopredatorer och deras byten kan förändra storskaliga mönster i biomassans fördelning och forma regionala strukturer i ekosystem. Kaskaden utlöstes av interferens mellan topp- och mesopredatorer, i enlighet med hypotesen om "mesopredator release". För det stora undersökta området som helhet gav fördelningen av biomassa stöd för slutsatsen att det fanns en kanal för uppifrån-ned-kontroll, där stor biomassa av lo höll nere biomassan av rödräv, medan hög biomassa av räv höll nere biomassan av hare. När undersökningsområdet delades in i mindre enheter fann Elmhagen m. fl. (2010) två olika ekosystemstrukturer. Den ena var ett system med interferens, där lons kontroll av rödräv gjorde det möjligt för biomassan att undgå uppifrån-ned-kontroll och öka med systemets produktivitet. Den andra var ett system med "mesopredator-release", där rävbiosmassan reglerades nedifrån-upp och ökade med systemets produktivitet, samtidigt som harbiomassan reglerades uppifrån-ned. Således visade Elmhagen m. fl. (2010) att förändringar i topp-predatorers status kan orsaka skiften mellan uppifrån-ned- och nedifrån-upp-reglering av mesopredatorer och deras byten.

Parallella kontrollmekanismer

Parallella mekanismer för kontroll, där några växtätare kontrolleras uppifrån-ned och andra nedifrån-upp, har tidigare beskrivits i det komplexa ekosystemet i Serengeti (Sinclair m. fl. 2003). Som nämnts tidigare finns samma typ av mönster också i tempererad skog i Europa (Bialowieza; se ovan). Studien av Elmhagen och kolleger indikerar att de finns även i boreala Europa. De drog slutsatsen att hypotesen om "mesopredator release" och hypotesen om ekosystemexploatering inte utesluter varandra. Såväl uppifrån-ned (interferens) som nedifrån-upp (ekosystemets produktivitet) måste beaktas för full förståelse av mönstren av trofisk kontroll och de processer som formar landekosystemens strukturer (Elmhagen m. fl. 2010).

Kombinationen av uppifrån-ned-processer (inducerade av topp-predatorer) och nedifrån-upp-processer (inducerade av habitatförändringar)

stöds också av en äldre studie av Elmhagen och Rushton (2007). Det uppifrån-ned-koncept som ingår i "mesopredator release"-teorin har kritiserats eftersom det sällan beaktat alternativa förklaringar som inrymmer nedifrån-upp-påverkan av bioklimatiska effekter på ekosystemens produktivitet (Oksanen och Oksanen 2000) och habitatförändringar genom mänsklig påverkan (t. ex. Litvaitis och Villafuerte 1996). För att bringa klarhet i detta analyserade Elmhagen och Rushton (2007) även hur en mesopredator (röd-räv) svarade på minskade stammar av topp-predatorer (varg och lo) och jordbrukets expansion under en nittioårsperiod i Sverige, varvid man även tog hänsyn till bioklimatiska effekter. De kunde påvisa en uppifrån-ned-effekt av "mesopredator release", men dess styrka avgjordes av ekosystemets produktivitet. Effekterna av jordbrukets aktiviteter på mesopredatorn dämpades av att de samtidigt påverkade populationen av topp-predatorn. Enligt Elmhagen och Rushton (2007) bör således både uppifrån-ned- och nedifrån-upp-processer beaktas om man effektivt vill bevara den biologiska mångfalden i ekosystem som förändras av mänsklig aktivitet.

Mesopredatorer skräms

I en ny litteraturoversikt om interaktioner mellan predatorer, "mesopredator release" och bevarande av biologisk mångfald, stryker Ritchie och Johnson (2009) under att apex-predatorer håller nere mesopredatorer både genom att döda dem och genom att skrämma dem. Det senare orsakar förändringar i mesopredatorns beteende och habitatutnyttjande som begränsar mesopredatorns utbredning och talrikhet. Ritchie och Johnson fann 61 studier som berörde interaktioner mellan apex- och mesopredatorer. Över 95 procent av dem hade funnit bevis som talade för mesopredator release och/eller för att topp-predatorer begränsar populationerna av mesopredatorer. En populationsförändring hos en topp-predator kan få oproportionerligt stor effekt på en mesopredator – upp till fyra gånger större förändring av populationen. Det förtjänar att nämnas att bland de närmare 100 studier som Ritchie och Johnson gick igenom fann de ovan beskrivna studier från Skandinavien av särskilt stort intresse. Det gällde alltså studier av dels hur återetablerade populationer av varg och lo pressade ner röd-rävsstammen (Helldin m. fl. 2006, Elmhagen och Rushton 2007), dels hur vargens återetablering på den skandinaviska halvön kan ha gynnat järvn genom ökad tillgång på kadaver (vanDijk m. fl. 2008). Samtidigt understryker Ritchie

och Johnson (2009) att utfallet av interaktioner mellan predatorer kan variera med tillgången på resurser och komplexiteten hos habitat och rovdjurs samhällen, och att man måste ta hänsyn till detta innan man fattar förvaltningsbeslut. Variationer i resurstillgången kan faktiskt ha betydelse för hur predation inom rovdjursgruppen påverkar systemens struktur och förekomsten av olika arter. I detta sammanhang har det hävdats att habitatens produktivitet påverkar den relativa betydelsen av predation och konkurrens, de två krafter som kan ligga bakom predation inom rovdjursgruppen. (Müller och Brodeur 2002).

Genom att använda en modell med tre trofnivåer har Chesson och Kuang (2008) visat att konkurrens och predation bör ses som symmetriska; dessa två typer av interaktioner kan i lika hög grad antingen begränsa eller öka den biologiska mångfalden. Resultaten visar att både predation och konkurrens om resurser har potential att påverka diversiteten på samma sätt, och båda kan främja antingen samexistens mellan arter eller ömsesidigt uteslutande. Båda främjar uteslutning i de fall de inte gör någon åtskillnad mellan arter, och samexistens när de gör åtskillnad mellan arter. Om den ena mekanismen är mycket starkare än den andra kommer den starkares verkan att överväga. Om båda mekanismerna verkar tillsammans och båda gör skillnad mellan arter kommer samexistens att främjas starkare av de båda mekanismernas sammanlagda verkan.

Bevara systemens trofiska strukturer

Chesson och Kuangs resultat (2008) har relevans för bevarande och förvaltning av rovdjurstammar. Som de påpekar har människan haft långtgående effekter på den trofiska strukturen i såväl terrestra, akvatiska som marina ekosystem, och vi har ännu inte fullt ut sett konsekvenserna av detta. Den artvisa inriktningen av bevarandearbetet har ofta sin grund i lagstiftningen, som exempelvis Endangered Species Act i USA, och fokuserar på minimipopulationer för bevarande av den enskilda arten utan att ta hänsyn till dess roll i ekosystemen. Chesson och Kuangs resultat (2008) belyste de genomgripande effekter som en trofnivå kan ha för bevarande på andra trofnivåer. De pläderar för bevarandestrategier som försöker bevara systemens trofiska strukturer och de starka sambanden inom dem. I synnerhet betonar de riskerna för att den decimering av rovdjur som pågår i de flesta miljöer på vår planet får betydande konsekvenser för upprätthållandet av den biologiska mångfalden på lägre trofini-

våer, såväl i akvatiska som terrestra ekosystem (Chesson och Kuang 2008).

Interaktioner mellan andra arter, exempelvis järv och rödräv, behöver undersökas närmare om vi ska förstå deras betydelse för varandra och deras betydelse för alpina ekosystem (van Dijk 2008).

Fjällräven i Skandinavien

I det perspektivet kan det vara av intresse att avsluta detta avsnitt med ännu ett fall från Fennoskandien, den starkt hotade fjällräven. Under perioden 1998-2007 registrerades bara 196 reproduktioner av fjällräv i Norge (97), Sverige (98) och Finland.¹ 2009 noterades inte något reproducerande fjällrävspår i Norge.² De förklaringar som anförts för att fjällräven inte återhämtat sig utan fortsatt att gå tillbaka efter att arten fridlystes i Sverige 1928 och i Norge 1930 inkluderar konkurrens med rödräven, en förklaring som också framhållits i Nordamerika (t. ex. Rudzinski m. fl. 1982). Det har hävdats att nordgränsen för rödrävens utbredningsområde bestäms direkt av resurstillgången (det vill säga ytterst av klimatet), medan fjällräven sydgräns skulle bestämmas – genom mellanartskonkurrens – av rödrävens utbredning och talrikhet (Hersteinsson och Macdonald 1992).

Selås och Vik (2007) förslog att den huvudsakliga orsaken till fjällrävens populationskrasch i Norge var vintersvalt orsakad av alltför omfattande jakt på vildren, därav följande brist på kadaver i fjällen och vidare ökad interspecifik konkurrens om de tillgängliga kadavren på grund av ökad invasion av rödräv från lägre liggande områden. Att fjällrävstammen inte kunde återhämta sig, trots växande renpopulationer i mitten av 1990-talet, skulle kunna bero på att antalet rödrävar ökade starkt under samma period. Analyser av jaktstatistik från Norge 1891-1920 tyder på att rödräven ökade under den period då fjällräven minskade, och att renstammens tillväxt från 1920- till 1950-talet sammanföll med en ny ökning av rödrävspopulationen. Selås och Vik (2007) drog slutsatsen att det sannolikt skulle krävas en betydande och varaktig reduktion av rödrävstammen för att fjällrävspopulationen ska kunna byggas upp igen. Även Henden m. fl. (2008) underströk att fjällräven i Fennoskandien decimerades kraftigt i början av 1900-talet och att den inte förmått återhämta sig, trots att den varit totalfredad under de senaste 70 åren. De fann att fjällrävspopulationens tillväxttakt var mycket känslig för den genomsnittliga tillgången på gnagare över tid, och i viss mån för variatio-

nen i smågnagarcyklerna. De observerade 3-5-åriga cyklernas periodicitet i sig hade förvånansvärt nog mindre betydelse. Henden m. fl. (2008) föreslog att naturvårdsåtgärder som återinplantering av fjällräv och kontroll av rödrävstammen borde vidtas i kalfjällsområden där det allttjämt finns kraftiga smågnagarcykler med återkommande höga tätheter av gnagare under våren, eftersom detta skulle kunna klarlägga rödrävens påverkan på fjällräven. Tannerfeldt m. fl. (2002) studerade förhållandet mellan rödräv och fjällräv och drog slutsatsen att på revirnivå undviker fjällräven områden där det finns rödräv. Genom interspecifik interferenskonkurrens kan rödräven förhindra fjällräven från att reproducera sig i låglandshabitat, vilket är av störst värde under år när födotillgången är begränsad och konkurrensen som hårdast. När miljöer på kalfjället är sämre lämpade för reproduktion kan även små effekter på individernas beteende få långtgående konsekvenser på populationsnivå.

Långtidsstudier krävs

Det behövs långtidsstudier och adekvata storskaliga övervakningsprogram för att belysa sambanden mellan klimatet, dynamiken i näringsvävarna och dessa faktorerers relationer till rödräv och fjällräv (Killengreen m. fl. 2007). Det tycks dock stå klart att konkurrens från rödräven har påverkat fjällräven negativt. Det har hävdats att förvaltningsåtgärder främst borde inriktas på att begränsa rödrävsstammarna i de områden som är viktigast för fjällräven och samtidigt öka fjällrävens tillgång till föda (Frafjord 2004). Den växande rävstammen i Skandinavien under de senaste 50 åren skulle enligt Lindström m fl (1994, se ovan) delvis bero på bristen på naturliga predatorer på räv, och de menar att rävstammen skulle minska om stammarna av större rovdjur (varg och lo) tilläts återhämta sig.

Som vi sett kan vargens återetablering på den skandinaviska halvön ha gynnat järven genom att öka tillgången till kadaver (vanDijk m. fl. 2008). Sammantaget skulle man kunna vänta sig en positiv effekt för fjällräven av vargens återkomst, genom kontroll av rödräven och ökad tillgång på kadaver, om vargen fortsätter att återta sitt forna utbredningsområde. Detta är en hypotes som förtjänar att uppmärksammas, eftersom den på naturlig väg skulle kunna bidra till de skötselåtgärder som Frafjord (2004) föreslår för att förbättra fjällrävens situation.

1) www.environment.no/Topics/Biological-diversity/Large-carnivores/Arctic-fox/

2) www.environment.no/Goals-and-indicators/Goals-and-indicators/Animals-and-plants/Safeguard-endangered-species/Population-trends-for-selected-species/Arctic-fox/

3.1. Additiv eller kompensatorisk dödlighet

Det har hävdats att en tillkommande orsak till dödlighet i en population, utöver den underliggande "naturliga" dödligheten, påverkar populationsdynamiken kraftigt, och att det mest kritiska momentet i analyser med den utgångspunkten är att uppskatta den orsaksspecifika dödlighetens proportioner (Schaub and Lebreton 2004). Det har också understrukits att korrekta uppskattningar av uppifrån-ned- respektive nedifrån-upp-krafternas relativa bidrag till mortaliteten inte kan göras om man bortser från huruvida dödligheten är additiv eller kompensatorisk, det vill säga om den ersätter eller adderas till andra dödsorsaker relaterade till svält, sjukdom, parasiter, olyckor eller abiotiska faktorer som väder. Detta är exempelvis viktigt vid studier av hur förändringar i ekosystem kan påverka förekomst, utbredning och diversitet hos växter och djur, förändringar som potentiellt kan förändra den relativa styrkan av nedifrån-upp- och uppifrån-ned-krafter som verkar på växtätarespopulationer (Moreau m. fl. 2006).

Att klargöra om mortaliteten är additiv eller kompensatorisk är också viktigt när man värderar ett rovdjurs påverkan på ett annat, eller effekten av predation eller jakt på bytesdjursarter (Ritchie och Johnson 2009). Om exempelvis en topp-predators dödande av mesopredatorer bara minskar den negativa effekten av andra faktorer, som inomartskonkurrens hos mesopredatorn, så kan denna dödlighet ha en stabiliserande, kompensatorisk effekt, genom att den dämpar inomartskonkurrensens effekt på populationssvängningarna. Om däremot den dödlighet som orsakas av topp-predatorn inte inriktas mot svagare individer, och/eller kan visas vara lika viktig eller viktigare än andra dödsorsaker, så kan den vara additiv och orsaka betydande populationsminskningar. De uppgifter som finns i olika studier rörande mesopredatorer som dödas av topp-predatorer bygger huvudsakligen på tillfälliga iakttagelser. Det finns i stort sett inga kvantitativa data om dödsorsaker (Ritchie och Johnson 2009). Linnell m fl (1995) studerade predationens roll för dödligheten bland nyfödda ungar hos klövdjur i tempererade områden i en litteraturstudie omfattande mer än 100 uppsatser och rapporter. I naturliga system, där preda-

torer inte hade utrotats eller hämmats funktionellt av människan, var ingen annan dödsorsak bland ungarna vanligare än predation. Dödligheten bland de nyfödda ungarna var i genomsnitt 47 %, och därav stod predation för 67 %. Lodjur (*Lynx spp.*), coyote, rödräv, varg, puma, svartbjörn och brunbjörn var de rovdjur som stod för predationen i olika områden. I områden där predatorer saknades var ungdödligheten i genomsnitt 19 %. Linnell m. fl. (1995) betonade, att trots predationens stora betydelse var mycket litet känt om dess kompensatoriska eller additiva roll på sikt, något som är relevant för förståelsen av predationens effekt på bytesdjurens populationsdynamik. Samtidigt var betydelsen av födotillgång och predation för regleringen av populationer av ryggradsdjur i fokus för ett forskningsprojekt i sydvästra Yukon i Kanada, "Kluane boreal forest ecosystem project" (Krebs m. fl. 1995). Studien innefattade manipulering av predatorer och födoresurser över en tioårsperiod och kom till slutsatsen att födotillgång och predation sammantaget hade mer än en additiv effekt på populationer av snöskohare, vilket tyder på att snöskoharens populationscykler orsakas av interaktioner på tre trofiska nivåer (Krebs m. fl., 1995).

Rovdjurets funktionella respons är viktig

Den takt i vilken exempelvis vargen dödar sin byten i relation till bytestätheten, det vill säga varens funktionella respons, är en central komponent i dess predation på klövdjur. Med olika typer av funktionell respons och beroende på hur antalet vargar förändras i förhållande till bytestätheten kan predationens roll variera mellan reglerande (täthetsberoende predationstakt), begränsande (täthetsoberoende predation) och kompensatorisk (omvänt täthetsberoende predation) (Jedrzejewski m. fl. 2002 och referenser däri). Utfallet av dessa olika interaktioner kan variera från kraftigt kompensatorisk predation, vilket slutligen leder till att vargen utrotar rådjuren, till avtagande predationstakt vid låga rådjurstätheter, vilket säkrar fortsatt samexistens mellan predator och byte. Det faktiska utfallet i varje enskild situation beror på en rad yttre omständigheter (Jedrzejewski m. fl. 2002). De viktigaste är tillgången till alternativa bytesdjur som kan försörja en tät vargstam, ofördelaktiga klimatförhållanden (stränga vintrar) och omfattande mänsklig exploatering som ökar dödligheten bland rådjuren, additivt i förhållande till varens predation. Loddjurspredation och jakt var också viktiga faktorer som begränsade antalet

rådjur i Bialowieza. De tre nämnda orsakerna till rådjursdödlighet var alla additiva. Endast när det gällde rådjurskid visade sig vargpredation och dödlighet på grund av svåra vinterförhållanden vara delvis kompensatorisk. Vargen dödade kid med mycket små fettreserver, djur som i en del fall ändå skulle ha dött (Jedrzejewski m. fl. 2002 och referenser däri).

Varierande intensitet

I europeiska Ryssland undersökte Filonov (1980) relationer mellan stora predatorer och deras byten, relationer som spelade en viktig roll för att bibehålla stabilitet och biologisk mångfald i ekosystem i skyddade naturområden. Filonov använde data som samlats in i nio naturreservat under 25-30 år för att analysera relationer mellan älg, rådjur, kronhjort, sikahjort (*Cervus nippon*) och ren, samt rovdjuren varg, brunbjörn, lo, järv och herrelösa eller förvildade hundar. Intensiteten i rovdjurens predation fluktuerade 5-25 gånger beroende på deras antal, medan den totala naturliga mortaliteten bland bytesdjuren fluktuerade med en faktor 1,5 – 2. Filonov (1980) menade att den relativt stabila mortaliteten bland klövdjuren vidmakthölls genom ett system av kompenserande mekanismer, där mortalitetsfaktorerna funktionellt ersatte varann, så att en dödsorsak förstärktes när en annan försvagades.

Zager och Beecham (2006) diskuterade betydelsen av svartbjörnens och brunbjörnens predation på klövdjurspopulationer i Nordamerika. Bägge arterna kan vara viktiga predatorer på nyfödda ungar, men tar mindre ofta vuxna klövdjur. Björnpredationen föreföll att vara additiv vid låga tätheter av klövdjur men kan bli kompensatorisk när bytesdjurens täthet närmar sig systemets bärformåga. Därför kan predation av svartbjörn och brunbjörn begränsa, men i allmänhet inte reglera, populationer av klövdjur. Även om björnpredation är en viktig direkt orsak till dödlighet bland klövdjursungar, så är habitatkvalitet och -kvantitet avgörande bakomliggande faktorer som påverkar denna dynamik. Följaktligen kan det på kort sikt vara framgångsrikt att manipulera björnpopulationer för att öka klövdjurspopulationerna, förutsatt att dödligheten är additiv, men det har inte visats att strategin fungerar på längre sikt (Zager and Beecham 2006).

Jakt och naturlig dödlighet

I vilken mån jakt kan påverka viltpopulationer beror bland annat på om den jaktrelaterade mor-

taliteten i beskattade populationer är additiv eller kompensatorisk. Jakt och naturlig dödlighet anses i allmänhet vara additiv (t.ex. Bischof m. fl. 2008, Mysterud och Bischof 2010). Bischof m. fl. (2009) analyserade omfattningen av och selektiviteten hos naturliga och antropogena dödsorsaker bland jagade brunbjörnar i Skandinavien med utgångspunkt från mer än 20 års data. Trots att bara en bråkdel av alla dödsfall kunde anses vara naturliga visade de det generella mönster av demografisk selektivitet man kan förvänta sig av naturliga mortalitetsregimer i populationer av långlivade arter, det vill säga att unga djur är mer utsatta. Resultaten gav stöd för antagandet att jakt och annan dödlighet var additiv, och att – som väntat – ett ökat jakttryck sammanföll med en motsvarande ökad sårbarhet för jakt i subpopulationen i mellersta Skandinavien.

Varning för överskattningar

Bischof m. fl. (2009) drog slutsatsen att eftersom även en slumpmässigt fördelad beskattning kan leda till selektivt tryck på livshistorieegenskaper, så kan ökade jaktkvoter förändra de optimala livshistoriestrategierna hos brunbjörn och andra rovdjur. Obbard och Howe (2008) uppskattade relativ täthet, överlevnad och reproduktion hos svartbjörn i ett viltreservat och ett närliggande område där jakt bedrevs i boreal skog i Ontario, Kanada. Också deras resultat visade att dödligheten genom beskattning var additiv till annan dödlighet. De varnade för att antaganden om att antalet födda ungar skulle öka täthets-kompensatoriskt kan eda till för optimistiska antaganden om populationstillväxt.

I en norsk studie analyserar Andersen m. fl. (2007) selektiviteten vad gäller ålder, kön och fysisk kondition i lodjurs respektive nöjesjägares jakt på rådjur. Det faktum att både lon och jägarna föredrog djur i god kondition tyder på att effekten på rådjusmortaliteten i båda fallen är additiv, vilket alltså ökar dess potentiella effekt på populationstillväxten.

Diskussionen om predationens och jaktens additiva eller kompensatoriska effekt på bytesdjurspopulationer är viktig för förståelsen av de stora rovdjurens roll i ekosystemen. En annan relevant fråga är om predation (av rovdjur) och jakt (utförd av människor) kan ersätta varann när det gäller selektion av bytesdjur och dynamik i bytesdjurspopulationerna. Den senare frågan behandlas i nästa avsnitt.

3.2. Kan jakt ersätta rovdjurspredation?

Det ekologiska motivet för att tillåta och uppmuntra jakt i dagens människopräglade värld är ofta att jakten tagit över den roll som rovdjuren tidigare spelade. Den argumentationen förutsätter att jakt är funktionellt likvärdig med predation. Berger (2005) diskuterade om jägare faktiskt är funktionellt likvärdiga med stora rovdäggdjur. Genom att klarlägga den relativa betydelsen av dessa två aktörers beskattning av ekosystem, skulle man kunna reda ut hur rovdjurens respektive människans jakt bidrar till att bevara biologiska processer och mångfald.

Om uppifrån-ned-effekten av predation är en viktig strukturell karaktär i ekosystem så har också människans förmodade funktion som rovdjurens ersättare stor relevans för bevarande av biologisk mångfald. Att inte med stor noggrannhet granska hur denna ersättningsfunktion ter sig innebär vi riskerar fortsatt erosion av ekosystemen - eller att vi helt enkelt inte bryr oss (Berger 2005).

Förståelse av hur människans jakt kan spela samma roll som rovdjurspredation har betydelse för förvaltningsbeslut. Berger jämförde system med och utan människor respektive rovdjur med avseende på flera nivåer av biologisk organisation, inklusive beteende och dynamik hos bytesdjur, vegetation och arters beroende av växtlighetens variation.

Stora skillnader

Bevisen för att människor ekologiskt funktionellt kan ersätta rovdjur är inte starka, men å andra sidan har få studier utformats för att primärt undersöka detta. Även om variationerna från en plats till en annan är stora kan man konstatera att en grundläggande likhet mellan jakt och rovdjurspredation är reduktion av bytesdjurens täthet med åtföljande förändringar av betetrycket. Ett sätt på vilket mänsklig jakt påverkar biologisk mångfald är således genom en kedja av händelser, där beskattningen av bytesdjurspopulationerna resulterar i minskad betning och därmed ökad artdiversitet. Samtidigt finns det stora skillnader mellan människans och rovdjurens jakt, exempelvis vad gäller intensitet och tidsmässig spridning av predationen. Andra skillnader gäller

- beskattningens fördelning på kön och åldersklasser,
- beskattning av andra arter än jaktbart vilt,
- påverkan på mesopredator-populationer,
- den infrastruktur som krävs för mänsklig jakt och dess effekter på vegetation och vegetationsberoende arter,
- påverkan på relationer mellan asätare och kadaver,
- modifieringar av predationsmönstren inom rovdjursgruppen (Berger 2005).

I USA har människan ersatt rovdjuren som den främsta storviltjägaren, men spelar inte någonstans samma funktionella roll i ekosystemens dynamik som de rovdjur hon ersatt (Berger 2005, 2010). Baserat på detta drog Ray m. fl. (2005) slutsatsen att det inte finns belägg för att människan kan ersätta rovdjuren på ett ekologiskt funktionellt sätt.

Empiriska studier

Några empiriska studier kan illustrera skillnaderna mellan rovdjurspredation och jakt. I ett fall (Andersen m. fl. 2007) fann man att ålders- och könsprofilen hos 151 lodjursdödade rådjur (24% vuxna hanar, 44% vuxna honor, 11% unga hanar och 21% unga honor) inte avvek statistiskt från den hos den levande populationen, medan jägare däremot dödade en signifikant större andel av de vuxna djuren (44% vuxna hanar, 28% vuxna honor, 15% unga hanar och 13% unga honor). Enligt dessa siffror selekterade inte lodjuren sina byten, medan jägarnas beskattning däremot uppenbart inte var ett slumpmässigt urval av populationen. Jakten kopierade således inte den naturliga predationen, även om lopredation sannolikt har större påverkan på rådjursstammens tillväxttakt per capita räknat. På grund av jägarnas förkärlek för trofébockar är det lodjuren som dödar störst andel vuxna hondjur (Andersen m. fl. 2007), vilket i detta fall visar att jakt och lopredation inte är utbytbara.

Okarma m. fl. (1995) studerade den relativa betydelsen av olika dödsorsaker i populationer av visent, älg, kronhjort och vildsvin i de exploaterade och skyddade delarna av Bialowieza-skogen i Polen. I de exploaterade delarna var kronhjorten hårdast utsatt för vargpredation (dödsorsak för 58% av funna kadaver), medan sjukdomar/svält dödade 22 % av individerna. Viktiga dödsorsaker för rådjur var sjukdomar/svält (31% av kadavren), lodjur (28%) och varg (23%). Visent och älg dog huvudsakligen av sjukdomar (79%

respektive 52%) och tjuvjakt (14% respektive 32%). Vildsvin drabbades mest frekvent av sjukdomar/svält (61%) och vargpredation (16%). Jägare, tjuvskyttar och trafikolyckor hade en icke-selektiv effekt på de fem klövdjursarterna, liksom på kön och åldersklasser. Varg prefererade kronhjort och tog färre vildsvin än om den hade tagit byten slumpmässigt. Lodjuret var specialiserat på rådjur och visade stark selektivitet för rådjurskid, medan herrelösa hundar dödade vildsvin oftare än förväntat (Okarma m. fl. 1995). Också dessa resultat påvisar att jakt och rovdjurspredation inte är utbytbara och potentiellt additiva.

Selektionstryck mot anti-predatorbeteende

I Skandinavien är den dominerande dödsorsaken hos älg människans jakt (95%). I Nordamerika tillåts inte hundar vid älgjakt, medan de i Skandinavien traditionellt använts för detta ändamål (Sand m. fl. 2006). Medan vargar attackerar älgen direkt försöker jakthundar endast ställa älgen, distrahera den och avslöja var den finns för jägaren, som kan smyga sig på bytet. Denna metod används för omkring 20-30 % av alla älgar som årligen skjuts inom vargens nuvarande kärnområde i Skandinavien (Sand m. fl. 2006). Författarna hävdar att detta innebär att det sedan mer än 100 år finns ett selektionstryck mot det mest framgångsrika anti-predatorbeteende som älgen kan använda mot varg, det vill säga att stå upp mot vargen och vara aggressiv (Sand m. fl. 2006 och referenser däri). Svar på frågan huruvida älgen så småningom kommer att modifiera sitt beteende om vargpopulationen och den därtill relaterade predationsrisken fortsätter att växa och breda ut sig kräver ytterligare forskning.

Evolutionära konsekvenser oroar

Den finns en växande oro över de evolutionära konsekvensernas av människans jakt vad gäller kvalitén på fenotypiska egenskaper i vilda populationer (t. ex. Darimont m. fl. 2009, Stenseth och Dunlop 2009). Önskade konsekvenser är särskilt troliga vid troféjakt på grund av dess

starka preferenser för specifika fenotypiska kvaliteter, som exempelvis stora horn (t. ex. Coltman m. fl. 2003).

Selektiv jakt kan över tid orsaka en nedgång i troféegenskapen, om den är nedärvd, och därmed reducera hållbarheten i jaktaktiviteten som sådan. Med detta i åtanke analyserade Mysterud och Bischof (2010) om kompensatorisk beskattning kan motverka oönskade evolutionära effekter av troféjakt. De fann att selektiv avskjutning av ettåriga rådjur av låg kvalitet med avseende på hornen ökade det totala antalet djur med horn av trofékvalitet i populationen, men full kompensation kunde bara uppnås om troféjaktens jakttryck var relativt lågt. Även om Mysterud och Bischof's (2010) resultat antyder att evolutionärt medveten förvaltning kan leda till förbättrad och långsiktigt mer hållbar jakt, vilket är av intresse när det gäller att minska beskattningens effekter på bytesdjuren, så betonar de samtidigt att många viktiga aspekter av troféjakt och kompensatorisk avskjutning alltför är outforskade. När det gäller stora rovdjur kan tillämpning av kompensatorisk beskattning som ökar dödligheten och därmed minskar populationsstorleken också ha naturvårdsaspekter (Mysterud och Bischof 2010).

Jakt och predation inte utbytbara

Naturligt urval av specifika egenskaper hos bytesdjur har i många fall visats vara driven av predation (Genovart m. fl. 2010 och referenser däri). Genovart och kolleger bekräftar idén att naturlig predation är en viktig selektionskraft i evolutionen på ett sätt som inte jakt efterliknar. Det tryck som beskattning genom aktiviteter som trålning eller troféjakt utövar på en egenskap som kroppsstorlek verkar i själva verket i rakt motsatt riktning jämfört med dödlighet av naturliga orsaker (t. ex. Stenseth and Dunlop 2009).

I nuvarande kunskapsläge tycks det stå klart att jakt och rovdjurspredation generellt sett inte är utbytbara vad avser deras effekter i ekosystemen.

4. DISKUSSION

Strukturen, funktionen och stabiliteten hos ekosystem har ofta ansetts stå under kontroll av antingen uppifrån-ned-processer styrda av rovdjur, eller nedifrån-upp-processer genom näringsämnen och produktivitet. Båda processerna framstår som viktiga och sammankopplade. Deras relativa betydelse varierar beroende på ekosystemens produktivitet (t.ex. Ritchie and Johnson 2009). Därutöver interagerar alla dessa krafter med klimatförhållanden (t.ex. Vucetich och Peterson 2004, Tveraa m. fl. 2007). Toppredatorer har ofta stor effekt på trofodynamiken och mångfalden i de system där de finns, men deras funktionella roller kan inte förstås till fullo om hänsyn inte tas till nedifrån-upp-effekter, inklusive antropogena habitatförändringar. Förändring och förlust av habitat leder till förändringar i tillgången på resurser, vilket i sin tur kan påverka dynamiken i konkurrens- och predationsinteraktioner. Studier som inte samtidigt tar hänsyn till både uppifrån-ned- och nedifrån-upp-processer misslyckas med att till fullo identifiera de huvudsakliga drivkrafterna bakom ekosystemens funktioner och mönster i biodiversitet (Ritchie och Johnson 2009).

Kaskadeffekter - en nyckel

Med dagens kunskap framstår det tydligt att uppifrån-ned- och nedifrån-upp-processer är oupplösligt sammanflätade och att kaskadeffekter kan vara nyckeln till att förstå ekosystemens funktionalitet genom en dynamisk balans som ger systemen struktur och ytterst reglerar artsammansättning och diversitet (Terborgh och Estes 2010). Bortom den ram som ger de grova gränserna för arternas utbredning och talrikhet, bestämda av abiotiska (t.ex. geografi, klimat) och biotiska (t.ex. produktivitet) faktorer, är det möjligt att uppifrån-ned-krafter reglerar och upprätthåller biodiversitet på jorden. Av denna anledning borde forskarvärlden – och förvaltare och beslutsfattare – ägna mycket mer

uppmärksamhet åt uppifrån-ned-processer och deras stabiliserande effekter på naturliga ekosystem (Terborgh och Estes 2010). Eftersom stora rovdjur spelar en viktig roll för att upprätthålla biodiversitet, stabilitet och integritet i en mängd ekosystem, är bevarandet av dessa arter i deras sammanhang en global utmaning. Fokus för världsomspännande forskning och bevarandeåtgärder börjar riktas mot topp-predatorer i såväl marina som terrestra ekosystem. De förödande konsekvenserna av deras försvinnande och den extraordinära ekologiska återhämtning som följer på deras återinförande är ett mönster som kan ses globalt (t.ex. Wallach och O'Neill 2009 med referenser).

Rovdjursdrivna processer

Före- och efterstudier har genomförts i system där rovdjur en gång utrotats och nu återvänt (till exempel varg i nationalparkerna Yellowstone och Banff, källhänvisningar ovan), och har visat att både uppifrån-ned- och nedifrån-upp-processer verkar på den biologiska diversiteten via rovdjur-byte-vegetationsdynamik, och att täthetsbegränsningar bland klövdjur verkar vara nära kopplade till ökad biodiversitet (t.ex. Berger 2005 med referenser). Sådana fall, tillsammans med andra tidigare beskrivna, är sannolikt de tydligaste exemplen på uppifrån-ned-effekter som sprider sig nedåt i näringsväven, via direkt predation och även indirekt genom beteendemässiga effekter på byten. Längsiktig forskning har således visat att topp-predatorer (inkluderande varg, björn, lo och järv) kan spela en avgörande roll i ekosystem. Vissa av dessa roller var väntade, till exempel predation som förhindrar snabb tillväxt av klövdjurspopulationer, medan andra inte ens gick att förutse bara för några år sedan. Några av de processer som drivs av stora rovdjur är:

- kvävedeposition och fröspredning,



- konstant och pålitlig försörjning av mat till asätare, som kan buffra effekterna av klimatförändringar på asätarna,
- den viktiga asätarfunktionen i sig,
- kontroll av mesopredatorer,
- indirekta effekter på vegetationen.

Dessa roller i ekosystemens funktion bör beaktas i bevarandeplaner för rovdjur, i stället för att endast fokusera på en arts livskraft baserat på antal (t.ex. Chapron m. fl. 2008) eller, värre än så, endast beakta konflikter med människor om boskap, för att fastställa förebyggande åtgärder (Ordiz 2010).

Rovdjur har stort ekologiskt värde

Förvaltare har ofta ansvaret för upprätthållandet av artdiversitet och resiliens.* Detta kräver kunskap om ekosystemens dynamik under decennier och århundraden. Nedifrån-upp-modeller har legat till grund för tidiga tankar om förvaltandet av arter och ekosystem. Under detta paradigm gavs rovdjur litet ekologiskt värde, och under 1900-talet avspeglades detta i rovdjurförvaltningens strategier, ofta utrotning. Rovdjurskontroll har varit kärnan i många förvaltningslösningar, och detta har till och med institutionaliserats av många statliga instanser (t.ex. Berger 2006). Nu har det dock visat sig att rovdjur har ett stort ekologiskt värde. Vi har här sett några sätt på vilka rovdjur bidrar till ekosystemprocesser och artdiversitet. Dessa ofta subtila interaktioner är av stor betydelse för förvaltningsstrategier för rovdjur. Utan att ta hänsyn till denna indirekta påverkan, kan förvaltningsstrategier som innebär minskat antal rovdjur orsaka omfattande och långsiktiga förändringar i ekosystemens struktur och funktion. Strategier för bevarande och förvaltande måste vara mer medvetna om konsekvenserna av förändringar i styrkan i de trofiska interaktionerna (Miller m. fl. 2001; Chesson och Kuang 2008; denna rapport).

Topp-predatorer är ovanliga (Brown m. fl. 1999) och deras antal kontrolleras definitionsmässigt inte av andra predatorer, utan av faktorer som bland annat tillgång på byte (t.ex. Carbone och Gittleman 2002). Topp-predatorer är de mest dominanta medlemmarna i rovdjursgruppen, utan några evolutionärt signifikanta fiender, och således med färre anti-predatoranpassningar än underordnade grupp-medlemmar, som utvecklar predatorförsvar liknande dem hos bytesdjur (Frank och Woodroffe 2001). Därför kan topp-predatorer inte förväntas reagera som arter som

är bytesdjur (Gross 2008). Att jaga stora rovdjur minskar en population som redan är liten *per se*, samt kan framkalla beteendemässiga reaktioner, som till exempel förändring i habitat användning och störning av sociala system, med potentiella demografiska konsekvenser (till exempel kan jakt främja dödandet av ungar hos stora rovdjur; Swenson m. fl. 1997, Parker m. fl. 2009). Den sortens negativa effekter kan ha additiv effekt och orsaka destabilisering av populationsdynamiken även när det totala uttaget ur ett demografiskt perspektiv inte anses överdrivet högt (Milner m. fl. 2007), det vill säga även när det fortfarande anses uthålligt.

Mer än bara siffror

Stora rovdjur är verkligen mer än bara siffror (t.ex. Wallace m. fl. 2009). Även ensamlevande rovdjur ingår i sociala system, med stabila omgivningar (Frank och Woodroffe 2001). Till exempel tycks reproduktionsmönster hos skandinaviska brunbjörnshonor påverkas av närvaron av närlevande honor, så att sannolikheten för att en hona ska få ungar ett visst år är lägre om närmaste andra hona fått ungar samma år (Ordiz m. fl. 2008). Grupplevande, sociala arter är beroende av gruppens stabilitet och integritet. Populationskontroll (det vill säga jakt) på socialt komplexa arter kan ha djupgående ekologiska konsekvenser som till stor del förblir osynliga om man endast ser till populationens storlek. Det medför allvarliga splittringar av sociala grupper, och följderna på populationsstorleken är varken konsekventa eller förutsägbara. Förvaltningsbeslut som omfattar stora sociala rovdjur måste därför ta hänsyn till social stabilitet för att säkerställa fortlevnad och ekologisk funktionalitet. Resultaten från en studie av Wallace m. fl. (2009) på dingo gäller också för andra arter, såsom varg. Kontrollerande jakt på varg skadar den sociala strukturen, vilket kan leda till förändringar i ålderssammansättning, gruppstorlek, överlevnad, jaktfärdigheter, revirets storlek och stabilitet, socialt beteende samt genetisk identitet och diversitet. Komplexa beteenden som lärs upp och utvecklas inom stabila flockar, som till exempel kooperativa jakttekniker, kan gå förlorade, vilket leder till förenkling av och avvikelser från sociala traditioner (Haber 1996).

Kompromisser med strategier

Det finns exempel på hur man kompromissat med bevarande- och förvaltningsstrategier när de mött politiskt och ekonomiskt motstånd, kanske

*) resiliens är ekosystemets förmåga att stå emot påverkan eller störningar.

*) www.euronews.net/2010/01/04/wolves-culled-in-sweden/

*) blog.taragana.com/science/2010/07/08/montana-sets-2010-hunt-quota-at-186-wolves-increase-could-lead-to-decline-in-wolf-population-17966/

*) www.bbc.co.uk/news/world-us-canada-10900217

i strävan att skydda ett litet antal av någon topppredator på ett fåtal ställen (Miller m. fl. 2001). Begränsad jakt, baserad på hållbarhetsargument och med målet att öka acceptansen för bevarandet av stora rovdjur tycks vara vanligt (Treves 2009). I Sverige beslutades vintern 23009/2010 om jakt på 27 vargar i en population på uppskattningsvis 200 individer* med det förmenta målet att öka acceptansen i vissa delar av samhället. I Montana (USA) sattes årets vargjaktskvot till 186, en fördubbling av förra årets kvot (75), med målet att minska statens vargpopulation för första gången sedan arten återintroducerades i norra Klippiga bergen 1995.* Idaho satte en jaktgräns på 220 vargar för 2009. Vad man känner till dog 153 vargar i Idaho under 2008, varav 108 av dödliga kontrollåtgärder. Om motsvarande antal läggs till antalet döda 2009 utöver de 220 jagade, kan 373 vargar ha dött i Idaho 2009. Om tillväxttakten var samma som föregående år (10%), skulle det betyda 40% minskning av populationen på ett år (Bergstrom m. fl. 2009). I augusti 2010 ålade en domare USA att fortsätta skydda vargen. Beslutet medför att vargarna i Montana och Idaho åter hamnar på listan över hotade arter efter att ha tagits bort därifrån förra året.*

Jakt utan hänsyn till rovdjurens roll

Demografiska parametrar har använts för att motivera att vargar och brunbjörnar ska tas bort från US Endangered Species Act, utan att man övervägt huruvida dessa arter återhämtat sig nog för att spela en normerande ekologisk roll (Pyare och Berger 2003). Bergstrom m. fl. (2009) ansåg att ekosystemets återhämtning borde vara ett kriterium för vargstammens återhämtning, med tanke på deras nyckelroll, som går långt djupare än bara till antal. Återhämtningseffekter i ekosystemet i Yellowstone kunde ses när vargarna nådde sin ekologiskt effektiva täthet, vilket fick Soulé m. fl. (2005) att rekommendera att ekologisk effektivitet borde vara ett kriterium i planeringen för återhämtning. På platser i Europa där vargjakt tillåts genomförs den ofta utan biologisk förståelse för populationsdynamik (Boitani 2000). På Iberiska halvön, där det finns omkring 300 vargflockar, dödas hundratals vargar varje år, och endast ett fåtal av dem lagligt (Mech och Boitani 2003), vilket tyder på bristande brottsbekämpning och därför också bristande intresse för den roll som rovdjur kan spela på ekosystemnivå.

Faktum är att större delen av mortaliteten hos stora rovdjur orsakas direkt av människor, även i skyddade områden (Woodroffe och Ginsberg

1998). Ingen av de ovan nämnda fallen av vargjakt (Sverige, USA, Iberiska halvön) tar hänsyn till att alla individer inte är likvärdiga när det gäller dynamiken inom den egna arten (t.ex. Coulson m. fl. 2006), eller beaktar vargarnas ekologiska roll. Att till exempel döda vargar med ungar kan få stora konsekvenser för valparnas överlevnad och störa den sociala strukturen i flocken, som till och med kan skingras (Brainerd m. fl. 2008). Vi bör vara konstruktivt kritiska mot återhämtningsplaner och tolkningar av ökningstrender för hotade arter, eftersom beslut ofta fattas med mycket få eller felaktiga belägg (Buchholz 2007).

Viktig restaureringsstrategi

I själva verket kan stora rovdjurs återhämtning vara en viktig restaureringsstrategi för ekosystem som brutits ned av klövdjur (Beschta och Ripple 2009) och det har föreslagits, i skarp kontrast mot idéer om att upphäva skyddet av de stora rovdjuret, att man bör återställa deras populationer till förhistorisk nivå med tanke på deras viktiga ekologiska funktioner (t.ex. Donlan m. fl. 2006). Restaureringsekologi kan stärka den biologiska mångfalden och bevarandet av ekosystem (t.ex. Roberts m. fl. 2009). Många bevarandebiologer förespråkar återställandet av topppredatorpopulationer som ett sätt att återföra stabilitet till ekosystem, och hindra utrotandet av arter som till exempel är känsliga för effekterna av stora mesopredatorpopulationer (t.ex. Terborgh och Estes 2010).

Medan återintroduktionsprocesser kräver diskussioner med många intressenter och orsakar heta debatter även inom vetenskapssamhället borde den tydliga trenden av naturlig återhämtning hos stora rovdjursarter i Europa (t. ex. Enserink och Vogel 2006) gynnas av förvaltningsbeslut som tar hänsyn till deras ekologiska roll. Historien med lodjuren i Finland (Elmhagen m. fl. 2010; se ovan) kommer, som utvecklingen ser ut, att bli särskilt värdefull som en demonstration av de resultat återställandet av en predator kan ge (Johnson 2010). Vargen tycks vänta på en sådan möjlighet i olika europeiska landskap, både boreala (Skandinavien) och tempererade (sydcentrala Europa), men förvaltningsbeslut som speglar lokala påtryckningar utfaller sällan till dess fördel. Även om vi i denna rapport sett att topppredatorernas roll varierar med produktivitetsgradienter och antropogena förändringar, tyder ett flertal exempel från Nordamerika och några från Europa (varg och europeisk lo i Bialowieza;

iberisk lo i södra Spanien) på att de stora rovdjurens bidrag till ekosystemens funktionalitet skulle kunna vara stort även i Europa. Med tanke på den aktuella förlusten av biologisk mångfald på global nivå, befinner vi oss inte i en position där vi har råd att förlora möjligheten att bevara stora rovdjur i livskraftiga populationer som kan spela sina normerande, interagerande roller som topp-predatorer. Mänskliga försök att förvalta stora rovdjur ger ofta inte bättre utfall än små populationer under laglig och olaglig mortalitetsstress, vilket är väntat eftersom topp-predatorpopulationer är anpassade för att regleras endast genom bytestillgång och relationer inom arter och inom rovdjursgruppen (se ovan).

Bevarande av funktionella grupper viktigt

I ett globalt perspektiv är bevarande av funktionella rovdjursgrupper viktigt (t.ex. Dalerum m. fl. 2009), och visar också att stora rovdjur är mer än bara siffror. Trots att två mycket olika rovdjursarter kan vara funktionellt identiska, är det viktigt att känna till den specifika effekten på byten för varje predator, eftersom multipla predatorer påverkar på ett sätt som inte kan förutsägas genom att endast lägga samman effekterna av varje predatorart (Sih m. fl. 1998 med referenser; Andersen m. fl. 2007). Vikten av att bevara hela gruppen av stora rovdjur har till exempel fastställts i Afrika (t.ex. Mills 2005). De stora rovdjuren, som vid första anblicken inte har särskilt viktiga roller genom direkt predation, kan utöva subtil men avgörande påverkan på tillståndet för den biologiska mångfalden (Woodroffe och Ginsberg 2005). Interaktioner mellan rovdjur kan vara kraftfulla mekanismer i deras populationsdynamik och påverka deras beteende.

Konsekvenserna av dessa upptäckter för bevarandet av biologisk mångfald och evolution är betydande. De invecklade och dynamiska relationerna mellan djur och deras omgivning, och den tidsskala under vilken dessa äger rum, är oupplösligen sammankopplade med biodiversitetens funktionella komponent. Endast där intakta ekosystem kan bevaras finns möjlighet att inrymma alla dessa interaktioner, så att de stora rovdjurens hela roll i ekosystemets dynamik, och därmed bevarandet av biologiska mångfalden, kan uttryckas. Störningar från förvaltning, såsom kontroll av predator- eller bytespopulationer, bör vara minimala (Mills 2005). Dalerum m. fl. (2009) föreslog prioriteringar för globalt bevarande av rovdjursarter som inkluderar att man

förhindrar att arter från utarmade rovdjursgrupper i Europa och Nord- och Sydamerika från att bli hotade, samt att återskapa funktionellt intakta sympatriska grupper av stora rovdjur med ekologiskt effektiva populationsstorlekar.

Större delen av de forskningsresultat som påvisar kaskadeffekter i vilka rovdjur spelar viktiga roller som sammanfattats i denna rapport kommer från Nordamerika. Så förhåller det sig också med de studier som samlats i exempelvis Ray m. fl. (2005) samt Terborgh och Estes (2010). Icke desto mindre finns det relevanta studier som visar vikten av predation också från andra världsdelar, till exempel Sydamerika (Terborgh m. fl. 2001), Oceanien (t.ex. Wallace m. fl. 2009, 2010), Afrika (t. ex. Sinclair m. fl. 2003) och Asien (Miquelle m. fl. 2005). Från Europa finns mycket intressanta bidrag till förståelsen för samspelet mellan rovdjur som är inblandade i mesopredatorkontroll och påföljande effekter på bytesdjur (t.ex. Palomares m. fl. 1996, Helldal m. fl. 2006, Elmhagen m. fl. 2010) eller predator-bytesstudier (t.ex. Jedrzejewski m. fl. 2002). Även om många beståndsdelar och mekanismer bakom kaskadeffekter återstår att studera i Europa, är det empiriska stödet för deras omfattande förekomst i predator-klövdjur-skogssystem i tempererade och boreala zoner obestridligt, liksom också att topp-predatorer spelar en viktig roll i bevarandet av skogarnas mångfald (Jedrzejewski och Jedrzejewski 2005).

Kunskapsbehovet inte fyllt

Vi kan ännu inte förutsäga exakt var och när sådana kaskadeffekter uppstår, och inte heller vilken påverkan indirekta effekter och kaskadeffekter får på andra trofiska nivåer än bytesdjur. Faran ligger i att anta att bristen på kunskap innebär att sådana viktiga ekologiska funktioner inte existerar (Ray m. fl. 2005). Dessa författare konstaterar att stora rovdjur kan ha inverkan på biodiversiteten genom direkt påverkan på bytesdjur och genom indirekt påverkan på andra trofiska nivåer, men att de flesta frågor som skulle vara till hjälp vid tillämpning av bevarandeåtgärder återstår att besvara. De föreslår att man tydligare ska belysa när och var rovdjur spelar betydande ekologiska roller, när och var återställandet av populationer av stora rovdjur skulle leda till ett återställande av den biologiska mångfalden, vilken täthet av stora rovdjur som skulle vara nödvändig för att åstadkomma dessa effekter, och hur rovdjurens och människors jakt interagerar (Ray m. fl. 2005). Behovet av ekologisk kunskap

om olika arter och bevarandesammanhang är inte fyllt (Karanth och Chellam 2009).

Före- och efterstudier

Som tidigare nämnts ger före- och efterstudier i system där rovdjur varit utrotade men sedan återvänt (t.ex. Yellowstone, Banff; se ovan) de bästa scenarierna för att undersöka kaskadeffekter. I några europeiska ekosystem finns stora rovdjur som återhämtar sig naturligt, och som på en del ställen återvänder till områden som inte har använts på flera decennier eller ännu längre. Forskning om vilken roll dessa arter spelar i europeiska ekosystem, på boreala och tempererade breddgrader, kan utgöra en god grund för förvaltning inriktad på bevarande. I Skandinavien ger utrotningen och den aktuella återetableringen intressanta möjligheter till forskning. Det har visats att vargar kan utöva stort predationstryck på älg, särskilt kalvar (Sand m. fl. 2006, 2008). I själva verket utgör älg den huvudsakliga delen av biomassan (95,6%) i skandinaviska vargars diet (Sand m. fl. 2008). Även björnar jagar älgkalvar i stor utsträckning (Swenson m. fl. 2007). Därför vore det intressant att undersöka till exempel om den potentiella additiva effekten av björnars och vargars predation på älg kan ha en påverkan som sprider sig nedåt som kaskadeffekter, vilket vore mer sannolikt om vargen tilläts uppnå en ekologiskt effektiv täthet (sensu Soulé m. fl. 2005). Historisk och nutida utbredning och täthet av bytesdjur och rovdjur kan vara relevanta för sådana undersökningar i en mängd europeiska scenarier.

Vargen politiskt känslig

Förvaltningen av rovdjur har blivit betydligt mer raffinerad och faktamässigt underbyggd med den ökade tillgången på vetenskapliga data (Linnell m. fl. 2010). Den aktuella förvaltningen, som att sätta jaktkvoter för populationer som är långt ifrån bärkraftiga, kan dock sakta ned eller till och med hejda processen genom att hindra rovdjuren från att nå ekologiskt effektiva tätheter. Några exempel rörande vargar kan belysa detta, till exempel den stränga norska kontrollen, vars mål är att endast ha 3 fortplantningar årligen i hela landet; den spanska bristen på åtgärder mot illegal jakt och den intensiva populationskontrollen i vissa områden; eller de svenska och amerikanska besluten att jaga vargar för första gången sedan populationerna börjat återhämta sig. Vargen anses ofta vara ett "politiskt känsligt" rovdjur (Bostedt och Grahn 2008), och förvaltningen påverkas

ofta av påtryckningar från olika intressen i samhället. Det kan också vara intressant att påpeka att kompensation till boskapsägare för djur som dödas av rovdjur inte visat sig vara särskilt framgångsrikt (t.ex. Zabel och Holm-Müller 2008 med referenser). Befolkningen i olika världsdelar varken upplever eller förväntar sig en förändring i attityden till varg som en följd av sådana utbetalningar (Agarwala m. fl. 2010). Förutom behovet av korrekt tillämpade metoder för att förhindra skador, kan ersättningssystem baserade på bevarandenyttan vara ett lovande alternativ till konventionell kompensation för uppkomna skador. Sådana metoder har tillämpats i Sverige, med bevarandenyttan definierad som antalet rovdjursföryngringar i ett visst område (Zabel och Holm-Müller 2008).

Jaktens inverkan förbisedd

Med tanke på skillnaden mellan jakt och predation (se ovan), är den mänskliga jaktens inverkan på biologisk mångfald till stor del outhärdad och förbisedd. Människan dödar många djur över hela världen, och i många fall är denna jakt inte långsiktigt hållbar (Ray m. fl. 2005 med referenser). Nya studier av beteendemässigt medierade predator-bytesinteraktioner tyder på att det är mycket svårt att helt återskapa topp-predatorers påverkan på ekosystem (t.ex. Berger 2010). Predation inom rovdjursgruppen innebär inte bara direkt dödande utan också beteendemässigt undvikande. Därför kan intensiv kontroll till exempel styra mesopredator-tätheten, medan det verkar vara mycket svårare att återskapa de beteendemässigt medierade effekterna av topp-predatorer. Dessutom kan kostnaderna för fria mesopredatorer vara gigantisk jämfört med den investeringsom skulle behövas för att återställa, skydda och bevara en fullständig grupp av topp-predatorer. Detta har visats i till exempel Västafrika (Brashares m. fl. 2010).

Förlust av ekosystemtjänster

Försörjningen av varor och tjänster från naturliga ekosystem är ett starkt ekonomiskt skäl för bevarande av biologisk mångfald. Dobson med kollegor bedömde konsekvenserna av habitatförstörelse för förlusten av ekosystemtjänster genom att undersöka hur tillgången på olika ekosystemtjänster styrs av arter från olika trofiska nivåer. De fann att förlusten av arter på en högre trofisk nivå, orsakade av antropogena aktiviteter, är särskilt skadliga. En sådan situation kan uppstå där endast en eller ett fåtal arter utövar denna ekosys-

temfunktion. Nedgången kan sedan gå snabbt allteftersom tillgången på arter som fyller den rollen minskar. Intressant nog är det exempel man valt för att illustrera detta topp-predatorers reglering av växtätarpopulationer (Dobson m. fl. 2006).

Hög trofisk nivå, låg populationstäthet och lång livslängd, alla gemensamma egenskaper för stora rovdjur, är betydelsefulla faktorer för utrotningsrisken hos arter som minskar i antal. Mycket av den återstående variationen mellan arter förklaras av antropogena faktorer (Purvis m. fl. 2000). Konflikter med människor vid reservatsgränser är den huvudsakliga dödsorsaken hos stora rovdjur i skyddade områden, vilket gör att gränsområdena blir populationssänkor. Följderna av jakt är särskilt tydliga hos två av arterna i denna rapport, brunbjörn och varg, där den mänskligt orsakade mortaliteten är så hög som 89% (n= 258) respektive 83% (n= 86). De flesta individerna dödade utanför reservatsgränser, på grund av laglig och olaglig jakt, trafikolyckor och oavsiktliga snarningar (Woodroffe och Ginsberg 1998 med referenser). Det har visats att vägar ökar risken för vargar att dödas av jakt och fallor och bidrar till ohållbara mortalitetsnivåer. Överlevnaden för vandrande icke-bofasta vargar i det brukade landskap som omger reservaten kan vara avgörande för den långsiktiga livskraften hos populationer, särskilt i områden med mycket avverkning och vägar (Person och Russell 2008).

Förändrad habitat användning

Det har visats att stora rovdjur (t.ex. brunbjörnar) förändrar sin habitat användning i områden med människor jämfört med mer avlägsna ställen, till exempel undviker de områden kring vägar (Mace m. fl. 1996) och håller sig till områden med täckande vegetation (t.ex. Preatoni m. fl. 2005), vilket också visats gälla för lo (Sunde m. fl. 1998). Närvaron av människor påverkar också de stora rovdjurens predationsmönster på naturliga byten (Isbell och Young 1993). Sådana beteendeförändringar hos stora rovdjur kan leda till en omfördelning av bytesdjur i landskapet, där predationsrisken minskar genom att mänsklig infrastruktur används som en sköld. Detta föranledde Berger (2007) att hävda att ekologisk funktionalitet måste ta hänsyn till indirekta antropogena effekter på predatorer och bytesdjurs fördelning och beteende. Förvaltningen av områden för naturskydd och ekologiskt hållbar användning av naturresurser är avgörande globala

frågor (t.ex. Lindenmayer m. fl. 2008). Med tanke på den roll rovdjur kan spela för ekosystemen, sträcker sig betydelsen av sådana upptäckter längre än enbart till de enskilda rovdjurspopulationernas livskraft. Konsekvenserna av mänskliga störningar som påverkar de stora rovdjurens habitat användning och mortalitetsrisk bör på motsvarande sätt redovisas i landskapsstudier som syftar till att bevara biologisk mångfald och ekosystemfunktionalitet.

Allt fler belägg för kaskadeffekter

Det finns en växande mängd belägg för att topppredatorer framkallar kaskadeffekter på lägre trofiska nivåer i näringsvävar både ovan och under markytan. Det är viktigt att förstå de följder av mänsklig förföljelse av stora rovdjur har på samspelet mellan systemen ovan respektive under markytan, ekosystemfunktionalitet och konsekvenserna av restaureringsåtgärder som innefattar att motverka dessa förändringar (Wardle 2010). Ekosystem har utvecklats under årtusenden för att fungera inom ett visst intervall av biologiska och fysiska förhållanden, och förändringar i dessa förhållanden kommer sannolikt att orsaka förändringar. Förvaltning kan till en viss grad ersätta naturliga processer, genom påverkan på vissa arter, men naturliga samhällen består av hundratals arter, och denna komplexitet kan förvaltningen inte omfatta. Annorlunda uttryckt tar naturen bättre hand om sig själv än vad människan kan göra (Terborgh och Feeley 2010), eftersom vi generellt sett inte kan spela den roll av starkt interagerande art som är viktig för att ekosystemen ska fungera (Soulé m. fl. 2003).

Vetenskaplig granskning av jakt

Treves (2009) granskade nyligen vetenskapliga belägg för effektiviteten i jakt på stora rovdjur när det gäller att uppnå tre gemensamma politiska mål: stabila rovdjurspopulationer, förebyggande av konflikter med rovdjur (skador på egendom och konkurrens om vilt) och att skapa ett stöd hos allmänheten för rovdjursbevarande. Emellertid bör utnyttjandet anpassas till rovdjurens beteendekologi och populationsdynamik, vilket kräver årtal av bevakning på landskapsnivå. Dessutom är det svårt att nå en specifik populationsstorlek; jakt kan innebära ökad mortalitet hos avkomma som svälter ihjäl efter att deras föräldrar dött eller dödas av hanar som kommer för att etablera sig i lediga områden. Det är heller inte säkert att jakt förebygger skador på egendom, eftersom det är svårt att

döda just de individer som åstadkommer skador, samt eftersom det finns en viss risk att man stör den sociala ordningen, vilket i sin tur kan öka skadorna (Treves 2009). Till exempel upptäckte Landa m. fl. (1999) att jakt på järv resulterade i att färre lamm dödades samma år, men denna effekt kvarstod inte nästa år. Då återupptogs attackerna, vilket tyder på en snabb återetablering av nya individer. Liknande resultat har visats för andra rovdjur på alla kontinenter, inklusive varg, lo, björn, prärievarg, dingo, lejon och puma (referenser i VanDijk 2008 och Treves 2009). Risken för konflikt finns överallt där stora rovdjur möter oskyddad boskap, men kan mildras till mycket låga nivåer genom skyddsåtgärder och upprätthållandet av traditionella vallningsmetoder med hundar som vaktar boskapen, såväl i Skandinavien som på andra håll (t.ex. Swenson och Andrén 2005, Karlsson och Johansson 2010; Treves m. fl. 2009 för en genomgång avskräckande metoder).

Förvaltning för biologisk mångfald

Med tanke på de stora rovdjurens uppenbara potential för att bevara och främja biologisk mångfald, bör de förvaltas i enlighet med detta. Mer forskning behövs för att få en uppfattning om den roll enskilda arter och kompletta rovdjursgrupper spelar i en specifik kontext, till exempel i boreala och tempererade europeiska ekosystem. Med detta i åtanke säger försiktighetsprincipen att rovdjur bör bevaras på grund av den ekologiska roll de visat sig ha på många ställen, med exempel från de flesta kontinenter. Vetenskaplig litteratur om de stora rovdjurens ekologi och människans utnyttjande av naturen ifrågasätter starkt huruvida ett stort rovdjur som utsätts för jakt och förebyggande kontroll kan utöva sin ekologiska roll effektivt (Bischof m. fl. opublicerad). Hållbarhetsargument tycks inte vara tillräckliga för att motivera dödandet av stora rovdjur. Statligt stödd kontroll av och/eller jakt på stora rovdjur som motiveras med skydd av boskap och skademinskning är i grunden felaktig om inte skyddsåtgärder samtidigt vidtas, och kan till och med få icke önskade effekter (se ovan). Det enda som åstadkoms är i sådana fall att rovdjur dör (Berger 2005).

Baserat på kunskap om topp-predatorernas natur, deras ekologiska roll och de demografiska och beteendemässiga effekterna av jakt på stora rovdjur (till exempel i form av utrotning och populationsminskningar, förändrade aktivitetsmönster, sociala strukturer, predationsmönster,

reproduktionstakt och habitat användning), föreslår jag att systematisk jakt på stora rovdjur, till exempel förebyggande kontroll, ska upphöra. Icke-förebyggande kontroll tillämpad från fall till fall, till exempel när korrekt vidtagna skyddsåtgärder misslyckas att förhindra upprepade attacker på boskap, kan vara ett undantag från normen. Behovet av sådana undantag är sannolikt större i områden med mycket människor, där rovdjuren inte kan uppnå en ekologiskt relevant täthet. Det har hävdats att om man slutar jaga kan konflikterna mellan människa och rovdjur öka, när den instinktiva eller inlärda rädsla för människor som rovdjur känner när de utsätts för jakt minskar. Men finns det belägg för en sådan varning?

Förföljda djur blir nattaktiva

Det verkar som om stora rovdjur som förföljts historiskt sett (till exempel europeiska vargar och björnar) är mer nattaktiva än deras mindre förföljda (i ett långt tidsperspektiv) nordamerikanska motsvarigheter (t.ex. Woodroffe 2000). Ett beteendemässigt undvikande av människor kvarstår länge efter att förföljelsen upphört (Thurber m. fl. 1994). Medan vargar i avlägsna områden utan mänsklig aktivitet kan använda samma lya i ett helt decennium (Mech 1995), använder vargar i befolkade eurasiska områden vanligtvis inte samma lya två år i rad (t.ex. Theuerkauf m. fl. 2003) och kan till och med använda flera lyor under en och samma fortplantningsperiod (Habib och Kumar 2007). Swenson (1999) gick igenom litteratur för att bedöma huruvida jakt gör björnar mer vaksamma mot människor i Eurasien, något man sett tecken på i Nordamerika. Han fann att björnjakt med helikopter i Sibirien gjorde att björnarna blev mer nattaktiva. Det finns dock anmärkningsvärt försiktiga björnpopulationer som inte utsatts för jakt i södra Europa, till exempel Spanien och Italien, där arten blev officiellt skyddad för över 30 år sedan, medan det finns en tydlig minskning i försiktighet i jagade, men växande, populationer i Skandinavien och Slovakien (Swenson 1999 med referenser). I själva verket var de flesta björnattackerna mot människor i Skandinavien riktade mot jägare, och björnarna hade störts eller till och med beskjutits före attacken (Støen m. fl. opublicerad). Det är värt att notera att tillgång på mat från människor är en faktor som kan öka sannolikheten för att björnar interagerar med människor. I vissa områden där björnar är villebråd lockas de ofta till platser där man lägger ut mat (till exempel i Kroatien och Rumänien). Detta kan skapa mat- eller

människohabituerade björnar, vilket är skälet till att handlingsplanen för bevarandet av björnar i Europa (Swenson m. fl. 2000) förordar ett stopp för åtling. Just nu ökar antalet björnattacker på bikupor i de spanska Kantabriska bergen (Naves m. fl. opublicerad). Intressant nog har de attacker som skett närmast bebyggelse (några till och med inne i en liten by) registrerats i ett område där en privat organisation ordnat utfodringsplatser för björn på ett oansvarigt sätt och trots handlingsplanens rekommendation mot detta förfarande (Swenson m. fl. 2000).

Positivt för samexistensen

I vissa fall har det visats att jagade rovdjurs beteende att undvika människor kan vara positivt för samexistensen. Jakt kan innebära en selektion riktad mot stora rovdjur som lockas av människor, vilket visats i ett område där icke-traditionell boskapsskötsel kopplades till upprepade lejonattacker (Woodroffe och Frank 2005). Lejon som var kända boskapsdödare hade fyra gången högre mortalitet och lägre reproduktiv framgång än icke tillvanda lejon. Ett område på 180 km² med oskyddad boskap fungerade som en sänka som hade en direkt påverkan på lejon i ett område större än 2000 km² och kan ha underminerat livskraften hos den studerade populationen.

Woodroffe och Frank (2005) hävdade att hållbar samexistens mellan lejon och människor kräver boskapsskötsel som avskräcker rovdjur från attacker på boskap, men att kontroll genom jakt kan vara en viktig metod för att hindra att ett sådan beteende sprider sig i populationen.

Politisk och vetenskaplig utmaning

Faktum är att de flesta vanliga konflikter mellan människor och rovdjur i världen är kopplade till tillgången på människorelaterad föda och boskap. Idag är det uppenbart att förvaltningen av stora rovdjur till stor del handlar om att hantera människor. Att undvika att människors och rovdjurs aktiviteter överlappar är en central fråga och rovdjursförvaltning är i lika hög grad en politisk som en vetenskaplig utmaning (t.ex. Treves and Karanth 2003). Det förslag om att avstå från jakt som framlagts här bör snarare värderas i termer av ekosystemsfunktionalitet, återhämtning och bevarande av biologisk mångfald än i förhållande till uppfattningar om rädsla för "återkomsten" av topp-predatorer. Att låta stora rovdjur spela sin interagerande roll i naturen kan visa sig vara det bästa beslutet för att bidra till bevarandet och återställandet av naturliga ekosystem.

Tack

För finansiering och för möjligheten att få skriva denna rapport tackas Svenska Rovdjursföreningen och då i synnerhet Krister Persson och Roger Olsson. De båda och Jon Swenson har lämnat värdefulla kommentarer på manuskriptet. Delar av de resonemang som redovisas i rapporten baseras på min doktorsavhandling, som jag skrev inom ramen för Skandinaviska björnprojektet och björnprojektet i Kantabriska bergen i Spanien. Det senare projektet finansieras av Fundación Oso de Asturias.

REFERENSER

- Abrams, P.A., Ginzburg, L.R., 2000.** The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither? *Trends in Ecology & Evolution* 15, 337–341.
- Agarwala, M., Kumar, S., Treves, A., Naughton-Treves, L., 2010.** Paying for wolves in Solapur, India and Wisconsin, USA: Comparing compensation rules and practice to understand the goals and politics of wolf conservation. *Biological Conservation* (in press) doi:10.1016/j.biocon.2010.05.003
- Ale, S.B., Whelan, C.J., 2008.** Reappraisal of the role of big, fierce predators! *Biodiversity and Conservation* 17, 685–690.
- Andersen, R., Brøseth, H., 2006.** Yngleregistreringer av jerv i Norge i 2006. In NINA report 183, p 24. Norwegian Institute for Nature Research, Trondheim.
- Andersen, R., Linnell, J.D.C., Solberg, E.J., 2006.** The future role of large carnivores on terrestrial trophic interactions: the northern temperate view. Pages 413–448 in Danell, K., Bergström, R., Duncan, P., Pastor, J. (eds) *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. (Cited in Nilsen et al. 2009a; see below).
- Andersen, R., Karlsen, J., Austmo, L.B., Odden, J., Linnell, J.D.C., Gaillard, J.-M., 2007.** Selectivity of Eurasian lynx *Lynx lynx* and recreational hunters for age, sex and condition in roe deer *Capreolus capreolus*. *Wildlife Biology* 13, 467–474.
- Angelstam, P., Wikberg, P., Danilov, P., Faber, W., Nygren, K. 2000.** Effects of moose density on timber quality and biodiversity restoration in Sweden, Finland, and Russian Karelia. *Alces* 36, 133–145.
- Banci, V. 1994.** Wolverine. In Ruggiero LF, Aubry KB, Buskirk SW, Lyon LJ, Zielinski WJ (eds.) *American marten, fisher, lynx and wolverine in the western United States*, pp. 99–127, USDA Forest Service, General Technical Report RM-254, Fort Collins, Colorado.
- Ballard, W. B., Spraker, T. H., Taylor, K. P., 1981.** Causes of neonatal moose calf mortality in southcentral Alaska. *Journal of Wildlife Management* 45, 335–342.
- Berger, J., 1999.** Anthropogenic extinction of top carnivores and interspecific animal behaviour: implications of the rapid decoupling of a web involving wolves, bears, moose and ravens. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 266, 2261–2267.
- Berger, J., 2005.** Hunting by carnivores and humans: does functional redundancy occur and does it matter? Pages 315–341 in Ray, J.C., Redford, K.H., Steneck, R., Berger, J. (eds.) *Large carnivores and the conservation of biodiversity*. Island Press, Washington, DC.
- Berger, J., 2007.** Fear, human shields and the redistribution of prey and predators in protected areas. *Biology Letters* 3, 620–623.
- Berger, J., 2010.** Fear-mediated food webs. Pages 241–254 in *Trophic cascades. Predators, prey and the changing dynamics of nature*. Terborgh, J, Estes, J. (eds). Island Press.
- Berger, J., Stacy, P. B., Bellis, L., Johnson, M.P., 2001a.** A mammalian predator–prey imbalance: grizzly bear and wolf extinction affect avian neotropical migrants. *Ecological Applications* 11, 947–960.
- Berger, J., Swenson, J. E., Persson, I. L., 2001b.** Recolonizing Carnivores and Naive Prey: Conservation Lessons from Pleistocene Extinctions. *Science* 291, 1036–1039.
- Berger, K.M., Conner, M.M., 2008.** Recolonizing wolves and mesopredator suppression of coyotes: impacts on pronghorn population dynamics. *Ecological Applications* 18, 599–612.
- Berger, K.M., Gese, E.M., Berger, J., 2008.** Indirect effects and traditional trophic cascades: a test involving wolves, coyotes, and pronghorn. *Ecology* 89, 818–828.
- Berger, K.M., 2006.** Carnivore-Livestock Conflicts: Effects of Subsidized Predator Control and Economic Correlates on the Sheep Industry. *Conservation Biology* 20:751–761.
- Bergstrom, B., Vignieri, S., Sheffield, S., Sechrest, W., Carlson, A.A., 2009.** The Northern Rocky Mountain Gray Wolf Is Not Yet Recovered. *BioScience* 59, 991–999. doi:10.1525/bio.2009.59.11.11
- Beschta, R.L., Ripple, W.J., 2009.** Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States. *Biological Conservation* 142, 2401–2414.
- Bischof, R., Mysterud, A., Swenson, J.E., 2008.** Should hunting mortality mimic the patterns of natural mortality? *Biology Letters* 4, 307–310. doi: 10.1098/rsbl.2008.0027
- Bischof, R., Swenson, J.E., Yoccoz, N.G., Mysterud, A., Gimenez, O., 2009.** The magnitude and selectivity of natural and multiple anthropogenic mortality causes in hunted brown bears. *Journal of Animal Ecology* 78, 656–665.
- Boertje, R.D., Gasaway, W.C., Grangaard, D.V., Kelleyhouse, D.G., 1988.** Predation on moose and caribou by radiocollared grizzly bears in east-central Alaska. *Canadian Journal of Zoology* 66, 2492–2499.
- Boertje, R.D., Keech, M.A., Paragi, T., 2010.** Science and Values Influencing Predator Control for Alaska Moose Management. *Journal of Wildlife Management* 74, 917–928; 2010; DOI: 10.2193/2009-261.
- Boitani, L., 2000.** Action plan for the conservation of the wolves in Europe. Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats (Bern Convention) Nature and environment, No 113. Council of Europe Press, Strasbourg.
- Borrvall, C., Ebenman, B., 2006.** Early onset of secondary extinctions in ecological communities following the loss of top predators. *Ecology Letters* 9, 435–442.
- Bostedt, G., Grahn, P., 2008.** Estimating cost functions for the four large carnivores in Sweden. *Ecological Economics* 68, 517–524, doi:10.1016/j.ecolecon.2008.05.008
- Boutin, S., 2005.** Top carnivores and biodiversity conservation in the boreal forest. Pages 362–380 in Ray, J.C., Redford, K.H., Steneck, R., Berger, J. (eds.) *Large carnivores and the conservation of biodiversity*. Island Press, Washington, DC.
- Brainerd, S. et al. (19 authors), 2008.** The effect of breeder loss on wolves. *Journal of Wildlife Management* 72, 89–98 doi: 10.2193/2006-305
- Brashares, J., Prugh, L., Stoner, C., Epps, C., 2010.** Ecological and conservation implications of mesopredators release. Pages 221–240 in *Trophic cascades. Predators, prey and the changing dynamics of nature*. Terborgh, J, Estes, J. (eds). Island Press.
- Breitenmoser, U., Breitenmoser-Würsten, C., Okarma, H., Kaphegyi, T., Kaphygyi, U., Müller, U.M., 2000.** Action Plan for the conservation of the Eurasian Lynx (*Lynx lynx*) in Europe. Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats (Bern Convention) Nature and environment, No. 112.
- Brodie, J.F., Post, E., 2010.** Nonlinear responses of wolverine populations to declining winter snowpack. *Population Ecology* 52:279–287 doi 10.1007/s10144-009-0189-6.
- Brown, J.S., Laundre, J.W., Gurung, M., 1999.** The ecology of fear: Optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy* 80, 385–399.
- Buchholz, R., 2007.** Behavioural biology: an effective and relevant conservation tool. *Trends in Ecology & Evolution* 22, 401–407.
- Carbone, C., Gittleman, J., 2002.** A Common Rule for the Scaling of Carnivore Density. *Science* 295: 2273–2276.
- Carlson, S.M., Hilborn, R., Hendry, A.P., Quinn, T.P., 2007.** Predation by Bears Drives Senescence in Natural Populations of Salmon. *PLoS ONE* 2: e1286.
- Carlson, S.M., Rich, H.B., Quinn, T.P., 2009.** Does variation in selection imposed by bears drive divergence among populations in the size and shape of sockeye salmon? *Evolution* 63, 1244–1261.

- Chapron, G., Andr  n, H., Liberg, O., 2008. Conserving top predators in ecosystems. *Science* 320, 47.
- Chesson, P., Kuang, J.J., 2008. The interaction between predation and competition. *Nature* 456, 235–238. doi:10.1038/nature07248.
- Coltman, D.W., O'Donoghue, P., Jorgenson, J.T., Hogg, J.T., Strobeck, C., Festa-Bianchet, M., 2003. Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature* 426, 655–658.
- Coulson, T., Benton, T.G., Lundberg, P., Dall, S.R.X., Kendall, B.E., Gaillard, J.M., 2006. Estimating individual contributions to population growth: evolutionary fitness in ecological time. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273, 547–555.
- Creel, S., Christianson, D., 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 194–201.
- Creel, S., Winnie, J.A., Christianson, D., Liley, S., 2008. Time and space in general models of antipredator response: tests with wolves and elk. *Animal Behaviour* 76, 1139–1146.
- Creel, S., J. Winnie, B. Maxwell, K. L. Hamlin, and M. Creel. 2005. Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology* 86:3387–3397.
- Croll, D.A., Maron, J.L., Estes, J.A., Danner, E.M. and Byrd, G.V. 2005. Introduced predators transform subarctic islands from grassland to tundra. *Science* 307, 1959–1961.
- Crooks, K.R., Soul  , M.E., 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400, 563–566.
- Dahle, B., Sorensen, O.J., Wedul, E.H., Swenson, J.E., Sandegren, F., 1998. The diet of brown bears *Ursus arctos* in central Scandinavia: effect of access to free-ranging domestic sheep *Ovis aries*. *Wildlife Biology* 4, 147–158.
- Dalerum, F., 2005. Sociality in a solitary carnivore, the wolverine. Doctoral thesis. University of Stockholm. Zoologiska Institutionen. ISBN 9 1-7155-088-7 Stockholm 2005.
- Dalerum, F., Shults, B., Kunkel, K., 2008a. Estimating Sustainable Harvest in Wolverine Populations Using Logistic Regression. 72, 1125–1132.
- Dalerum, F., Somers, M., Kunkel, K., Cameron, E., 2008b. The potential for large carnivores to act as biodiversity surrogates in southern Africa. *Biodiversity Conservation* 17, 2939–2949. doi 10.1007/s10531-008-9406-4.
- Dalerum, F., Cameron, E. Z., Kunkel, K., Somers, M.J., 2009. Diversity and depletions in continental carnivore guilds: implications for prioritizing global carnivore conservation. *Biology Letters* 5, 35–38.
- Danell, A., Andr  n, H., Segerstrom, P., Franzen, R., 2006. Space use by Eurasian lynx in relation to reindeer migration *Canadian Journal of Zoology* 84, 546–555.
- Darimont, C.T., Carlson, S.M., Kinnison, M.T., Paquet, P.C., Reimchen, T.E., Wilmers, C., 2009. Human predators outpace other agents of trait change in the wild. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA* 106, 952–954.
- DeVault, T.L., Rhodes Jr, O.E., Shivik, J.A., 2003. Scavenging by vertebrates: behavioural, ecological, and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. *Oikos* 102, 225–234. doi:10.1034/j.1600-0706.2003.12378.x
- Delibes, M., Rodr  guez, A., Ferreras, P., 2000. Action plan for the conservation of the Iberian lynx (*Lynx pardinus*) in Europe. Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats (Bern Convention) Nature and environment, No. 111. Council of Europe Press, Strasbourg.
- Diefenbach, D., Hansen, L., Warren, R., Conroy, M., Nelms, M., 2009. Restoration of bobcats to Cumberland Island, Georgia, USA: lessons learned and evidence for the role of bobcats as keystone predators. Pages 422–435 in Iberian lynx Ex situ conservation: an interdisciplinary approach. Vargas, A., Breitenmoser, C., Breitenmoser, U. (eds).
- Dobson, A. et al. (14 authors), 2006. Habitat loss, trophic collapse, and the decline of ecosystem services. *Ecology* 87, 1915–1924.
- Donlan, C.J., Berger, J., Bock, C.E., Bock, J.H., Burney, D.A., Estes, J.A., Foreman, D., Martin, P.S., Roemer, G.W., Smith, F.A., Soul  , M.E., Greene, H.W., 2006. Pleistocene rewilding: An optimistic agenda for twenty-first century conservation. *American Naturalist* 168, 660–681.
- Elmhagen, B., Rushton, S.P., 2007. Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems: top-down or bottom-up? *Ecology Letters* 10, 197–206.
- Elmhagen, B., Ludwig, G., Rushton, S.P., Helle, P., Linden, H., 2010. Top predators, mesopredators and their prey: interference ecosystems along bioclimatic productivity gradients. *Journal of Animal Ecology* 79, 785–794.
- Elton, C.S., 1927. *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, London
- Enserink, M., Vogel, G., 2006. The carnivore comeback. *Science* 314, 746–749.
- Estes, J.A., Tinker, M.T., Williams, T.M., Doak, D.F., 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science* 282, 473–476.
- Estes, J., Crooks, K., Holt, R., 2001. Predation and diversity. Pages 857–878 in *Encyclopedia of Biodiversity*. Levin, S. (ed). Academic Press, San Diego CA.
- Filonov, C., 1980. Predator-prey problems in nature reserves of the European part of the RSFSR. *Journal of Wildlife Management* 44, 389–396.
- Frafjord, K., 2004. Threats of the reds: can arctic foxes in Norway survive the red fox? *Fauna (Oslo)* 56, 150–159.
- Frank, L.G., Woodroffe, R., 2001. Behaviour of carnivores in controlled and exploited populations. In *Carnivore Conservation*. Gittleman, J.L., Wayne, R.K., Macdonald, D.W., Funk, S.M. (eds). Cambridge University Press.
- Frid, A., Dill, L., 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology* 6, 16.
- Fryxell, J.M., Greever, J., Sinclair, A.R.E., 1988. Why are migratory ungulates so abundant? *American Naturalist* 131, 781–798.
- Genovart, M., Negre, N., Tavecchia, G., Bistuer, A., Parnal, L., 2010. The young, the weak and the sick: evidence of natural selection by predation. *PLoS ONE* 5, e9774. doi:10.1371/journal.pone.0009774.
- Gross, L., 2008. No place for predators? *PLoS Biol* 6(2): e40. doi:10.1371/journal.pbio.0060040
- Haber, G.C., 1996. Biological, conservation, and ethical implications of exploiting and controlling wolves. *Conservation Biology* 10, 1068–1081.
- Habib, B., Kumar, S., 2007. Den shifting by wolves in semi-wild landscapes in the Deccan plateau, Maharashtra, India. *Journal of Zoology* 272, 259–265.
- Hairston, N.G., Smith, F.E., Slobodkin, L.B., 1960. Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 94, 421–425.
- Hebblewhite, M., 2005. Predation by wolves interacts with the North Pacific Oscillation (NPO) on a western North American elk population. *Journal of Animal Ecology* 74, 226–233.
- Hebblewhite, M., White, C., Nietvelt, C., McKenzie, J., Hurd, T.E., Fryxell, J.M., Bayley, S.E., Paquet, P.C., 2005. Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology* 86, 2135–2144.
- Hedmark, E., Ellegren, H., 2006. DNA-based monitoring of two newly founded Scandinavian wolverine populations. *Conservation Genetics* 8:843–852 DOI 10.1007/s10592-006-9231-9
- Helldin, J.O., Liberg, O., Gloersen, G., 2006. Lynx (*Lynx lynx*) killing red foxes (*Vulpes vulpes*) in boreal Sweden – frequency and population effects. *Journal of Zoology* 270, 657–663.
- Helldin, J.O., Danielsson, A.V., 2007. Changes in red fox *Vulpes vulpes* diet due to colonisation by lynx *Lynx lynx*. *Wildlife Biology* 13, 475–480.
- Henden, J.A., Bardsen, B.J., Yoccoz, N., Ims, R., 2008. Impacts of differential prey dynamics on the potential recovery of endangered arctic fox populations. *Journal of Applied Ecology* 45, 1086–1093.
- Herfindal, I., Linnell, J.D.C., Odden, J., Nilsen, E.B., Andersen, R., 2005. Prey density, environmental productivity, and home range size in the Eurasian lynx (*Lynx lynx*). *Journal of Zoology* 265, 63–71.
- Hersteinsson, P., Macdonald, D.W., 1992. Interspecific competition and the geographical distribution of red and arctic foxes *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*. *Oikos* 64, 505–515.
- Isbell, L.A., Young, T.P., 1993. Human presence reduces predation in a free-ranging vervet monkey population in Kenya. *Animal Behaviour* 45, 1233–1235.
- Hollenbeck, J.P., Ripple, W.J., 2007. Aspen snag dynamics, cavity-nesting birds, and trophic cascades in Yellowstone's northern range. *Forest Ecology and Management* 255, 1095–1103.

- Hörnberg, S., 2001. Changes in population density of moose (*Alces alces*) and damage to forest in Sweden. *Forest Ecology and Management* 149, 141–151.
- Hunter, M.D., Price, P.W., 1992. Playing chutes and ladders—heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73, 724–732.
- Jedrzejewski, W., Schmidt, K., Milkowski, L., Jedrzejewska, B., Okarma, H., 1993. Foraging by lynx and its role in ungulate mortality: the local (Białowieża Forest) and the Palaearctic viewpoint. *Acta Theriologica* 38, 385–403.
- Jedrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jedrzejewska, B., Selva, N., Zub, K., Szymura L., 2002. Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Ecology* 83, 1341–1356.
- Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W., 2005. Large Carnivores and Ungulates in European Temperate Forest Ecosystems: Bottom-Up and Top-Down Control. Pages 230–246 in Ray, J.C., Redford, K.H., Steneck, R., Berger, J. (eds.) *Large carnivores and the conservation of biodiversity*. Island Press, Washington, DC.
- Johnson, C.N., 2010. Red in tooth and claw: how top predators shape terrestrial ecosystems. *Journal of Animal Ecology* 79, 723–725. doi: 10.1111/j.1365-2656.2010.01706.x
- Juniper, B., 2007. The Mysterious Origin of the Sweet Apple. *American Scientist* 95, 44–51.
- Karanth, K.U., Chellam, R., 2009. Carnivore conservation at the crossroads. *Oryx* 43, 1–2.
- Karlsson, J., Brøseth, H., Sand, H., Andrén, H., 2007. Predicting occurrence of wolf territories in Scandinavia. *Journal of Zoology* 272, 276–283 doi:10.1111/j.1469-7998.2006.00267.x
- Karlsson, J., Johansson, O., 2010. Predictability of repeated carnivore attacks on livestock favours reactive use of mitigation measures. *Journal of Applied Ecology* 47, 166–171 doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01747.x
- Killengreen, S.T., Ims, R.A., Yocooz, N.G., Brathen, K.a., Henden, J.-A., Schott, T., 2007. Structural characteristics of a low arctic tundra ecosystem and the retreat of the arctic fox. *Biological Conservation* 135, 459–472.
- Kindberg, J., Swenson, J.E., 2006. Populationsberäkning av björnstammen i Sverige 2005. Rapport 2006–2 från Det Skandinaviska Björnprojektet till Naturvårdsverket, Noppikoski, Sweden. In Swedish.
- Kindberg, J., Swenson, J.E., Ericsson, G., 2009. Björnstammens storlek i Sverige 2008 – länsvisa uppskattningar och trender. Rapport 2009-2 Skandinaviska björnprojektet. In Swedish.
- Kitchen, A.M., Gese, E.M., Schauster, E.R., 2000. Changes in coyote activity patterns due to reduced exposure to human persecution. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 78, 853–857.
- Krebs, C.J., Boutin, S., Boonstra, R., Sinclair, A.R.E., Smith, J.N.M., Dale, M.R.T., Martin, K., Turkington R., 1995. Impact of food and predation on the snowshoe hare cycle. *Science* 269, 1112–1115.
- Krebs, C.J., Boonstra, R., Boutin, S., Sinclair, A.R.E., 2001. What drives the 10-year cycle of snowshoe hares? *BioScience* 51, 25–35.
- Krebs, C.J. et al (20 authors), 2003. Terrestrial trophic dynamics in the Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology* 81, 827–843 doi: 10.1139/Z03-061.
- Landa, A., Swenson, J., Tommeras, B., 1995. The wolverine *Gulo gulo* - status, ecology and future research. *Fauna* (Oslo) 48, 162–171.
- Landa, A., Strand, O., Swenson, J.E., Skogland, T., 1997. Wolverines and their prey in southern Norway. *Canadian Journal of Zoology* 75, 1292–1299.
- Landa, A., Lindén, M., Kojala, I., 2000. Action plan for the conservation of wolverines (*Gulo gulo*) in Europe. Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats (Bern Convention) Nature and environment, No. 115. Council of Europe Press, Strasbourg.
- Laundré, J.W., Hernández, L., Altendorf, K.B., 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, USA. *Canadian Journal of Zoology* 79, 1401–1409.
- Laundré, J.W., Hernández, L., Ripple, W.J., 2010. The landscape of fear: ecological implications of being afraid. *The Open Ecology Journal* 3, 1–7.
- Leopold, A., Sows, L.K., Spencer, D.L., 1947. A survey of over-populated deer ranges in the United States. *Journal of Wildlife Management* 11, 162–183.
- Liberg, O., 2010. Intensive monitoring in Scandinavia. Pages 20–21 in Wolves, people, and territories. Workshop. Museo regionali di Scienze Naturali. Regione Piemonte, Torino, Italy. Available at: http://www.regione.piemonte.it/agri/osserv_faun/convegni/dwd/lupi_prog_en.pdf
- Lindenmayer, D. et al. (37 authors), 2008. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecology Letters* 11, 78–91 doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01114.x
- Lindström, E.R., Andrén, H., Angelstam, P., Cederlund, G., Hörnfeldt, B., Jäderberg, L., Lemnell, P.-A., Martinsson, B., Sköld, K., Swenson, J.E., 1994. Disease reveals the predator: sarcoptic mange, red fox predation, and prey populations. *Ecology* 75 1042–1049.
- Linnell, J.D.C., Aanes, R., Andersen, R., 1995. Who killed Bambi? The role of predation in the neonatal mortality of temperate ungulates. *Wildlife Biology* 1, 209–223.
- Linnell, J.D.C., Strand, O., 2000. Interference interactions, coexistence and conservation of mammalian carnivores. *Diversity and Distributions* 6, 169–176.
- Linnell, J.D.C., Promberger, C., Boitani, L., Swenson, J.E., Breitenmoser, U., Andersen, R., 2005. The linkage between conservation strategies for large carnivores and biodiversity: the view from the "half-full" forests of Europe. Pages 381–399 in Ray, J.C., Redford, K.H., Steneck, R., Berger J., 2005. *Large carnivores and the conservation of biodiversity*. Washington, DC: Island Press.
- Linnell, J.D.C., Odden, J., Andrén, H., Liberg, O., Andersen, R., Moa, P.F., Kvam, T., Segerström, P., Schmidt, K., Jedrzejewski, W., Okarma, H., 2007. Distance rules for minimum counts of Eurasian lynx *Lynx lynx* family groups under different ecological conditions. *Wildlife Biology* 13, 447–455.
- Linnell, J.D.C., Brøseth, H., Odden, J., Nilsen, E., 2010. Sustainably harvesting a large carnivore? Development of Eurasian lynx populations in Norway during 160 years of shifting policy. *Environmental Management* 45, 1142–1154 doi 10.1007/s00267-010-9455-9.
- Lima, S.L., 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions - What are the ecological effects of anti-predator decision-making? *BioScience* 48, 25–34.
- Litvaitis, J.A., Villafuerte, R., 1996. Intraguild predation, mesopredator release, and prey stability. *Conservation Biology* 10, 676–677.
- Mace, R. D., 1996. Relationships among grizzly bears, roads and habitat in the Swan mountains, Montana. *Journal of Applied Ecology* 33, 1395–1404. doi:10.2307/2404779
- Manning, A.D., Gordon, I.J., Ripple, W.J. 2009. Restoring landscapes of fear with wolves in the Scottish Highlands. *Biological Conservation* 142, 2314–2321.
- Mao, J.S., Boyce, M.S., Smith, D.W., Singer, F.J., Vales, D.J., Vore, J.M., Merrill, E.H., 2005. Habitat selection by elk before and after wolf reintroduction in Yellowstone national park. *The Journal of Wildlife Management* 69, 1691–1707.
- Mattson, D.J., 1997. Use of ungulates by Yellowstone grizzly bears *Ursus arctos*. *Biological Conservation* 81, 161–171.
- May, R. et al. (10 authors), 2008. Habitat differentiation within the large-carnivore community of Norway's multiple-use landscapes. *Journal of Applied Ecology* 45:1382–1391 doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01527.x
- McLaren, B. E., Peterson, R.O., 1994. Wolves, moose, and tree-rings on Isle Royale. *Science* 266, 1555–1558.
- McShea, W.J., Underwood, H.B., Rappole, J.H., 1997. The science of overabundance. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Mech, D., 1995. A ten year history of the demography and productivity of an arctic wolf pack. *Artic* 48, 329–332.
- Mech, D., Boitani, L., 2003. Wolves: behavior, ecology and conservation. The University of Chicago Press.
- Melis, C. et al. (21 authors), 2009. Predation has a greater impact in less productive environments: variation in roe deer, *Capreolus capreolus*, population density across Europe. *Global Ecology and Biogeography* 18, 724–734.
- Mills, M.G.L., 2005. Large carnivores and biodiversity in African savanna ecosystems. Pages 208–229 in Ray, J.C., Redford, K.H., Steneck, R.,

- Berger J., 2005. Large carnivores and the conservation of biodiversity. Washington, DC: Island Press.
- Miller, B. et al. (10 authors), 2001. The importance of large carnivores to healthy ecosystems. *Endangered Species Update* 18: 5. Available at <http://easternwolf.org/linkedfiles/TheImportanceofLargeCarnivores.pdf>
- Milner, J.M., Nilsen, E.B., Andreassen, H.P., 2007. Demographic side effects of selective hunting in ungulates and carnivores. *Conservation Biology* 21, 36–47.
- Miquelle, D., Stephens, P. D. A. Smirnov, E. N. Goodrich, J.M. Zaumyslova, O. J., Myslenkov, A.E., 2005. Tigers and wolves in the Russian Far East: competitive exclusion, functional redundancy, and conservation implications. Pages 179–207 in Ray, J.C., Redford, K.H., Steneck, R., Berger J., 2005. Large carnivores and the conservation of biodiversity. Washington, DC: Island Press.
- Moa, P.F., Herfindal, I., Linnell, J.D.C., Overskaug, K., Kvam, T., Andersen, R., 2006. Does the spatiotemporal distribution of livestock influence forage patch selection in Eurasian lynx? *Wildlife Biology* 12, 63–70.
- Molinari-Jobin, A., Molinari, P., Breitenmoser-Würsten, C., Breitenmoser, U., 2002. Significance of lynx *Lynx lynx* predation for roe deer *Capreolus capreolus* and chamois *Rupicapra rupicapra* mortality in the Swiss Jura Mountains. *Wildlife Biology* 8, 109–115.
- Molinari-Jobin, A., Zimmermann, F., Ryser, A., Molinari, P., Haller, H., Breitenmoser-Würsten, C., Simon, C., Eyholzer, R., Breitenmoser, U., 2007. Variation in diet, prey selectivity and home-range size of Eurasian lynx *Lynx lynx* in Switzerland. *Wildlife Biology* 13, 393–405.
- Moreau, G., Eveleigh, E., Lucarotti, C., Quiring, D., 2006. Ecosystem alteration modifies the relative strengths of bottom-up and top-down forces in a herbivore population. *Journal of Animal Ecology* 75, 853–861.
- Müller, C.B., Brodeur, J., 2002. Intraguild predation in biological control and conservation biology. *Biological Control* 25, 216–223.
- Mysterud, A., Bischof, R., 2010. Can compensatory culling offset undesirable evolutionary consequences of trophy hunting? *Journal of Animal Ecology* 79, 148–160 doi: 10.1111/j.1365-2656.2009.01621
- Nilsen, E.B., Gaillard, J.-M., Delorme, D., Van Laere, G., Linnell, J.D.C., 2009a. A slow life in hell or a fast life in heaven: demographic analyses of contrasting roe deer populations. *Journal of Animal Ecology* 78, 585–594.
- Nilsen, E.B., Linnell, J.D.C., Odden, J., Andersen, R., 2009b. Climate, season, and social status modulate the functional response of an efficient stalking predator: the Eurasian lynx. *Journal of Animal Ecology* 78, 741–751.
- Novaro, A., Walker, S., 2005. Human-Induced Changes in the Effect of Top Carnivores on Biodiversity in the Patagonian Steppe. Pages 268–288 in Ray, J.C., Redford, K.H., Steneck, R., Berger J., 2005. Large carnivores and the conservation of biodiversity. Washington, DC: Island Press.
- Obbard, M., Howe, E., 2008. Demography of black bears in hunted and unhunted areas of the boreal forest of Ontario. *Journal of Wildlife Management* 72, 869–880.
- Odden, J., Linnell, J.D.C., Andersen, R., 2006. Diet of Eurasian lynx, *Lynx lynx*, in the boreal forest of southeastern Norway: the relative importance of livestock and hares at low roe deer density. *European Journal of Wildlife Research* 52, 237–244 doi 10.1007/s10344-006-0052-4
- Odden, J., Herfindal, I., Linnell, J.D.C., Andersen, R., 2008. Vulnerability of domestic sheep to lynx depredation in relation to roe deer density. *Journal of Wildlife Management* 72, 276–282 doi 10.2193/2005-537.
- Ordiz, A., Støen, O.-G., Swenson, J.E., Kojola, I., Bischof, R., 2008. Distance-dependent effect of the nearest neighbour: spatiotemporal patterns in brown bear reproduction. *Ecology* 89, 3317–3335.
- Ordiz, A. 2010. Reproductive patterns and human-influenced behavior in brown bears. Implications for the conservation of large carnivores. Doctoral thesis. Norwegian University of Life Sciences and University of León (Spain). ISSN 1503-1667. ISBN 978-82-575-0913-2.
- Okarma, H., Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W., Krasinski, Z., Milkowski, L., 1995. The roles of predation, snow cover, acorn crop, and man-related factors on ungulate mortality in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Acta Theriologica* 40, 197–217.
- Okarma, H., Jedrzejewski, W., Schmidt, K., Kowalczyk, R., Jedrzejewska, B., 1997. Predation of Eurasian lynx on roe deer and red deer in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Acta Theriologica* 42, 203–224.
- Oksanen, L., Oksanen, T., Dahlgren, J., Hambäck, P., Ekerholm, P., Lindgren, A., Olofsson, J., 2010. Islands as tests of the green world hypothesis. Pages 163–178 in Trophic cascades. Predators, prey and the changing dynamics of nature. Terborgh, J., Estes, J. (eds). Island Press.
- Oksanen, L., Oksanen, T., 2000. The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. *American Naturalist* 155, 703–723.
- Olsson, O., Wirtberg, J. Andersson, M., Wirtberg, I., 1997. Wolf (*Canis lupus*) predation on moose (*Alces alces*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) in southcentral Scandinavia. *Wildlife Biology* 3:13–25.
- Packer, C., Kosmala, M., Cooley, H.S., Brink, H., Pintea, L., Garshelis, D., Purchase, G., Strauss, M., Swanson, A., Balme, G., Hunter, L., Nowell, K., 2009. Sport hunting, predator control and conservation of large carnivores. *PLoS ONE* 4, e5941.
- Paine, R.T., 1980. Food webs, linkage interaction strength, and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology* 49, 667–685.
- Palomares, F., Caro, T.M., 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *American Naturalist* 153, 492–508.
- Palomares, F., Gaona, P., Ferreras, P., Delibes, M., 1995. Positive effects on game species of top predators by controlling smaller predator populations – an example with lynx, mongooses, and rabbits. *Conservation Biology* 9, 295–305.
- Palomares, F., Ferreras, P., Fedriani, J.M., Delibes, M., 1996. Spatial relationships between Iberian lynx and other carnivores in an area of south-western Spain. *Journal of Applied Ecology* 33, 5–13.
- Peckarsky, B.L., Abrams, P.A., Bolnick, D.I., Dill, L.M., Grabowski, J.H., Luttbeg, B., Orrock, J.L., Peacor, S.D., Preisser, E.L., Schmitz, O.J., Trussell, G.C., 2008. Revisiting the classics: Considering nonconsumptive effects in textbook examples of predator-prey interactions. *Ecology* 89, 2416–2425.
- Pedersen, V., Linnell, J.D.C., Andersen, R., Andrén, H., Segerström, P., Lindén, M., 1999. Winter lynx *Lynx lynx* predation on semi-domestic reindeer *Rangifer tarandus* in northern Sweden. *Wildlife Biology* 5, 203–212.
- Persson, I.-L., Wikan, S., Swenson, J.E., Mysterud, I., 2001. The diet of brown bear *Ursus arctos* in the Pasvik Valley, northeastern Norway. *Wildlife Biology* 7, 27–37.
- Person, D.K., Russell, A.L., 2008. Correlates of mortality in an exploited wolf population. *Journal of Wildlife Management* 72, 1540–1549 doi: 10.2193/2007-520.
- Persson, J., 2003. Population ecology of Scandinavian wolverines. Doctoral thesis. Swedish University of Agricultural Sciences. Umeå ISSN 1401-6230 ISBN 91-576-6346-7 SLU Grafiska Enheten, Umeå Sweden, 2002.
- Powell, R. 2007. Wolverine conservation and management. *Journal of Wildlife Management* 71, 2145–2229.
- Preatoni, D., Mustoni, A., Martinoli, E., Carlini, B., Chiarenzi, S., Chiozzini, S., Van Dongen, L.A., Wauters, A., Tosi, G., 2005. Conservation of brown bear in the Alps: space use and settlement behavior of reintroduced bears. *Acta Oecologica* 28, 189–197.
- Preisser, E.L., Bolnick, D.I., 2008. The Many Faces of Fear: Comparing the Pathways and Impacts of Nonconsumptive Predator Effects on Prey Populations. *PLoS ONE* 3, e2465.
- Prugh, L., Stoner, C., Epps, C., Beam, W., Ripple, W., Laliberte, A., Brashares, J., 2009. The rise of the mesopredator. *BioScience* 59, 779–791.
- Purvis, A., Gittleman, J.L., Cowlishaw, G., Mace, G., 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 267, 1947–1952.
- Pyare, S., Berger, J., 2003. Beyond demography and delisting: ecological recovery for Yellowstone's grizzly bears and wolves. *Biological Conservation* 113, 63–73.
- Quinn, T.P., Hendry, A.E., Buck, G.B., 2001. Balancing natural and sexual selection in sockeye salmon: interactions between body size, reproductive opportunity and vulnerability to predation by bears. *Evol Ecol Res* 3, 917–937.

- Ray, J.C., Redford, K.H., Steneck, R., Berger J., 2005. Large carnivores and the conservation of biodiversity. Washington, DC: Island Press.
- Reynolds, H.V., Garner, G.W., 1987. Patterns of grizzly bear predation on caribou in northern Alaska. International Conference on Bear Research and Management (Ursus) 7, 59–67.
- Ripple, W.J., Larsen, E.J., 2000. Historic aspen recruitment, elk, and wolves in northern Yellowstone National Park, USA. Biological Conservation 95, 361–370.
- Ripple, W.J., Larsen, E.J., Renkin, R.A., Smith, D.W., 2001. Trophic cascades among wolves, elk and aspen on Yellowstone National Park's northern range. Biological Conservation 102, 227–234.
- Ripple, W.J., Beschta, R.L., 2003. Wolf reintroduction, predation risk, and cottonwood recovery in Yellowstone National Park. Forest Ecology and Management 184, 299–313.
- Ripple, W.J., Beschta, R.L., 2004a. Wolves and the ecology of fear: can predation risk structure ecosystems? BioScience 54, 755–766.
- Ripple, W.J., Beschta, R.L., 2005. Linking wolves and plants: Aldo Leopold on trophic cascades. Bioscience 55, 613–621.
- Ripple, W.J., Beschta, R.L., 2007. Restoring Yellowstone's aspen with wolves. Biological Conservation, 138, 514–519.
- Ripple, W.J., Rooney, T., Beschta, R., 2010. Large predators, deer and trophic cascades in boreal and temperate ecosystems. Pages 141–162 in Trophic cascades. Predators, prey and the changing dynamics of nature. Terborgh, J., Estes, J. (eds). Island Press.
- Ritchie, E., Johnson, C.N., 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. Ecology Letters 12: 982–998. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01347.x
- Roberts, L., Stone, R., Sugden, A., 2009. The rise of restoration ecology. Science 325:555.
- Rudzinski, D.R., Graves, H.B., Sargeant, A.B., Storm, G.L., 1982. Behavioral interactions of penned red and arctic foxes. Journal of Wildlife Management 46, 877–884.
- Saether, B., Engen, S., Persson, J., Broseth, H., Landa, A., Willebrand, T., 2005. Management strategies for the wolverine in Scandinavia. Journal of Wildlife Management 69, 1001–1014.
- Sand, H., Wikenros, C., Wabakken, P., Liberg, O., 2006. Crosscontinental differences in patterns of predation: will naïve moose in Scandinavian ever learn? Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 273:1–7.
- Sand, H., Wabakken P., Zimmermann, B., Johansson, Ø., Pedersen, H.C., Liberg, O., 2008. Summer kill rates and predation pattern in a wolf-moose system: can we rely on winter estimates? Oecologia 156, 53–64 doi: 10.1007/s00442-008-0969-2.
- Selås, V., Vik, J.O., 2007. The arctic fox *Alopex lagopus* in Fennoscandia: a victim of human-induced changes in interspecific competition and predation? Biodiversity and Conservation 16, 3575–3583 doi: 10.1007/s10531-006-9118-6.
- Sergio, F., Caro, T., Brown, D., Clucas, B., Hunter, J., Ketchum, J., McHugh, K., Hiraldo, F., 2008. Top predators as conservation tools: ecological rationale, assumptions, and efficacy. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics 39, 1–19.
- Schaub, M., Lebreton, J-D., 2004. Testing the additive versus the compensatory hypothesis of mortality from ring recovery data using a random effects model. Animal Biodiversity and Conservation 27, 73–85.
- Schmitz, O.J., Hamback, P.A., Beckerman, A.P., 2000. Trophic cascades in terrestrial systems: A review of the effects of carnivore removals on plants. American Naturalist 155:141–153.
- Schmitz, O.J., Krivan, V., Ovadia, O., 2004. Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. Ecology Letters 7, 153–163.
- Schoener, T., Spiller D., 2010. Trophic cascades on islands. Pages 179–202 in Trophic cascades. Predators, prey and the changing dynamics of nature. Terborgh, J., Estes, J. (eds). Island Press.
- Selva, N., Fortuna, M., 2007. The nested structure of a scavenger community. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 274, 1101–1108 doi: 10.1098/rspb.2006.0232
- Servheen, C., Herrero, H., Peyton, B., IUCN/SSC Bear and Polar Bear Specialists Groups, 1999. Bears: Status survey and conservation action plan. IUCN.
- Sih, A., Englund, G., Wooster, D., 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. Trends in Ecology & Evolution 13, 350–355.
- Smith, D.W., Peterson, R.O., Houston, D.B., 2003. Yellowstone after wolves. Bioscience, 53, 330–340.
- Sinclair, A. R. E., Arcese, P., 1995. Population consequences of predation-sensitive foraging: the Serengeti wildebeest. Ecology 76, 882–891.
- Sinclair, A.R.E., Krebs, C.J., 2002. Complex numerical responses to top-down and bottom-up processes in vertebrate populations Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 357, 1221–1231. doi 10.1098/rstb.2002.1123
- Sinclair, A.R.E., Mduma, S.A.R., Brashares, J.S., 2003. Patterns of predation in a diverse predator-prey system. Nature 425, 288–290. doi:10.1038/nature01934.
- Soulé, M.E., Bolger, D.T., Alberts, A.C., Sauvajot, R., Wright, J., Soricé, M., 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. Conservation Biology 2, 75–92.
- Soulé, M.E., Estes, J.A., Berger, J., Martínez Del Río, C., 2003. Ecological effectiveness: conservation goals for interactive species. Conservation Biology 17, 1238–1250.
- Soulé, M.E., Estes, J., Miller, B., Honnold, D.L., 2005. Strongly interacting species: conservation policy, management and ethics. BioScience 55, 168–176.
- Stahl, P., Vandel, J.M., Ruelle, S., Coat, L., Coat, Y., Balestra, L., 2002. Factors affecting lynx predation on sheep in the French Jura. Journal of Applied Ecology 39, 204–216.
- Steneck, R. 2005. An ecological context for the role of large carnivores in conserving biodiversity. Pages 9–33 in Ray, J.C., Redford, K.H., Steneck, R., Berger, J. (eds.) Large carnivores and the conservation of biodiversity. Island Press, Washington, DC.
- Stenseth, N.C. et al. (10 authors), 1998. From patterns to processes: Phase and density dependencies in the Canadian lynx cycle. Proceedings of the National Academy Of Sciences USA 95, 15430–15435.
- Stenseth, N.C., Dunlop, E.S., 2009. Unnatural selection. Nature 457, 803–804.
- Sunde, P., Stener, S.Ø., Kvam, T., 1998. Tolerance to humans of resting lynxes *Lynx lynx* in a hunted population. Wildlife Biology 4, 177–183.
- Swenson, J.E., 1999. Does hunting affect the behavior of brown bears in Eurasia? Ursus 11, 157–162.
- Swenson, J.E., Wabakken, P., Sandegren, F., Bjärvall, A., Franzén, R., Söderberg, A., 1995. The near extinction and recovery of brown bears in Scandinavia in relation to the bear management policies of Norway and Sweden. Wildlife Biology 1, 11–25.
- Swenson, J.E., Sandegren, F., Soderberg, A., Bjarvall, A., Franzen, R., Wabakken, P., 1997. Infanticide caused by hunting of male bears. Nature 386, 450–451.
- Swenson, J.E., Gerstl, N., Dahle, B., Zedrosser, A., 2000. Action plan for the conservation of the brown bear (*Ursus arctos*) in Europe. Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats (Bern Convention), Nature and Environment, No 114. Council of Europe Press, Strasbourg.
- Swenson, J.E., Andrén, H., 2005. A tale of two countries: large carnivore depredation and compensation schemes in Sweden and Norway. Pages 323–339 in R. Woodroffe, S. Thirgood, and A. Rabinowitz, editors. People and wildlife: conflict or coexistence? Cambridge University Press, London.
- Swenson, J.E., Dahle, B., Busk, H., Opseth, O., Johansen, T., Söderberg, A., Wallin, K., Cederlund, G., 2007. Predation on moose calves by European brown bears. Journal of Wildlife Management 71, 1993–1997. doi: 10.2193/2006-308.
- Tannerfeldt, M., Elmhagen, B., Angerbjorn, A., 2002. Exclusion by interference competition? The relationship between red and arctic foxes. Oecologia 132, 213–220.
- Terborgh, J., López, L., Tello, J. Yu, D., Bruni, A.R., 1997. Transitory states in relaxing land bridge islands. Pp. 256–274 in W.F. Laurance and R.O. Bierregaard Jr., eds. Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press, Chicago IL.
- Terborgh, J., Estes, J. Paquet, P. Ralls, K. Boyd, D. Miller, B., Noss,

- R., 1999.** Role of top carnivores in regulating terrestrial ecosystems. Pages 39-64 in *Continental conservation: Scientific foundations of regional reserve networks*. Soulé, M., Terborgh, J. (eds). Island Press, Covelo CA.
- Terborgh, J., Holt, R., Estes, J., 2010.** Trophic cascades: what they are, how they work, and why they matter. Pages 1-18 in *Trophic cascades. Predators, prey and the changing dynamics of nature*. Terborgh, J., Estes, J. (eds). Island Press.
- Terborgh, J., Feeley, K., 2010.** Propagation of trophic cascades via multiple pathways in tropical forests Pages 125-140 in *Trophic cascades. Predators, prey and the changing dynamics of nature*. Terborgh, J., Estes, J. (eds). Island Press.
- Tønnessen, M., 2010.** Wolf land. *Biosemiotics*. doi 10.1007/s12304-010-9077-x
- Theuerkauf, J., Jedrzejewski, W., Schmidt, K., Gula, R., 2003a.** Spatiotemporal segregation of wolves from humans in the Białowieża Forest (Poland). *Journal of Wildlife Management* 67, 706–716.
- Thurber, J., Peterson, R., Drummer, T., Thomas S., 1994.** Gray wolf response to refuge boundaries and roads in Alaska. *Wildlife Society Bulletin* 22, 61-68.
- Treves, A., 2009.** Hunting for large carnivore conservation. *Journal of Applied Ecology* 46:1350–1356.
- Treves, A., Karanth, K.U., 2003.** Human-carnivore conflict and perspectives on carnivore management worldwide. *Conservation Biology* 17, 1491-1499.
- Treves, A., Wallace, R., White, S., 2009.** Participatory planning of interventions to mitigate human–wildlife conflicts. *Conservation Biology* 23, 1577-1587.
- Tveraa, T., Fauchald, P., Yoccoz, N.G., Ims, R.A., Aanes, R., Høgda, K.A. 2007.** What regulate and limit reindeer populations in Norway? *Oikos* 116, 706-715 doi: 10.1111/j.2007.0030-1299.15257.x
- Van Dijk, J., 2008.** Wolverine foraging strategies in a multiple-use landscape. Doctoral thesis. Department of Biology, Faculty of Natural Sciences and Technology. Norwegian University of Science and Technology, Trondheim. ISBN 978-82-471-6762-5
- Van Dijk, J., Gustavsen, L., Myrseth, A., May, R., Flagstad, Ø, Brøseth, H., Andersen, R., Andersen, R., Steen, R., Landa, A., 2008.** Diet shift of a facultative scavenger, the wolverine, following recolonization of wolves. *Journal of Animal Ecology* 77, 1183–1190 doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01445.x
- Vance-Chalcraft, H.D., Rosenheim, J.A., Vonesh, J.R., Osenberg, C.W., Sih, A., 2007.** The influence of intraguild predation on prey suppression and prey release: a meta-analysis. *Ecology* 88, 2689–2696.
- von Arx, M., Breitenmoser-Würsten, C., Zimmermann, F., Breitenmoser, U., 2004.** Status and conservation of the Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in Europe in 2001. KORA Bericht No. 19
- Vucetich, J.A., Peterson, R.O., Schaefer, C.L., 2002.** The effect of prey and predator densities on wolf predation. *Ecology* 83, 3003-3013.
- Vucetich, J.A., Peterson, R.O., 2004.** The influence of top-down, bottom-up and abiotic factors on the moose (*Alces alces*) population of Isle Royale. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 271, 183-189.
- Vucetich, J.A., Smith, D.W., Stahler, D.R., 2005.** Influence of harvest, climate and wolf predation on Yellowstone elk, 1961-2004. *Oikos* 111, 259-270.
- Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O., Björvall, A., 2001.** The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978–1998. *Canadian Journal of Zoology* 79, 710–725 doi:10.1139/cjz-79-4-710
- Wabakken, P., et al. 2009.** The wolf in Scandinavia: Status report of the 2008–2009 winter. Elverum. Hedmark University College.
- Wallach, A.D., O'Neill, A.J., 2009.** Threatened species indicate hot-spots of top-down regulation. *Animal Biodiversity and Conservation* 32, 127–133.
- Wallach, A.D., Ritchie, E.G., Read, J., O'Neill, A.J., 2009.** More than mere numbers: the impact of lethal control on the social stability of a top-order predator. *PLoS ONE* 4, e6861. doi:10.1371/journal.pone.0006861
- Wallach, A.D., Johnson, C.N., Ritchie, E.G., O'Neill, A.J., 2010.** Predator control promotes invasive dominated ecological states. *Ecology Letters* in press. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01492.x
- Wardle, D., 2010.** Trophic cascades, aboveground and belowground linkages, and ecosystem functioning. Pages 203-218 in *Trophic cascades. Predators, prey and the changing dynamics of nature*. Terborgh, J., Estes, J. (eds). Island Press.
- Wikenros, C., Liberg, O., Sand, H., Andrén, H., 2010.** Competition between recolonizing wolves and resident lynx in Sweden. *Canadian Journal of Zoology* 88, 271-279 doi:10.1139/Z09-143.
- Wilmers, C.C., Crabtree, R.L., Smith, D.W., Murphy, K.M., Getz, W.M., 2003.** Trophic facilitation by introduced top predators: grey wolf subsidies to scavengers in Yellowstone National Park. *Journal of Animal Ecology* 72, 909-916.
- Wilmers, C.C., Getz, W.M., 2005.** Gray wolves as climate change buffers in Yellowstone. *Plos Biology* 3, 571-576.
- Wilmers, C.C., Post, E., 2006.** Predicting the influence of wolf-provided carrion on scavenger community dynamics under climate change scenarios. *Global Change Biology* 12, 403–409.
- Woodroffe, R., 2000.** Predators and people: using human densities to interpret declines of large carnivores. *Animal Conservation* 3, 165-173.
- Woodroffe, R., Ginsberg, J.R., 1998.** Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science* 280, 2126-2128.
- Woodroffe, R., Ginsberg, J., 2005.** King of the beasts? Evidence for guild redundancy among large mammalian carnivores. Pages 154-176 in Ray, J.C., Redford, K.H., Steneck, R., Berger, J. (eds.) *Large carnivores and the conservation of biodiversity*. Island Press, Washington, DC.
- Woodroffe, R., Frank, L., 2005.** Lethal control of African lions (*Panthera leo*): local and regional population impacts. *Animal Conservation* 8, 91–98.
- Zabel, A., Holm-Müller, K., 2008.** Conservation Performance Payments for Carnivore Conservation in Sweden. *Conservation Biology* 22, 247–251. doi: 10.1111/j.1523-1739.2008.00898.x
- Zager, P., Beecham, J., 2006.** The role of American black bears and brown bears as predators on ungulates in North America. *Ursus* 17, 95-108.



**SVENSKA
ROVDJURSFÖRENINGEN**

Masthamnen 11630 Stockholm 08 4414117

www.rovdjur.se info@rovdjur.se