

De stora rovdjurens effekter på annat vilt och tamren

HENRIK ANDRÉN, PETTER KJELLANDER, OLOF LIBERG,
JENS PERSSON, HÅKAN SAND OCH CAMILLA WIKENROS

RAPPORT 6792 • DECEMBER 2018



De stora rovdjurens effekter på annat vilt och tamren

Henrik Andrén, Petter Kjellander, Olof Liberg, Jens Persson,
Håkan Sand och Camilla Wikenros

Grimsö forskningsstation, Institutionen för ekologi, SLU.

Beställningar

Ordertel: 08-505 933 40

E-post: natur@cm.se

Postadress: Arkitektkopia AB, Box 110 93, 161 11 Bromma

Internet: www.naturvardsverket.se/publikationer

Naturvårdsverket

Tel: 010-698 10 00, fax: 010-698 16 00

E-post: registrator@naturvardsverket.se

Postadress: Naturvårdsverket, SE-106 48 Stockholm

Internet: www.naturvardsverket.se

ISBN 978-91-620-6792-2

ISSN 0282-7298

© Naturvårdsverket 2018

Tryck: Arkitektkopia AB, Bromma 2018

Omslagsfoto: Lodjur (Lynx lynx). Foto: Henrik Andrén (SLU).

Publiceras med fotografens medgivande.



Förord

De stora rovdjurens effekter på annat vilt och tamren är ett ämnesområde där många frågor, uppfattningar och stort intresse finns, bland annat inom viltförvaltningen, naturvården och de areella näringarna. Viltforskarna Henrik Andrén, Petter Kjellander, Olof Liberg, Jens Persson, Håkan Sand och Camilla Wikenros på Grimsö forskningsstation (SLU) har därför på Naturvårdsverkets uppdrag gjort en kunskapssammanställning på svenska om dessa effekter. Vad vet man och vad är klarlagt om effekterna genom forskningen? Var saknas kunskap från forskningen för att kunna dra säkrare slutsatser? Var behöver kunskapen förbättras? Vilka teorier finns rörande möjliga effekter och mönster i spelen mellan de stora rovdjuret och deras bytesdjur, och hur verkar det som observerats och undersökts i fält överensstämmer med dem? Hur kan kunskaperna och teorierna tillämpas praktiskt? Vilka slutsatser om de stora rovdjurens effekter på annat vilt och tamren kan dras?

Den här kunskapsöversikten har granskats och kommenterats av Terje Bø (Miljødirektoratet Norge), Maria Falkevik (Länsstyrelsen Värmland), Alexander Winiger (Länsstyrelsen Norrbotten), Carl-Johan Lindström och Mikael Wallén (Naturvårdsverket), Daniel Ligné (Jägareförbundet), Göran Ericsson och Birgitta Åhman (SLU), Rickard Doj, Stefan Forsmark och Lars-Ove Sjaun (Sametinget), och Vesa Ruusila (Skogs- och Jordbruksministeriet, Finland). Caroline Lundmark (Länsstyrelsen Örebro) har gjort språkgranskning, Typoform AB har renritat figurerna och de svenska sammanfattningarna har översatts till nordsamiska av Miliana Baer (Vájal Gielain AB). Där det behövts medgivande att Naturvårdsverket med referens får använda illustrationer ur publikationer, har dessa enligt överskömmelse inhämtats av rapportförfattarna. Redaktör och koordinator för kunskapssammanställningens framtagande och granskning har varit Per Sjögren-Gulve (Naturvårdsverket).

Även en kortfaktaversion av denna rapport på svenska respektive nordsamiska planeras publiceras av Naturvårdsverket 2019.

Naturvårdsverket framför sitt varma tack till alla som deltagit i arbetet.

Stockholm i oktober 2018

Maria Hörnell Willebrand,
Chef Viltanalysenheten

Innehåll

FÖRORD	3
INLEDNING	9
TEORETISK BAKGRUND	11
Sammanfattning	11
Čoahkkáigeassu	11
Bytesdjurens dynamik	12
Numerisk respons hos rovdjuret	14
Funktionell respons hos rovdjuret	15
Rovdjurets totala respons på täthet av bytesdjur	17
Modeller av sambandet mellan rovdjur och bytesdjur	17
Additiv och kompensatorisk dödlighet	22
Rovdjurens effekt på bytesdjurens beteende	23
Flera rovdjursarter och bytesarter	23
Predation mellan rovdjursarter, så kallad intra-guild predation	25
Ekosystem, trofinivåer och näringsvävar	25
Rovdjur i ekosystem påverkade av människan	29
Rovdjurens ekosystemtjänster	30
ARTFAKTA	32
Varg (<i>Canis lupus</i>)	32
Brunbjörn (<i>Ursus arctos</i>)	33
Lodjur (<i>Lynx lynx</i>)	34
Järv (<i>Gulo gulo</i>)	35
Rödräv (<i>Vulpes vulpes</i>)	36
Kungsörn (<i>Aquila chrysaetos</i>)	37
Älg (<i>Alces alces</i>)	38
Kronhjort (<i>Cervus elaphus</i>)	39
Dovhjort (<i>Dama dama</i>)	41
Rådjur (<i>Capreolus capreolus</i>)	42
Vildsvin (<i>Sus scrofa</i>)	44
Ren (<i>Rangifer tarandus</i>)	45
EFFEKTER AV VARG OCH BJÖRN PÅ ANNAT VILT	47
Sammanfattning	47
Čoahkkáigeassu	47
Björnens och vargens inverkan på olika ekosystem i Nordamerika	48
Vargens och björnens påverkan på älg i Alaska och Kanada	48
Vargens påverkan på hjort Nordamerika	49
Vargens påverkan på wapiti i Yellowstone	49
Varg och älg på Isle Royale	53
Effekter av rovdjurens närvaro på bytesdjurens beteende	55

Trofiska kaskadeffekter på vegetationen	57
Effekter på andra arter än bytesdjur	59
Konkurrens mellan rovdjur av olika storlek	59
Predationsmönster och direkta effekter på bytespopulationer	62
Varg – Norra och centrala Europa	62
Vilka älgar dödas?	65
Kondition hos vargdödade älgar	66
Predationstakt på älg	67
Predationstakten på älg i relation till flockstorlek och älgtäthet	68
Predationsrisk hos älg och rådjur	69
Jämförelse av vargens predationsmönster mellan Skandinavien och Nordamerika	69
Predation på andra bytesarter än älg	70
Vilken inverkan har predationen av varg på älgpopulationen?	71
Överlevnad hos älg	72
Beräkningar av vargens uttag av älg på nationell nivå och länsnivå i Sverige	72
Beräkningar av vargens uttag på lokal nivå med hjälp av en populationsmodell	73
Erfarenhetsgrundade beräkningar av vargens predationstryck på älg i enskilda vargrevir	76
Hur påverkas jaktuttaget på älg i vargområden i verkligheten?	78
Björn	80
Björn – Norra Skandinavien	80
Björn – Centrala Skandinavien	82
Beräkningar av björnens och vargens inverkan på älgpopulationen	83
Beteendeeffekter – rovdjurens blotta närvaro påverkar bytesdjurens beteende	83
Skilnader mellan Skandinavien och Nordamerika	87
Skandinavien – Björn	88
Interaktioner med andra arter, exempel från Skandinavien och Europa	89
Effekter av varg och lodjur på räv i det skandinaviska ekosystemet	94
Rovdjurens betydelse för olika ekosystem	95
Inverkan på bytespopulationer	95
Sammanfattande kommentarer – varg och björn	99
Inverkan på bytespopulationernas numerär	99
Rovdjurens effekter på bytesdjurens beteende	99
Rovdjurens inverkan på andra arter	99
Inverkan på olika näringsnivåer i ekosystemet	100
Vargens och björnens bytesval i södra Sverige	100
EFFEKTER AV LODJUR PÅ ANNAT VILT	101
Sammanfattning	101
Čoahkkáigeassu	101
Lodjur	102
Lodjurets bytesval	103
Det alpina rådjur-gems-systemet	104
Det lövskogsdominerade rådjur-kronhjort-systemet	106
Det boreala rådjursystemet	110

Det boreala småviltsystemet	114
Predationstakt och funktionell respons	115
Effekter av lodjurens predation på bytespopulationerna	119
Effekter av riskundvikande hos bytesdjuren	126
Konkurrens, predation mellan rovdjursarter och effekter på olika nivåer i näringskedjan	127
Slutsatser	129
DE STORA ROVDJURENS EFFEKTER PÅ TAMREN	132
Sammanfattning	132
Čoahkkáigeassu	132
Renskötsel	133
Renens biologi	135
Rovdjurens predation på ren	136
Lodjurspredation på ren	137
Järvpredation på ren	141
Björnpredation på ren	144
Vargpredation på ren	145
Kungsörnen som predator på ren	145
Rödräv och fjällräv som predatorer på ren	146
Korpen som predator på ren	146
Interaktioner mellan rovdjur	146
Järv – lodjur	147
Kungsörn och andra rovdjur	148
Björn och andra rovdjur	148
Dödlighet och dödsorsaker hos renkalvar	148
Finns det skillnader i dödlighet relaterade till kön och färg hos renkalvar?	150
Föda, kalvvikt och dödlighet	150
Andra dödsorsaker hos renkalvar	151
Slutsatser kring dödlighet och dödsorsaker hos kalvar	151
Dödlighet hos vuxna renar	152
Renens populationsdynamik och effekter av predation	153
SYNTES	156
Effekter av rovdjur generellt	156
Betydelsen av flera rovdjursarter	156
Betydelsen av alternativa bytesdjur	156
Betydelsen av områdets produktivitet	157
Betydelsen av rovdjurens och bytesdjurens populationsekologi	157
Betydelsen av rovdjurens selektivitet	157
Effekter på bytesdjurens beteende	158
Interaktioner mellan olika rovdjur	158
Rovdjuren i ett ekosystemperspektiv	159
Rovdjurens betydelse i områden som påverkats av människan	159
Inverkan av rovdjur och människor	160

SLUTSATSER	162
Demografiska effekter på älg	162
Demografiska effekter på rådjur	163
Demografiska effekter på tamren	164
Demografiska effekter på övrigt klövvilt (kronhjort, dovhjort, vildsvin)	165
Demografiska effekter på småvilt	165
Effekter av beteende hos bytesdjuren för att undvika risker	166
Effekter av konkurrens och predation mellan rovdjursarter, och av de kadaver de lämnar i terrängen.	166
Loahppajurdagat	168
KUNSKAPSLUCKOR	174
Effekter av förändrade rovdjurspopulationer	174
Interaktioner mellan de stora rovdjuren	175
Vargens predation på alternativa bytesarter till älg, och predation på älg vid låga tätheter av älg	176
Lodjuret predation på alternativa bytesarter till rådjur, och betydelsen av småvilt vid låga tätheter av rådjur och ren	176
De stora rovdjurens predation på tamren	176
Rovdjurens effekter på beteende hos olika bytesdjur	177
Andra typer av påverkan på ekosystemet	177
Människans betydelse för rovdjurens påverkan på ekosystemet	178
Vägen framåt	178
KÄLLFÖRTECKNING	179
BILAGA 1 Data på predationstakt från olika studier av lodjur i Europa.	202
BILAGA 2 Data på dödlighet hos renkalv från studier i Sverige, Norge och Finland, samt fördelningen på olika dödsorsaker.	203

Inledning

Den här kunskapsöversikten om de stora rovdjurens effekter på annat vilt och tamren bygger främst på publicerade vetenskapliga uppsatser, med fokus på studier från norra halvklotet och då främst från barrskogsregionen. Förutom varg (*Canis lupus*), björn (*Ursus arctos*), lodjur (*Lynx lynx*) och järv (*Gulo gulo*) har vi också tagit med vissa effekter av räv (*Vulpes vulpes*) och kungsörn (*Aquila chrysaetos*). Bland bytesdjuren har vi främst fokuserat på älg (*Alces alces*) och rådjur (*Capreolus capreolus*) samt tamren (*Rangifer tarandus*), men även tagit upp effekter på kronhjort (*Cervus elaphus*), dovhjort (*Dama dama*), vildsvin (*Sus scrofa*) och borealt småvilt. Syftet har varit att ge en översikt över vad som är vetenskapligt belagt, vad som är belagt men inte lika övertygande visat, vad som är oklart och vad som är förväntat utifrån teori.

Målgruppen för rapporten är aktörer inom skandinavisk viltförvaltning, berörda politiker, jägare och en naturintresserad allmänhet. Stora rovdjur berör många och vi hoppas att den här rapporten både ska skapa intresse och kunna ge svar på många frågor om hur de stora rovdjuren påverkar annat vilt och tamren.

Rapporten inleds med en teoretisk bakgrund, som är tänkt att bl.a. beskriva termer och fackuttryck som återkommer i de andra kapitlen. Detta innebär att vissa avsnitt kan kännas som upprepningar, men rapporten är skriven så att man även kan läsa varje kapitel för sig.

Vi vill tacka Per Sjögren-Gulve som varit vår kontaktperson på Naturvårdsverket och följande personer som lämnat synpunkter på rapporten; Terje Bø, Rickard Doj, Göran Ericsson, Maria Falkevik, Stefan Forsmark, Daniel Ligné, Carl-Johan Lindström, Caroline Lundmark, Vesa Ruusila, Lars-Ove Sjajn, Alexander Winiger och Birgitta Åhman. Naturvårdsverket har finansierat denna rapport.

Grimsö 2018-06-25

Henrik Andrén, Petter Kjellander, Olof Liberg, Jens Persson, Håkan Sand och Camilla Wikenros

Sverige Lantbruksuniversitet
Institutionen för ekologi
Grimsö forskningsstation
730 91 Riddarhyttan

Teoretisk bakgrund

Sammanfattning

Den teoretiska bakgrunden ger en beskrivning av termer och fackuttryck, samt beskrivningar av hur olika faktorer påverkar relationerna mellan rovdjur och bytesdjur. Termen predator är synonymt med rovdjur, medan termen predation står för den process som består av dödande och konsumtion av bytesdjur, och omfattningen av den dödlighet hos bytesdjuren som rovdjuret orsakar. Rovdjurens påverkan på bytespopulationer varierar mellan områden och över tid, samtidigt som rovdjuren själva påverkas av bytespopulationerna. Rovdjur-bytesdjurssystemen är alltså inte bara dynamiska utan också interaktiva, d.v.s. de påverkar varandra. Rovdjurens påverkan på bytespopulationen beror i princip på fem faktorer: (1) bytespopulationens storlek, (2) bytespopulationens produktivitet/tillväxttakt, (3) rovdjurspopulationens storlek, (4) rovdjurspopulationens produktivitet/tillväxttakt samt (5) antalet bytesdjur tagna per rovdjur och tidsenhet (den s.k. funktionella responsen). Predation är ofta en kombination av additiv och kompensatorisk dödlighet. Med additiv dödlighet menar man att predationen läggs ovanpå (adderas till) annan dödlighet, med kompensatorisk dödlighet menar man att predationen ersätter annan typ av dödlighet. Ju större andel av predationen som är additiv desto större blir effekterna på bytesdjuren. Rovdjuren kan påverka sina bytesdjur inte bara genom direkt predation utan även genom att bytesdjuren ändrar sitt beteende i närvaron av rovdjuren. Rovdjuren är en del av ekosystemet, som förenklat består av producenter (växter), primärkonsumenter (växtätare) och sekundärkonsumenter (predatorer). Dessa delar kan också beskrivas som olika trofnivåer i ekosystemet. En mer komplex beskrivning av ett ekosystem är att arter är ordnade i ett nätverk av interaktioner både mellan och inom trofiska nivåer, s.k. näringsvävar. I komplexa näringsvävar ökar antalet interaktioner mellan arter både inom trofnivåer och mellan trofnivåer, vilket försvagar specifika interaktioner mellan enskilda arter. I Sverige saknas stora områden som är helt opåverkade av mänskliga aktiviteter, vilket gör människan till den viktigaste aktören för storskalig påverkan på ekosystem över hela landet. Människan påverkar ekosystemet på många sätt, t.ex. genom markanvändning, jakt, andra ingrepp och förvaltningsåtgärder, och kan helt förändra dynamiken mellan rovdjur och bytesdjur.

Čoahkkáigeassu

Teorehtalaš duogáš čilge tearpmaid ja fágadajahusat, ja maid čilgehusat got sierra oasis váikkuhit gaskavuoda predáhtoriid ja bivddáhasaid gaskal. Tearbma predáhtor lea synonyma boraspiriin/meahcielliin, muhto tearbma predašuvdna oaivvilda proseassa mas lea goddin ja borran bivddáhasas, ja man stuorra jápmin bivddáhasas meahciealli dagaha. Meahciealiba váikkuhus bivddáhaspopulašuvnnas rievda báikkiid ja áiggiid mielde, seammás go meahciealibát iežat váikkuhuvvojit bivddáhaspopulašuvnnas. Meahciealli-bivddáhasvuogádat ii leat dušše dynámalaš muhto maid interaktiiva, namalassii váikkuhit guhte guoimmi. Meahcielliid váikkuhus bivddáhaspopulašuvdnii lea vuodus vihtta oasis: (1) bivddáhaspopulašuvnna sturrodat, (2) bivddáhaspopulašuvnna produktivitehta/šaddadanleaktu, (3) meahcieallipopulašuvnna sturrodat, (4) meahcieallipopulašuvnna produktivitehta/šaddadanleaktu ja vel (5) galle bivddáhasat leat váldon juohke meahcieallis ja áigeovttadagas (n.g. “doaimmalaš responsa”). Predašuvdna lea dávjá additiiva ja kompensatuvrralaš jápmin ovttahtton. Additiiva jápmimiin oaivvilda ahte predašuvdna bidjo lassin eará jápmimii. Kompensatuvrralaš jápmimiin oaivvilda ahte predašuvdna buhtada eará jápmima. Dađi stuorit oassi predašuvnnas mii lea additiiva dađi stuorit váikkuhus bivddáhasaide. Meahciealibát sáhttet váikkuhit iežas bivddáhasaid ii dušše njuolga predašuvnna bokte muhto maid go bivddáhasat rivdet láhttema go meahciealibát leat lahkosis. Meahciealibát leat oassi ekovuogádagas, mii álkit čilgehuvvon lea buvttadeaddjit (šattut), ovddemušborrit (šaddoborrit) ja nuppáldasborrit (meahciealibát). Dát oasis sáhtte maid čilgehuvvot dego sierra trofidásiid ekovuogádagas. Eanet kompleksa čilgehus ekovuogádagas lea ahte šlájat leat ordenjuvvon fierpmádagaide interakšuvnnaiguin sihke gaskal ja siskkil trofalaš dásiid, n.g. ealáhusgodđosat (näringsvävar). Kompleksa ealáhusgodđosiin interakšuvnnat šlájaid gaskal lassána sihke trofidásiid siskkobealde ja trofidásiid gaskkal, mii geahnohuhtá erenoamáš interakšuvnnaid sierra šlájaid gaskkal. Ruotas váilot stuorra guovllut mat eai leat ollenge váikkuhuvvon olbmo doaimmain, mii dagaha olbmo dan deháleamos doaimmaheaddjin stuorra guovlluid váikkuhussii ekovuogádagas miehtá riikka. Olmmoš váikkuha ekovuogádaga mánggaid ládje, omd. eanangeavaheami, bivddu, ja iežat daguid bokte ja hálldahusdoaimmat, ja sáhtta ollát rievdadit dynamihka meahciealiba ja bivddáhasaid gaskal.

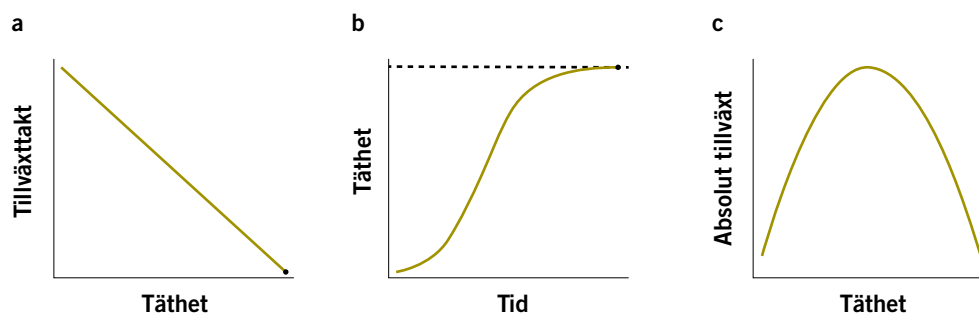
Innan vi går in på detaljerna i den här rapporten om de stora rovdjurens effekter på annat vilt, ger vi här en teoretisk bakgrund där vi definierar begrepp och termer, samt klargör vissa samband som är centrala för huvudtexten. När man försöker förstå vilken inverkan rovdjur har på annat vilt måste man inte bara beakta att påverkan varierar med omständigheterna, utan också att den kan vara ömsesidig. Rovdjuren påverkar sina bytespopulationer, men de är vanligen också beroende av dem. Rovdjur-bytesdjursystem är således inte bara dynamiska (föränderliga) utan också interaktiva, d.v.s. de samspelar med varandra. I stora delar av världen kan man inte heller förstå dynamiken mellan rovdjur och bytesdjur utan att beakta människans påverkan på systemet. Människan påverkar både bytesdjur och rovdjur genom förvaltningsåtgärder, främst i form av jakt. Markanvändning (t.ex. skogsbruk, jordbruk, exploatering av vatten- och vindkraft) har också stor betydelse genom att det kan förändra ekosystemens sammansättning och mängden föda (vegetation) för växtätarna.

Vi kommer i fortsättningen att använda termen predator synonymt med rovdjur, medan termen predation står för både den process som består av dödande och konsumtion av bytesdjur, och omfattningen av den dödlighet hos bytesdjuren som predatorn orsakar. En rovdjurspopulations påverkan på en bytespopulation beror i princip på fem faktorer: (1) bytespopulationens storlek, (2) bytespopulationens produktivitet/tillväxttakt, (3) rovdjurspopulationens storlek, (4) rovdjurspopulationens produktivitet/tillväxttakt samt (5) antalet bytesdjur tagna per rovdjur och tidsenhet (predationstakt). Människan kan ha mycket stor påverkan på de fyra första faktorerna och mindre påverkan på predationstakten. Predationstakten på vilda bytesdjur kan dock påverkas av tillgången på tamdjur (Nilsen m.fl. 2009a).

Bytesdjurens dynamik

För att förstå effekterna av rovdjur på bytespopulationer behöver man känna till bytesdjurens populationsdynamik utan rovdjur. Utan rovdjur kommer bytesdjurens populationsdynamik främst bestämmas av tillgången på föda (Gaillard m.fl. 1998). Antal individer i en population och hur populationen förändras över tid styrs av mängden resurser, t.ex. föda och boplatser. Finns det gott om resurser och få individer räcker resurserna till för alla och man har låg dödlighet och hög reproduktion i populationen. Efter hand som populationen ökar i antal individer, ökar konkurrensen om resurserna och dödligheten ökar medan reproduktionen minskar. Detta kallas för täthetsberoende processer, vilket leder till att tillväxttakten i populationen minskar då tätheten ökar (Figur 1A). Den absoluta tillväxttakten (ökning i antal individer) är som högst vid mellanstora tätheter (Figur 1C). Vid låga tätheter är den absoluta tillväxten låg, eftersom få individer bidrar med reproduktion. Även vid höga tätheter är den absoluta tillväxten låg, eftersom konkurrensen

om resurser är hög, vilket leder till minskad reproduktion och ökad dödlighet. När populationen har nått en täthet då den inte fortsätter att öka har man nått den s.k. biologiska bärförmågan för populationen (Figur 1B, Sinclair m.fl. 2006). Relationen mellan tillväxttakten och täthet kan ha olika former. Vid en linjär minskning är effekten av täthet på tillväxttakten densamma vid alla tätheter (Figur 1A) men relationen mellan tillväxttakt och täthet kan även vara icke-linjär. Tillväxttakten förändras då inte speciellt mycket vid låga tätheter, medan effekten av täthet på tillväxttakten blir kraftig vid höga tätheter (sent täthetsberoende, Fowler 1981).



Figur 1. Täthetsberoende tillväxttakt och förändring i populationstäthet.

A – Procentuell tillväxttakt i relation till täthet.

B – Förändring i täthet över tid vid täthetsberoende tillväxt. Tätheten når efter en tid upp till den biologiska bärförmågan (streckad linje).

C – Absolut tillväxttakt (antal individer) i relation till täthet, d.v.s. produktionen i antal individer vid olika tätheter.

Den svarta punkten i alla tre delfigurerna beskriver läget då tätheten inte ökar längre d.v.s. det sker ingen tillväxt längre och man har nått den biologiska bärförmågan.

Faktorer som förändras med tätheten så att tillväxttakten minskar kallas för reglerande faktorer (Sinclair 1989), t.ex. födotillgång eller boplatser som leder till ökad dödlighet eller minskad reproduktion. Faktorer som påverkar tillväxttakten men som inte förändras med tätheten kallas för begränsande faktorer (Sinclair m.fl. 2006), t.ex. hårda vintrar som slår lika hårt oavsett populationstäthet.

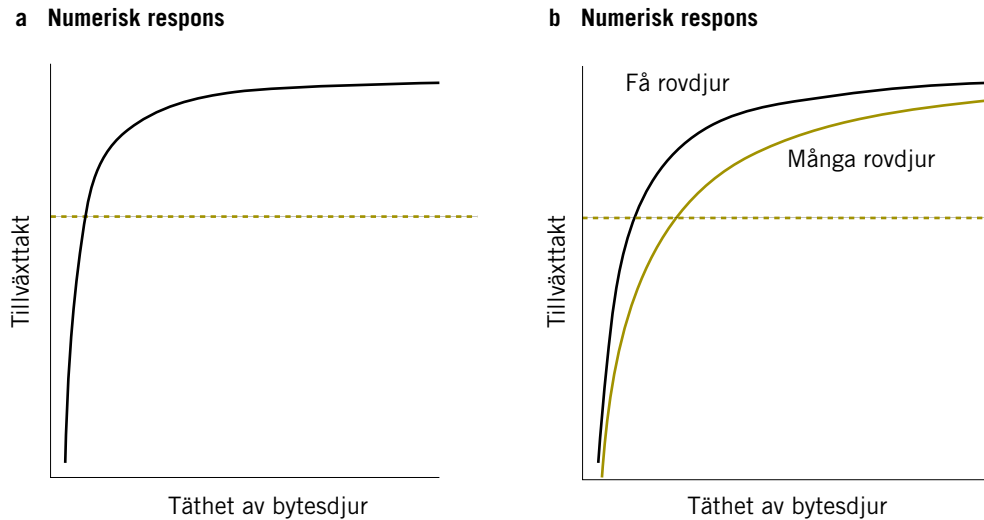
Om bytesdjuren har stor påverkan på tillgången på sin föda uppstår en dynamik även mellan bytesdjuren och tillgången på föda (resurser). Detta medför att ekosystemens biologiska bärförmåga för bytesdjuren varierar. Tillväxttakten hos bytesdjuren blir då beroende av både mängden resurser och antal bytesdjur som ska dela på födan (konkurrens), s.k. resursberoende tillväxttakt. Dynamiken mellan rovdjur och bytesdjur blir då mer komplex eftersom man måste ta hänsyn till ytterligare faktorer (Sinclair m.fl. 2006). Markanvändning, t.ex. skogs- och jordbruk kan också påverka födotillgången för bytesdjuren och därmed även dynamiken mellan rovdjur och bytesdjur.

I Skandinavien påverkar människan bytesdjuren både genom jakt och markanvändning. Tätheten för de stora rovdjurens vanliga bytesdjur (älg, kronhjort, dovhjort och vildsvin) ligger under den biologiska bärförmågan

och antalet styrs till stor del av jakt (Liberg m.fl. 2010), snarare än av tillgången på föda. Den snabba ökningen i älgpopulationen under 1970-talet berodde bl.a. på ökad tillgång på föda för älgen genom ett förändrat skogsbruk som skapade mer foder, vilket ökade den biologiska bärförmågan. Ökningen berodde också på en förändring i avskjutningsregler (det blev tillåtet att skjuta årskalvar) samt att jakttrycket var lägre än produktionen (reproduktion minus övrig dödlighet). Även när älgpopulationen var som störst i mitten av 1980-talet hade den inte nått den biologiska bärförmågan och hade fortsatt att öka om inte jakttrycket ökat och blivit större än produktionen (Sand m.fl. 1996). Nedgången i älgpopulationen under senare halvan av 1980-talet förklaras till stor del av ett ökat jakttryck (Liberg m.fl. 2010). Rådjurspopulationen nådde under 1990-talet höga tätheter vilket ledde till en lägre reproduktion (Kjellander m.fl. 2005) d.v.s. det uppstod en täthetsberoende reproduktion som därmed delvis kunde reglera rådjurspopulationen genom att det föddes färre kid. Rovdjuren, främst lodjur, bidrog även till nedgången i rådjurspopulationen under slutet av 1990-talet (Andrén & Liberg 2015). Rådjurspopulationen påverkas dessutom av väder där hårda vintrar har en negativ inverkan (Grøtan m.fl. 2005). Effekterna av vintervädret är oberoende av rådjurspopulationens täthet och är alltså en begränsande faktor (Grøtan m.fl. 2005).

Numerisk respons hos rovdjuret

Med numerisk respons hos rovdjuret menar man hur tillväxttakten hos rovdjuret är relaterad till tätheten av bytesdjur, d.v.s. ökningen av antal rovdjur beror på hur många bytesdjur det finns inom ett område (Figur 2A, Vucetich & Petersen 2004a). Då tätheten av bytesdjuren sjunker ökar konkurrensen i rovdjurspopulationen, vilket leder till att både överlevnad och reproduktion minskar och rovdjurspopulationens tillväxttakt sjunker. Tillväxttakten hos rovdjurspopulationen kan också påverkas av tätheten av rovdjur. Tillväxttakten vid samma täthet av bytesdjur blir då lägre när tätheten av rovdjur ökar eftersom rovdjuren konkurrerar med varandra (Figur 2B). Genom att beskriva numerisk respons som tillväxttakten hos rovdjuren i relation till tätheten av både bytesdjur och rovdjur så blir relationen mellan rovdjuren och bytesdjur dynamisk, d.v.s. det sker en växelverkan och man förväntar sig inte ett jämviktsläge mellan antal rovdjur och bytestillgången. Tillväxttakten hos rovdjuret sjunker då tätheten av rovdjur ökar och då tätheten av bytesdjur sjunker. Om tillväxttakten hos rovdjuret är beroende av både tillgången på bytesdjur (resursberoende) och på antalet rovdjur (konkurrens) ökar stabiliteten i rovdjurs-bytesdjurssystem (Gotelli 1998).



Figur 2.

A – Tillväxttakt hos rovdjuret i relation till täthet av bytesdjur.

B – Tillväxttakt hos rovdjuret i relation till täthet av bytesdjur och rovdjur.

De streckade linjerna anger nivån då det inte sker någon tillväxt i rovdjurspopulationen, d.v.s. ovanför den streckade linjen ökar rovdjurspopulationen eftersom det finns gott om bytesdjur, medan under den streckade linjen minskar rovdjurspopulationen eftersom det finns ont om bytesdjur.

Ett annat sätt att definiera numerisk respons hos rovdjuret kan beskrivas som hur tätheten av rovdjuret är relaterad till tätheten av bytesdjur (Messier 1994). Den här definitionen kan vara lättare att förstå och beskriva, men den antar att det finns ett enkelt jämviktsläge mellan tätheten av rovdjuret och tätheten av bytesdjur. Definitionen är därför inte direkt kopplad till ekologisk teori och dynamiska interaktioner mellan rovdjur och bytesdjur och beskriver en förklarad relation.

Numerisk respons har bl.a. beskrivits för varg och lodjur. Tillväxttakten hos vargpopulationen på Isle Royale, USA, påverkades av både tätheten av älg (främst tätheten av älgar äldre än 9 år) och varg (Vucetich & Peterson 2004a). Ett liknande samband har setts hos lodjur och rådjur i Mellansverige, där tillväxttakten hos lodjur påverkades av både tätheten av rådjur och tätheten av lodjur (Andrén & Liberg 2008)

Funktionell respons hos rovdjuret

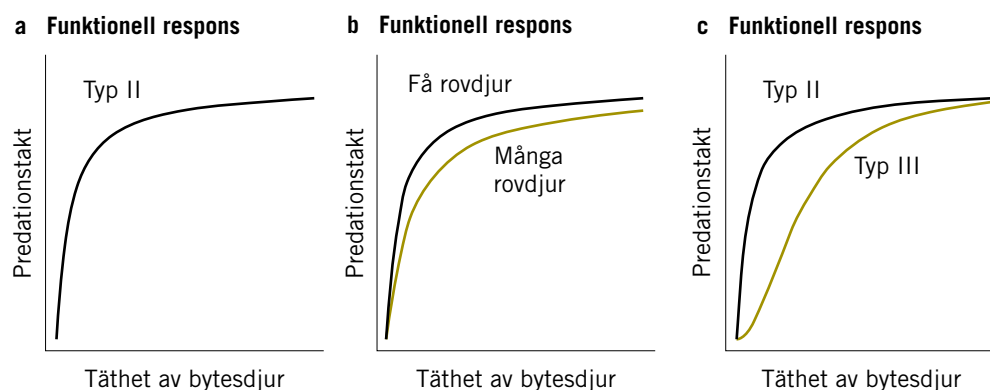
Antalet bytesdjur tagna per rovdjur och tidsenhet beskriver rovdjurets predationstakt (Sinclair m.fl. 2006), t.ex. antal älgar dödade av en varg under en månad. Antalet tagna bytesdjur per rovdjur och tidsenhet kan också uttryckas som genomsnittsintervallet i dagar mellan två slagna byten, s.k. predationsintervall. Predationstakten ökar normalt med ökande täthet av byten, eftersom det går snabbare att finna bytesdjur ju tätare bytespopulationen är. Detta kallas rovdjurets funktionella respons (Sinclair m.fl. 2006). Predationstakten ökar dock bara upp till en viss gräns, sedan planar den ut

på den nivå där det inte längre är nödvändigt (eller ens möjligt) för rovdjuret att hinna ta flera byten per tidsenhet, den s.k. mättnadsnivån (Figur 3A, Typ II respons). Hos effektiva rovdjur kan predationstakten nå sin mättnadsnivå redan vid så låga tätheter hos bytet att predationstakten är konstant, d.v.s. den ökar inte fastän tätheten av bytesdjur ökar.

Predationstakten på en bytesart kan också påverkas av tillgången på alternativa bytesarter. Relationen mellan predationstakt och tätheten av en viss bytesart blir då mer komplex. Predationstakten beror då på tätheten av de olika bytesarterna, och rovdjuret kan skifta mellan olika bytesarter beroende på deras relativa täthet (Figur 3C, Typ III respons, s.k. switching, Sinclair m.fl. 2006). Om tätheten av det bytesdjur som rovdjuret normalt föredrar blir för låg, kan de skifta till en annan bytesart och på så sätt ändå upprätthålla predationstakten tills de når mättnadsnivån. Vid låga bytesdjurs-tätheter är predationstakten vid Typ III respons relativt sett lägre än vid Typ II respons, vilket innebär att bytesdjuren har lättare att öka i antal vid låga bytesdjurstätheter.

Precis som den numeriska responsen kan den funktionella responsen också påverkas av tätheten av rovdjuret i kombination med tätheten av bytesdjur (Figur 3B, predatorberoende Typ II respons, Vucetich m.fl. 2002). Predationstakten vid samma täthet av bytesdjur blir då lägre när tätheten av rovdjur ökar för att rovdjuren konkurrerar med varandra.

Det finns ett antal studier av funktionell respons hos rovdjur. Ett relevant exempel är t.ex. lodjurets predationstakt på rådjur som ökar snabbt redan vid låga rådjurstätheter och därför snabbt når mättnadsnivån. Lodjurets funktionella respons på rådjur kan alltså beskrivas som en Typ II respons (Nilsen m.fl. 2009a). Den funktionella responsen hos varg på Isle Royale, USA var däremot relaterad till både tätheten av älg och varg och kan beskrivas som en predatorberoende Typ II respons (Vucetich m.fl. 2002).



Figur 3. Olika typer av funktionell respons hos rovdjur.

A – Predationstakt (Typ II) i relation till täthet av bytesdjur.

B – Predationstakt (Typ II) i relation till täthet av bytesdjur och rovdjur.

C – Predationstakt (Typ II och Typ III) i relation till täthet av bytesdjur.

Rovdjurets totala respons på täthet av bytesdjur

Genom att kombinera rovdjurets numeriska och funktionella respons får man det totala antalet slagna bytesdjur per tidsenhet vid olika tätheter av bytesdjur, s.k. total respons (Sinclair m.fl. 2006). Den totala responsen är produkten av predationstakten och antalet rovdjur vid varje given täthet av bytesdjur. Om man sätter den totala responsen som en andel av bytespopulationens storlek, får man det s.k. predationstrycket (Sinclair m.fl. 2006), som anger hur stor andel av bytespopulationen som tas per tidsenhet (t.ex. per år).

Hur predationstrycket förändras i relation till tätheten av bytesdjur har stor betydelse för dynamiken mellan rovdjur och bytesdjur. Om predationstrycket ökar med tätheten av bytesdjur (täthetsberoende), så är predationen reglerande för bytespopulationen. Det innebär att vid en viss täthet av bytesdjur kommer predationstrycket att bli högre än tillväxten i bytespopulationen. När predationstrycket är lika stort som produktionen av bytesdjur ökar inte bytesdjuren i antal längre. Om predationstrycket ökar med tätheten av bytesdjur kan rovdjuren reglera bytespopulationen på en viss nivå. Om däremot predationstrycket sjunker med tätheten av bytesdjur (omvänt täthetsberoende, Sinclair m.fl. 2006), kan det istället leda till att bytespopulationen kan fortsätta att växa tills den begränsas av mängden föda eller något annat som begränsar den.

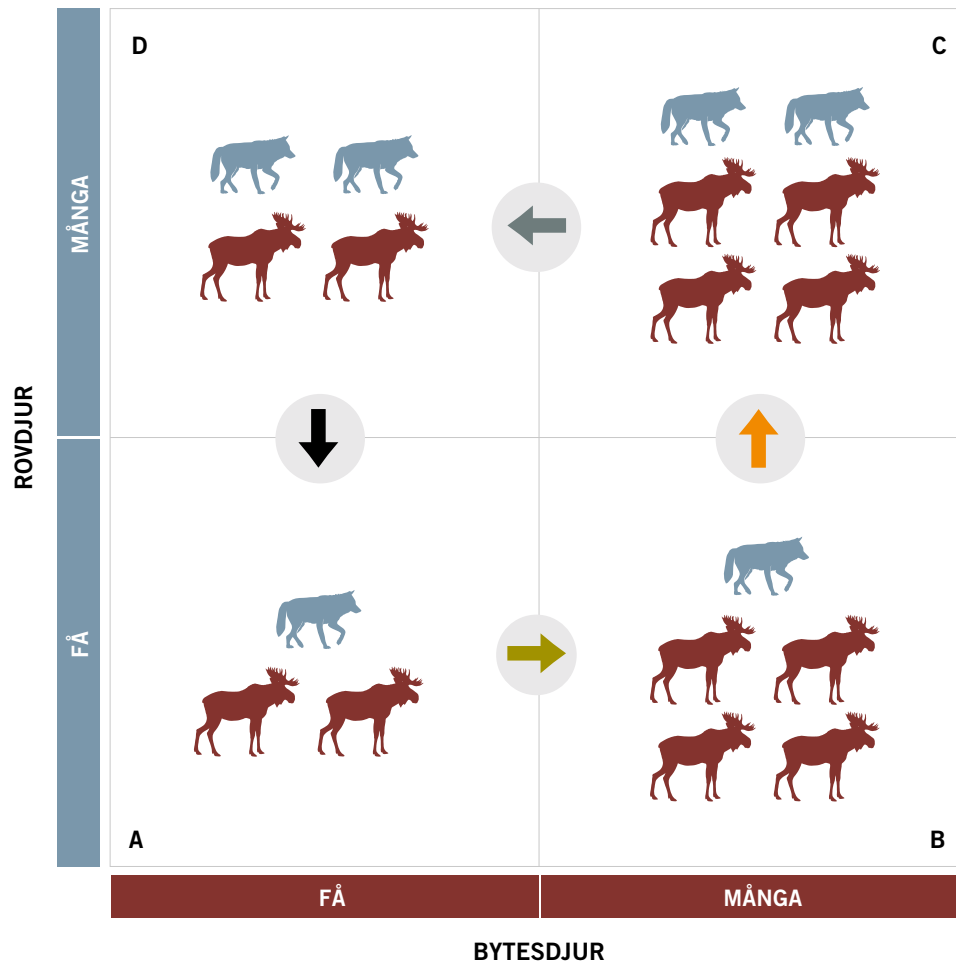
Kunskap om rovdjurens numeriska och funktionella respons samt predationstryck räcker dock inte för att förstå vilken effekt som predationen har på bytespopulationen i ett längre perspektiv. För att få en uppfattning om hur bytespopulationen kommer att utvecklas framöver måste man sätta predationstrycket i relation till bytespopulationens produktion (reproduktion minus övrig dödlighet). Om predationstrycket är lägre än bytespopulationens produktion fortsätter bytespopulationen att växa, men om den är högre blir resultatet att bytespopulationen minskar. Människan påverkar också dynamiken mellan rovdjur och bytesdjur på flera sätt, t.ex. genom att minska jakttrycket på ett bytesdjur så att effekterna av rovdjuret minskar. Människan kan också öka bytesdjurens produktion genom att öka den biologiska bärkraften via påverkan på vegetationen. Slutligen kan människan också påverka rovdjurens numeriska respons genom att begränsa antalet rovdjur med jakt.

Modeller av sambandet mellan rovdjur och bytesdjur

Ett sätt att beskriva sambandet mellan rovdjur och bytesdjur är att kombinera produktionen av bytesdjur med rovdjurens uttag av dessa vid olika tätheter av bytesdjur och rovdjur. Man kan då beskriva hur bytesdjuren och rovdjuren ökar eller minskar över tiden.

En enkel grafisk modell (Figur 4) beskriver fyra olika kombinationer av den relativa populationsstorleken för rovdjur och bytesdjur.

- I ruta A finns det få rovdjur och få bytesdjur. Antalet bytesdjur ligger långt under den biologiska bärformågan och rovdjuren är så få att predationstrycket är lägre än produktionen av bytesdjur. Därför ökar bytesdjuren i antal (gröna pilen).
- I ruta B har antalet bytesdjur ökat och ligger nära den biologiska bärformågan. Därför ökar inte bytesdjuren mer. För predatorerna finns det gott om föda och antalet predatorer ökar (orange pilen).
- I ruta C har antalet rovdjur ökat och predationstrycket är då högre än produktionen av bytesdjur. Därför minskar bytesdjuren i antal (gråa pilen).
- I ruta D har bytesdjuren minskat och det finns nu ont om föda för rovdjuren, som därför minskar i antal (svart pilen).

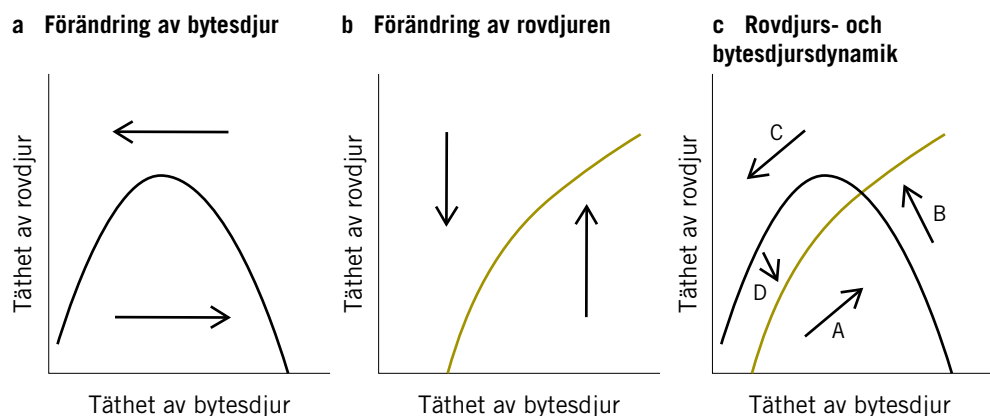


Figur 4. Beskrivning av dynamiken mellan rovdjur och bytesdjur.

Givetvis är dynamiken i verkliga rovdjurs-bytesdjurssystem betydligt mer komplicerad, men den här enkla modellen ger en viss beskrivning av dynamiken mellan rovdjur och bytesdjur.

Dynamiken mellan rovdjur och bytesdjur går att omvandla till matematiska modeller (Gotelli 1998). Dessa modeller kan också beskrivas som kvantitativa, eftersom man sätter in värden (kvantiteter) på de olika relationerna. I en enkel kvantitativ modell antar vi att bytesdjuren har en tillväxttakt som minskar linjärt med tätheten av bytesdjur (Figur 1A). Rovdjurens tillväxttakt (den numeriska responsen) påverkas av både tätheten av bytesdjur och tätheten av rovdjur (Typ II respons; figur 2B). Predationstakten (den funktionella responsen) ökar med tätheten av bytesdjur till en viss gräns där den planar ut (Typ II respons; figur 3A). Alla dessa antagande är realistiska för de stora rovdjuren och deras bytesdjur i Skandinavien.

Man kan börja med att beskriva hur produktionen av bytesdjur förändras vid olika tätheter av bytesdjur och rovdjur (Figur 5A). Den svarta kurvan beskriver då en situation där predationen är lika stor som produktionen av bytesdjur, d.v.s. tillväxttakten hos bytesdjuren blir noll eftersom predationstrycket och produktionen tar ut varandra. Den svarta kurvan visar att den absoluta tillväxttakten (ökningen i antal individer) är högst vid mellanstor täthet (Figur 5A). Under den svarta kurvan dödar rovdjuren färre bytesdjur än vad som produceras och bytesdjuren ökar i antal. Pilen under den svarta kurvan pekar åt höger för att illustrera en ökning av antalet bytesdjur. Ovanför den svarta kurvan är predationen högre än produktionen av bytesdjur, och bytesdjuren minskar istället i antal. För att illustrera en minskning av antalet bytesdjur pekar pilen ovanför den svarta kurvan åt vänster.



Figur 5. Predator – bytesdjursmodell.

A – Förändring av tätheten av bytesdjur i relation till täthet av rovdjur och bytesdjur.

B – Förändring av tätheten av rovdjur i relation till täthet av rovdjur och bytesdjur.

C – Förändring av tätheten av bytesdjur och rovdjur i relation till täthet av rovdjur och bytesdjur.

Nästa steg är att beskriva tillväxten i rovdjurspopulationen vid olika tätheter av bytesdjur och predatorer (Figur 5B). Till höger om den gröna kurvan finns det gott om bytesdjur per rovdjur och rovdjurspopulationen ökar. Pilen pekar uppåt för att illustrera en ökning av antalet rovdjur. Till vänster om den gröna kurvan finns det färre bytesdjur per predator och rovdjurspopulationen minskar. Pilen pekar nedåt för att illustrera en minskning av antalet rovdjur.

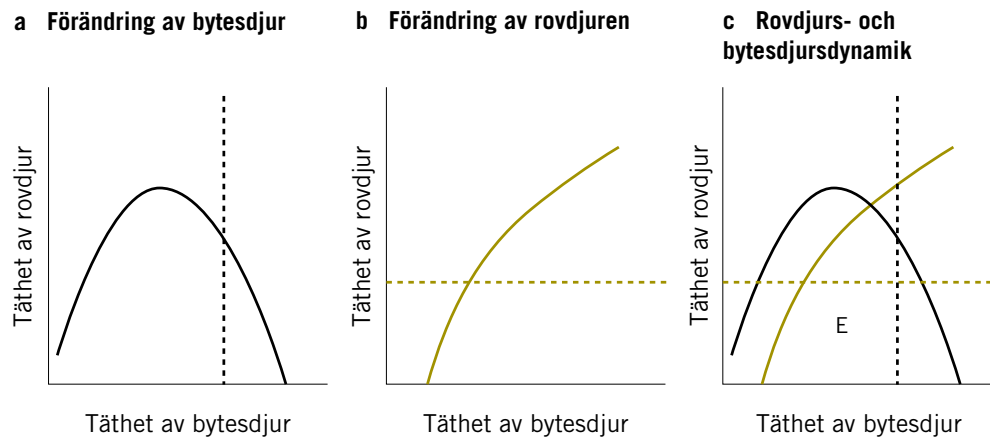
Lägger man ihop kurvorna för bytesdjuren och rovdjuren kan man beskriva dynamiken mellan arterna (Figur 5C).

- I fältet under den svarta kurvan och till höger om den gröna kurvan (markerat med "A") ökar både bytesdjuren och rovdjuren i antal, d.v.s. det finns få bytesdjur som därför har hög tillväxt samt få rovdjur vars predationstryck är lägre än produktionen av bytesdjur. Pilen pekar snett uppåt till höger för att illustrera att både bytesdjuren och rovdjuren ökar i antal.
- I fältet ovanför den svarta kurvan och till höger om den gröna kurvan (markerat med "B") minskar bytesdjuren medan rovdjuren ökar i antal. Predationstrycket är högre än produktionen av bytesdjur, men det finns relativt gott om bytesdjur för rovdjuren. Pilen pekar snett uppåt till vänster för att illustrera att bytesdjuren minskar (vänster) medan rovdjuren ökar i antal (uppåt).
- I fältet ovanför den svarta kurvan och till vänster om den gröna kurvan (markerat med "C") minskar både bytesdjuren och rovdjuren. Predationstrycket är högre än produktionen av bytesdjur samtidigt som det finns färre bytesdjur för rovdjuren. Pilen pekar snett nedåt till vänster för att illustrera att bytesdjuren minskar (vänster) och att rovdjuren minskar i antal (nedåt).
- I fältet under den svarta kurvan och till vänster om den gröna kurvan (markerat med "D") ökar antalet bytesdjur medan antalet rovdjur minskar. Predationstrycket är lägre än produktionen av bytesdjur. Pilen pekar snett nedåt till höger för att illustrera att bytesdjuren ökar (höger) och att rovdjuren minskar i antal (nedåt).

Dynamiken mellan rovdjur och bytesdjur i den här typen av beräkningsmodeller kan leda till flera olika utfall som t.ex. stabila jämviktslägen, cykliska fluktuationer eller oregelbundna fluktuationer för både rovdjurs- och bytesdjurspopulationerna.

Man kan även illustrera hur människan kan påverka detta system genom att sätta förvaltningsmål för bytesdjuren och rovdjuren (Figur 6). I ett system utan rovdjur kan man genom förvaltning begränsa bytesdjuren till nivåer under den biologiska bärförmågan för bytesdjuren (den streckade svarta vertikala linjen), och man kan därmed ha ett uthålligt jaktuttag. Lägger man till rovdjur minskar det möjliga jaktuttaget, men ett visst jaktuttag är möjligt så länge systemet befinner sig under den svarta kurvan. Om man även sätter

ett förvaltningsmål för rovdjuren (den streckade gröna horisontella linjen), kan man förhindra att de ökar till en nivå där predationstrycket blir större än produktionen av bytesdjur. I ett system som befinner sig till vänster om den streckade svarta vertikala linjen och under den streckade röda horisontella linjen (markerat med "E", Figur 6C) finns det alltså utrymme för jakt på bytesdjuren, men det kräver att man begränsar rovdjurspopulationen.



Figur 6. Rovdjur-bytesdjursmodell med förvaltningsmål för bytesdjuren (streckad svart linje) och rovdjuren (streckad grön linje).

Några system i Sverige som kan beskrivas med denna modell:

Varg och älg

I många områden med både varg och älg finns det utrymme för en viss älgjakt utan att älgpopulationen minskar, vilket innebär att vargens predationstryck är lägre än produktionen av älg. Men förekomsten av varg har sänkt det möjliga jaktuttaget av älg. Systemet finns då i fältet under den svarta kurvan och till höger om den röda kurvan (markerat med "E", Figur 6C). Älgförvaltning begränsar älgpopulation med jakt så att den befinner sig under den biologiska bärförmågan, den vertikala svarta streckade linjen. Vargpopulationen har fram tills nyligen ökat varje år och befann sig då till höger om den gröna kurvan.

Rovdjur och tamren

Även om rovdjuren (lodjur, järv, björn) minskar slaktuttaget av tamren, så finns det utrymme för renslakt. Även systemet rovdjur och tamren befinner sig alltså i fältet under den svarta kurvan och till höger om den gröna kurvan (markerat med "E", Figur 6C). Rovdjurens totala predationstryck är lägre än produktionen i renpopulationen. Renskötselns slakt av tamrenar håller tamrenpopulationen under den biologiska bärförmågan, den vertikala svarta streckade linjen. Rovdjursförvaltningen i renskötselområdet har också som mål att begränsa rovdjuren, den horisontella gröna streckade linjen.

Lodjur och rådjur

Systemet lodjur och rådjur har i Svealand genomgått en annan dynamik under senare år. Den totala dödligheten i rådjurspopulationen, d.v.s. lodjurspredation, jakt och trafikdöd tillsammans, har i många områden varit högre än produktionen, d.v.s. systemet har befunnit ovanför den svarta kurvan och rådjurspopulationen har därför minskat. Till att börjar med ökade lodjuren i många områden, d.v.s. man var till höger om den gröna kurvan, för att sedan minska i dessa områden, d.v.s. man var till vänster om den gröna kurvan (Figur 6C).

Additiv och kompensatorisk dödlighet

Hittills har vi resonerat som om predationen vore helt additiv till övrig dödlighet, d.v.s. att den läggs ovanpå den övriga dödligheten (Bartmann m.fl. 1992, Boyce m.fl. 1999). När det är så kan predationen få stor inverkan på bytespopulationen. Motsatsen är en predation som är helt kompensatorisk, vilket innebär att den helt ersätter annan typ av dödlighet (Bartmann m.fl. 1992, Boyce m.fl. 1999). En sådan situation skulle man få om motsvarande antal bytesdjur som tas av rovdjur annars skulle ha dött av någon annan orsak t.ex. svält eller sjukdom. I det fallet har inte predationen någon betydelse alls på antalet bytesdjur i populationen, de bytesdjur som rovdjuren dödar skulle ju ändå ha dött. I verkligheten är predation sällan enbart additiv eller enbart kompensatorisk, utan en kombination av de två, och kan dessutom variera under året och mellan år. Predation kan vara i högre grad additiv vid låga tätheter av bytesdjur då bytesdjuren har en högre överlevnad, medan predationen ofta är mer kompensatorisk då bytespopulationen är tät och därmed har en högre andel av övrig dödlighet. Rovdjurens val av olika kategorier av individer bland bytesdjuren påverkar också graden av additiv eller kompensatorisk dödlighet. Om rovdjuren i första hand dödar unga eller gamla individer är graden av den kompensatoriska dödligheten högre än om rovdjuren även dödar vuxna djur i produktiv ålder. Även variation i t.ex. vinterns hårdhet kan påverka hur stor andel av predationen som är additiv och kompensatorisk. En hård vinter ökar dödligheten hos många bytesdjur och den andel av predationen som är kompensatorisk ökar.

Hos ren påverkas kalvens överlevnad av vajans kondition, som i sin tur beror på vädret under vintern och tidpunkt för vårens ankomst (Tveraa m.fl. 2003). Rovdjurens predation på kalv efter en för renarna besvärlig vinter och en sen vår blir då i större utsträckning kompensatorisk och effekten av predation minskar eftersom många av de rovdjursdödade kalvarna ändå skulle ha dött. Älgarnas kondition sjunker under vintern och vissa älgar kan bli utmärglade och då bli lättare byten för varg. Det fanns en högre andel älgar i dålig kondition bland de som dödades av varg jämfört med de som skjutits och man beräknade därför att en viss mindre del av vargpredationen var kompensatorisk (Sand m.fl. 2012a).

Vilken inverkan rovdjuren har på bytesdjurspopulationerna påverkas av vilka individer bland bytesdjuren som rovdjuren väljer. Om alla individer bland bytesdjuren, oberoende av ålder och kön, löper samma risk att bli dödade ökar rovdjurens möjligheter att reglera bytesdjuren. Men om högproduktiva individer löper mindre risk att bli dödade av rovdjur minskar rovdjurets påverkan på bytesdjurspopulationen, d.v.s. predationen blir i större utsträckning kompensatorisk (Gervasi m.fl. 2012). Möjligheterna för rovdjuren att reglera bytespopulationer beror också på deras respektive tillväxttakt. Om bytespopulationen har betydligt högre tillväxttakt än rovdjuren (t.ex. smågnagare i relation till rovfåglar) har de senare små möjligheter att reglera bytesdjuren, men om arterna har ungefär samma tillväxttakt är möjligheterna större. Varg och älg samt lodjur och rådjur har alla tämligen likartad potentiell tillväxttakt (Wabakken m.fl. 2001, Andréén m.fl. 2006, Nilsen m.fl. 2009b, Månsson m.fl. 2011).

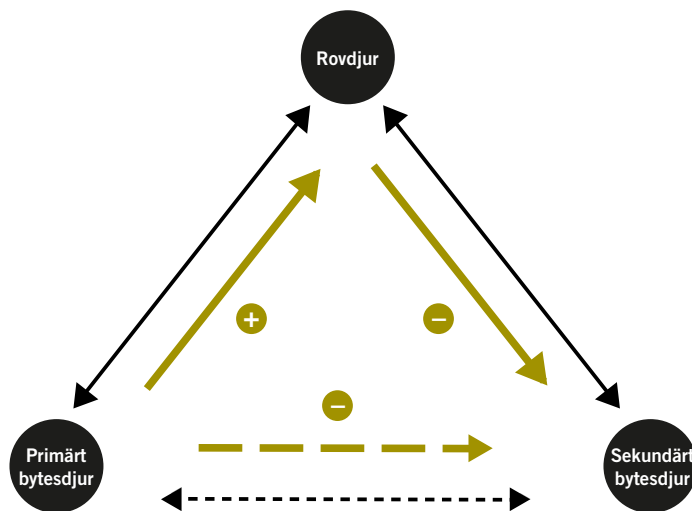
Rovdjurens effekt på bytesdjurens beteende

Rovdjuren kan påverka sina bytesdjur inte bara genom direkt predation utan även genom att bytesdjuren ändrar sitt beteende i närvaron av rovdjur (Creel m.fl. 2008). Bytesdjuren kan t.ex. undvika habitat (livsmiljöer) där risken för att bli dödad av rovdjur är stor. Dessa s.k. indirekta riskeffekter av predatorer kan ha stor påverkan på överlevnad och reproduktion hos bytesdjuren, t.ex. genom att bytesdjuren inte kan optimera sitt födointag samtidigt som de minimerar risken att bli dödade av rovdjur. Exempel på beteendeförändringar hos bytesdjuren som kan beror på närvaro av rovdjur är t.ex. ökad vaksamhet, förändrad gruppstorlek, habitatval, rörelse- och aktivitetsmönster eller migration (säsongsbundna förflyttningar) över stora områden.

Flera rovdjursarter och bytesarter

Hittills har vi beskrivit system med en rovdjursart och en bytesart. Vanligen lever flera rovdjursarter tillsammans och har tillgång till flera bytesarter. Här finns möjligheter till en mängd variationer på de mönster som beskrivits ovan. Tillgång till flera alternativa bytesarter kan minska predationstrycket på var och en av dem. Rovdjurens bytesval, d.v.s. andelen av olika bytesarter i predatorernas födoval, påverkar effekterna på bytesarterna. För att förstå effekterna av predation måste man inte bara veta hur rovdjuren väljer mellan olika bytesarter utan även hur stor tillgången på de olika bytesdjuren är. En bytesart är föredragen (prefererad eller selekterad), om den är överrepresenterad i rovdjurets födoval, t.ex. om en bytesart utgör 50 % av antal dödade bytesdjur men bara 20 % av antalet tillgängliga bytesdjur. Antalet och tillväxttakten hos rovdjuren påverkas många gånger av den totala tillgången på bytesdjur d.v.s. biomassan av alla arter av bytesdjur, alltså en total numerisk respons.

I naturliga system kan tillgång på alternativa bytesarter öka predationsstrycket på en prefererad bytesart genom att de alternativa bytesarterna kan hålla antalet rovdjur uppe, även när det prefererade bytesdjuret minskar (DeCesare m.fl. 2010). Man kallar detta för skenbar konkurrens. En bytesart ökar då medan en annan minskar, inte som effekt av direkt konkurrens mellan arterna, utan därför att predationstrycket är hårdare på den ena arten än på den andra (Figur 7). I extrema fall kan en sådan här mekanism leda till att ett rovdjur lokalt utrotar en viss bytesart och därmed håller den borta från områden där den annars skulle ha kunnat leva.



Figur 7. Direkta (heldragna linjer) och indirekta (streckade linjer) interaktioner mellan ett rovdjur och bytesdjur. Primärt bytesdjur har en positiv påverkan på rovdjuret, som i sin tur har en negativ påverkan på sekundärt bytesdjur, vilket kan tolkas som resultatet av en konkurrens mellan primärt och sekundärt bytesdjur, s.k. skenbar konkurrens (från DeCesare m.fl. 2010).

Flera bytesarter kan också leda till att rovdjuret skiftar mellan olika bytesdjur beroende på deras relativa täthet. Om rovdjuret skiftar till bytesart B när tätheten sjunker för bytesart A (funktionell respons Typ III) minskar predationstrycket på bytesart A vid låga tätheter. Detta leder till att bytesart A kan återhämta sig snabbare vid låga tätheter och rovdjurs-bytesdjurssystemet blir stabilare med flera bytesarter som rovdjuret skiftar mellan. Rovdjurets preferens beror då på de olika bytesarternas relativa täthet, till skillnad från skenbar konkurrens då rovdjuret har en stark preferens för en viss bytesart även då tätheten är mycket låg.

Om man har flera rovdjursarter som tar samma bytesart påverkas sambanden också. Hur mycket predationen från flera arter av rovdjur ökar det totala predationstrycket på bytespopulationen beror på i vilken grad de olika rovdjurens uttag är additiva till varandra.

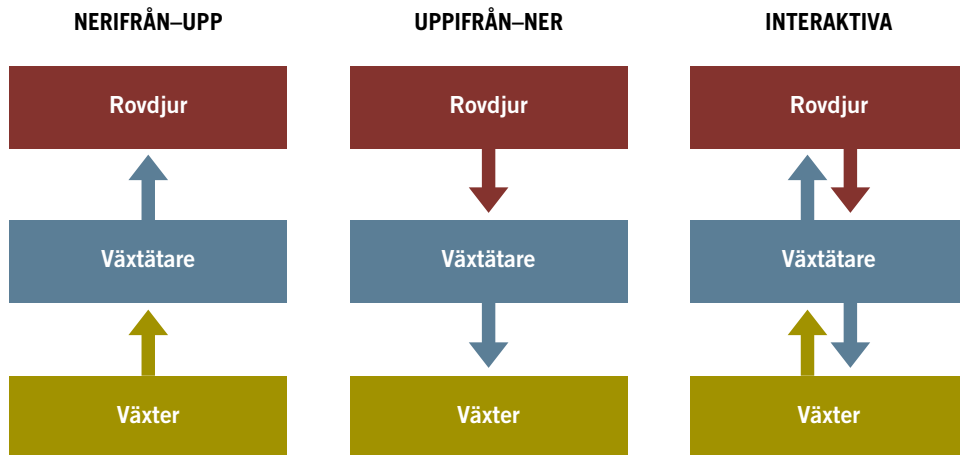
Predation mellan rovdjursarter, så kallad intra-guild predation

En företeelse som kan ha stor betydelse är direkt samverkan mellan olika arter av rovdjur. Rovdjur dödar varandra och oftast är det större arter som dödar mindre arter (Palomares & Caro 1999). Denna predation från stora rovdjur på mindre rovdjur, s.k. intra-guild predation, kan medföra effekter på hela ekosystem. Bytesdjur som begränsas av tätheten av mindre rovdjur kan öka när stora rovdjur koloniserar ett område, om de genom sin predation på mindre rovdjur sänker tätheten av dessa. Förändringar i tätheten av stora rovdjur kan alltså få effekter inte bara på de stora rovdjurens egna bytesdjur, utan också på bytesdjur som begränsas av mindre rovdjur. Dessa indirekta positiva effekter som stora rovdjur kan ha på mindre rovdjurs bytesdjur kallas kaskadeffekter. Sådana kaskadeffekter kan fortplanta sig ned genom näringskedjan i ännu flera led än bara de tre som är direkt inblandade (det större rovdjuret, det mindre rovdjuret, och bytesarten).

Predation på räv av lodjur i Skandinavien är ett exempel intra-guild predation. Lodjur dödar rävar och dödligheten kan vara så hög att rävpopulationen minskar (Helldin m.fl. 2006), vilket kan leda till kaskadeffekter i vissa områden (Elmhagen & Rushton 2007, Elmhagen m.fl. 2010), men inte i andra (Wikenros m.fl. 2017a).

Ekosystem, trofinivåer och näringsvävar

Ett ekosystem kan beskrivas som ett områdes ekologiska samhälle (biotiska) tillsammans med olika kemiska och fysikaliska processer (abiotiska) som karakteriserar detta område. Det ekologiska samhället består av olika populationer av djur, växter, svampar och bakterier som lever i området. En vanlig, men förenklad, bild av ett ekosystem är att det består av producenter (växter), primärkonsumenter (växtätare) och sekundärkonsumenter (rovdjur). Ibland lägger man till nedbrytare samt de kemiska och fysikaliska processer som flödet av näringsämnen och ljus (fotosyntes) för att få en mer fullständig bild av ekosystemet. Grupperna i det förenklade ekosystemet beskrivs också som olika trofinivåer, d.v.s. näringsnivåer (Figur 8), och dynamiken i detta ekosystem beror på hur mycket de olika trofinivåerna påverkar varandra. Ett ekosystem kan förenklat beskrivas som att det i huvudsak styrs antingen nerifrån-upp (producenterna styr), eller uppifrån-ner (rovdjuren styr; Figur 8), men både processerna kan också vara verksamma samtidigt. Man tar inte alltid med människan när man beskriver olika ekosystem, men människan kan ha stor påverkan på alla trofinivåerna (växter, växtätare och rovdjur).



Figur 8. Ett förenklat ekosystem med tre trofinivåer (rovdjur – växtätare – växter). I nerifrån-upp styrda system (till vänster) styrs växtätarna av mängden växter. I uppfifrån-ner styrda system (i mitten) reglerar rovdjuren växtätarna. I ett samverkande system både påverkar och påverkas de olika trofinivåerna av varandra (till höger).

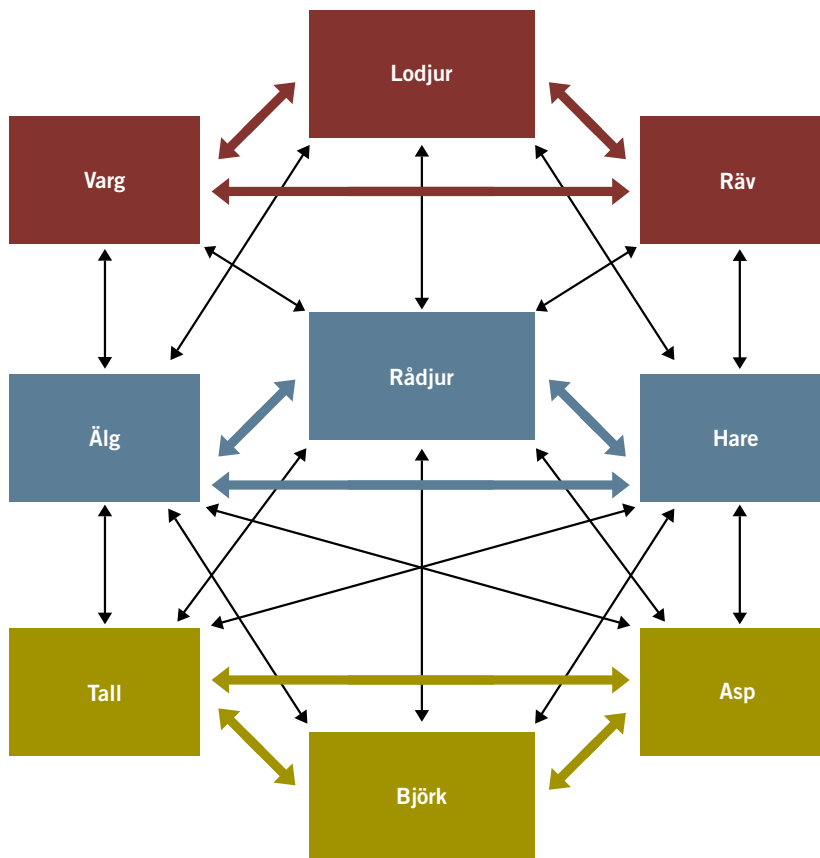
I ett ekosystem där predationen framförallt är kompensatorisk kommer växtätarnas dynamik främst bestämmas av tillgången på föda eller på någon annan resurs som finns i begränsad mängd. Därför kommer antalet växtätare att regleras av täthetsberoende faktorer genom att dödligheten ökar och reproduktionen minskar då tätheten av växtätare ökar. Växtätare kan förr eller senare nå den biologiska bärförmågan. I ett sådant system beror antalet rovdjur på antalet växtätare, medan de själva har förhållandevis liten påverkan på antalet växtätare. Detta system styrs av processer som verkar nerifrån-upp. Om rovdjuren försvinner i ett nerifrån-upp styrt system så blir det inga större förändringar i ekosystemets dynamik. Ett system som är styrt nerifrån-upp kännetecknas av att 1) växtätpopulationen påverkas inte om rovdjuren försvinner, 2) ålder för könsmognad, reproduktionsframgång och dödlighet hos växtätarna är täthetsberoende och oftast orsakad av födobrist, samt 3) växtätarnas tillväxttakt är täthetsberoende som en följd av punkt 2. Människan kan förändra ett system som är styrt nerifrån-upp genom att begränsa antal växtätare, t.ex. genom jakt, så att växtätarna hålls under den biologiska bärförmågan eller genom att människan ökar mängden resurser för växtätarna.

Om rovdjuren däremot har så stor inverkan på sina bytesdjur att predationen markant ökar dödligheten (predationen är additiv), kan rovdjuren hålla växtätarna på en nivå som ligger under den biologiska bärförmågan för dessa. Växtätarnas födotillgång är i detta system alltså inte begränsande, och tillgången på föda påverkas inte heller av betetrycket. Detta system styrs av processer som verkar uppfifrån-ner, d.v.s. predation. Om rovdjuren försvinner i ett system som är styrt uppfifrån-ner förändras relationen mellan växtätare och växter, vilket gör att växtätarna återigen kommer att styras av processer som verkar nerifrån-upp, d.v.s. miljöns förmåga att producera föda. Förändringar på en trofinivå (rovdjur) har alltså effekter inte bara på

nästa trofnivå (växtätare) utan även på ytterligare en lägre inte angränsande trofnivå (växter). Det innebär att rovdjuren har indirekta effekter på växter via växtätare (s.k. kaskadeffekt). Ett system som är uppifrån-ner styrt kännetecknas av att 1) växtätarpopulationen ökar väsentligt om rovdjuren försvinner, 2) dödligheten hos växtätare beror främst på predation, och 3) växterna påverkas negativt om rovdjuren försvinner. Även ett system som styrs uppifrån-ner kan påverkas av människan, genom att människan begränsar antalet rovdjur.

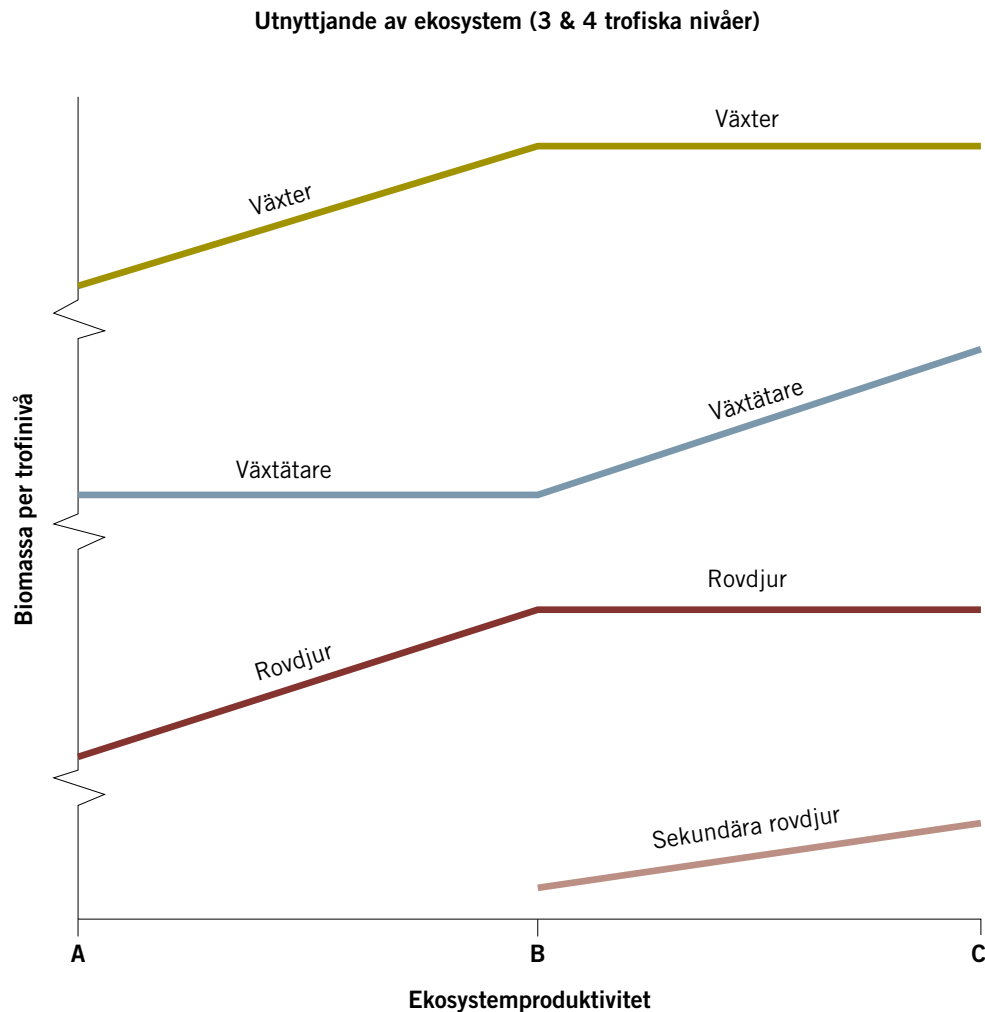
Denna beskrivning av ett ekosystem med tre trofnivåer som styrs antingen nerifrån-upp eller uppifrån-ner är en förenkling av naturliga ekosystem, men ger ändå en bild av hur olika nivåer kan påverka varandra både direkt och indirekt. En slutsats från dynamiska modeller är att nerifrån-upp processer kan vara viktiga i vissa lägen, medan uppifrån-ner processer kan vara viktiga i andra lägen. Om antalet rovdjur och bytesdjur varierar, kan nerifrån-upp processer dominera systemet när antalet rovdjur är lågt medan antalet bytesdjur är högt. När antalet rovdjur ökar i relation till bytesdjuren, ökar betydelsen av uppifrån-ner processer och så småningom nås en nivå då rovdjuren har så stor effekt att bytesdjuren minskar i antal. En annan slutsats är att ekosystem samtidigt kan styras av både nerifrån-upp och uppifrån-ner processer, s.k. interaktiva system (Figur 8) och att styrkan i dessa processer kan variera över tid. Rovdjuren påverkas då av tätheten av både andra rovdjur (konkurrens) och växtätare (resurser). Växtätarna påverkas i sin tur av både tätheten av rovdjur (predation) och andra växtätare (konkurrens och täthetsberoende), samt av produktionen av växter (resurser). Växterna påverkas av växtätarna (bete) och näringstillgång (resurser).

En mer komplex beskrivning av ett ekosystem är att arter är ordnade i ett nätverk av interaktioner både mellan och inom trofiska nivåer, s.k. näringsvävar eller flerartssystem (Figur 9). I en näringsväv kan det förekomma interaktioner inom samma trofnivå, t.ex. att olika arter av rovdjur påverkar varandra. Interaktioner inom trofnivåer handlar framförallt om konkurrens om resurser. Det förekommer födokonkurrens både mellan rovdjur och mellan växtätare, och även mellan växter. I dessa komplexa näringsvävar ökar antalet interaktioner mellan arter både inom trofnivåer och mellan trofnivåer, vilket försvagar specifika parvisa interaktioner mellan olika arter (Ford & Goheen 2015). I en näringsväv finns det samtidigt nerifrån-upp och uppifrån-ner processer i systemet. Detta minskar också förutsättningarna till starka kaskadeffekter. De flesta arterna är på ett eller annat sätt förbundna med varandra i en näringsväv av komplicerade, om än svaga, indirekta effekter (Peterson m.fl. 2014).



Figur 9. Exempel på en näringsväv med interaktioner både inom och mellan olika trofinivåer. Älgen påverkas av tillgången på olika växter liksom av predation från varg. Älgen påverkar även indirekt rådjur och hare genom sitt bete på vegetationen. Samtidigt påverkas älgen indirekt av rådjuren eftersom vargens predation på älg påverkas av tätheten av rådjur. På liknande sätt påverkar även lodjuren älgen indirekt genom att dessa påverkar tätheten av rådjur.

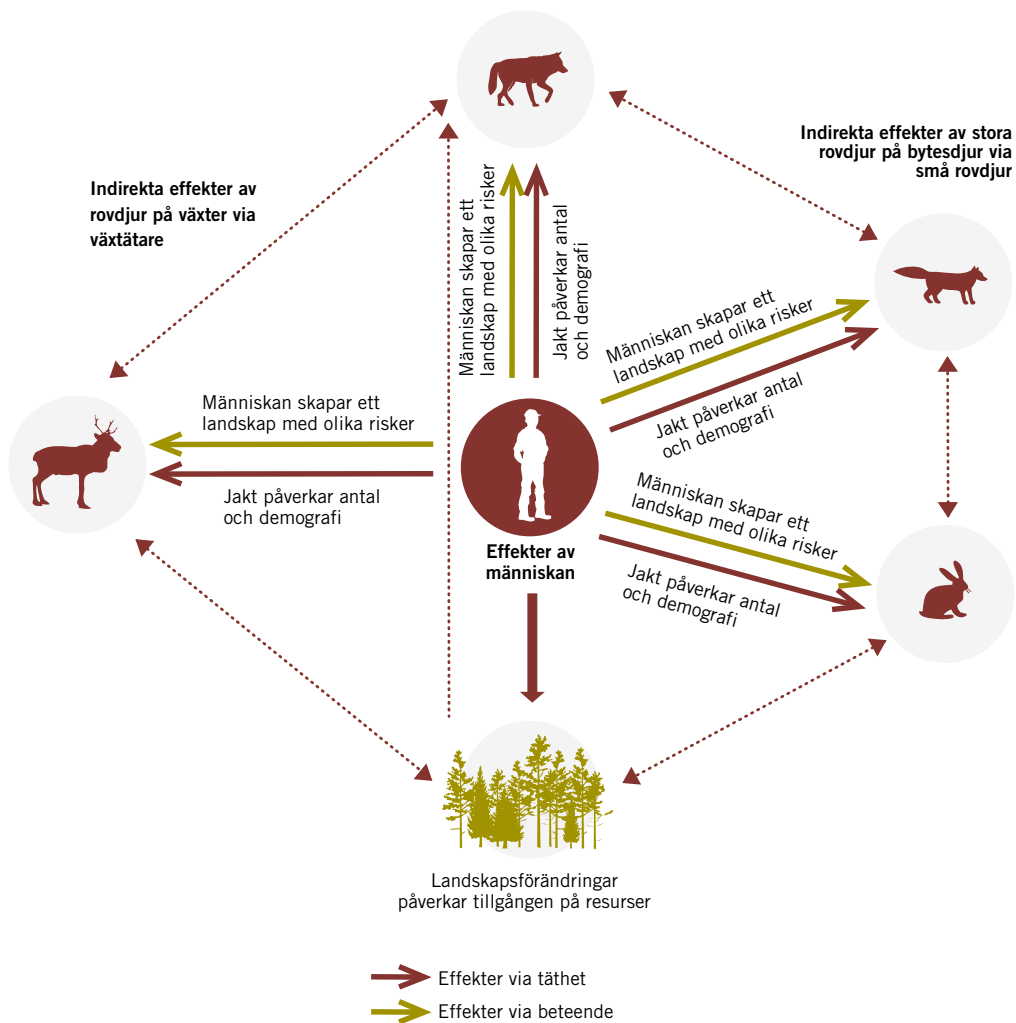
Ekosystemteori beskriver strukturen i ett ekosystem i relation till dess produktivitet (Oksanen m.fl. 1981). Styrkan av uppifrån-ner processer och antal trofinivåer beror på ekosystemets produktivitet (Figur 10). I ett system med tre trofinivåer där rovdjur och växter är begränsade av nerifrån-opp processer, och växtätare är begränsade av uppifrån-ner processer, ökar mängden växter med ökad produktivitet. Tätheten av växtätare ökar inte, eftersom de är begränsade av rovdjuren, men deras produktivitet ökar med mer föda. Däremot ökar tätheten av rovdjur då produktiviteten av växtätare ökar. När produktivitet ökar ännu mer ökar också antalet trofinivåer. I ett system med fyra trofinivåer kommer en ny nivå med sekundära rovdjur att begränsa primära rovdjur (uppifrån-ner), vilket leder till att växtätarna som var begränsade av de primära rovdjuren istället begränsas av produktionen av växter (nerifrån-opp). Detta leder till att mängden växter inte ökar med produktiviteten, men tätheten av växtätare ökar. Detta synsätt kan appliceras på växter – växtätare – små rovdjur – stora rovdjur, t.ex. växter – hare – räv – lodjur (Elmhagen m.fl. 2010).



Figur 10. Effekterna av ökad produktivitet på ekosystemstruktur från tre till fyra trofinivåer (från Elmhagen m.fl. 2010)

Rovdjur i ekosystem påverkade av människan

Den kanske viktigaste aktören för storskalig påverkan på ekosystem är människan (Figur 11). Människan kan påverka systemet på alla trofinivåer och helt förändra dynamiken. Människan kan med jakt begränsa både rovdjur och bytesdjur. Människan kan också öka mängden foder för växtätare med olika typer av markanvändning. Jordbruket skapar stora arealer av attraktiva grödor och skogsbruket kan öka mängden foder t.ex. genom kalhyggesbruk och ökad areal ungskog. Fodermängden och foderkvalitet i skogslandskapet kan i sin tur påverkas av olika skogsskötselåtgärder, t.ex. val av trädslag vid föryngring, röjning och gallring. Direkta viltvårdsåtgärder som utfodring av vilt ökar också mängden foder för viltet. Bytesdjuren (både växtätare och mindre rovdjur) kan också vara mer toleranta mot mänsklig aktivitet än stora rovdjur, som ofta undviker områden med alltför stor mänsklig påverkan (Basille m.fl. 2009). Människans aktivitet kan då leda till att bytesdjuren har människan som skydd mot rovdjuren (Basille m.fl. 2009).



Figur 11. Människan påverkar ekosystemet, t.ex. genom att begränsa rovdjur och bytesdjur genom jakt och att öka mängden foder för växtätare genom olika markanvändning (från Kuijper m.fl. 2016).

Rovdjurens ekosystemtjänster

Ekosystemtjänster är alla de produkter och tjänster som naturen ger oss människor och som bidrar till vår välfärd och livskvalitet (Groot m.fl. 2002, Silvertown 2015). Begreppet ekosystemtjänster är helt fokuserat på nyttan för människor. Genom att beskriva olika ekosystemtjänster vill man visa på kopplingen mellan naturen och människans välbefinnande. Svenska regeringen har beslutat att "senast 2018 ska betydelsen av biologisk mångfald och värdet av ekosystemtjänster vara allmänt kända och integreras i ekonomiska ställningstaganden, politiska avvägningar och andra beslut i samhället där så är relevant och skäligt" (Regeringsbeslut M2014/593/Nm). Det blir därför relevant att beskriva rovdjurens ekosystemtjänster.

Ekosystemtjänsterna delas upp i fyra kategorier
(www.naturvardsverket.se/ekosystemtjanster):

- 1 Försörjande tjänster: Produkter eller funktioner direkt erhållna från ekosystemet, t.ex. mat, träfiber och bioenergi.
- 2 Reglerande tjänster: Förmåner som erhållits från regleringen av ekosystemtjänster, t.ex. vattenhållande förmåga, rening av luft, pollinering, nedbrytning och biologisk kontroll av skadegörare.
- 3 Stödjande tjänster: Ekosystemtjänster som är nödvändiga för produktionen av alla andra ekosystemtjänster, t.ex. fotosyntes, biogeokemiska kretslopp och bildning av jordmån.
- 4 Kulturella tjänster: Delar av ekosystemet som viktiga för reflektion, rekreation och estetiska upplevelser.

Ekosystemtjänster påverkas av de stora rovdjuren inom flera av dessa kategorier.

- 1 Försörjande tjänster – Jaktbart vilt (främst älg, vildsvin, rådjur, dovhjort och kronhjort) producerar stora mängder kött (försörjande tjänster), men förekomst av stora rovdjur kan minska avskjutningen av dessa arter (främst relationerna mellan varg, björn och älg, samt lodjur, varg och rådjur). Även renskötseln kan påverkas negativt av de stora rovdjuren, bl.a. i form av minskat slaktuttag. I det här fallet kan alltså de stora rovdjuren ha en negativ effekt på en försörjande ekosystemtjänst. Jakt på björn producerar kött, som därmed är en försörjande tjänst. Pälswerk från de stora rovdjuren var och skulle kunna vara en försörjande tjänst.

- 2 Reglerande tjänster – De stora rovdjurens påverkan på klövvilt skulle kunna ge reglerande tjänster som t.ex. en minskning av skador på skogs- och jordbruksgrödor vid förekomst av rovdjur. Men effekterna av rovdjur på klövvilt beror på sammanhanget och i många fall styrs tätheten av klövvilt inte bara av rovdjur utan även av jakt på klövvilt och markanvändning.

En annan tänkbar reglerande tjänst skulle kunna vara att stora rovdjuren reglerar mindre rovdjur som i sin tur reglerar annat vilt (kaskadeffekter). Ökade populationer av småvilt som ett resultat av kaskadeffekter från stora rovdjur skulle kunna leda till ökade försörjande tjänster (ökad jakt på småvilt och produktion av kött) och ökade kulturella tjänster (förhöjd naturupplevelse). Effekterna av stora rovdjur på mindre rovdjur och deras bytesdjur beror även detta på sammanhanget och tätheten av mindre rovdjur och deras bytesdjur påverkas också av många andra faktorer förutom stora rovdjur.

- 3 Stödjande tjänster – Det är svårt att se någon stödjande tjänst för rovdjur.
- 4 Kulturella tjänster – Närvaro av rovdjur skulle kunna ge kulturella tjänster. Naturupplevelsen kan öka bara av att veta att det finns rovdjur i ett område. Det finns också turistföretag som specialiserat sig på guidning och exkursioner med inriktning på de stora rovdjuren. Jakt på rovdjur kan vara en utmanande och berikande del i vissa jägares liv.

Artfakta

Varg (*Canis lupus*)

Vargens historiska utbredning sträcker sig över så gott som hela det norra halvklotet från Europa via Asien till Nordamerika. Idag är vargens utbredning mindre och mer uppdelad men uppvisar på många håll en positiv utveckling. I Fennoskandien (skandinaviska halvön + Finland) finns vargen idag främst i Mellansverige, sydöstra Norge och östra och sydvästra Finland. Vargen är den största arten i familjen hunddjur. Flera olika underarter av varg har identifierats men det faktiska antalet är oklart. Skandinaviska vuxna vargar väger vanligen 30–50 kg men storleken varierar mellan olika populationer och ökar vanligen mot norr. Hanarna är 20–25 % tyngre än honorna. Vargen lever i flockar som egentligen är familjegrupper och som oftast består av två vuxna djur och deras avkommor. Vargen har ett monogamt parningssystem vilket innebär att en tik vanligtvis parar sig med endast en hane och vice versa, och paret håller ihop tills den ena partnern dör. Skilsmässor av annat skäl är extremt ovanliga. Vargtiken får vanligtvis sin första kull vid 2 års ålder och valparna föds i slutet av april eller början av maj. Vargarna kan reproducera sig varje år upp till en ålder av mer än 10 år. Den maximala livslängden för vilda vargar ligger på 12–14 år. Tidig könsmognad, föryngring varje år, och stora kullar med upp till 11 valpar gör att vargen har potential för en mycket hög årlig populationstillväxt (ca 40 %). Detta innebär att populationen nästan kan fördubblas på 2 år under gynnsamma förhållanden. Vargarna håller revir som i Skandinavien varierar mellan 300 och 1500 km².

Varg – Pixabay.com

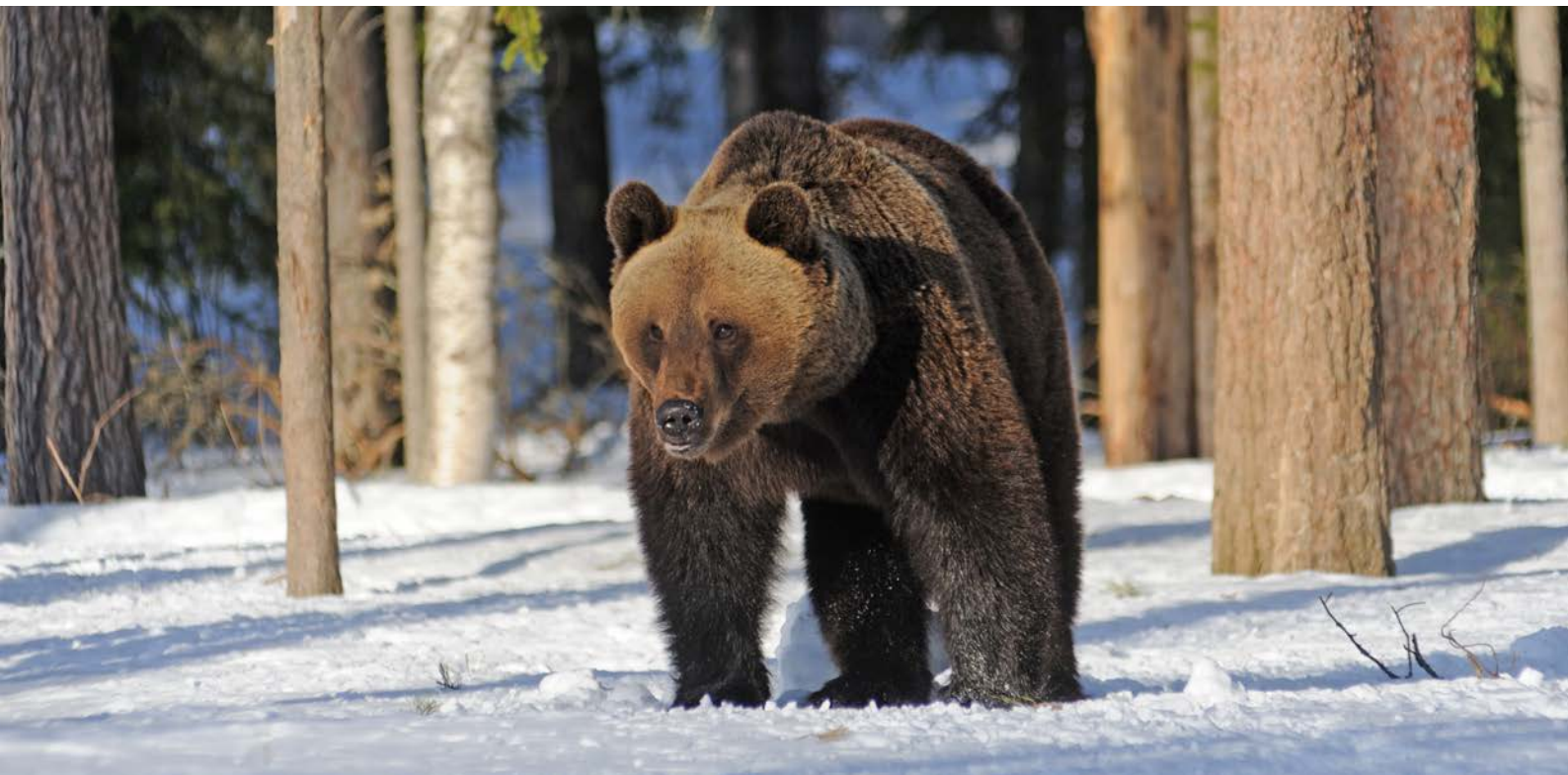


Vargen lever nästan uteslutande av animalisk föda. Vanligtvis dödar den sina bytesdjur själv, men den kan också utnyttja kadaver efter andra rovdjur. Vargens val av bytesdjur beror till stor del av vilka arter som är tillgängliga, men medelstora – stora växtätare är de typiska bytena. Variationen av bytesarter är dock stor, från smågnagare, mindre rovdjur och skogsfåglar till stora klövdjur som älg och bison (*Bison bison*). Större klövdjur som älg, kronhjort och vildren är viktiga bytesdjur för varg över stora delar av dess utbredningsområde. I Skandinavien är älgen det primära bytesdjuret. Andra vanliga bytesarter här är rådjur men arter som kronhjort, dovhjort och vildsvin kan också bli vanliga i dieten om vargpopulationen får en mer sydlig utbredning än den har idag. I områden där de naturliga bytesdjuren är få kan tamboskap utgöra en stor del av dieten. Tamren är ett vanligt bytesdjur för de vargar som lever i eller vandrar genom norra delen av Skandinavien.

Brunbjörn (*Ursus arctos*)

Brunbjörnen har liksom vargen sin utbredning över stora delar av det norra halvklotet men den är mer begränsad än vargens. I Nordamerika, där den i vissa delar kallas grizzly, har den en tydlig nordvästlig utbredning. Den förekommer även i stora delar av Europa och Asien, från Skandinavien i väster till Kamtjatka i öster. I Europa är populationen huvudsakligen begränsad till norra Sverige, norska gränsområdena mot Sverige och Finland, samt sydöstra Finland. Den finns även i vissa delar av Centraleuropa såsom Karpaterna, Balkan och Pyrenéerna. Brunbjörn tillhör familjen björnar och man har identifierat 15–20 olika underarter av brunbjörn i världen. Vuxna hanbjörnar väger på hösten, när de är som tyngst, 150–300 kg medan honorna är betydligt mindre, och väger 60–200 kg. Det förekommer dock stora variationer mellan olika populationer.

Brunbjörn – foto: Henrik Andrén.



Björnarna har ett promiskuöst parningssystem, där en hona kan para sig med flera hanar, och en hane med flera honor. Björnhonor i Skandinavien föder sina första ungar som tidigast vid 4–5 års ålder och föder därefter 1–3 ungar vartannat eller vart tredje år. Födseln sker i mitten av januari när hon ligger i ide. Björnar lever vanligen ensamma med undantag för brunstperioden och för reproducerande honor som lever med sina ungar till dess att de lämnar modern vid 1,5–2,5 års ålder. Björnar kan bli 20–25 år gamla. Den relativt sena könsmodnaden, små kullar, och att de bara reproducerar sig vartannat eller vart tredje år, gör att björnen har en betydligt lägre populationstillväxt än t.ex. vargen. Under gynnsamma förhållanden kan tillväxten uppgå till som högst 12–13 % per år. Björnen är en allätare, och lever på en varierad diet av både animalisk och vegetabilisk föda. Behovet av animaliskt protein är störst under våren när björnen just har vaknat ur sin vintersömn. Den konsumerar då gärna gamla kadaver men kan även döda större bytesdjur som älgar. Under sensivår och försommar är årskalvar av hjorddjur som ren och älg en viktig del av dieten, medan vegetation och insekter (främst myror) blir allt viktigare senare på sommaren. Under hösten utgör bär en viktig födoresurs för björnen, men det förekommer att den dödar hjorddjur även under sensommar och höst.

Lodjur (*Lynx lynx*)

Det Euroasiatiska lodjuret, som är den art vi har i Skandinavien, förekommer från Atlanten i väster till Stilla Havet i öster, och från Ishavet i norr till Medelhavet, Kaspiska havet och Himalaya i söder. Lodjuret förekommer i stora delar av Skandinavien. En vuxen lodjurshane väger 20–25 kg medan en hona väger 15–20 kg. I Skandinavien har lodjuren hemområden som varierar mellan 300 och 700 km² för honor och mellan 600 och 1700 km² för hanar.

Lodjur – foto: Henrik Andrén.



Lodjuret har ett polygynt parningssystem, d.v.s. en hane kan para sig med mer än en hona. Paret går tillsammans endast några dagar medan honan brunstar, resten av året lever de åtskilda. Hemområden för stora dominanta hanar överlappar flera honors hemområden. Parningen sker i mars och ungarna föds i maj–juni. Ungefär hälften av honorna får sin första kull vid 2 års ålder och övriga från 3 års ålder. Vanligtvis föder honorna ungar varje år, men hoppar ibland över ett år, förmodligen beroende på tillgången av föda. Ungarna går tillsammans med honan under nästan hela sitt första levnadsår. De lämnar oftast honan i samband med nästa års brunstperiod, ibland något senare, men alltid i god tid före nästa födsel. Kullstorleken varierar mellan 1 och 4 ungar (i genomsnitt 2 ungar). Lodjur kan bli 10–15 år gamla. Lodjuret är en lever främst av byten den slagit själv och prefererar rådjur där sådana förekommer. I renskötselområdet är tamren det viktigaste bytet. Även hare (*Lepus* spp.), ripa (*Lagopus* spp.), orre (*Lyrurus tetrix*), tjäder (*Tetrao urogallus*) och smågnagare ingår i lodjurets diet. Ungefär hälften av ungarna dör före 1 års ålder, medan överlevnaden är hög för vuxna lodjur. De vanligaste dödsorsakerna för vuxna lodjur är legal och illegal jakt. I södra Sverige ökar dödlighet orsakad av skabb och trafikdöd. Lodjurspopulationer har en potentiell tillväxttakt på 25–30 % per år.

Järv (*Gulo gulo*)

Järven har en cirkumpolär utbredning, och finns i nordliga tundra-, bergs- och barrskogsområden i Europa, Asien och Nordamerika. I Europa finns järven i Norge, Sverige, Finland och Ryssland. I Skandinavien finns järven längs hela fjällkedjan och i norra Sveriges skogsland ner till Värmland och södra Dalarna. Järven är det största mårddjuret. Hanar väger i genomsnitt omkring 15 kg och honor omkring 10 kg. Järvar är revirhävande, men reviren kan överlappa något mellan grannar av samma kön. Hemområden är i genomsnitt 700 km² för hanar och 200–300 km² för honor. De har ett polygynt parningssystem, där hannen vanligen parar sig med flera honor, vars revir hans eget överlappar med. Parningen sker från april till augusti. Järvarna har fördröjd implantation, vilket innebär att det befruktade ägget fäster vid livmoderväggen och börjar utvecklas först under efterföljande vinter. Kullstorleken är en till tre ungar som föds i mitten av februari, vanligen i en lya, som i fjällen oftast är utgrävd i hård snö. Honorna kan föda ungar redan vid 2 års ålder, men vanligen reproducerar de sig första gången när de är 3–4 år gamla. I genomsnitt är det endast drygt hälften av honorna som är äldre än 2 år som får fram ungar under ett visst givet år. Reproduktionen påverkas av både honornas ålder och födotillgången. Järven är både asätare och rovdjur, och i dieten ingår ofta klövvilt i form av bytesdjur och kadaver. Järvar i Skandinavien utnyttjar i stor utsträckning kadaver som lämnats av lodjur och varg. I renskötselområdet domineras dieten av tamren. Utanför renskötselområdet är älg viktig som föda; främst i form av rester från älgjakten och som kadaver som varg lämnat efter sig. Åtlar som lagts ut av jägare för

vakjakt på t.ex. räv- och björn, är också en viktig födokälla. I övrigt lever järvar av smågnagare, skogshare (*Lepus timidus*), skogsfågel, bäver (*Castor fiber*) och andra mindre bytesdjur. Den vanligaste dödsorsaken hos vuxna järvar i Sverige är illegal jakt, medan predation mellan järvar är den viktigaste dödsorsaken bland ungar den första våren och sommaren. I Sverige är omfattningen av illegal jakt tillräcklig för att begränsa, men inte stoppa populationstillväxten. Järvpopulationer har en potentiell tillväxttakt på 10–15 % per år.

Järv – Pixabay.com



Rödräv (*Vulpes vulpes*)

Rödräven har en mycket stor utbredning som inkluderar Europa, Asien, Nordamerika och nordligaste delarna av Afrika, och den är även introducerad i Australien. I Sverige förekommer rödräv allmänt i hela landet, från fjällen i norr till de skånska slätterna i söder. Räven är mycket anpassningsbar till nya miljöer och förkommer även mitt inne i större städer. Den är en allätare, men smågnagare (främst skogssork [*Myodes glareolus*] och åkersork [*Microtus agrestis*]) är den huvudsakliga födan. Räven är även ett betydelsefullt rovdjur på rådjurskid och hare. En vuxen hona väger ca 6,5 kg medan hanen väger ca 8 kg. I glesa populationer lever räven vanligtvis i par med årsungarna, men i tätare populationer, förekommer det att räven lever i grupper, med ungar från föregående år som fortfarande är kvar i reviret. Räven får för det mesta mellan 3 och 5 valpar. Rävens hemområden varierar i storlek mellan 5 och 20 km².



Rödräv – foto: Anders Jarnemo.

Kungsörn (*Aquila chrysaëtos*)

Kungsörnen finns i Europa, Asien, Nordamerika och nordligaste delarna av Afrika. I Sverige förekommer kungsörn i hela landet, men häckar främst i Norrlands inland, på Gotland och i Skåne. Kungsörnen lever framförallt på mindre och medelstora fåglar och däggdjur, men utnyttjar även kadaver. Tjäder, orre, ripa och hare är de vanligaste bytena, men även rödräv och renkalv finns med bland bytesdjuren. En vuxen kungsörn väger mellan 3,5 och 6 kg och honan är större än hanen. Kungsörnen är monogam och paren håller ihop i flera år. Paren utnyttjar ett hemområde på 100–500 km². Kungsörnen blir könsmogen vid 4–6 års ålder. Kullstorleken varierar mellan 1–4 ägg och i genomsnitt producerar ett örnpär 0,5 flygga ungar per år (d.v.s. ungar som överlever tills de blir flygfärdiga), men reproduktionen kan variera starkt mellan år. Kungsörnar kan bli upp till 30 år gamla.



Kungsörn – foto: Anders Jarnemo.

Tabell 1. Sammanfattande artbeskrivningar för de stora rovdjuren, samt rödräv och kungsörn i Skandinavien.

	Varg	Björn	Lodjur	Järv	Rödräv	Kungsörn
Kullstorlek (vanligt förekommande)	4–8	1–3	2–3	1–3	3–5	1–4 ägg
Intervall mellan kullar (år)	1	2–4	1	1–3	1	1–2
Brunsttid parningssäsong	Feb/mars	Maj/juni	Mars	April/aug	Feb/mars	Mars
Vikt hanar (medel)	40–55	150–300	20–25	15	8	3,5
Vikt honor (medel)	30–45	60–200	15–20	10	6,5	5
Ålder för första reproduktion	2–3	4–5	2–3	3–4	2–3	4–6
Socialt system	Par/flockar	Solitär	Solitär	Solitär	Par/familjer	Par
Hemområdes-storlek (km ²)	300–1500	150–400 honor 800–1000 hanar	300–700 honor 600–1700 hanar	100–300 honor 500–900 hanar	5–20	100–500
Potentiell årlig populationstillväxt (utan jakt)	30–40 %	12–13 %	25–30 %	10–15 %	20–30 %	2–4 %
Maximal livslängd (år)	12–14	20–25	10–15	10–15	5–10	20–30

Älg (*Alces alces*)

Älgar förekommer i norra Europa, Asien, och Nordamerika. I Sverige täcker utbredningen nästan hela landet utom Gotland, från barr- och fjällbjörkskogarna längst i norr ner till norra Skåne. Älgar lever till största delen ensamma utom under den tid då kon går tillsammans med kalven. Framförallt i norra delen av landet förekommer att älgar under vintern kan samlas i grupper i vissa dalgångar och mer födorika områden med mindre snö. Tillfälliga grupper med tjurar förekommer också, såväl före som under parningstiden. Hemområdena varierar mellan ca 1000 och 4000 ha (10–40 km²) och är mindre för kor än för tjurar och minskar i storlek ju längre söderut i Sverige man kommer. Efter att i det närmaste varit utrotad i början av 1800-talet ökade den svenska älgpopulationen mycket starkt under framförallt 1960- och 1970-talet. Detta resulterade i en avskjutning som slog någon sorts världsrekord med 175 000 fällda älgar under jakten 1982. Därefter har älgpopulationen minskat. De senaste åren har avskjutningen varierat mellan 80 000 och 100 000 älgar per år. Över stora delar av Sverige varierar tätheten av älg mellan 5 och 10 älgar per 1000 ha. Med en relativt jämn könskvot tillväxer en sådan population, utan stora rovdjur, med ca 20–25 % varje år. Vuxna älgkor väger i allmänhet 300–400 kg och tjurar 400–500 kg. En nyfödd kalv väger 10–15 kg, men redan samma höst når de vanligen en vikt upp mot 120 kg och ibland mer. Kor kan bli 15–20 år gamla medan tjurarna sällan blir äldre än 12–13 år. Brunsten (parningsperioden) börjar i slutet av september och pågår fram till mitten av oktober och är några veckor senare i norr än i söder. Efter parningen följer en dräktighet på ca åtta månader. Älgkorna får vanligtvis sina första kalvar vid 2 års ålder.

Kalvarna föds i senare halvan av maj eller början av juni. Vanligtvis får kon en kalv men ungefär 30 % av korna får tvillingar och enstaka gånger förekommer trillingar. Kalvarna stannar med kon i ett år innan hon stöter bort dem inför nästa kalvning. Älgen är en s.k. selektiv kvistbetare vilket innebär att den under snöperioden finner sin mat i trädsiktet. Framförallt äter den då kvistar och skott av lövträd men i brist på detta så är tall en vanlig födokälla. Under barmarksperioden betas dessutom markskiktet, framförallt bärris och ljung (*Calluna vulgaris*), men hyggesväxter som hallon (*Rubus idaeus*) och mjölkört (*Chamaenerion angustifolium*) är också attraktiva.



Älg – foto: Anders Jarnemo.

Kronhjort (*Cervus elaphus*)

Kronhjorten återfinns i vilt tillstånd i hela Europa, delar av Nordafrika och till västra Centralasien. I Nordamerika förekommer en mycket nära släkting, wapiti (*Cervus canadensis*). I Sverige förekommer kronhjort i alla län utom Gotland. Utbredningen är dock mycket ojämn, vanligast är kronhjort i stora delar av Götaland samt i lokala bestånd i Svealand och några få områden i Norrland. På senare år har kronhjortens utbredning ökat markant. Den årliga avskjutningen ligger för närvarande runt 8000 djur. Arten anses dock öka i de flesta områden där den förekommer. Den årliga tillväxten före jakt och utan predation ligger som mest på ca 20 %. Kronhjorten har en relativt låg tillväxttakt, huvudsakligen beroende på att hindarna blir könsmogna sent och föder sin första kalv först vid 3 års ålder och att de endast föder en kalv per år. Mindre än en procent av hindarna föder tvillingar. Kronhindar i

det vilda kan bli 20 år gamla men det finns exempel på djur som blivit 25 år och som också haft kalv i så hög ålder. Efter knappt åtta månaders dräktighet föds kalven mellan andra halvan av april och slutet av maj, vilket innebär att kronhjorten är den av våra vilda hjortdjur som föder tidigast på året. Vid födseln väger kalven 6–10 kg. Pälsen är de första månaderna rödbrun med ljusa fläckar vilket förmodligen ger ett visst kamouflage. I Sverige pågår brunsten från senare delen av augusti till början av oktober, med en topp i mitten av september. Det vanligaste brunstsystemet är att de vuxna handjuren försöker hålla ihop och försvara grupper av hindar i s.k. harem. Hjortarnas horn är fullt utvecklade först vid 10 års ålder. Den vuxna hanhjorten når ofta en vikt på 200 kg men kan uppgå till 300 kg. Hinden är betydligt mindre och kroppsvikten är sällan över 150 kg. Kronhjorten är ett socialt djur där hindarna lever i flockar som består av närbesläktade hondjur, deras kalvar och fjolårskalvar. Hjortarna lever i regel åtskilda från hindar och kalvar när det inte är brunst och kan då röra sig i särskilda handjursflockar s.k. herrklubbar. När det gäller födoval intar kronhjorten en mellanställning mellan älg och dovhjort. Den kan överleva på enbart gräsbete, men bär- och andra markris är också en viktig födokälla, liksom örter, löv, kvistar, knoppar, samt bark av diverse trädslag. Den klarar snö väl och sparkar sig ner genom snötäcket, åtminstone vid måttliga snödjup. Beroende på landskapstyp rör sig kronhjortarna över 500–4000 hektar (5–40 km²) på årsbasis – om säsongsvandringar undantas. Särskilt handjuren kan genomföra milslånga vandringar mellan brunstplatserna.



Kronhjort – foto: Anders Jarnemo.

Dovhjort (*Dama dama*)

Dovhjorten är mindre än kronhjorten men nästan dubbelt så stor som rådjuret. Före senaste istiden sträckte sig utbredningsområdet från Danmark i norr till södra Europa, Turkiet och Mellanöstern i söder och öster. Efter senaste istiden låg den naturliga utbredningen inte längre norrut än Medelhavsområdet. Den historiska utbredningen i övriga Europa har styrts med hjälp av människan där t.ex. romarna tog dovhjorten till England. I Sverige introducerades den på 1500-talet. Sedan dess har populationen spridit sig mycket långsamt och förekommer fortfarande nästan enbart i anslutning till de platser där de släppts ut. Först under de senaste 10–20 åren har en verklig förändring i förekomst och avskjutning skett, och 2016 rapporterades avskjutningen vara nästan 39 000 djur och den förekommer nu lokalt i hela Götaland och södra Svealand. Världens nordligaste vildlevande population finns i trakten av Umeå. Arten anses vara beroende av vinterutfodring i hela Svealand och Norrland. Populationens beräknade årliga tillväxttakt före jakt och utan stora rovdjur ligger runt 15–20 %. De flesta dovhjortar har om sommaren en rödbrun päls med vita fläckar, svart rygglinje och vit buk. På vintern är den mer gråbrun. Det finns dock en stor variation i pälsfärgen mellan olika individer och populationer. Vissa dovhjortar har en svart- eller vit grundfärg. Beroende på ålder väger handjuren 65–130 kg (ju äldre desto tyngre), medan hondjuren väger endast 40–60 kg. Hornen bärs endast av hanen och är fullt utvecklade tidigast vid 5 års ålder. Hindarna kan bli över 20 år gamla medan handjuren sällan blir mer än 8–10 år. Brunsttiden infaller normalt under senare halvan av oktober och varar till början av november. Hindarna blir könsmogna vid 1,5 års ålder och föder sin första kalv vid 2 års ålder efter knappt åtta månaders dräktighet. Vid födseln väger kalven mellan 2,5 och 5 kg. Dubbelkalv förekommer endast vid mindre än 1 % av födslarna. Hindar, kalvar och unga handjur bildar ofta mer eller mindre löst sammansatta flockar. I glesa populationer med fasta grupper och bra födotillgång sammansluter sig flera flockar till större hjordar.



Dovhjort – foto: Anders Jarnemo.

Utanför brunstperioden lever hanhjortarna ofta i rena hangrupper, som upplöses inför brunsten då de uppsöker sina brunstplatser. Vid kapital ålder (6–10 år) har hanhjortarna i allmänhet högst parningsframgång, därefter börjar de gå i retur och dör några år senare, ofta av utmärgling efter brunsten. Dovhjorten beskrivs ofta som en ren gräsbetare, vilket är något förenklat. Visserligen kan den äta en hel del gräs och klara sig på det, men en blandad diet är det vanligaste, där en mängd andra födoväxter än gräs ingår. Till skillnad från de övriga hjortdjuren ingår dock mycket lite rent kvistbete i dieten, även om bärris, ljung och örter uppskattas. På årsbasis är ett normalt hemområde på ca 1000 ha (10 km²), med relativt små könsskillnader, men med tydliga säsongs- och åldersskillnader. Det är speciellt de yngre hanhjortarna som rör sig över större arealer, som på årsbasis kan uppgå till 2000–3000 ha (20–30 km²). Hindarna krymper sina områden till endast 20 ha under de två första veckorna efter kalvningen då kalven fortfarande trycker, medan hanhjortarna under hela sommaren rör sig på 100–200 ha.

Rådjur (*Capreolus capreolus*)

Det europeiska rådjuret förekommer från Atlantkusten i väst till Uralbergen i öst, och från taigabältet i Skandinavien och Ryssland i norr till Medelhavet och Svarta havet i söder. Högsta tätheterna finns i norra kontinentala Europa och södra Skandinavien. Rådjuret finns i nästan alla naturliga miljöer, vilket visar på dess goda anpassningsförmåga. I Skandinavien är det endast i alpina områden ovan trädgränsen som rådjuret är fåtaligt eller saknas helt. Under 1980-talet och tidigt 1990-tal växte rådjurspopulationen i Sverige mycket snabbt. Ökningen sammanföll med rävs-kabbens utslagning av rävpopulationen, och kulminerade runt början av 1990-talet och avskjutningen slog rekord 1993 då nästan 400 000 djur sköts. I takt med att rävpopulationen återhämtade sig och lodjurspopulationen började expandera söderut sjönk avskjutningen, och ligger nu (2017) relativt stabilt runt 100 000 djur per år. Den i Sverige högsta dokumenterade tillväxttakten (utan stora rovdjur, jakt och räv) är uppmätt till 37 %. Hondjur och handjur är mycket lika både till utseende och storlek, förutom bockarnas hornuppsättning. Vuxna djur väger 20–30 kg, bockarna är något (5 %) tyngre än getterna. Brunsten inträffar från slutet av juli till slutet av augusti. Geten saknar ombrunst, vilket innebär att hon bara har en chans att paras varje år. Rådjurens reproduktionscykel är därför unik bland hjortdjuren och innefattar en så kallad fördröjd fosterutveckling. Detta betyder att fosterutvecklingen inte tar ordentlig fart förrän de befruktade äggen fäster (implanteras) i livmoderväggen, vilket normalt sker under månadsskiftet januari–februari (i Sverige) och först då inleds en normal tillväxt av embryot. Geten föder sedan 1–4 kid i maj juni, efter tio månaders dräktighet. Kiden väger vid födseln 1–1,5 kg. Två eller tre kid är den vanligaste kullstorleken hos vuxna getter, medan förstföderskor oftare får endast ett kid. Kullar på fyra är mer ovanligt, men förekommer ändå regelbundet i lågt antal och under gynnsamma förhållanden. Kullstorleken hos

rådjur styrs främst av getens kondition, som i sin tur påverkas av områdets födotillgång. Vid höga populationstätheter med stark födokonkurrens sjunker kullstorlekarna kraftigt. Kiden följer geten till ca ett års ålder då de normalt blir könsmogna. I Sverige blir rådjur sällan äldre än 11–12 år, geten blir något år äldre än bocken. Rådjur är ensamlevande djur, bortsett från get och kid som lever tillsammans under större delen av kidens första levnadsår.



Rådjur – foto: Anders Jarnemo.

Getternas hemområden varierar kraftigt i storlek beroende på miljön, och styrs främst av födotillgången. I blandad jordbruksmark/skogsmark i södra Sverige kan de vara så små som 25 ha (0,25 km²), medan det i Bergslagen mätts upp hemområden på upp till 500 ha (5 km²). Förutom födotillgången påverkas hemområdenas storlek även av den lokala rådjurspopulationens täthet, genom att de rör sig i allt mindre områden när tätheten stiger. Den vuxna bocken hävdar revir från ca 2 års ålder, från början av april till dess att brunsten avklingat i slutet av augusti. Reviret försvaras och vaktas aktivt mot andra bockar. Storleken på ett sådant parningsrevir varierar kraftigt men är i allmänhet 1,5 gånger större än getens hemområde. Själva kärnområdet i reviret, där i princip inga andra bockar tillåts, är dock betydligt mindre, kanske bara några 10-tals hektar. Under övrig tid på året lever bocken ett stillsamt liv som i mycket påminner om getens. I jordbrukslandskap kan man vintertid se större grupper av rådjur (>4 djur) som åtminstone periodvis går tillsammans och söker föda. Rådjuret är en extremt selektiv ört- och lövbetare med krav på högt näringsinnehåll och hög smältbarhet, det vill säga en föda utan alltför högt fiberinnehåll. Under vintern äter rådjur i skogslandskapet främst bärris och ljung, i rena jordbruksområden är vintergröna grödor viktiga. Om snödjupet förhindrar bete på dessa arter kan rådjuren under en begränsad tid leva på skott från buskar, barr- och lövträd. Vintergröna gräs och halvgräs, som kruståtel (*Avenella flexuosa*) och vårfryle (*Luzula pilosa*), kan också ingå i dieten. Under sommaren ingår ett 100-tal örter och lövträd/buskar i dieten.

Vildsvin (*Sus scrofa*)

Vildsvinets ursprungliga utbredningsområde sträckte sig från västra Europa till Sydostasien och kan uppdelas i en mängd underarter eller raser. Det har introducerats i Nordamerika, Sydamerika och Australien och har därför idag en nästan världsvid utbredning. I Sverige utrotades vildsvinet i slutet av 1600-talet. Efter rymningar från hägn etablerades i mitten på 1970-talet en liten population i Sörmland. Populationen har därefter spridits, bl.a. genom fler rymningar, och troligen också en del olagliga utsläpp. Nu förekommer vildsvin i samtliga län i södra Sverige och även i södra Norrland. År 1990 rapporterades en avskjutning om knappt 350 djur men 2016 hade den siffran ökat till ca 100 000 skjutna djur. Vildsvinspopulationens beräknade årliga tillväxttakt utan jakt och stora rovdjur är mer än 30 %, förutsatt att väderleken varit gynnsam under kulingarnas första levnadsmånad. Den vuxna suggan väger vanligen runt 100 kg och galten upp mot 200 kg.



Vildsvin – foto: Anders Jarnemo.

De vuxna djuren är svarta medan de yngre (30–40 kg) är bruna och de små kulingarna är rödbruna med ljusa ränder. Båda könen har s.k. betar, som består av förlängda hörntänder i både över- och underkäken. Mest uttalat är detta i underkäken, där tänderna får en krökt form med spetsen riktad utåt-uppåt. Dessa tänder har öppna rötter och är därför i ständig tillväxt och syns tydligt hos galtar redan vid 2 års ålder. Betarna används av båda könen vid slagsmål och interna uppgörelser, men även vid födosök. Yngre galtar kan slå följe med varandra under en kort tid medan vuxna galtar (>2 år) lever som enstöringar förutom under parningssäsongen. Vuxna suggor kan bilda relativt stora grupper med olika generationer av besläktade suggor och kulingar, men det vanligaste är att de bildar mindre grupper med enbart

sina egna avkommor. Maxåldern i det vilda är under 10 år. Det finns ingen klart avgränsad brunstperiod, men de flesta parningarna tycks ske under oktober–december. Suggan är dräktig i knappt fyra månader och cirka 85 % av födslarna i Sverige sker under februari till maj. Vissa år antyds en liten födelsetopp också i augusti–september, vilket sannolikt kan vara ett resultat av parning under ombrunst för suggor som förlorat sina kultingar under våren. Vanligtvis föder suggorna 5–6 kultingar, men upp mot 9 kultingar kan förekomma. Vildsvin är allätare, men 90 procent av deras föda består av vegetabilier, gräs, bär, frukt, svamp och inte minst spannmål när det förekommer. De animaliska inslagen i dieten består av ägg och fågelungar, smågnagare, as, mask och insekter, men även kadaver av större däggdjur kan förekomma. Vildsvinen är inte revirhävdande och rör sig över relativt stora arealer. Hemområdena varierar mellan ca 200 och 400 ha (2–4 km²) i Götaland.

Ren (*Rangifer tarandus*)

Ren är ett hjortdjur som förekommer i en mängd underarter på tundran och i skogsområden i norra Eurasien, norra Nordamerika och på Grönland. Renen utmärker sig genom att vara det enda hjortdjur där båda könen har horn. Den nordamerikanska vildrenen, caribou, är känd för att göra mycket långa säsongsvandringar. Vildren i Fennoskandia vandrar inte lika långt, men hos skandinavisk tamren förekommer långa vandringar eller transporter mellan vinter- och sommarbeten. Arten är det enda hjortdjur som i större utsträckning domesticerats. I Sverige förekommer endast tamrenar, medan det i både Norge och Finland förekommer vildrenar. Antalet tamrenar i Sverige är ungefär 250 000 efter slakt. Ungefär 55 000 renar slaktas årligen. Den årliga tillväxttakten hos svensk tamren, utan stora rovdjur, är ca 30 % vid en könskvot på ca 80 % vajor (hondjur) och 20 % sarvar (handjur). Tamrenen bildar hjordar med framför allt vajor och deras kalvar, medan sarvarna ofta lämnar hjorden efter brunsten och bildar smågrupper. Kroppsvikten varierar beroende på kön, ålder, årstid och levnadsområde och varierar vanligtvis mellan 80 och 120 kg för sarvar och mellan 70 och 90 kg för vajor. Brunsten börjar i september, varvid sarvarna samlar ett harem som vaktas mot rivaler. Vajorna blir vanligtvis könsmogna vid 1,5 års ålder och föder normalt en kalv varje år upp till 12–14 års ålder. Dräktigheten varar i drygt sju månader och kalvarna föds i april–maj och väger vid födseln 4–6 kg. I Skandinavien utgörs vårbetet av olika gräs och halvgräs som tidigt skjuter gröna skott. Efter hand blir inslaget större av olika örter och när nattfrosten kommer börjar renen mer och mer beta ris, främst ljungris och blåbär (*Vaccinium myrtillus*), och olika marklavar. Vintertid utgör olika träd- och marklavar den helt dominerande födan. Om tillfälle bjuds äter renen gärna gröna delar och knoppar av ris, gräs och örter även på vintern. Utfodring av tamren förekommer ofta, speciellt under vintrar med svåra förhållanden för renen.



Ren – Pixabay.com

Tabell 2. Sammanfattande artbeskrivningar för de potentiella bytesdjuren för de stora rovdjuren i Skandinavien.

	Älg	Kronhjort	Dovhjort	Rådjur	Vildsvin	Ren
Antal avkomor/år	≤2	1	1	≤3	≤6	1
Brunsttid	Sept/okt	Sept	Okt/nov	Juli/aug	Sept/dec	Sept/okt
Vikt hanar (levande)	400–500	200–250	80–120	25–30	150–200	80–120
Vikt honor (levande)	300–400	100–150	45–65	25–30	70–100	70–90
Ålder för första reproduktion	2–3	2–3	2	2	1,5	2
Socialt system	Solitär	Hondjur grupplevande	Hondjur grupplevande	Solitär	Hondjur grupplevande	Hondjur grupplevande
Hemområdes-storlek (km ²)	10–40	5–25	10–20	0,5–5	30–100	Migrerande
Potentiell årlig populationstillväxt (utan jakt/slakt och predation)	20–35 %	10–20 %	10–20 %	25–35 %	30–45 %	20–30 %
Livslängd (år)	15–20	15–20	10–20	10–12	5–10	–
Årlig avskjutning	90 000	10 000	40 000	100 000	100 000	55 000 (slakt)

Effekter av varg och björn på annat vilt

Sammanfattning

Effekterna av vargens och björnens predation på bytesdjurens antal varierar kraftigt, från obetydliga till mycket kraftiga, vilket leder till stora skillnader i så kallade sekundära effekter på vegetationen. En stor del av de nordamerikanska studierna av vargens och björnens inverkan på andra arter i ekosystemet är genomförda i områden där människan har mycket liten påverkan på ekosystemet, något som skiljer sig från stora delar av Skandinavien. Effekterna av varg och björn på det skandinaviska ekosystemet blir sannolikt mindre eftersom både rovdjurens och bytesdjurens populationsstorlek huvudsakligen regleras genom jakt. I Skandinavien har björn och varg främst effekt på älgpopulationen. Effekten är kraftigast där båda dessa rovdjur förekommer i samma områden och där alternativa bytesdjur är få. I sådana områden kan björnens och vargens predation på älg helt eller delvis förhindra en jaktlig avkastning, särskilt där älgpopulationens täthet är låg på grund av en tidigare hård jakt. Även rovdjurens blotta närvaro har i nordamerikanska studier visat sig ha en viss eller t.o.m. stark effekt på bytesdjurens beteende genom att utgöra en riskfaktor i miljön. I Skandinavien har de studier som gjorts på effekten av vargens och björnens närvaro på beteendet hos älg endast visat på en svag eller i de flesta fall en omätbar effekt. Vargens och björnens predation har i Skandinavien visats ha en annan intressant effekt på ekosystemen genom att skapa tillgång till föda för en mängd asätande arter, som gynnas av resterna från de dödade bytesdjuren (kadavren). I Skandinavien liksom i andra områden har vargens predation på älg eller hjort främst skapat en jämnare tillgång på kadaver över året. Men även om ett stort antal arter av både fåglar och däggdjur konsumerar dessa kadaver är det fortfarande oklart om, och i vilken omfattning, som denna resurs leder till effekter på konsumenternas populationsdynamik (d.v.s. populationernas antal, sammansättning, dödlighet, reproduktion, m.m.). Studier av interaktioner mellan björn och varg tyder på att det förekommer en viss konkurrens mellan dessa två rovdjur. Man har dock inte kunnat påvisa någon effekt av vargens närvaro på lodjur. Vid en eventuell framtida expansion av varg och björn till de södra delarna av Svealand och till Götaland kommer åtminstone vargens predation troligen att mer riktas mot alternativa bytesarter till älg, såsom rådjur, vildsvin, kronhjort och dovhjort.

Čoahkkáigeassu

Váikkhus návddi ja biertna predašuvnnas bivddáhaslohkui sáhtta rievdat sakka, mearkkašmeahtumiin gitta oalle stuorra váikkhusaide, mii dagaha stuorra earuhusaid nu gohččoduvvon nuppáldas váikkhusat šaddogearđai. Stuorra oassi davviamerihká dutkamiin návddi ja biertna váikkhusas eará šlájaide ekovuogádagas lea čadahuvvon guovlluin gos olbmui lea oalle unna váikkhus ekovuogádahkii, juoga mii lea earru stuorra oasi Skandináviain. Váikkhusat návddis ja biertnas skandináva ekovuogádahkii lea jáhkehahtti unnit dalle go sihke meahcielliid ja bivddáhasaid populašuvdnasturrodat stuorimus oassái muddejuvvo bivdu bokte. Skandináviass bierdna ja návdi eanemusat váikkuhit sarvvačeardda. Váikkhus lea stuorimus doppe gos goappaš meahciealibat leat seammá guovllus ja gos molssaevtolaš bivddáhasat lea unnán. Dakkár guovlluin biertna ja návddi predašuvdna sarvvas ollásit dahje oassái eastá bivddolaš dietnasa, erenoamážit doppe gos sarvačeardda lohku lea unni dan dihte go ovdal lea leamaš garra bivdu. Maid meahciealibiid gávdnan lea davviamerihkálaš dutkamiin vuosehan ahte lea muhtin dahje vel garra váikkhus bivddáhasaid láhttemis go dagaha vára birrašis. Skandináviass dutkamat mat leat dahkon váikkhusas návddi ja biertna gávdnamis ja sarvvaid láhttemis vuosehan unna dahje vel váikkhusa man ii sáhte mihtidit. Návddi ja biertna predašuvdna Skandináviass lea vuosehan eará miellagiddevaš váikkhusa ekovuogádahkii go ráhkada borramuša mánggaid háskaborri šlájaide, geaidda lea buorre go bázašat goddojuvvon bivddáhasain (háskkain). Skandináviass dego eará guovlluin návddi predašuvdna sarvvas dahje ruksegottis eanemusat lea dagahan eanet jeavddalaš fidnema jagi miehtá. Muhto váikko stuorra šládjalohku sihke lottit ja njiččehasat borret daid háskkaid de lea ain eahpečielggas jus, ja man ollu, dán resursa váikkuha borriid populašuvnna dynamihka (namalassii populašuvnna oktiibidju, jápmin, laskan, jna.) Dutkamat interakšuvnnain biertna ja návddi gaskal vuoseha ahte gávdno muhtin gilvu daid guokte meahcielliid gaskkas. Muhto ii leat sáhttan vuosehit makkárga váikkhusa albasiidda go návddit gávdnojit. Jus boahpteáiggis lassána návdi ja bierdna oarji osiin Svealándas ja Götalándii de goitge návddi predašuvdna jáhkehahtti boahá leahkit molssaevtolaš bivddáhasšlájat dego sarvvat, dego vuovderuoiggut, meahccespiinnit, ruvdnogoddi ja luostegoddi.

Björnens och vargens inverkan på olika ekosystem i Nordamerika

Vargens och björnens påverkan på älg i Alaska och Kanada

En omfattande litteraturgenomgång av totalt 74 studier över effekterna av björnens och vargens predation i Alaska presenterades av Boertje m.fl. (2010). Av dessa studier fokuserade 10 på att undersöka predationens betydelse för dödligheten hos älg i system bestående av älg-varg-björn. Studierna använde sig av sändarförsedda djur och löpte över flera år. För nio av dessa tio studier var predation (huvudsakligen av kalv) den viktigaste dödsorsaken som påverkade populationsdynamiken i älgpopulationen jämfört med annan typ av dödlighet som jakt, utmärgling, sjukdom och väderrelaterad dödlighet. I den tionde studien var predation och täthetsberoende faktorer lika viktiga begränsade faktorer på populationen (Boertje m.fl. 2009).

I fyra av studierna i Alaska analyserade forskarna omfattningen av den totala årliga dödligheten i älgpopulationen (Boertje m.fl. 2009). För tre av studierna på älg som hade relativt sett låg täthet och där predation från björn dominerade, uppgick den sammanlagda årliga dödligheten från varg och björn till 31–41 % av älgens sommarpopulation. Forskarna bedömde att predationstrycket var tillräckligt stort för att förhindra en positiv tillväxt i dessa älgpopulationer. I den fjärde älgpopulationen uppgick den predationsrelaterade dödligheten till 19 % av sommarpopulationen och älgpopulationen uppvisade en positiv tillväxt. I samtliga fyra studier omfattade predationen huvudsakligen älgkalvar (75–88 %). Dessa studier visade därmed att de stora rovdjuren kunde begränsa älgpopulationerna genom predation som primärt var riktad mot årskalv (Gasaway m.fl. 1983, 1992, Boertje m.fl. 2009).

I de fyra studierna som skattade den årliga dödligheten på älg dödade björn (brunbjörn och svartbjörn [*Ursus americanus*]) 9–27 % av älgarna medan vargen stod för 8–15 % av den årliga dödligheten (Boertje m.fl. 2009). I sju av totalt åtta olika studier av predation på älg från varg och björn fann forskarna att brunbjörn eller svartbjörn var den viktigaste predatorn på älgkalv och i samtliga åtta studier drog man slutsatsen att den kombinerade predationen från brunbjörn och svartbjörn var den viktigaste dödsorsaken för älgkalv. Man fann vidare att huvuddelen av denna predation var additiv d.v.s. att dessa älgar skulle ha överlevt om det inte hade dödats av rovdjur. I områden där brun- och svartbjörn är de huvudsakliga predatorerna kan en omfattande jaktlig begränsning av varg leda till en måttlig ökning i älgpopulationens storlek (Ballard m.fl. 1987, Ballard 1991). I områden där varg är den huvudsakliga predatorn på älg leder en omfattande reglering av vargpopulationen oftast till en snabb ökning i älgpopulationens storlek (Boertje m.fl. 2009). En brist i dessa studier är dock att man inte har skiljt på predation från brunbjörn och svartbjörn. Detta är av särskilt intresse för Europa och Asien eftersom det i dessa ekosystem endast finns brunbjörn.

Vargens påverkan på hjort Nordamerika

En litteraturgenomgång av 40 olika studier som tog upp olika aspekter av den samlade effekten av de stora rovdjurens (framförallt varg, puma [*Puma concolor*] och prärievarg [*Canis latrans*]) predation på hjort (vitsvanshjort [*Odocoileus virginianus*] och åsnehjort [*O. hemionus*]) visade att det inte fanns några enhetliga resultat (Ballard m.fl. 2001). Effekten av predation i dessa populationer var starkt beroende av tätheten i hjortpopulationerna och dess relation till områdets biologiska bärförmåga. Hjortpopulationer som befann sig nära områdets biologiska bärförmåga uppvisade ingen effekt av predation. För hjortpopulationer som låg klart under områdets biologiska bärförmåga såg man dock en predationseffekt. Dödligheten orsakad av predation sjönk när rovdjurspopulationerna begränsades genom jakt. Endast en studie kunde dock visa på ett direkt positivt samband mellan hjortpopulationens storlek och jaktuttaget av rovdjur. Sammanställningen indikerade att predation från varg, puma, och prärievarg tillsammans kan påverka hjortpopulationerna i vissa områden och under vissa förhållanden. Den kombinerade effekten av hjortdjurens populationstäthet (i förhållande till biologiska bärförmågan), väderlek, typen av habitat och graden av mänsklig påverkan samt antalet och typen av rovdjursarter, påverkar dock starkt rovdjurens inverkan på hjortpopulationerna.

Vargens påverkan på wapiti i Yellowstone

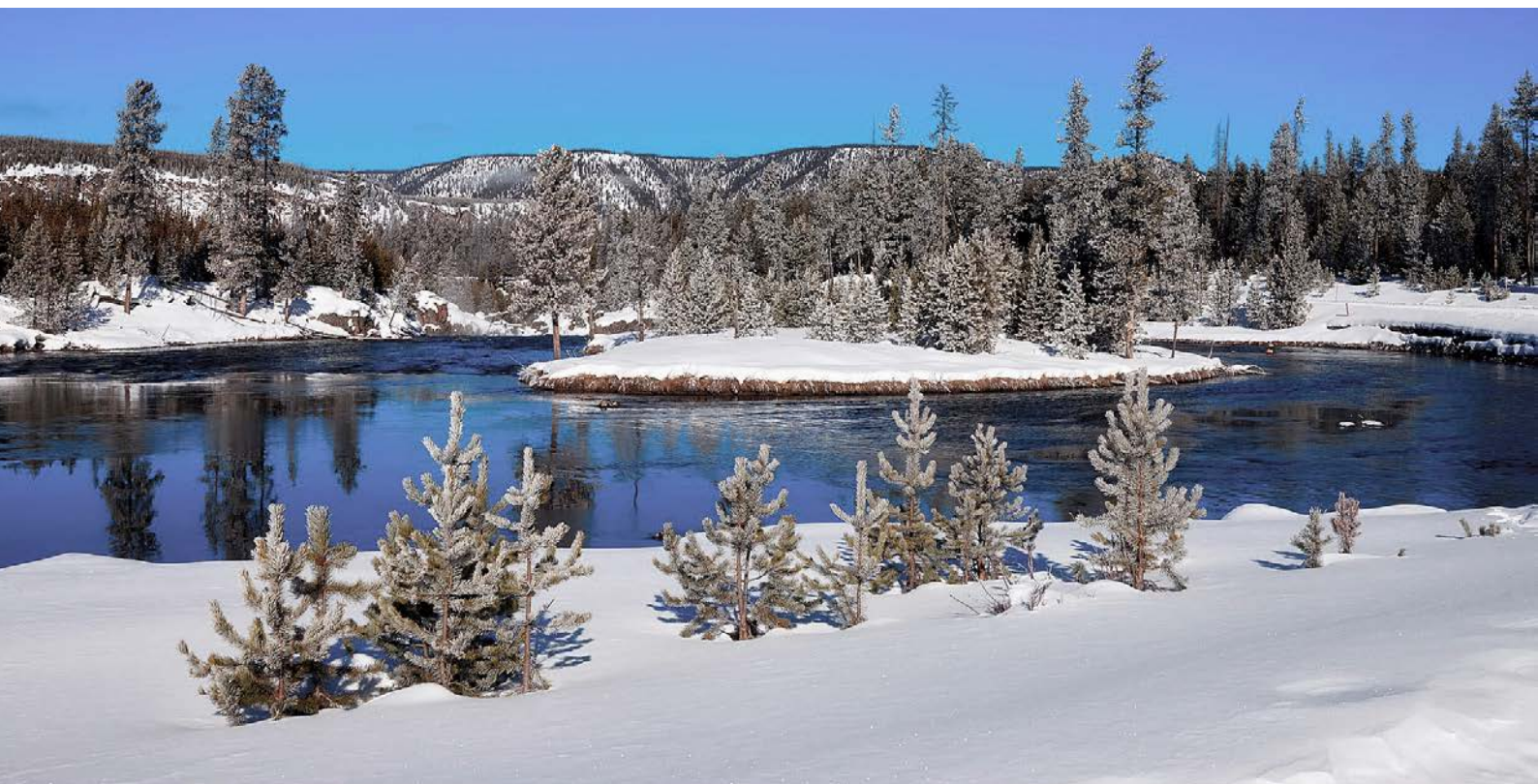
Sedan återintroduktionen av varg till Yellowstone Nationalpark i USA under åren 1995 och 1996 då totalt 31 vargar flyttades till parken efter en frånvaro på ca 70 år, har detta ekosystem varit fokus för mycket omfattande ekologiska studier från olika forskargrupper. Forskargrupperna har dragit olika slutsatser om hur vargar och andra rovdjur har påverkat ekosystemet under de senaste årtiondena. En nyckelart i systemet är den nordamerikanska kronhjorten (wapiti) som genom sitt stora antal och starka populations-svängningar har en stark inverkan på andra arter. En av kärnfrågorna är därför om, och i vilken utsträckning, dessa delpopulationer av wapiti begränsas av predation från främst varg, men även av andra arter av stora rovdjur som brunbjörn (grizzly), puma och prärievarg. En alternativ förklaring till predationshypotesen, är att wapitipopulationerna framförallt styrs av födobegränsning i kombination med varierande väderförhållanden. Dessutom är mänsklig jakt en viktig faktor för de wapitipopulationer som under vissa perioder av året säsongsvandrar till områden utanför nationalparken. Andra delpopulationer uppehåller sig helt innanför nationalparkens gränser, där jakt och annan mänsklig påverkan är nästintill obefintlig. Ytterligare en viktig aspekt är att den totala populationen av wapiti har haft en nedåtgående trend som startade redan innan vargarna återintroducerades till nationalparken. Vi redogör nedan för de olika forskargruppernas i frågan om vargens roll i detta ekosystem.

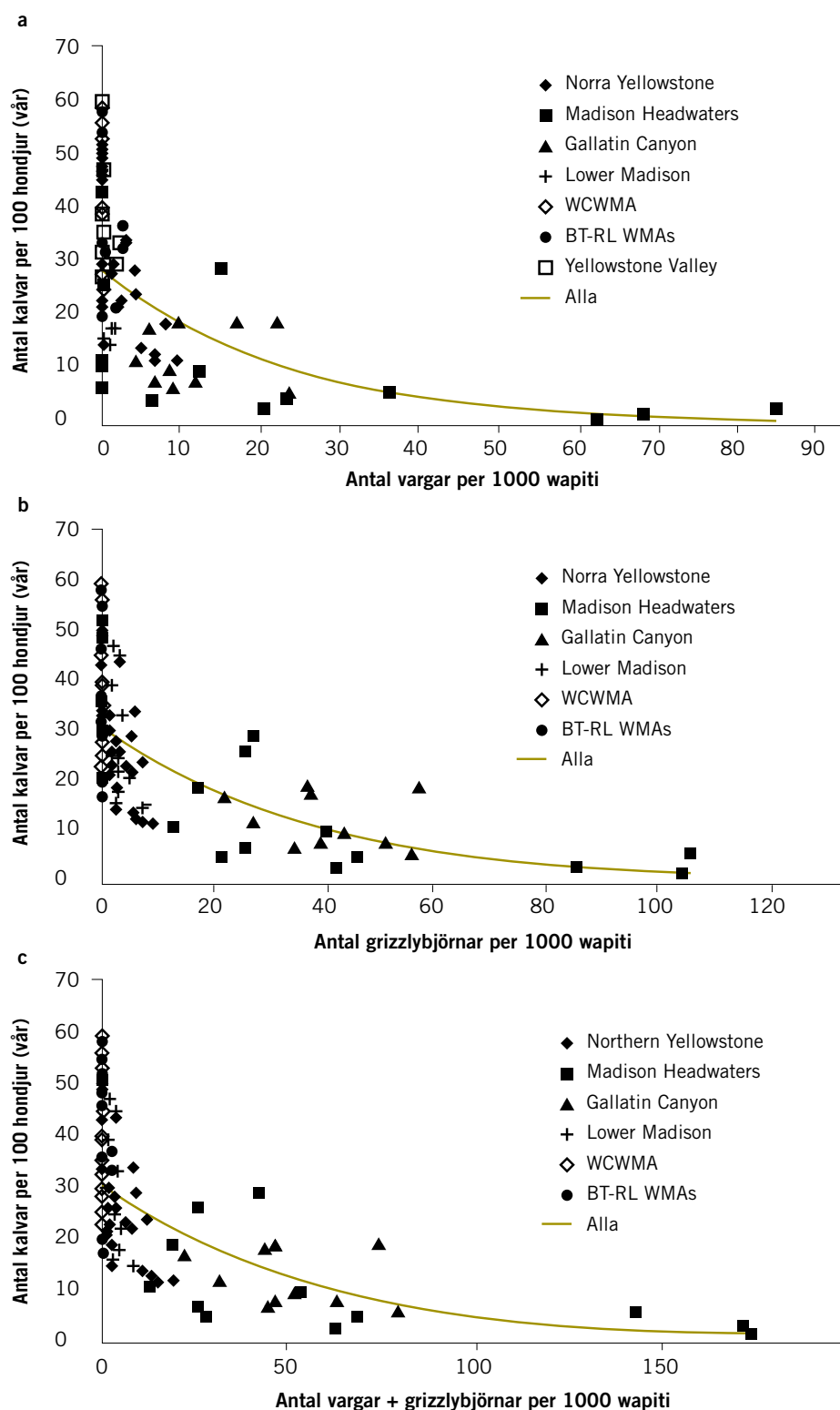
VARG OCH BRUNBJÖRN HAR HAFT EN AVGÖRANDE INVERKAN PÅ WAPITIPOPULATIONEN

En av forskargrupperna följde utvecklingen i sju delpopulationer av wapiti i relation till olika biotiska och abiotiska faktorer, inklusive olika typer av rovdjurssamhällen och jakttryck (Garrot m.fl. 2009). Två av dessa delpopulationer hade sin utbredning helt eller nästan helt inom nationalparkens gränser och var därför helt eller till största delen fredade från mänsklig jakt. De övriga fem delpopulationerna levde till varierande del på statlig eller privat mark utanför parken där jakt utgjorde en begränsande faktor av olika styrka. För samtliga sju delpopulationer hade viktig kunskap om populationernas sammansättning (s.k. demografiska data) registrerats under flera årtionden redan före återintroduktionen av varg, och blev därför viktiga som referensvärden vid bedömningen av vargens effekter.

Forskargruppen fann inget stöd för att födotillgången påverkade dräktigheten eller konditionen hos hindarna (eller kalvarna) vilka var nära de maximala värden som kan förväntas hos wapiti. Forskarna bedömde därför inte det som troligt att lägre dräktighet var orsaken till den låga rekryteringen av kalvar (mätt i antal kalvar per 100 hindar under vintern) som observerades i vissa av delpopulationerna efter återintroduktionen av varg. Däremot fann man ett starkt negativt samband mellan kvoten rovdjur (varg och brunbjörn) per wapiti och storleken på rekryteringen av kalv i populationerna (Figur 12). Man drog därför slutsatsen att predation var den faktor som till största delen styrde rekryteringen av kalv samt att predationen var huvudsakligen additiv till annan typ av dödlighet, d.v.s. att de flesta av kalvarna som dödats av rovdjur skulle ha överlevt om det inte hade dödats av rovdjur. Man fann även ett visst stöd för att dödligheten hos vuxna hindar ökade med den växande populationen av varg och att åtminstone en del av denna ökade dödlighet var additiv till andra typer av dödlighet.

Yellowstone nationalpark – Pixabay.com





Figur 12. Antal kalvar per 100 hindar på vinterområden i sju olika populationer av wapiti i relation till antalet vargar och brunbjörnar per 1000 wapiti. Figur A visar antalet kalvar per 100 hindar i relation till antalet vargar per 1000 wapiti, 1986–2007. Figur B visar antalet kalvar per 100 hindar i relation till antalet brunbjörnar per 1000 wapiti för sex populationer av wapiti (Yellowstone Valley ej inkluderad) 1986–2006. Figur C visar antalet kalvar per 100 hindar i relation till antalet vargar och björnar per 1000 wapiti för sex olika populationer av wapiti 1986–2006 (Yellowstone Valley ej inkluderad) (från Hamlin m.fl. 2009).

Resultaten visade även att wapitipopulationerna generellt minskade i storlek i de områden som hade mycket varg och brunbjörn i relation till antalet wapiti, d.v.s. en hög kvot av rovdjur per bytesdjur. Däremot fann man att andra populationer av wapiti var stabila eller ökade i antal och att detta var förknippat med lägre tätheter av varg och brunbjörn i kombination med ett moderat jaktuttag av wapiti. I den wapitipopulation som hade den högsta kvoten av rovdjur/bytesdjur (Madison Headwaters) minskade antalet wapiti med 60–70 % efter vargens återkomst. Eftersom vargarna i detta område även hade ett alternativt bytesdjur i form av bison, bedömde forskarna att vargens och björnens predation kan komma att helt utradera denna wapitipopulation. Detta beror på att populationerna av rovdjur kan behålla en hög täthet även vid mycket låga tätheter av deras primära bytesdjur (wapiti) eftersom de till stor del då kan livnära sig på det alternativa bytesdjuret (bison). Detta ekologiska förhållande som har fått namnet ”skenbar konkurrens”, förändrar förutsättningarna för de arter/populationer av bytesdjur som prefereras av rovdjuren. De alternativa bytesdjurens bidrar därmed till att hålla predationstrycket på den primära bytesarten på en hög nivå, även efter att de minskats av det hårda predationstrycket.

Sammantaget visar resultaten från dessa studier att effekten av varg på en bytespopulation kan variera och till viss del styras av typen av markanvändning och mänsklig påverkan. Vargarna hade en stark inverkan i de områden där de var skyddade från jakt och tilläts öka i antal (d.v.s. i nationalparken), och/eller i områden där det var få konflikter med boskapsnäringen och därför endast lite skyddsjakt på varg. Däremot var vargarnas effekt på wapiti lägre i områden där tamdjursskötsel och angrepp av varg på tamdjur var vanligare, vilket resulterade i skyddsjakt som reducerade antalet vargar per wapiti till en lägre nivå. Slutsatsen från denna studie, d.v.s. att predation från främst varg och brunbjörn till stor del kan styra populationsutvecklingen hos den primära bytesarten, är densamma som dragits i ett stort antal andra studier i Nordamerika av olika ekosystem bestående av varg, björn och olika arter av klövdjur (Van Ballenberge 1987, Ballard 1991, Gasaway m.fl. 1992, Crete 1998, 1999, Kunkel & Pletcher 2000, Hebblewhite & Pletscher 2002, Hebblewhite m.fl. 2005, Creel m.fl. 2007).

EN ALTERNATIV FÖRKLARINGSMODELL TILL NEDGÅNGEN I WAPITIPOPULATIONEN

En alternativ förklaring till att vargen skulle vara den huvudsakliga orsaken till utvecklingen av wapiti i Yellowstone har presenterats av en annan forskargrupp (Vucetich m.fl. 2005, Peterson m.fl. 2014). Dessa forskare fokuserar på den största av delpopulationerna av wapiti (Northern Range) och menar att nedgången från ca 17000 till 8000 individer under den tioårsperiod som följde på vargarnas återetablering (1995–2005) inte primärt var orsakad av vargens predation (Vucetich m.fl. 2005). Istället pekar dessa forskare på att många olika faktorer tillsammans bidrog till denna nedgång. En av dessa faktorer är jakt, eftersom utbredningen av denna wapitipopulation

sträcker sig med ca en tredjedel utanför nationalparkens gränser, där jakttrycket på populationen ökade från ca 6 % till 9 % i samband med återetableringen av varg. En annan viktig faktor som dessa forskare pekar på, är årligt förekommande variationer i väderlek (främst nederbörd), som till stor del styr födans näringsinnehåll för växtätare som wapiti. En tredje viktig faktor är ökningen av andra rovdjurspopulationer i området, som brunbjörn och puma. Brunbjörn visade sig vara den viktigaste predatorn på wapitikalv under sommaren, då brunbjörn och svartbjörn tillsammans stod för 58–60 % av dödligheten, medan vargen stod för 14–17 % (Barber-Meyer m.fl. 2008). Sammantaget menar forskarna att wapitipopulationen skulle ha uppvisat i stort samma utveckling under 1995–2005 utan vargens närvaro, d.v.s. vargens predation var huvudsakligen kompensatorisk och skulle ha ersatts av annan typ av dödlighet om inte vargarna funnits. Efter 2005 har vargens predationstryck ökat väsentligt och därmed i högsta grad bidragit till wapitipopulationens fortsatta nedgång. Den kombinerade predationen från brunbjörn, puma och svartbjörn är dock lika stor eller större jämfört med den från varg (Peterson m.fl. 2014).

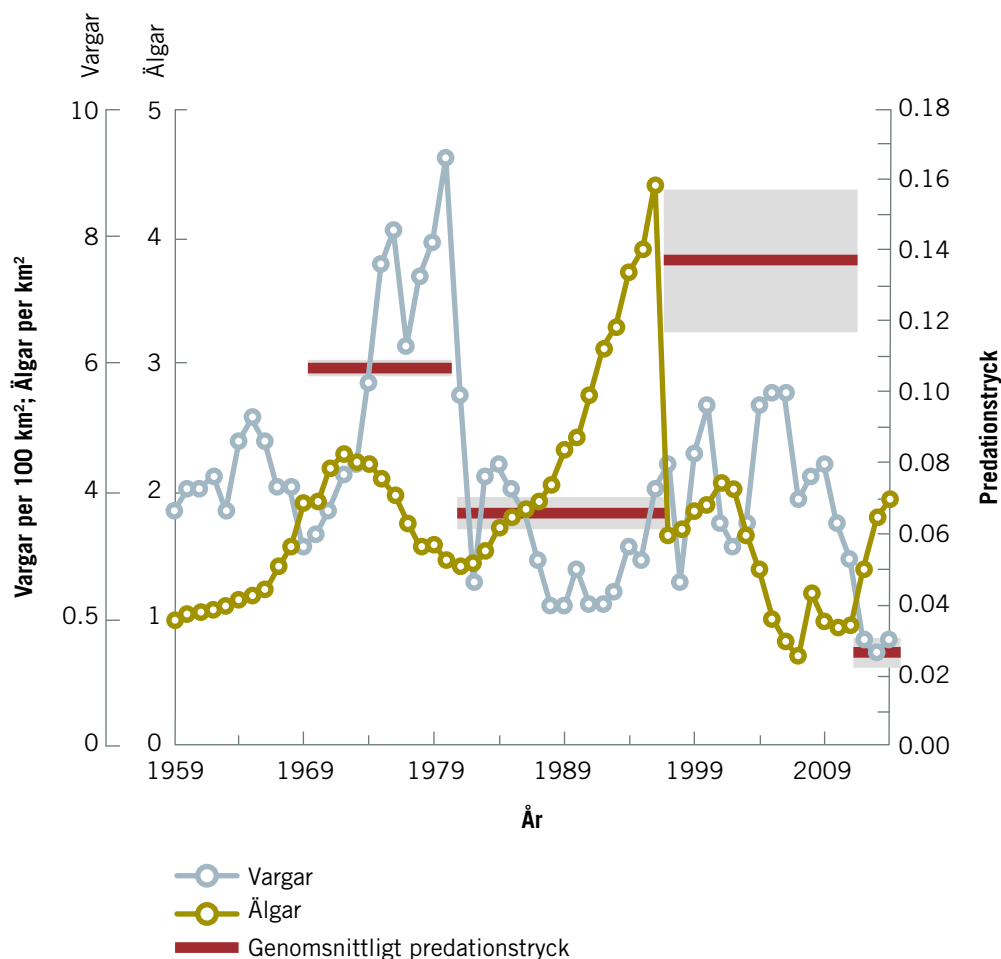
Varg och älg på Isle Royale

Den kanske mest berömda studien av hur rovdjur kan påverka sina bytespopulationer kommer från Isle Royale, en 540 km² stor ö i Lake Superior i nordöstra USA. Detta ekosystem skiljer sig från de flesta andra genom att det endast involverar en art av rovdjur (varg) och en art av större bytesdjur (älg). Älgen utgör ca 90 % av vargarnas totala intag av föda, medan bäver och hare ingår till mindre del. I detta system har man noggrant kunnat följa populationsdynamiken hos och interaktionerna mellan varg och älg i mer än 50 år (Peterson m.fl. 1998, 2014, Vucetich & Peterson 2004b).

Studierna visar att vargarnas predation har varit en viktig faktor för älgarnas populationsdynamik. Årliga skattningar av variationen i älgpopulationens tillväxt visar att tillväxten är starkt relaterad till vargarnas predationstryck (andel av älgpopulationen som dödas av varg). Totalt förklaras 67 % av skillnaden i älgpopulationens tillväxt mellan år av den årliga variationen i vargarnas predationstryck. Variationen i antalet vargar mellan olika år var också mycket viktigare för att förklara variationen i predationstrycket jämfört med någon typ av variation i väderlek som t.ex. vinterns hårdhet.

Under de senaste 50 åren har predationstrycket från varg på älg genomgått flera olika faser där olika faktorer har spelat en viktig roll för dynamiken hos både varg och älg (Figur 13). Under perioden 1971–1980 var predationstrycket högt (i medeltal ca 11 %) och hade stark inverkan på älgpopulationen. Under de följande två åren skedde en kraftig nedgång i vargpopulationen som en följd av födobegränsning och sjukdom (Parvovirus, CPV) som människan hade fört med sig till ön via hundar. Under samma tidsperiod påverkades vargpopulationen även av inavel. Under det följande årtiondet var antalet vargar lågt och predationstrycket på älg minskade till ca 6 %. Som ett svar på det minskade predationstrycket ökade älgpopulationen dramatiskt, från

ca 1,5 till 5 älgar per km² under perioden 1981–1995. Två separata händelser i slutet av 1990-talet resulterade än en gång i en förändring av dynamiken mellan varg och älg. Efter en speciellt hård vinter 1996 i samband med omfattande födobrist för älgarna (orsakad av hög älgthet under flera år) så kraschade älgpopulationen och minskade med 60 %. Under vintern 1998 invandrade en varg från fastlandet till ön och hävde därmed temporärt den inavel som hämmade vargpopulationen. Som en följd av reducerad inavel och hög födotillgång (hög älgthet) ökade vargpopulationen åter i antal, vilket resulterade i ett hårt predationstryck (ca 14 %) på älgpopulationen, som i sin minskade till den lägsta nivån sedan studiens början 1959. Omkring 2011 hade den positiva effekten av den invandrade vargen på inaveln avstannat, och vargpopulationen minskade återigen i antal. Detta ledde till att predationstrycket på älg sjönk till en ny lägsta nivå (ca 3 %) under 2012–2014, vilket i sin tur ledde till en fördubbling av antalet älgar under denna treårsperiod.



Figur 13. Antalet vargar (blå) och älgar (grön) i Isle Royale nationalpark under perioden 1959–2014. Horisontella röda linjer illustrerar det årliga predationstrycket i de fyra olika faserna beskrivna i texten (grå boxar) och predationstryckets variation (± 1 SE) (från Peterson m.fl. 2014).

Effekter av rovdjurens närvaro på bytesdjurens beteende

Stora rovdjur som varg och björn påverkar inte bara sina bytesdjurs antal genom direkt predation, utan även genom indirekta effekter som att påverka bytesdjurens beteende, s.k. beteendeeffekter (eller riskeffekter). Dessa beteendeeffekter uppstår genom att bytesdjuren ökar sin överlevnadschans genom att anpassa sitt beteende för att undvika attacker från rovdjur. Dessa förändringar i beteende är oftast kostsamma för bytesdjuren genom att de inte samtidigt kan maximera sitt födointag och minimera risken att dödas av rovdjur. Att aktivt undvika rovdjur medför att bytesdjuren har mindre tid över för t.ex. intag av föda och för vila. Forskning på andra djurgrupper har visat att dessa beteendeeffekter ibland kan vara av större betydelse för bytespopulationens dynamik jämfört med de direkta effekterna av predation (Creel & Christianson 2008).

Inom den viltekologiska forskningen på rovdjurens inverkan på bytesdjuren har man fram till nyligen oftast mätt den direkta effekten av predation och ignorerat beteendeeffekter. Olika typer av beteendeeffekter hos bytesdjur är ökad vaksamhet, förändringar i gruppstorlek, val av habitat, rörelse- och aktivitetsmönster, eller migration över stora områden. Dessa beteendeförändringar kan i förlängningen även påverka fysiologin hos bytesdjuren och därmed påverka reproduktion och dödlighet (Creel m.fl. 2007).

I områden som under lång tid har haft ett intakt system av både rovdjur och bytesdjur kan man förvänta sig att beteendeanpassningarna är väl utvecklade bland bytesdjuren. Det är mer oklart hur starkt dessa beteendeeffekter visar sig i områden där bytesdjur under en lång tid har levt utan rovdjur. I sådana områden förväntas att bytesdjuren successivt förlorar dessa beteendeanpassningar och t.ex. blir mindre vaksamma (Blumstein & Daniel 2005). Om rovdjuren sedan återkoloniserar dessa områden kan det medföra ett starkt tryck på bytesdjuren att åter anpassa sitt beteende till en ökad predationsrisk. Återkolonisationen av varg och björn till Skandinavien erbjuder en möjlighet att undersöka om, och i så fall hur, dessa rovdjur påverkar beteende hos olika arter av bytesdjur. Detta är speciellt intressant mot bakgrund av att det skandinaviska skogsekosystemet är starkt påverkat av skogs- och jordbruk, vilket resulterar i en småskalig landskapsstruktur till skillnad från många andra studieområden. I nordamerikanska nationalparker är landskapsstrukturen mer storskalig och ofta tillåter god sikt över stora områden, för både rovdjur och bytesdjur.

Vi börjar avsnittet om beteendeeffekter med en översiktlig genomgång av nordamerikanska studier som har inriktats på att belysa effekter av rovdjurens närvaro (eller återkomst) på en rad olika aspekter av bytesdjurens beteende. Därefter fokuserar vi på vad som är funnet om detta ämne i Europa och tills sist i Skandinavien.

I Yellowstone nationalpark har omfattande studier genomförts på om och i så fall hur bytesdjurens beteende har förändrats efter vargarnas återkomst. Beteendet hos framförallt wapiti och bison har studerats noggrant, och flera studier har visat att vaksamheten, mätt som hur mycket tid som ägnas åt att

spana och lyssna, ökade kraftigt hos de djur som lever i områden med varg jämfört med de som lever i områden som saknar eller har låg förekomst av varg (Laundré m.fl. 2001, Childress & Lung 2003, Liley & Creel 2008). Ökad vaksamhet observerades dock bara hos hindar, medan handjur inte visade någon förändrad vaksamhet med ökad närvaro av varg. Författarna förklarade detta med att trots att handjuren var den kategori som prefererades av varg, så var dessa i så dålig kondition efter brunsten att de helt enkelt inte hade "råd" att öka sin vaksamhet eftersom detta även innebar ett minskat intag av föda vilket påverkade deras möjlighet att överleva vintern (Winnie & Creel 2007).

Ökad risk för predation förväntas även påverka gruppstorleken hos grupplevande arter, oftast i form av att gruppstorleken då ökar. Fördelen med ökad gruppstorlek anses bl.a. vara en kollektivt ökad chans att tidigt upptäcka rovdjur, men även ökad försvarsförmåga (t.ex. hos bison). En nackdel med ökad gruppstorlek kan dock vara ökad risk för gruppen att upptäckas av rovdjur. I en studie i Yellowstone fann man att gruppstorleken hos wapiti minskade i områden med varg (Creel & Winnie 2005), och man drog slutsatsen att skälet var att detta minskade risken för upptäckt av varg. Andra studier visade att wapiti även reagerade på närvaron av varg genom att välja betesområden med kortare avstånd till skog, eller att helt lämna öppna gränsområden där de vanligtvis konsumerar föda, för att söka skydd i angränsande skogsområden (Hernandez & Laundré 2005, Creel m.fl. 2008). I Yellowstone fann man även att wapiti hade ändrat sitt habitatval efter att vargarna återintroducerades till parken (Mao m.fl. 2005). Efter återintroduktionen valde wapitihjortarna under sommaren att vistas i mer höglänta områden och i mer slutna habitat som minskade risken för möten med varg. En forskargrupp i Yellowstone nationalpark visade även att närvaron av varg kunde leda till lägre dräktighet hos bytesdjuren, och förklarade detta med att dessa utsattes för en högre stressnivå (Creel m.fl. 2007).

Andra studier har däremot inte kunnat påvisa några tydliga effekter av vargens återkomst på beteende hos det primära bytesdjuret. Två studier som undersökte effekten av vargens närvaro på dräktigheten hos wapitihindar kunde inte finna något stöd för att vargens närvaro skulle påverka dräktigheten som en följd av ökad stressnivå (White m.fl. 2011, Middleton m.fl. 2013). En annan studie kunde inte finna något stöd för att vargarnas närvaro påverkade gruppstorleken hos wapiti, men att den istället var starkt påverkad av både typen av habitat och av jakt från människan (Gude m.fl. 2006). Där emot fann man i stöd för att vargarna påverkade wapitins rörelser och fördelning i landskapet, så att denna blev mer varierad i områden där vargarna jagade ofta, en beteendeeffekt som även kunde styrkas i en annan studie (Gower m.fl. 2009).

Få studier har undersökt om och vilka beteendeeffekter som har behållits i områden där stora rovdjur under en längre tid har varit frånvarande. En studie undersökte om svartsvanshjortar på en ö utanför Kanadas västkust fortfarande reagerade på lukten av vargurin trots att detta rovdjur varit borta från ön i mer än 100 år. Hjortarna reagerade starkt på lukten av vargurin,

men visade förvånande nog ingen reaktion på lukten av ett annat rovdjur (svartbjörn) som varit konstant närvarande på ön under samma tidsperiod (Chamaillé-Jammes m.fl. 2013). Studien visar att vissa beteendeeffekter kan bevaras hos bytesdjur under lång tid efter att det aktuella rovdjuret har försvunnit från ekosystemet.

Trofiska kaskadeffekter på vegetationen

VARG – YELLOWSTONE

Ett antal studier har försökt tolka hur vargarnas och andra rovdjursarters återkomst till Yellowstone har påverkat vegetationen i ekosystemet. Flertalet av studierna har presenterat resultat över hur tillväxten av främst asp och sälg har ökat i samband med ökningen av rovdjur. Man har från dessa resultat dragit slutsatsen att rovdjurens återkomst har påverkat flera nivåer i näringskedjan, genom att predationen har reducerat växttätarna vilket i sin tur har lett till ökad vegetationstillväxt. Sådana effekter över flera näringsnivåer kallas trofiska kaskadeffekter (Ripple m.fl. 2001, Ripple & Beschta 2007, Ripple m.fl. 2013). Dessa studier har dock kritiserats av andra forskargrupper där man har ifrågasatt både metoderna och hur man bör tolka resultaten från dem (Kauffman m.fl. 2010, Winnie 2012, Eisenberg m.fl. 2013). Ett problem med att förklara orsaken till eventuella förändringar på vegetationen i detta ekosystem är att det är svårt att se enhetliga mönster, eftersom det tycks finnas stora lokala skillnader i vegetationens tillväxt i nationalparken. Ett annat problem är att eventuella förändringar av vegetationen i samband med ökningen av rovdjur i själva verket kan vara kopplade till andra faktorer, vilket gör det svårt att uttala sig om vilken betydelse som rovdjuren har haft. I dagsläget saknas forskningsresultat som med säkerhet kan separera effekterna av ett minskat betestryck från wapiti, temperaturförändringar, nederbörd, snöförhållanden, grundvattennivå, bete från tamboskap (inom vissa delar av området) samt konkurrens med barrträd. Återkolonisationen av bäver till vissa delar av parken anses av vissa forskare (Mech 2012) vara en viktig orsak till ökad vattennivå vilket i sig starkt påverkar tillväxten av b.l.a. sälg. En viktig kritik av slutsatsen att återkomsten av varg har orsakat en trofisk kaskad i detta system, är att denna slutsats baserats på studier av växtsamhällen (asp, sälg, kanadapoppel [*Populus x canadensis*]) som endast omfattar ca 4 % av områdets areal. Även om dessa växtsamhällen är mycket viktiga för vissa djurgrupper som fåglar och insekter så sker de flesta ekosystemprocesser i de 75 % av parken som består av gräsängar och barrskog (Peterson m.fl. 2014).

VARG – ISLE ROYALE

Via sin effekt på älgpopulationen så har vargarna även haft en betydande inverkan på vegetationen på Isle Royale. Den viktigaste födoväxten för älg på ön är balsamgran (*Abies balsamea*). I vissa delar av ön har det hårda betestrycket från älg förhindrat trädbildning av balsamgran, och utbredningen av korta och buskliknande träd återspeglar många årtionden av hårt betes-

tryck. Under slutet av 1990-talet hindrades stora bestånd av balsamgran från att växa högre än älgens beteshöjd. Det hårda betestrycket orsakades av en älgpopulation som ökat i samband med en nedgång i vargpopulationen, till följd av sjukdom och inavel. Denna händelsekedja ledde till den första dokumentationen av en trofisk kaskad i ett större ekosystem på land (McLaren & Peterson 1994). Studien kan även tolkas som ett bevis för att ekosystem kan styras uppifrån-ner, d.v.s. att det är rovdjuren som påverkar växtätarna som i sin tur påverkar vegetationen. Detta styrks även av sammanställningar av sambandet mellan täthet av varg och bytesdjur mellan olika år från både Isle Royale och Yellowstone.

En alternativ förklaring är att ekosystemet istället styrs nerifrån-upp. Både älg- och vargtätheten på Isle Royale är flera gånger högre i de delar av ön som har gott om balsamgran i älgens beteshöjd. Tendensen för både växtätare och rovdjur att koncentreras till de områden där födoresurserna är som störst tyder på att det är vegetationens typ och artsammansättning styr både fördelning och antal av växtätare, som i sin tur styr tätheten av rovdjur.

VARG – BANFF NATIONALPARK

Vargens effekter på bytesdjuren och på andra delar av ekosystemet har även studerats i Banff nationalpark i sydvästra Kanada, där wapiti var det huvudsakliga bytesdjuret (Hebblewhite m.fl. 2005). Omfattande mänsklig aktivitet såsom turism m.m. begränsade vargarnas förekomst i de mest trafikerade delarna av nationalparken, medan de i andra delar av parken förekom med en hög täthet. Forskarna drog nytta av dessa förhållanden för att studera eventuella kaskadeffekter orsakade av varg. Resultaten visade att tätheten av wapiti var mer än 10 gånger högre i den del av parken som hade en låg täthet av varg, samt att överlevnaden hos både vuxna och kalvar var betydligt högre i denna del av parken. Som en följd av detta var betestrycket på asp och säl mycket högt, vilket resulterade i att dessa dominerande trädslag hade en låg grad av föryngring i den del av parken där tätheten av varg var låg. Detta hade i sin tur en negativ effekt på artrikedomen och förekomsten av sångfåglar. Man fann också att höga tätheter av wapiti i parken var kopplade till en låg täthet av bäverhyddor, som ett resultat av födokonkurrens på säl mellan bäver och wapiti. En annan effekt av varg i detta system var att mindre vanliga arter som älg och caribou begränsades genom att den höga tätheten av wapiti skapade förutsättningar för en hög täthet och därmed ett högt predationstryck av varg, s.k. skenbar konkurrens.

SLUTSATSER – TROFISKA KASKADER I NATIONALPARKER I NORDAMERIKA

Sedan vargarna koloniserade Isle Royale har dessa under perioder haft en stark påverkan på älgpopulationen, omväxlat med perioder med svagare inverkan. De indirekta effekterna av varg på vegetationen har därmed också växlat i styrka mellan dessa perioder. Varje period tycks ha påbörjat av någon yttre slumpmässig faktor som sjukdom, hårda vintrar, inavel, eller invandring som brutit inaveln. I samband med att vargarna återintroducerades till

Yellowstone minskade wapitipopulationen kraftigt. Minskningen av wapiti har under senare år resulterat i viktiga effekter på vegetationen som i sin tur haft sekundära effekter på andra djurarter. Vargarnas betydelse för minskningen av wapitipopulationen och därmed även för effekterna på vegetationen är dock osäker och svår att bedöma eftersom även andra faktorer som jakt, nederbörd, och predation från andra rovdjursarter också har förändrats i samband med vargarnas återkomst. För nationalparken i Banff finns stöd för trofiska kaskader. I detta fall var den bakomliggande orsaken olika grad av mänsklig aktivitet som påverkade hur vargarna utnyttjade olika habitat. Slutsatsen är att stora rovdjur kan vara mycket viktiga och ha stor inverkan på funktionen i hela ekosystem, men många andra faktorer tycks också kunna påverka och styra rovdjurens betydelse i tid och rum.

Effekter på andra arter än bytesdjur

Det finns även andra effekter som är värda att notera när det gäller vargens och björnens roll i ekosystemen. Vargens och björnens predation har t.ex. gynnat asätande arter genom att skapa födoresurser för dem, både i Nordamerika och Europa. I Yellowstone nationalpark fann man att vargens återkomst minskade den totala mängden tillgänglig föda för andra konsumenter genom att färre djur dog av andra orsaker än predation. Istället förlängdes den period under året då kadaver var tillgängliga för olika arter av asätare (Wilmers m.fl. 2003). Vargens funktion i ekosystemet ansågs därför vara viktig för den kontinuerliga tillgången på föda för flera kadaverkonsumerande arter i parken, och därmed för biodiversiteten och dynamiken för dessa populationer. Ett annat exempel är en studie där man jämförde effekterna av älgpopulationens täthet på vegetationens volym och struktur (Berger m.fl. 2001). I detta fall var älgpopulationen begränsad av jakt, och tidigare av varg- och björnpredation. Man konstaterade att älgpopulationerna i de områden där man bedrev jakt på älg hade ca 5 gånger lägre täthet än i områden där varken stora rovdjur eller jakt påverkade älgpopulationen. Områden utan jakt och/eller predation hade höga tätheter av älg som i sin tur begränsade vegetationens mängd och struktur (d.v.s. en trofisk kaskad) vilket i sin tur var kopplat till en lägre artrikedom och täthet av fåglar.

Konkurrens mellan rovdjur av olika storlek

Stora rovdjur delar ofta sin miljö med andra arter av rovdjur. De kan då konkurrera med varandra på flera olika sätt och på så vis påverka varandras antal och utbredning. Ofta gäller konkurrensen en gemensam resurs, t.ex. bytesdjur (s.k. exploateringskonkurrens), men konkurrens kan även komma till uttryck genom direkta interaktioner mellan individer av olika arter (s.k. interferenskonkurrens). Strider mellan individer eller grupper av individer kan orsaka allvarliga skador eller i värsta fall dödlig utgång för en av motståndarna. Resultatet avgörs till stor del av skillnader i kroppsstorlek där den större arten vanligtvis är dominant över den mindre. Även typen av socialt levnadssystem kan påverka dominanssituationen där grupplevande arter

som varg kan ha en fördel genom sitt större antal och därmed dominera över ensamlevande arter, t.ex. puma. En speciell typ av födokonkurrens är när den större och dominerande arten kan överta bytesdjur som den underlägsna arten har dödat (s.k. kleptoparasitism). Denna typ av konkurrens kan i sin tur leda till att den av arterna som oftast förlorar eller tvingas dela slagna bytesdjur med ett annat rovdjur tvingas döda flera bytesdjur för att tillgodose sitt födo- behov (Elbroch m.fl. 2015). Det finns endast några få studier på stora rovdjur som kan visa på tydliga effekter av olika typer av konkurrens på populations- nivå för den ena eller den andra arten, vilket delvis kan bero på att det är svårt att studera detta i det vilda. Vi ger nedan en kort beskrivning av hur konkurrensförhållandena kan se ut mellan ett antal artgrupperingar där varg och björn ingår i Nordamerika.

VARG – BJÖRN

Björn och varg har till stor del en överlappande geografisk utbredning i Nordamerika och lever till stor del av samma typ av bytesdjur (kalvar av hjortdjur) under vissa delar av året. En sammanställning av 108 observerade interaktioner mellan björn och varg visar att dessa oftast sker vid kadaver av bytesdjur som någon av arterna har dödat (Ballard m.fl. 2003). I de flesta fall var björnarna dominanta över vargarna och tog (eller behöll) kontrollen över kadavren. I två fall ledde interaktionerna till att björn dödade varg, och i tre fall att varg dödade björn. Dessa interaktioner med dödlig utgång skedde uteslutande vid kadaver. I de flesta interaktioner mellan varg och björn gällde detta vuxna björnar utan ungar. Tillgången på animaliskt protein för björn är sannolikt högre i områden med varg än utan varg, eftersom björnen kan ta över och äta vargdödade bytesdjur. Detta kan leda till bättre kondition hos björn och därmed ha en positiv påverkan på deras reproduktion och överlevnad.

VARG – PUMA

Varg och puma har delvis samma utbredningsområde i delar av Klippiga bergen och angränsande bergskedjor i Nordamerika. Både varg och puma lever huvudsakligen av olika typer av hjortdjur, men har olika sociala system där vargar lever i familjegrupper medan puman är ensamlevande. Även deras jaktteknik skiljer sig. Vargen jagar oftast genom att förfölja sina byten en viss sträcka innan själva dödandet. Puman däremot jagar genom en ansmygning och sedan en kort och snabb överraskande attack där bytesdjuret oftast inte hinner fly undan. Det förekommer att dessa arter interagerar på samma sätt som varg och björn vid kadaver men detta är betydligt ovanligare. Det finns även observationer av interaktioner med dödlig utgång mellan varg och puma och då med båda typerna av utfall d.v.s. båda arterna kan bli dödade eller dödas av den andra. En studie i Banff nationalpark i Kanada visade att vargarnas kolonisation i området hade en negativ effekt på överlevnaden i pumapopulationen, vilket tyder på att det förekommer relativt omfattande direkta interaktioner med dödlig utgång (Kortello m.fl. 2007).



Älgkadaver – foto: Anders Jarnemo.

VARG – PRÄRIEVARG

Både vargar och prärievargar tillhör familjen hunddjur och är därmed mer närbesläktade med varandra än med björn och puma. Prärievargen är dock betydligt mindre än varg och väger i genomsnitt ca en tredjedel av vad vargarna väger. De har dessutom en mer lös social struktur där individer kan växla från flocklevande till ensamlevande. Ett antal studier i Nordamerika har visat att det förekommer ett negativt samband mellan storleken på populationer av varg och prärievarg, vilket tyder på att det förekommer konkurrens. Interaktioner är vanliga vid kadaver där vargen är dominant och det är relativt vanligt att vargar dödar prärievargar, vilket kan vara en indikation på att konkurrensen främst handlar om direkta interaktioner (interferens). Det finns några fallstudier på vad konkurrensen mellan varg och prärievarg kan resultera i. På Isle Royale ledde kolonisationen av varg i mitten av 1950-talet till att prärievargen utrotades från ön på bara några år (Mech 1966). I Yellowstone observerades en kraftig nedgång i tätheten av prärievarg under de närmast åren efter vargarnas återintroduktion (Smith m.fl. 2003). I andra delar av Nordamerika har man observerat höga eller medelhöga tätheter av båda arterna i samma område. Dessa observationer tyder på att konsekvenserna av konkurrensen mellan varg och prärievarg på populationsnivå kan påverkas av specifika förhållanden i olika områden.

Predationsmönster och direkta effekter på bytespopulationer

Varg – Norra och centrala Europa

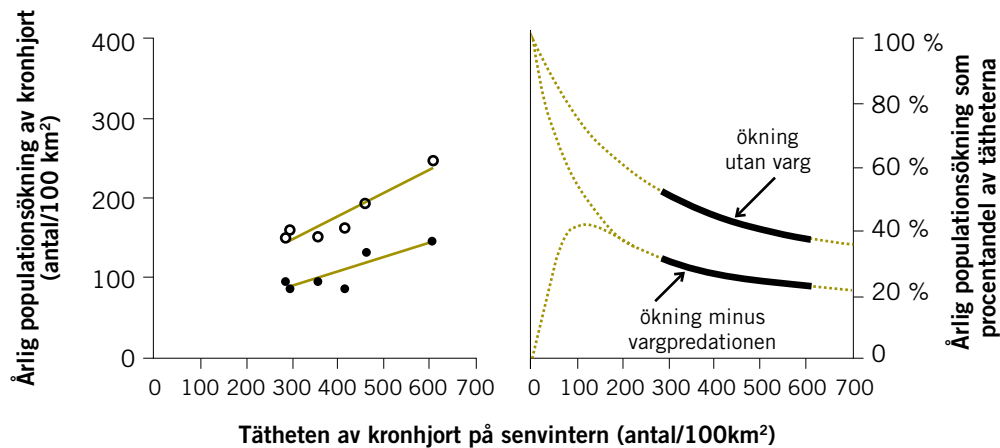
I jämförelse med Nordamerika är vargens predation och dess effekter betydligt mindre studerat i Europa. Studier av vargens predation och dess effekter på bytespopulationer har framförallt genomförts i Polen, Italien, Finland och Skandinavien.

POLEN

I Polen har de flesta studierna utförts i anslutning till Bialowieza nationalpark belägen på gränsen mellan Polen och Vitryssland. I detta ekosystem som till stor del utgörs av ädellövskog är kronhjort det huvudsakliga bytesdjuret (63 %). Vargen har en stark preferens för kronhjort och det finns ett starkt positivt samband mellan tätheten av kronhjort och andelen kronhjort i vargens diet (Jedrzejewski m.fl. 1992, 2000, 2002). Vildsvin (28 %), rådjur (4 %), samt älg och europeisk bison (visent [*Bison bonasus*]) förekommer också i vargens diet men tas i lägre omfattning jämfört med deras förekomst (Jedrzejewski m.fl. 2000). Andelen av dessa alternativa bytesarter i vargens diet styrs främst av tätheten av kronhjort. Predationen på vildsvin är starkt inriktad på årskultingar och sker främst under vår-sommarperioden.

Predationstakten av varg på kronhjort skattades till 0,49 klövdjur per vargflock (3–6 individer) och dag och utgjorde den huvudsakliga dödsorsaken för kronhjort (Jedrzejewski m.fl. 1992, 2002). Predationstakten på kronhjort påverkades även av snödjupet så att fler kronhjortar döddes per tidsenhet när snödjupet ökade. I detta system fann man även att större flockar av varg dödade en högre andel av stora bytesdjur jämfört med mindre flockar. En vargflock dödade i genomsnitt 114 kronhjortar, 54 vildsvin och 8 rådjur under ett år men bedömdes utgöra en viktig dödsorsak endast för kronhjort. Vargarnas predation av kronhjort skattades till ca 40 % av den totala årliga tillväxten, eller 12 % av den totala tätheten av kronhjort. Predationen av varg på kronhjort var till största delen additiv till annan typ av dödlighet och minskade med tätheten av kronhjort (Figur 14b). Predationen av varg var alltså en begränsande faktor men reglerade inte tätheten av kronhjort. Vargens predation i kombination med jakt av människa och predation från lodjur resulterade dock i en minskning av kronhjortspopulationen under vissa perioder (Jedrzejewski m.fl. 2002)

Medan predation från varg hade stora effekter på populationstätheten av kronhjort konstaterade man att den endast hade en liten effekt på övriga arter av bytesdjur som rådjur, vildsvin, älg, och visent (Jedrzejewski m.fl. 2002). Andra data från den senaste 100-årsperioden tyder även på att rovdjurens inverkan på bytesdjuren har varit starkare under perioder med kallare klimat (och därmed lägre produktivitet). Under dessa kallare perioder tyder data på att varg och lodjur har begränsat tätheten av kronhjort och rådjur med upp till 40–50 % av områdets biologiska bärförmåga, medan den begränsande effekten av predation under varmare perioder skattades till 10–20 %.



Figur 14. Vänster figur (a): Årlig populationstillväxt hos kronhjort (ringar) mätt som reproduktion (antalet födda kalvar per 100 km² per år) och som populationstillväxt minus predation (fyllda ringar, antalet dödade kronhjortar per 100 km² per år) i relation till tätheten i kronhjortspopulationen under sen vinter. Höger figur (b): Procentuell populationstillväxt hos kronhjort i relation till populationstäthet under sen vinter. Den årliga predationen av varg reducerar tillväxten i kronhjortspopulationen. I den vänstra figuren syns heldragna regressionslinjer. Punktade linjer i den högra figuren markerar det hypotetiska sambandet för tätheter utanför det som återfanns i studien och visar olika möjliga utfall av varg-kronhjort interaktioner (från Jedzrejewski m.fl. 2002).

Vargens predationsmönster har även studerats i andra områden i Polen, huvudsakligen genom analyser av spillningar. Även i Bieszczadzskabergen i sydöstra Polen fann man att kronhjort utgjorde det huvudsakliga bytesdjuret (81 %) med rådjur (10 %) och vildsvin (9 %) som alternativa och mindre viktiga bytesdjur (Gula 2004). Vargarna prefererade kalvar av kronhjort vilka dödades i högre utsträckning (24 %) än deras förekomst i populationen (17 %). Även vuxna handjur dödades i större utsträckning (62 %) än dess andel i den vuxna delen av populationen (37 %). Däremot dödades hindar i lägre utsträckning (38 %) jämfört med deras andel i den vuxna populationen (63 %) (Smietana 2005). Förklaringen till den höga andelen vargslagna vuxna handjur antogs vara relaterad till deras generellt lägre kondition under vintern till följd av brunst, jämfört med hindarna. Även i en annan del av södra Polen (västra Karpaterna) utgjorde kronhjort det primära bytesdjuret följt av rådjur och vildsvin (Nowak m.fl. 2005). I centrala och västra delarna av Polen var dock rådjur det primära bytesdjuret (43 %) följt av vildsvin (23 %) kronhjort (22 %), dovhjort (3 %), mindre däggdjur (4 %) och tamdjur (1 %) (Nowak m.fl. 2011).

ITALIEN

Forskning på vilda vargar i centrala Italien (Appeninerna) har visat att ungdjur av vildsvin utgör det huvudsakliga bytet för varg och att de prefereras jämfört med rådjur som är den vanligaste arten (Mattioli m.fl. 2011, Milanesi m.fl. 2012). Rådjur, kronhjort och dovhjort dödas i allmänhet i mindre utsträckning i relation till deras förekomst, och vargarna uppvisade därmed inget funktionellt svar på förändringar i bytestäthet av vare sig primära eller sekundära bytesdjur. I norra Italien (västra Alperna), visade en

annan studie att kronhjort och rådjur även här var de viktigaste arterna, men att gems (*Rupicapra rupicapra*) var det tredje viktigaste bytesdjuret (Gazzola m.fl. 2005). I detta område var jakt den viktigaste dödsorsaken för kronhjort. Av de klövdjur som ej dog under jakt utgjorde vargpredation den viktigaste dödsorsaken (52 %) följt av svält och sjukdom (36 %) samt trafik (12 %).

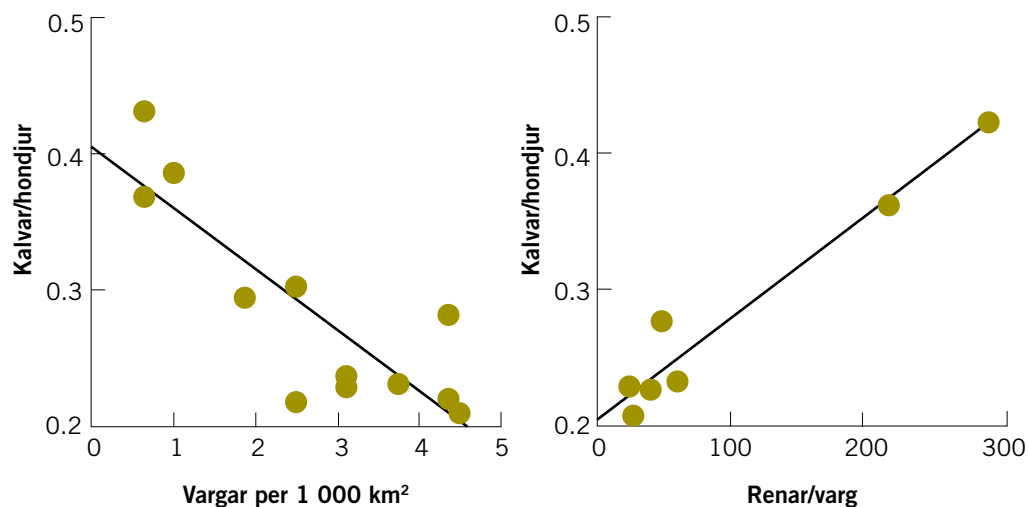
TYSKLAND

Den relativt sena koloniseringen av varg i sydöstra Tyskland (från Polen) har än så länge inte gett någon omfattande kunskap om vargens predationsmönster och effekter på bytesdjuren. De fåtal studier som har genomförts bygger huvudsakligen på analys av insamlade spillningar och speglar därmed vargarnas bytesval (Wagner m.fl. 2012). Liksom i Polen och Italien utgörs den huvudsakliga konsumtionen av bytesdjur av rådjur (55 %), kronhjort (21 %) och vildsvin (18 %). Mindre klövdjur som dovhjort och mufflon samt mindre bytesdjur som t.ex. fälthare (*Lepus europaeus*) dominerar resterande intag. Rådjur prefereras av varg medan både kronhjort och vildsvin konsumeras i mindre utsträckning jämfört med deras förekomst i miljön. För kronhjort och vildsvin finns en tydlig preferens för årskalvar.

FINLAND

Liksom i Skandinavien har vargpopulationen i Finland har uppvisat en ökande trend under de senaste 20–30 åren. Populationens tyngdpunkt ligger i de centrala och östra delarna av landet. I denna del av vargpopulationens utbredning är älg det huvudsakliga bytesdjuret året runt (76 %) men under sommar och höst sker även en relativt omfattande predation (21 %) på en relativt liten och hotad population av vilda skogsrenar (*Rangifer tarandus finnicus*) (Kojola m.fl. 2004). Under denna del av året prefereras skogsrenen framför älg. Under studieperioden utgjorde vargpredationen i genomsnitt ca 34 % av den totala dödligheten i skogsrenspopulationen men tillväxten i skogsrenspopulationen var ändå positiv.

I en senare studie i samma område fann man att populationen av skogsren var uppdelad i två separata delpopulationer (Kojola m.fl. 2009) varav den ena (östra) uppvisade en kontinuerlig minskning över de senaste sju åren. Predation från varg ansågs vara den huvudsakliga orsaken till denna minskning och rekryteringen av kalvar hade ett starkt negativt samband med tätheten av varg i området (Figur 15). Eftersom älg är vargens huvudsakliga bytesdjur och förekommer i relativt höga tätheter i området bidrar den till att skapa förutsättningar för relativt höga tätheter av varg, vilket i sin tur leder till ökat predationstryck på skogsrenen (s.k. skenbar konkurrens) en process som är relativt välstuderad för skogsren (*Rangifer tarandus caribou*) i Nordamerika (Serrouya m.fl. 2015). En tredje fältstudie av två vargflockar i samma område under sommaren bekräftade att älg och skogsren var de två viktigast bytesarterna av klövdjur, men att även tamren utgjorde en viktig del (33 %) av de slagna klövdjuren för en av dessa två flockar (Gurarie m.fl. 2011). För alla tre arterna var årskalvar den vanligaste typen av slagna bytesdjur.



Figur 15. Vänster figur: Samband mellan tätheten i vargpopulationen och kvoten av antalet kalvar per hondjur i den vilda skogsrenspopulationen i östra Finland. Höger figur: Sambandet mellan antalet skogsrenar per varg och antalet kalvar per hondjur i den vilda populationen av skogsren under 1997–2008 i östra Finland (från Kojola m.fl. 2009).

RUMÄNIEN

En nyligen genomförd studie i Rumänien visade att de stora rovdjuren som björn och varg hade en viss men inte entydig inverkan på växtätarna (kronhjort och rådjur) i detta ekosystem (Dorresteijn m.fl. 2015). Men man fann även att både direkta (via jakt) och indirekta (via förändring av habitat och födotillgång) effekter av människan hade en mycket starkare inverkan än rovdjuren på alla nivåer i näringskedjan. Denna studie är intressant av den anledningen att den till skillnad från många andra studier av rovdjurens effekter representerar en miljö där människan har en stark påverkan på flera olika nivåer i näringskedjan.

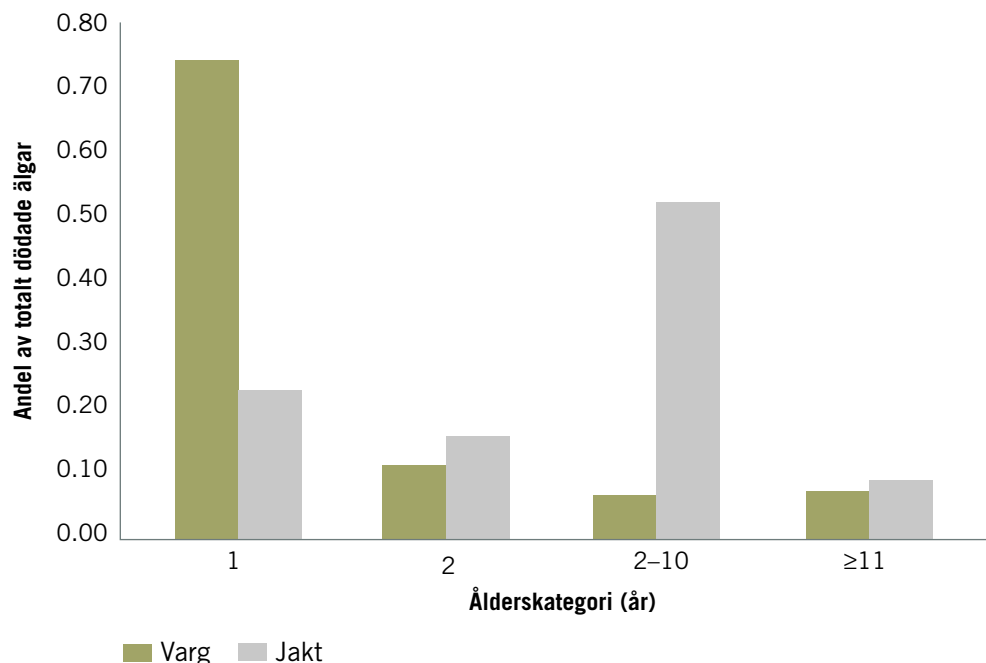
SKANDINAVIEN

I Skandinavien utgör de naturliga bytesdjuren basen (>99 %) av vargens föda. Undersökningar från ett större antal svenska och norska vargrevir visar att mer än 95 % av all biomassa som vargen äter utgörs av älg (Zimmermann 2014). Andra arter av klövdjur, som kronhjort, dovhjort, ren och vildsvin, kan också komma att utgöra en betydande del av födan, men hittills har endast vissa delar av vargens huvudsakliga utbredningsområde sammanfallit med områden i Skandinavien där dessa arter förekommer. Rådjuret har visat sig vara det näst viktigaste bytesdjuret för varg efter älgen och kan längre söderut till och med dominera över älg (se nedan).

Vilka älgar dödas?

Av 341 vargdödade älgar under vinterperioden (oktober–maj) från 14 olika vargrevir var 74 % kalvar och 12 % ettåringar (Sand m.fl. 2014). De två yngsta åldersklasserna utgjorde därmed 86 % av alla vargdödade älgar (Figur 16). Bland övriga åldersbestämda älgar var 7 % i åldersgruppen

2–10 år och 7 % i den äldsta åldersklassen, 11 år och äldre. Resultaten visar att den äldsta åldersklassen (11+) är överrepresenterad både jämfört med andelen åldersbestämda skjutna älgar och jämfört med fördelningen i en genomsnittlig levande population. För 204 av dessa vargdödade vuxna älgar där vi kunde fastställa både kön och ålder dominerade älgkor i de äldsta åldersklasserna: 73 % av alla vargdödade älgar i åldern 2–10 år var kor, liksom samtliga i åldersklassen 11+. Av totalt 148 vargdödade älgar fördelade på 10 revir under sommarperioden (juni–september) var 90 % årskalvar och resterande 10 % var ettåringar.

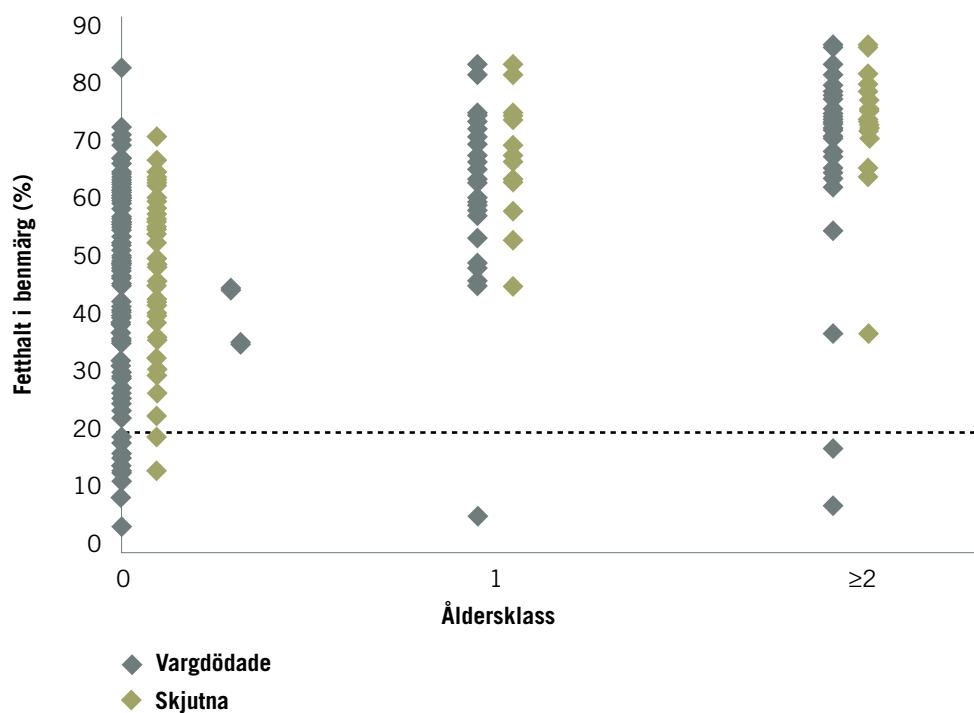


Figur 16. Fördelning av 341 vargslagna (grön) och 1162 skjutna (grå) älgar i olika åldersklasser i Skandinavien under perioden 1998–2014 (från Sand m.fl. 2014).

Kondition hos vargdödade älgar

En vanlig uppfattning inom ekologin för ca 30–40 år sedan var att stora rovdjur bara tar gamla och sjuka djur, det s.k. dömda överskottet. Denna uppfattning har senare visat sig vara felaktig. För älg skulle detta utgöra endast den del av älgarna i populationen som var i så dålig kondition att de skulle ha duktat under även utan rovdjurens predation (kompensatorisk dödlighet). Motsatsen är att rovdjurens predation är helt additiv, d.v.s. att denna typ av dödlighet kommer ovanpå all annan dödlighet. För att undersöka om, och i vilken omfattning, vargarna dödar älgar som är så utmärglade att de ändå inte skulle ha överlevt vintern, samlades käkar in från älgar som slagits av varg under vintern. Fetthalten i benmärgen i käkarna (en vanlig metod att mäta kroppskonditionen hos vilda djur) jämfördes med de hos skjutna älgar från samma tidsperiod (Sand m.fl. 2012a). En högre andel av de vargdödade älgarna hade fetthalter som understeg den kritiska nivån på 20 % jämfört med skjutna älgar (Figur 17). Hos 19 % av de vargdödade kalvarna och

hos 7 % av de vuxna vargdödade älgarna var fetthalten så låg att djuren var kraftigt utmärglade och troligen inte skulle ha överlevt vintern. Detta betyder att en viss andel (ca 15 %) av vargpredationen var kompensatorisk i förhållande till andra typer av dödlighet i populationen. Motsvarande siffra för skjutna älgar var 2 % och tyder på att det finns en förmåga hos vargarna att identifiera och attackera individer som är mer sårbara än genomsnittet även inom olika åldersklasser hos älg. Hur stor andel av de älgar som dödas av varg under sommarperioden som ändå skulle ha dött av svält eller av andra orsaker är för närvarande oklart. Studier av radiomärkta älgar i områden utan stora rovdjur visar att förlusten av kalvar från födsel fram till hösten kan variera, från att vara nästintill obefintlig till betydande.



Figur 17. Fetthalt i benmärg från käkar från vargdödade (grå, n = 123) och skjutna (grön, n = 97) älgar uppdelat på tre olika åldersklasser (0 = kalvar, 1 = 1-åringar, 2 = 2-åringar och äldre kor). Röd streckad linje anger gränsen för älgar som lider av akut undernäring (från Sand m.fl. 2012a).

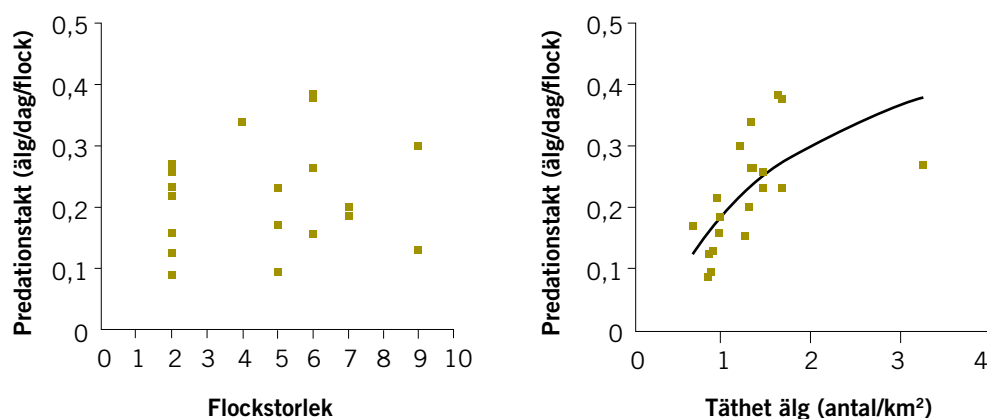
Predationstakt på älg

Vargarnas uttag av älg skattades i 13 olika vargrevir under 20 studieperioder vintertid (november–april). Förutom data på vargarnas predationstakt fanns även data på tätheten av älg, som i dessa revir utgjorde det huvudsakliga bytesdjuret (Zimmermann m.fl. 2015). Totalt hittades 263 älgar som slagits av varg under studieperioderna som tillsammans omfattade 1183 dygn. Predationsintervallet under vintern (genomsnittligt antal dagar mellan slagna älgar) varierade mellan reviren från 2,6 till 11,4 dagar. I medeltal slog en vargflock en älg per 4,5 dagar. Motsvarande studier genomförda under sommarperioden (juni–september) visar att intervallet mellan slagna älgar är betydligt kortare under denna årstid (Sand m.fl. 2008). Detta beror på att årskalvarna,

som då utgör ca 90 % av alla slagna älgar, är mindre och därmed erbjuder en mindre mängd biomassa per slagen älg än under vintern. Intervallet mellan slagna älgar under sommaren uppgick till i medeltal ca 2,0 dagar, men är betydligt kortare i början av sommaren när kalvarna är små och ökar sedan med tiden fram till månadsskiftet september/oktober då kalvarna i stort sett har uppnått sin maximala vikt inför vintern. Beräkningar från både vinter- och sommarstudier visar att en vargflocks uttag ur älgpopulationen uppgår till ca 60 (± 10) älgar för perioden 1 oktober–30 maj och ungefär lika många för perioden 1 juni–30 september. Den totala predationen på årsbasis uppgår därmed till ca 120 (± 20) älgar per vargrevir i medeltal. Vargens verkliga inverkan på älgpopulationen ska dock korrigeras något neråt, eftersom ca 5–10 % av de älgar (huvudsakligen kalvar) som dödas av varg under året ändå skulle ha dött av svält eller av andra orsaker (Sand m.fl. 2012a).

Predationstakten på älg i relation till flockstorlek och älgtäthet

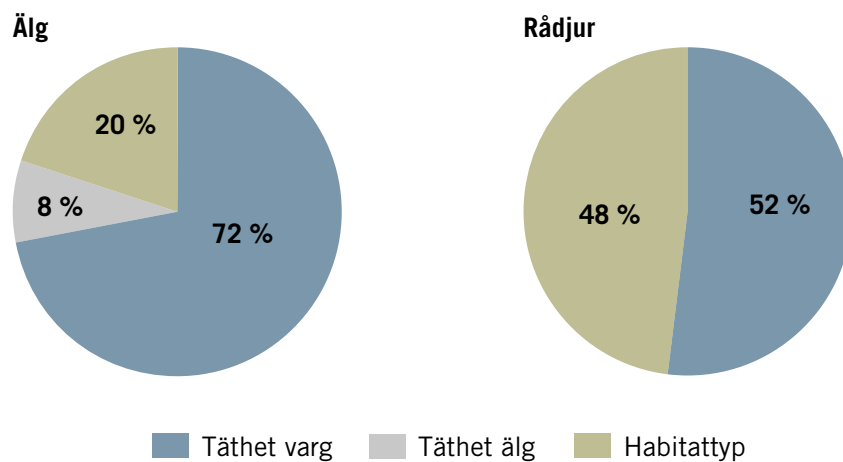
Vargarnas flockstorlek i de studerade reviren varierade vintertid från 2 till 9 individer och sommartid från 1 till 9 individer. Det fanns inget samband mellan flockens storlek och hur ofta de slog älg, varken för vinter- eller för sommarperioden (Figur 18a; Zimmermann m.fl. 2015). Däremot tycks stora flockar konsumera en större andel av sina byten och lämnar därmed betydligt mindre mängd biomassa till andra arter som normalt utnyttjar dessa kadaver. Älgtätheten under vinterperioden i de olika vargreviren varierade mellan 8 och 35 älgar per 1000 ha och skattades med hjälp av spillningsinventering. Generellt var predationstakten högre i områden med högre älgtäthet men sambandet var svagt och uppvisade stor variation (Figur 18b). Detta samband har betydelse för vargens inverkan på den lokala älgpopulationen. För sommarperioden har vi inga uppgifter om älgtätheten, men vi utgår från att det insamlade materialet utgör en god skattning på predationstakten för sommarperioden.



Figur 18a och b. Predationstakten (älg/dag/flock) under vinterperioden (1 oktober–31 maj) mätt som antal vargdödade älgar per dag satt i relation till flockstorleken för 20 studieperioder i 13 olika vargrevir (a). Predationstakten under vinterperioden som en funktion av tätheten i den lokala älgpopulationen i vargreviret (b) (från Zimmermann m.fl. 2015).

Predationsrisk hos älg och rådjur

I en annan studie undersökte vi den geografiska fördelningen av vargdödade älgar och rådjur inom 12 olika vargrevir och hur den var relaterad till bytesarternas täthet, vargarnas fördelning av tid inom reviret, samt till typen av habitat i reviren (Gervasi m.fl. 2013). Risken att dödas av varg varierade inom vargreviren och för älg påverkades risken mest av hur vargarna fördelade sin tid i vargreviret och mindre av älgarnas täthet och fördelning (Figur 19). Även typen av habitat var starkt relaterad till predationsrisken för älg. De hade 10–20 gånger större risk att dödas av varg i mer öppna habitat som hyggen och ungskog, jämfört med i andra typer av habitat. Till skillnad från älg så påverkades inte predationsrisken för rådjur av rådjurens fördelning (täthet) inom reviret. Även rådjurens predationsrisk påverkades av typen av habitat, men till skillnad från älg var risken lägst i öppna habitat.



Figur 19 a och b. Risken att vargar dödar älg (a) i olika delar av vargrevir påverkades främst av hur vargarna fördelade sin tid i reviret. Typen av habitat och tätheten av bytesdjur var mindre viktiga faktorer. För rådjuren (b) var typen av habitat och vargarnas fördelning av tiden lika viktiga, medan tätheten av rådjur inte påverkade risken att dödas (från Gervasi m.fl. 2013).

Jämförelse av vargens predationsmönster mellan Skandinavien och Nordamerika

En jämförelse av predationsmönster hos varg i Skandinavien med den hos vargpopulationen på Isle Royale (Sand m.fl. 2012b) visade att vargar i Skandinavien slår älgar oftare, både räknat per varg och per revir, jämfört med vargar på Isle Royale. Den högre predationstakten i Skandinavien beror på att vargarna här har tillgång till fler älgar räknat både per varg och per revir än på Isle Royale. Detta i sin tur beror på att de skandinaviska vargarna har större revir och att flockarna består av färre individer per revir. Större revir och mindre flockar i Skandinavien är sannolikt en effekt av att vargpopulationen är relativt nyetablerad och därmed har en lägre täthet än på Isle Royale. Högre predationstakt bland skandinaviska vargar beror även på att dessa slår en högre andel kalvar än vad vargarna gör på Isle Royale, vilket i sin tur beror på att andelen kalv i älgpopulationen är högre i Skandinavien

än på Isle Royale. Den högre andelen kalvar i Skandinavien är både ett resultat av ett skogsbruk som ger mycket älgfoder och av en jaktstrategi som gynnar en hög andel produktiva hondjur i älgpopulationen. En mer omfattande mänsklig exploatering av både skog och älg i Skandinavien än på Isle Royale har således resulterat i effekter på både bytesdjurens populationsstruktur och på vargarnas predation.

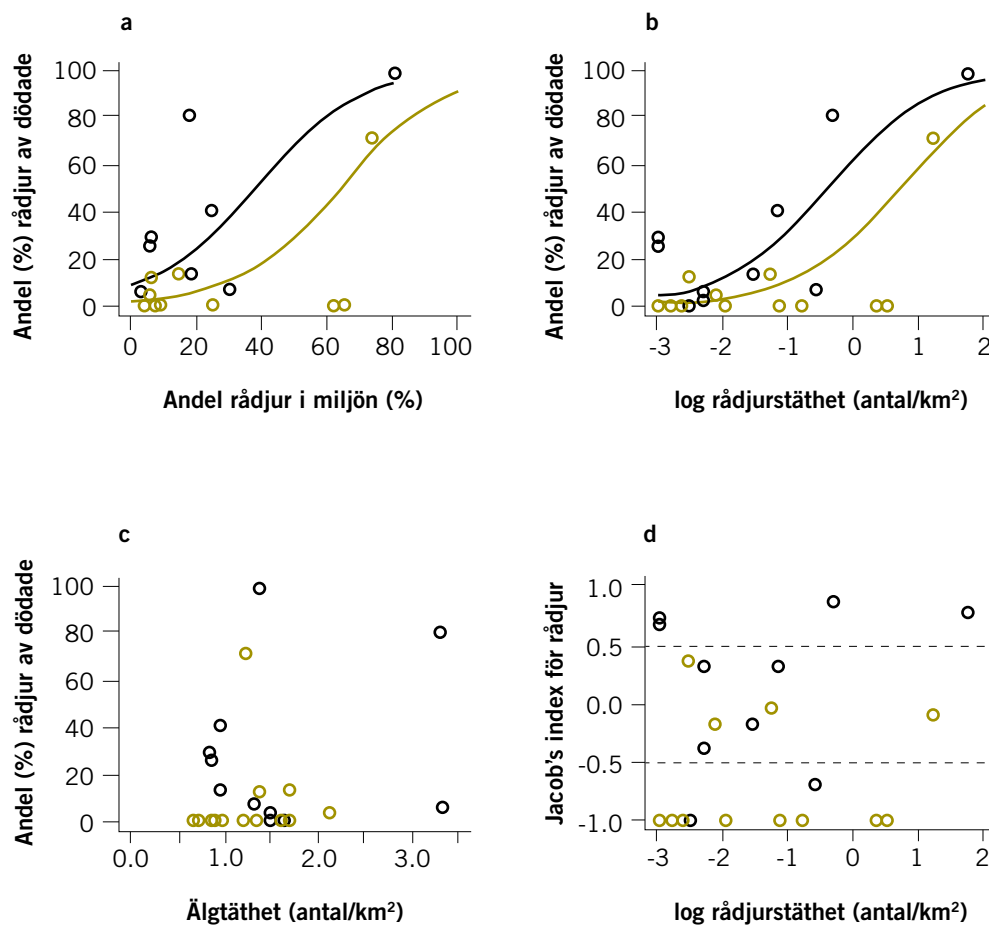
Predation på andra bytesarter än älg

Vargens predation har i huvuddelen av deras utbredningsområde i Skandinavien varit inriktad på älg men även mindre bytesdjur som rådjur, bäver, grävling, hare och skogsfågel förekommer. Under senare år har vargpopulationens utbredning förskjutits både längre söderut och österut, till områden som innehåller betydligt högre tätheter av alternativa bytesarter som t.ex. rådjur. En analys av 409 vargslagna älgar och rådjur från 17 olika vargrevir med varierande tätheter av älg och rådjur visade att andelen rådjur av totalt slagna klövdjur var starkt kopplad till tätheten av rådjur, men inte till tätheten av älg (Sand m.fl. 2016). Vid tätheter av rådjur på $>1/\text{km}^2$ togs ungefär lika många rådjur som älg. Vid högre tätheter av rådjur (ca 3 rådjur/ m^2) så var andelen dödade rådjur ca 70 %, och andelen älg 30 % (Figur 20). Revirmarkerande par av varg slog generellt en högre andel rådjur jämfört med flockar av varg på 3 djur eller fler. Flockar och par som huvudsakligen livnärde sig på rådjur slog i genomsnitt ett rådjur per 1–2 dagar. Andel älg av totalt slagna klövdjur visade sig därmed vara starkt beroende av tätheten på ett mindre, och förmodligen mer lättjagat alternativt bytesdjur, rådjur. Det är därför sannolikt att vargens predation kommer att riktas mer mot arter som

Rådjur – foto: Anders Jarnemo.



rådjur, kronhjort och dovhjort vid en eventuell framtida expansion av vargpopulationen till de södra delarna av Svealand och Götaland. I dagsläget är våra data från områden med höga eller mycket höga tätheter av alternativa bytesdjur till älg starkt begränsade och här behövs fortsatt forskning för med större säkerhet kunna beskriva omfattning och inriktning av vargens predation. En annan bytesart som det är svårt att förutsäga i vilken omfattning som vargarna kommer att leva på är vildsvin. Vildsvin skiljer sig i många avseenden från hjortdjuren t.ex. vad gäller flockstorlek och aggressivitet, och de förekommer ofta i områden där det finns andra alternativa bytesdjur som kan vara mer attraktiva för vargen som rådjur, kronhjort och dovhjort.



Figur 20. Andelen rådjur av det totala antalet rådjur (n=112) och älgar (n=297) dödade av par (svart) och flockar av varg under 26 predationsstudier genomförda i 17 olika vargrevir i Skandinavien i relation till (a) den skattade andelen av rådjur i miljön, (b) tätheten av rådjur, och (c) tätheten av älg. I figur 20d visas preferensen för rådjur hos varg mätt i form av det s.k. Jacobs Index (D) i relation till tätheten av rådjur. De streckade linjerna anger tröskelvärden för undvikande ($D > -0,5$) och föredragen ($D > 0,5$) (från Sand m.fl. 2016).

Vilken inverkan har predationen av varg på älgpopulationen?

Den inverkan som ett rovdjur har på sina bytespopulationers storlek och produktion är en viktig fråga när det gäller studier av interaktioner mellan rovdjur och deras bytesdjur, men samtidigt är det också en av de svåraste frågorna att svara generellt på. Anledningen är att förhållandena ofta varierar både i tid och

rum vad gäller bytesdjurens artsammansättning, fördelning i landskapet, täthet i absoluta och i relativa tal i förhållande till andra bytesarter, tillgänglighet och årlig produktion på olika geografiska nivåer. Bytesdjuren påverkas i sin tur av en mängd faktorer, som habitat (t.ex. tillgång till skydd och föda), klimat/väder, sjukdomar, andra rovdjursarter, samt omfattningen av mänsklig jakt som kan variera kraftigt mellan områden och över tid.

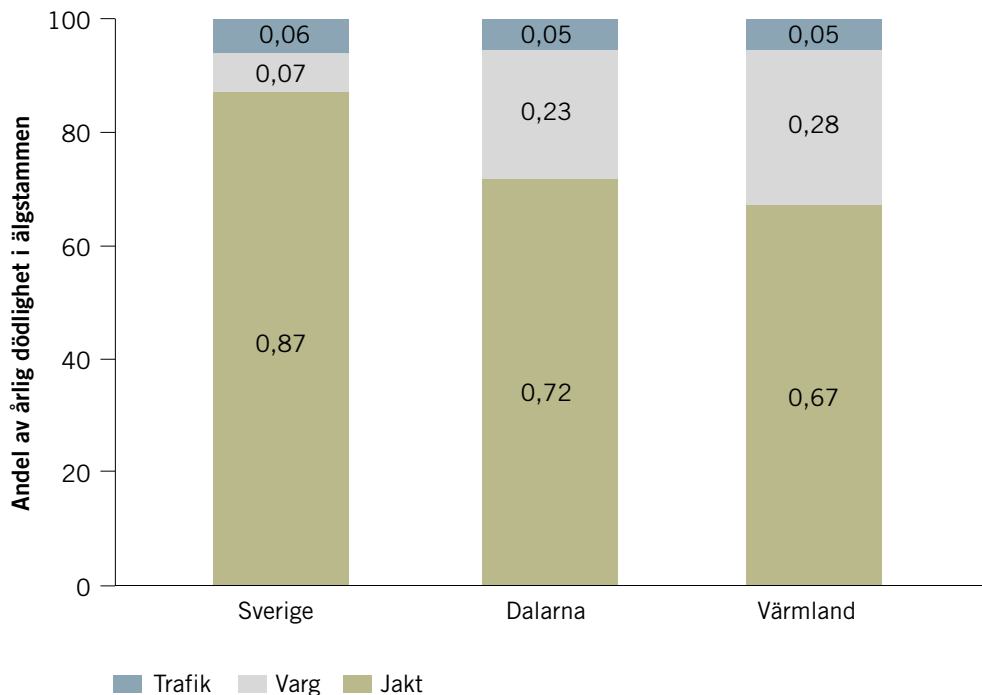
Överlevnad hos älg

En metod att studera vargens inverkan på älgpopulationen är att radio-märkta ett större antal älgar och studera hur stor andel av dessa som dör av olika orsaker eller att jämföra överlevnaden inom och utanför vargrevir. En studie visade att överlevnaden hos älgkalvar inom ett vargrevir (Koppang) var 68 % under en 11-månaders period medan överlevnaden utanför detta revir uppgick till 89 % (Gundersen m.fl. 2008). I en liknande studie drog man slutsatsen att den samlade överlevnaden hos älgkalvar var 20–40 % lägre inom två vargrevir (Koppang & Gråfjell; 1999–2005) jämfört med tidigare studier i samma typ av områden (Sivertsen m.fl. 2012). Två andra studier, som genomfördes i delvis samma vargrevir (Koppang 2000–2002 och Mangen 2003–2004), visade att 23 % respektive 29 % av de älgkalvar som fanns kvar efter att den mänskliga jakten var avslutad blev dödade av varg under den efterföljande vintern (Solberg m.fl. 2003, Pedersen m.fl. 2005).

Beräkningar av vargens uttag av älg på nationell nivå och länsnivå i Sverige

Ett annat sätt att beskriva omfattningen av rovdjurens predation är att göra teoretiska beräkningar av deras uttag (som bygger på data från andra och oftast mindre områden) och jämföra detta med andra viktiga kända döds-orsaker. Betydelsen av vargens predation, beskriven på detta sätt, blir helt olika beroende på vilken geografisk nivå man väljer.

En jämförelse av vargens uttag med jakt och trafikdödlighet i älgpopulationen i ett nationellt perspektiv för perioden 2012–2013 visar att det årliga uttaget av varg i älgpopulationen från första maj 2012 till sista april 2013 uppgick till ca 7800 älgar (Sand m.fl. 2014). Samma år sköts totalt 95397 älgar och ytterligare ca 6200 älgar trafikdöddades (bil och tåg) i landet. Vargens uttag i älgpopulationen på nationell nivå uppgick därmed till ca 7 % av det totala uttaget från jakt, trafik och varg (Figur 21). Om man istället jämför vargens uttag i älgpopulationen på länsnivå förändras bilden något. I Värmland och Dalarna fanns det 13,5 respektive 20 vargrevir och dessa vargar beräknades ta ca 1860 respektive 2750 älgar under detta år. Vargarnas uttag på länsnivå utgjorde därmed 23 % respektive 28 % av dödligheten (jakt, varg, trafik) hos älg i vardera länet. Det jaktliga uttaget uppgick till 72 % respektive 67 % av dödligheten hos älg medan trafikens andel utgjorde ca 5 % i båda dessa län (Figur 21).



Figur 21. Fördelningen av olika dödsorsaker som jakt, trafik och varg i älgpopulationen på nationell (Sverige) och på regional/länsnivå. Beräkningen bygger på data från avskjutning av älg, antal trafikolyckor och vargpopulationens fördelning och numerär under 2012–2013 (från Sand m.fl. 2014).

Beräkningar av vargens uttag på lokal nivå med hjälp av en populationsmodell

Beräkningar av rovdjurens inverkan på den lokala älgpopulationen och därmed på det möjliga jaktuttaget, kan göras för enskilda vargrevir eller för ett enskilt älgförvaltningsområde (ÄFO). Beräkningar av vargens och björnens inverkan på den lokala älgpopulationen inom ett genomsnittligt ÄFO har genomförts med en teoretisk populationsmodell (Sand m.fl. 2011, Jonzén m.fl. 2013). I denna beräkningsmodell gjordes det förenklade antagandet att jaktuttaget utgörs av 50 % kalv, och att tjurar utgör 50 % av fällda vuxna älgar. Beräkningar av hur mycket av den årliga älgproduktionen som blir över till jakt efter att varg har tagit sin del, gjordes för flera olika älgtätheter. I beräkningarna gjordes antagandet att vargens predation under sommaren är additiv, d.v.s. att de älgar (huvudsakligen kalvar) som vargen tar skulle ha överlevt om dessa inte hade dödats av varg. Dock räknades det med att en del av de älgar som dödas av varg under vintern hade dukt under på grund av s.k. naturlig dödlighet (svält, sjukdom etc.). En viktig faktor som styr hur stor inverkan vargens predation kommer att ha på den lokala älgpopulationen är hur många rovdjur det finns per ytenhet, d.v.s. tätheten av rovdjur. Även älgtätheten i den lokala älgpopulationen avgör till stor del vargen inverkan och därmed det möjliga jaktuttagets storlek på längre sikt. Detta senare gäller givetvis såväl områden med som utan stora rovdjur.

I en älgpopulation med en täthet om 10 älgar/1000 ha och jämn könskvot bland vuxna djur uppgår det möjliga jaktuttaget utan rovdjur till ca 2,8 älgar/1000 ha (Figur 22). Med varg minskar det möjliga uttaget i en omfattning som är beroende av vargrevirens storlek, vilken vi i denna modell lät variera från 500 till 1500 km². Storleken på ett vargrevir påverkar också sannolikheten för att fler revir kan etablera sig inom ett visst område. Ett enskilt ÄFO som omfattar 1500 km² (150 000 ha) kan exempelvis påverkas av allt från noll upp till tre enskilda vargrevir (gäller för områden där det huvudsakliga bytesdjuret är älg). I ÄFO:n som påverkas av stora vargrevir (1500 km²) minskar det möjliga uttaget från 2,8 till 2,1 älgar/1000 ha medan det möjliga uttaget i medelstora (1000 km²) och små revir (500 km²) minskar till 1,8 respektive 1,1 älgar/1000 ha (Figur 22). För att tydliggöra betydelsen av varierande älgtätheter beräknades dessutom det möjliga jaktuttaget vid älgtätheter i intervallet 5 till 15 älgar/1000 ha, där vi utgick vi från ett medelstort vargrevir (1000 km²). Det möjliga jaktuttaget blev då ca 0,6 älgar/1000 ha vid en älgäthet på 5/1000 ha (Figur 22). Vid tätheter på 10 respektive 15 älgar/1000 ha kan jägarna ta ut 1,8 respektive 3,2 älgar. För att kompensera för effekten av varg i ett normalstort revir behöver älgätheten öka med ca 4 älgar/1000 ha. Observera att i de flesta älgpopulationer är andelen kor bland vuxna djur oftast något högre (ca 60–65 %) än i detta beräkningsexempel (50–54 %). Det möjliga jaktuttaget kan därför vara högre än i ovan angivna exempel.

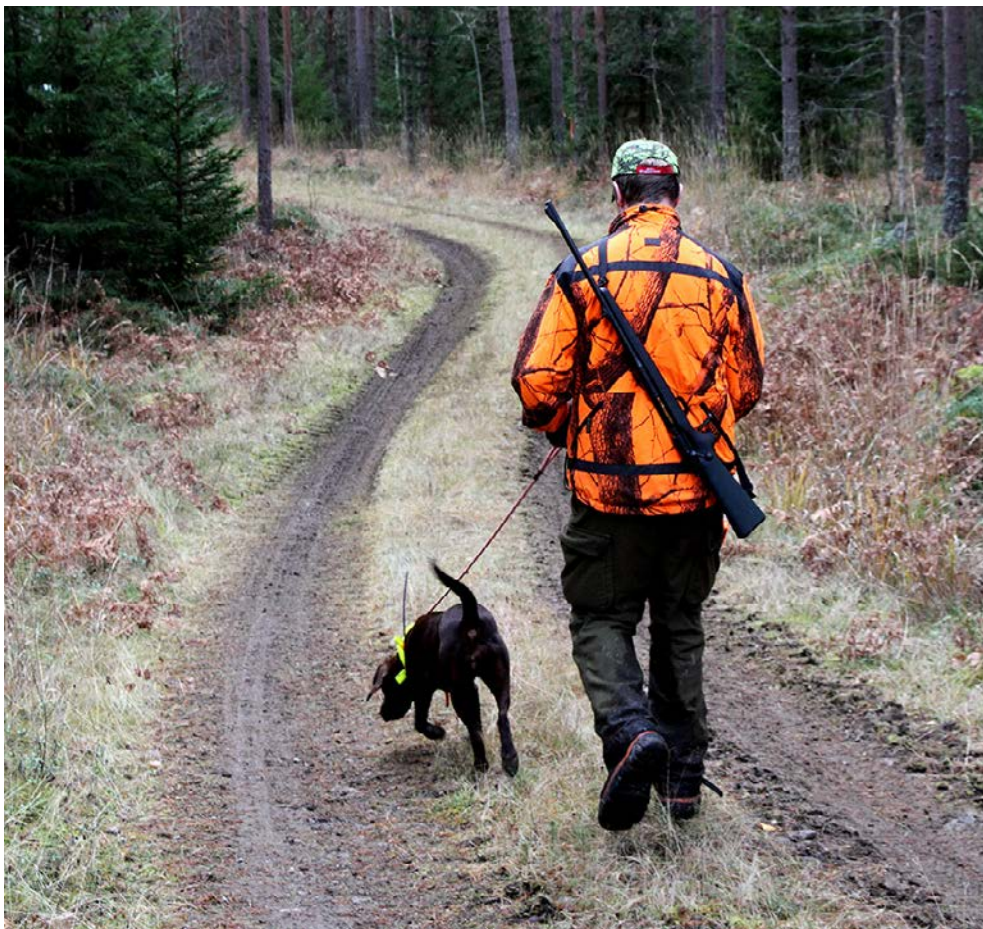


Figur 22 a och b. Det möjliga jaktuttaget av älg (grön) samt predation av varg (grå) och björn (blå) i en älgpopulation med (a) enbart varg, samt (b) i en älgpopulation med både varg och björn vid tre olika tätheter av älg (5, 10 och 15/1000 ha). Jaktuttaget i denna modell är satt till 50 % kalv och 50 % tjur av vuxna. Vargens predation är beräknad för ett medelstort revir (1000 km²) medan björnens predation är beräknad för en björntäthet av 15/1000 km² (från Sand m.fl. 2011).

Eftersom könskvoten bland vuxna djur i älgpopulationen starkt påverkar produktionen av kalv, kan man använda andelen tjurar av vuxna i jaktuttaget som ett sätt att kompensera för ett minskat jaktuttag på grund av rovdjur. En ökad andel tjurar i jaktuttaget innebär en ökad avkastning genom en högre andel kor i den levande älgpopulationen. Om man använder exemplet ovan

som utgångspunkt, där uttaget av vuxna djur var jämt fördelat mellan könen, visar beräkningar att för att helt kompensera för enbart vargens predation så bör andelen tjurar av vuxna i jaktuttaget öka från 50 % till 62 %, vilket resulterar i att andelen vuxna kor i den levande vinterpopulationen efter ett antal år kommer att vara 72 %. Däremot är det inte möjligt att kompensera helt för predation av både björn och varg. Med 50 % kalv i uttaget minimeras dock förlusten av både antalet skjutna djur och mängden kött, om man låter andelen tjur i jaktuttaget uppgå till 73 %, vilket på sikt leder till att andelen tjur kommer att utgöra 20 % (och kor alltså 80 %) i den levande vinterpopulationen. Det totala uttaget blir då ca 2,5 älgar/1000 ha, d.v.s. 0,3 älgar färre än utan rovdjur vid en täthet av 10 älgar/1000 ha. Samtidigt är det viktigt att komma ihåg att olika modeller har begränsningar i hur de täcker in andra aspekter av biologin. Jaktstrategier som resulterar i en sammansättning av älgpopulationen som kraftigt avviker från den som finns i områden med mindre påverkan av människan bör undvikas, därför att detta kan leda till sidoeffekter som varken är kända eller önskade. Detta gäller till exempel starkt skeva könskvoter bland vuxna älgar, något som kan leda till att en del kor inte blir befruktade eller blir befruktade först under ombruntningsperioder.

Jägare med hund – foto: Anders Jarnemo.

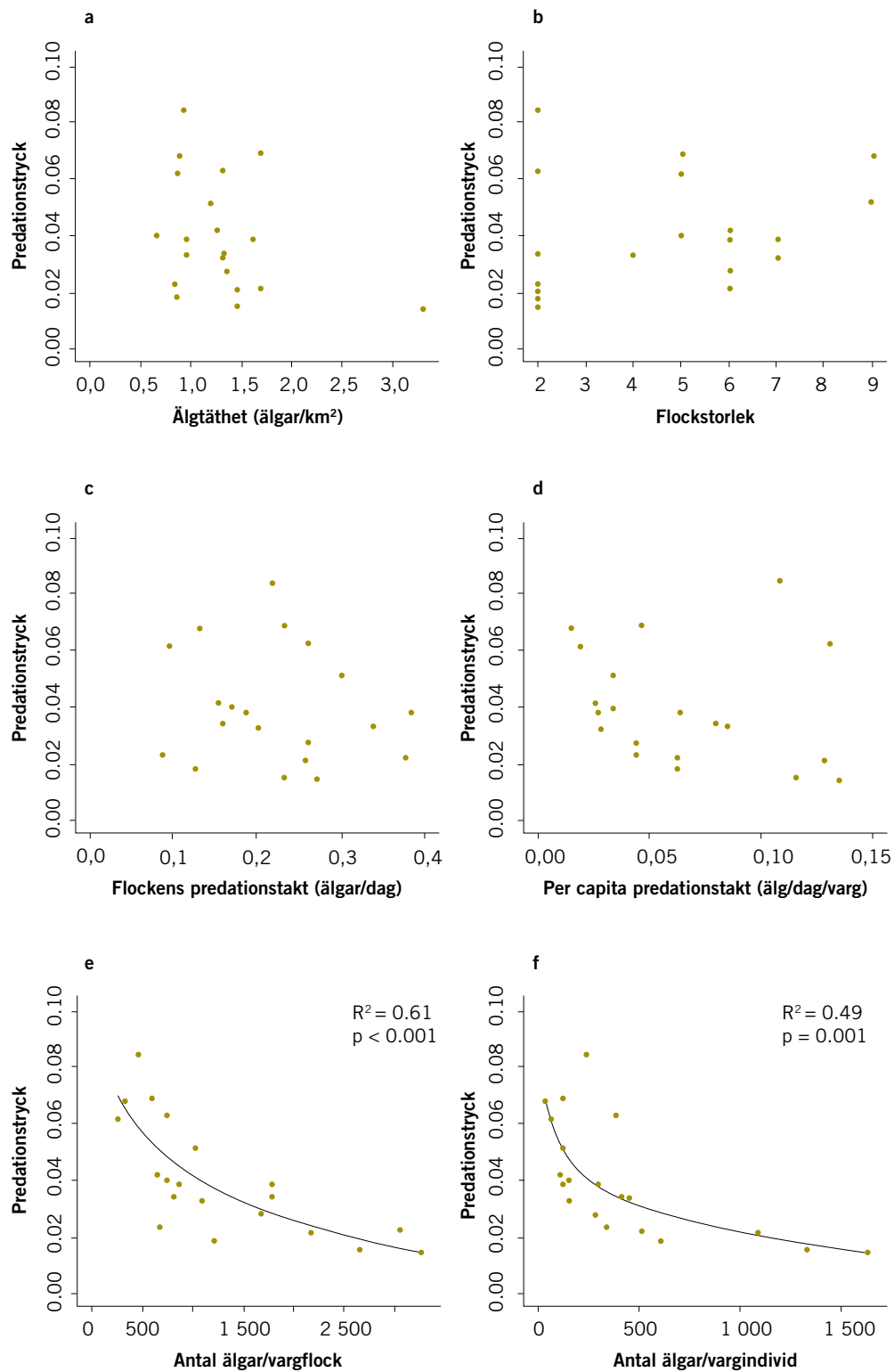


Erfarenhetsgrundade beräkningar av vargens predationstryck på älg i enskilda vargrevir

För ett antal (20 st) befintliga vargrevir där bra data på vargens predation fanns beräknades hur stor andel av älgpopulationen som vargarna slog under en vinterperiod på 180 dagar mellan 1 november–30 april (Zimmermann m.fl. 2015). I denna analys beaktades det specifika uttaget av älg (predationstakten) för respektive vargrevir, den observerade tätheten av älg i reviret (från spillningsinventering), samt storleken på reviret (från positioner från sändarförsedda vuxna vargar). Dessa faktorer kan tillsammans användas för att beräkna den totala tillgången på älg inom respektive vargrevir. Den skattade tätheten av älg över alla 20 reviren uppgick i medeltal till 1,3/km², med en variation från 0,66 till 3,3. Revirens storlek uppgick i medeltal till 960 km² med en variation mellan 320 och 1800 km², vilket resulterade i att den totala tillgången på älg i medeltal uppgick till ca 1300 älgar per vargrevir. Predationstakten i dessa revir var i genomsnitt 0,22 älgar per flock och dag, vilket innebär att en vargflock dödade en älg per 4,5 dagar eller totalt ca 40 älgar under perioden 1 november till 30 april.

Beräkningar visar att vargarna under denna del av året tog i genomsnitt 4 % av alla befintliga älgar i reviren med en variation på 1,5–8,5 % mellan olika revir (Zimmerman 2014). Dessa älgar utgör dock endast ca en tredjedel av det totala årliga beräknade uttaget på 120 älgar per flock, vilket innebär att det årliga uttaget mätt som andel av älgpopulationens täthet under vintern snarare uppgår till ca 12 %. Beräkningar på årsbasis kompliceras av att man då även behöver veta hur stor del av den befintliga älgpopulationen som togs ut via jakt under hösten. Om vi gör det förenklade antagandet att jaktuttaget i genomsnitt i samtliga vargrevir uppgick till ca 0,3 älgar/km² (se figur 23) så innebär detta att vargarnas andel av det totala uttaget från jakt och vargpredation i medeltal var 29 % och jakten stod därmed för 71 %.

Studien visade även att vargarnas predationstryck på älgpopulationen inte hade något starkt samband vare sig med tätheten av älg, med vargflockens storlek, eller med hur ofta vargarna slog älg (predationstakten) (Figur 23 a–d). Däremot var predationstrycket på älgpopulationen starkt beroende av den kombinerade effekten av revirets storlek och tätheten av älg, d.v.s. av antalet befintliga älgar i reviret (Figur 23 e–f). Ju lägre älgtäthet och ju mindre revir, desto högre blev predationstrycket och ca 60 % av variationen i predationstryck kunde förklaras med hjälp av dessa två faktorer.



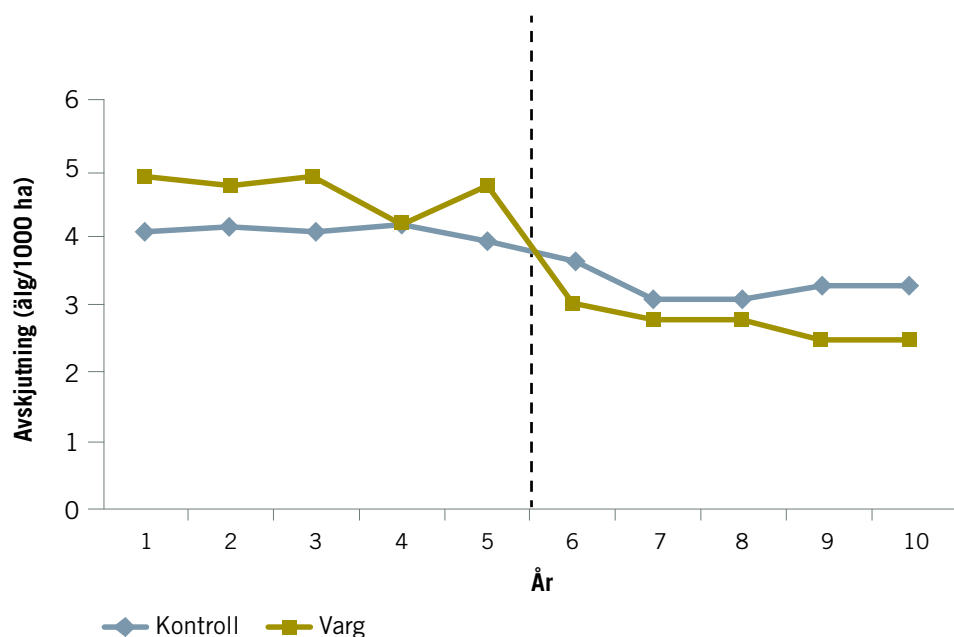
Figur 23. Predationstryck på älgpopulationen under vintern i 20 vargrevir och i relation till tätheten i (a) älgpopulationen, (b) vargflockarnas storlek, (c) predationstakt i vargflocken, (d) predationstakt per vargindiv i vargflocken, (e) antalet älgar per vargflock, samt (f) antalet älgar per vargindiv (från Zimmermann 2014).

Hur påverkas jaktuttaget på älg i vargområden i verkligheten?

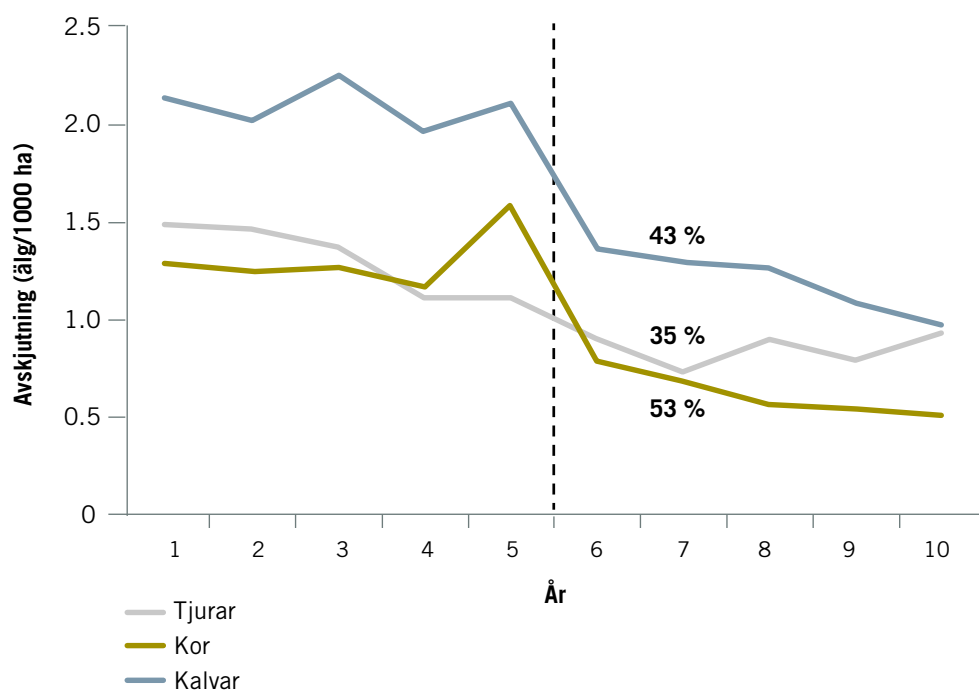
En annan studie undersökte effekten av vargens närvaro på jägarnas uttag av älg i områden där det fanns data på avskjutning både före och efter etablering av varg, och i områden som hade haft varg under minst tio år (Wikenros m.fl. 2015a). Baserat på dessa data som omfattade totalt 31827 skjutna älgar minskade jaktuttaget generellt under tioårsperioden, sannolikt som ett resultat av en långsiktig och medveten förvaltningsstrategi. Minskningen var dock starkare inom vargrevir (26–44 %) än i kontrollområden utan vargar (20–23 %) (Figur 24a och b). I områden där vargar förekommit under minst tio år, var minskningen av jaktuttaget för det totala antalet älgar också mer uttalad än i kontrollområdena. Minskningen av jaktuttaget var även beroende av vargrevirens storlek. Inom små vargrevir (520–830 km²) var minskningen 53 %, jämfört med 29 % för stora revir (1220–1830 km²). I denna studie reagerade jägarna på etableringen av varg, inte bara genom att minska den totala storleken på uttaget, utan också genom att ändra sammansättningen i uttaget genom att minska andelen skjutna älgkor (Figur 24b). Minskningen av hondjur i jaktuttaget kan till viss del kompensera för den beräknade förlusten från vargarnas predation. Även jaktuttaget av kalv minskade i samband med etableringen av varg, vilket antingen kan vara en avsiktlig strategi av jägarna för att kompensera för vargens predation på kalv, eller vara en följd av vargarnas predation på älgkalvar under sommaren. Data från älgobsen (en metod som används för att få ett mått på älgpopulationens struktur som görs av jägare under första jaktveckan) indikerade att det minskade jaktuttaget av kalv troligen berodde på vargarnas predation på älgkalvar, eftersom jägarna inte bara sköt utan även observerade färre kalvar per älgko innanför jämfört med utanför vargrevir (Figur 24b). Den snabba responsen från jägarna på etableringen av varg var sannolikt mer ett resultat av en förväntad ökning av dödligheten i älgpopulationen, än ett svar på en faktisk förändring i älgthet. I ett förvaltningsperspektiv kan man därmed säga att jägarnas respons visade en anpassning (var adaptiv) i både tilldelning och det faktiska jaktuttaget, eftersom dessa justerades i förhållande till förändringar i predationstryck och därmed till det möjliga hållbara uttaget ur älgpopulationen.

Älgdragare – foto: Anders Jarnemo.





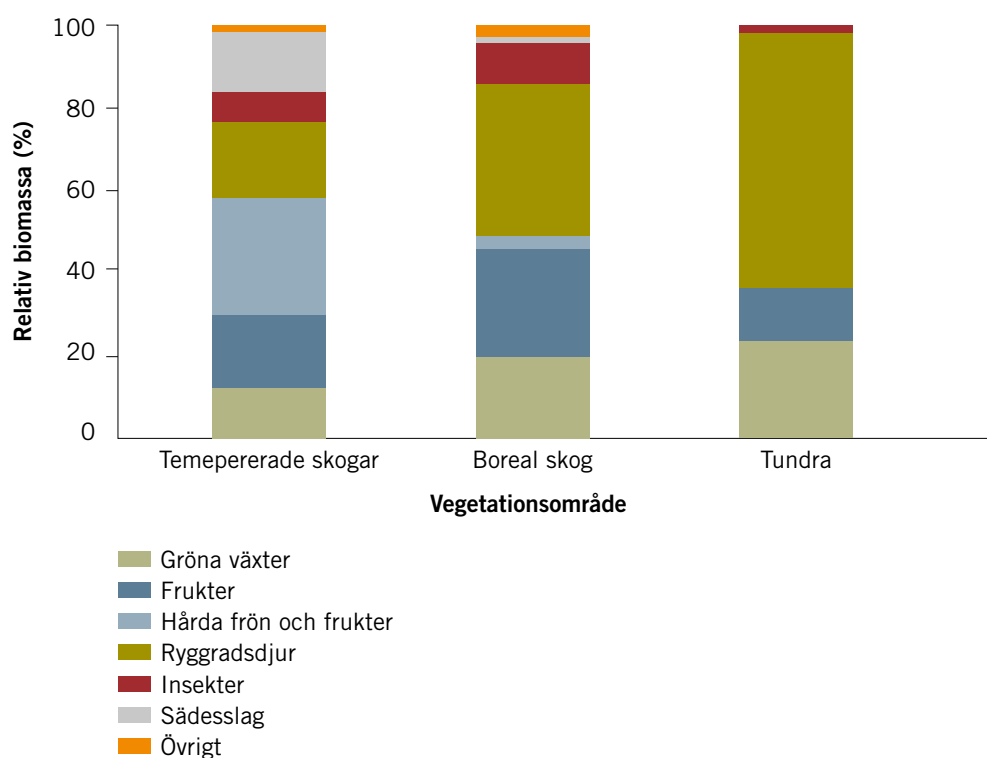
Figur 24a. Avskjutning av älg per 1000 ha i medeltal för 7 områden där vargarna etablerade revir mellan år 5 och 6 (grön linje) och i närliggande kontrollområden där ingen etablering av varg skedde under samma tidsperiod (grå linje). Den svarta streckade linjen visar när etableringen av varg skedde (från Wikenros m.fl. 2015a).



Figur 24b. Avskjutningen av älg per 1000 ha i 7 områden där varg etablerade sig mellan år 5 och 6 (svart streckad linje) för olika kategorier av älg. Den procentuella minskningen i medeltal för båda femårsperioderna anges för respektive älgkategori (från Sand & Wikenros 2015).

Björn

En sammanställning över björnens diet från 28 separata studier fördelade över hela artens utbredningsområde i världen visade att andelen bytesdjur i form av ryggradsdjur (mestadels klövdjur) ökade med nordlig breddgrad (Bojarska & Selva 2012). I den tempererade klimatzonen uppgick andelen växter, frukt och insekter till mer än 80 % av energiintaget, medan detta hos tundralevande populationer av björn uppgick till mindre än 40 % (Figur 25). Författarna drog slutsatsen att variation i björnens intag av olika födoslag påverkas starkt av miljöförhållanden och då speciellt av klimatet, som i sin tur påverkar björnens närings- och energibehov. Förutom de studier som har genomförts i Skandinavien finns ingen forskning som redovisar omfattningen av björnens predation och dess inverkan på sina bytespopulationer av klövdjur i norra halvan av Europa.



Figur 25. Andelen av de sju olika typerna av föda i dieten hos björn (mätt som relativ andel biomassa), i tre olika biogeografiska regioner och från 28 olika studier (från Bojarska & Selva 2012).

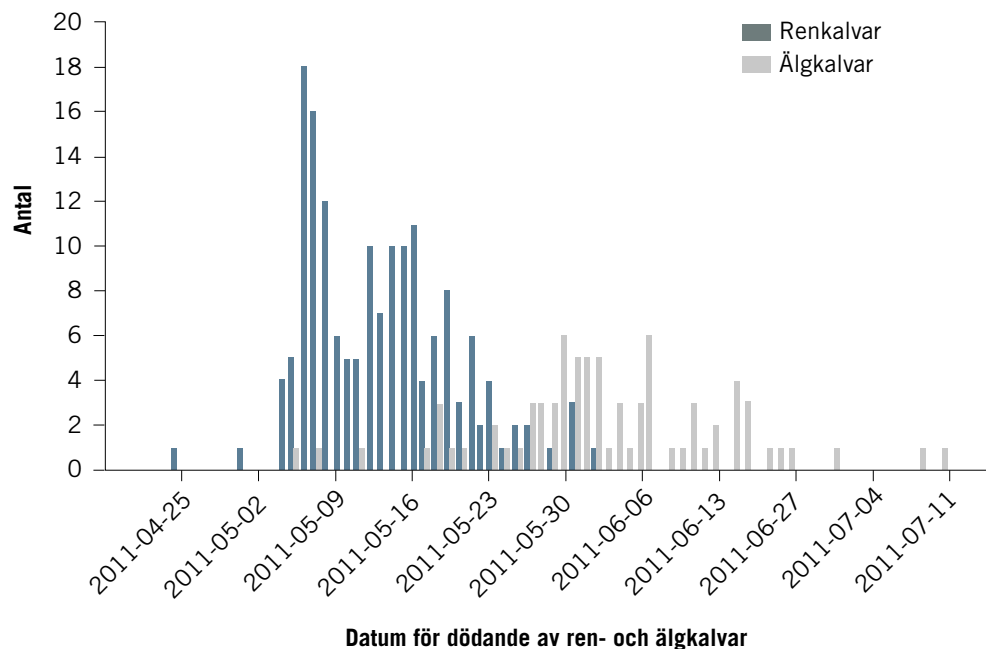
Björn – Norra Skandinavien

BYTESVAL

Analys av björns spillningar i en björnpopulation i norra Norge visade att älg utgör stommen i den konsumerade födan (Persson m.fl. 2001). Vuxna älgar var speciellt viktiga under vår och sommar och utgjorde då 85 % respektive 70 % av energiintaget, medan andelen älg sjönk till 30 % under hösten då bär dominerade intaget (49 %). Andelen insekter och växter var låg under hela sommarhalvåret. Studien visade att andelen klövdjur var betydligt högre i denna nordliga population jämfört med en population i centrala Skandinavien.

PREDATION PÅ TAMREN OCH ÄLG

En omfattande studie av björnens predation på tamren genomfördes i två skogssamebyar (Udtja och Gällivare) i norra Sverige under åren 2010–2012 (Karlsson m.fl. 2012). I anslutning till studien på björnens predation på tamren så studerades även björnens predation på älg i samma område under åren 2010–2012 (Karlsson m.fl. 2012, Kindberg m.fl. 2012). Resultat visar att huvuddelen av predationen på älgkalvar sker i slutet av maj till slutet av juni medan predationen på renkalvar sker i början av maj till början av juni (Figur 26). Totalt under båda åren fann man att björnarna hade dödat 53 vuxna älgar och 160 älgkalvar samt dessutom besökt 24 älgkadaver för vilka tidpunkten för död bedömdes ha inträffat före studiens början under våren. Den totala genomsnittliga predationen på älg för alla studerade björnar (22 st) var $7,3 \pm 1,1$ (medelvärde och SE) älgkalvar och $2,3 \pm 0,4$ vuxna älgar per björn. För honor utan årsungar (11 st) var predationstakten $8,8 \pm 1,6$ älgkalvar och $2,4 \pm 0,5$ vuxna älgar. Platsen där predationen sker skiljer sig mellan tamren och älg på så sätt att tamrenar togs i huvudsak ovanför skogsgränsen medan älgarna togs nere i skogslandet. Studien är genomförd i två delområden som under vintern 2010 skattade älgtätheten till 6,1 respektive 9,8 älgar/1000 ha (Svensk Naturförvaltning AB, 2011). Studien av björnpredation på renkalv i Udtja och Gällivare skogssamebyar gäller specifikt björnar i kalvningsområdet under sommarperioden och inte ger svar på predationstakt inom andra typer av områden, vilket betyder att studien inte nödvändigtvis är representativ för hela norra Sverige.



Figur 26. Datum för björnpredation på renkalvar (blåa staplar) och älgkalvar (gråa staplar) under 2011 i Udtja och Gällivare skogssameby (från Kindberg m.fl. 2012).

Björn – Centrala Skandinavien

BYTESVAL

Liksom i norr har studier av insamlade björns spillningar i de centrala delarna av Skandinavien, där tätheten av björn är relativt hög ($>30/1000 \text{ km}^2$), visat att klövdjur (främst älg) utgör det viktigaste intaget av föda under vår och försommar (Dahle m.fl. 1998, Stenset m.fl. 2016). Intaget av klövdjur bestod både av nyligen dödade älgar men även till en stor del av kadaverrester. Under sommaren ökade intaget av insekter och växter men klövdjur (och får i Norge) var fortfarande en viktig del av födan, medan inslaget av bär (blåbär, kråkbär [*Empetrum nigrum*], lingon [*Vaccinium vitis-idaea*]) ökade under hösten. Totalt sett under sommarhalvåret utgjorde bär 44–46 % och klövdjur 14–30 % av energiintaget i det svenska studieområdet, medan den återstående andelen utgjordes av insekter (mest myror; 14–22 %) och växter (12–18 %). I det norska studieområdet utgjorde klövdjur en betydligt större andel av intaget (mest får på fritt bete; 65–87 %) och en mindre andel av bär (5–13 %) och växter (2–6 %).

PREDATIONSTAKT

Hittills har två separata studier har undersökt hur ofta björnar dödar älg under våren och försommaren i det södra reproduktionsområdet på gränsen mellan Dalarna, Härjedalen och Hälsingland. I den första studien fann man att en genomsnittlig vuxen ($\geq 4,5$ år) björn dödade ca 6,8 kalvar per år under åren 1988–1998 (Swenson m.fl. 2007). I den andra studien uppgick samma siffra till $7,6 \pm 0,71$ (2 till 15) kalvar per vuxen björnhona under perioden 2004–2006 (Rauset m.fl. 2012). Tätheten av älg var betydligt lägre under den senare perioden, men trots detta var predationstakten ungefär densamma. Björnar i studieområdet i Norrbotten tycks dock ta fler vuxna älgar (ca $2,3 \pm 0,4$ per år) än i det södra studieområdet ($0,1 \pm 0,1$ per år). Predationstakten verkar också skilja sig mellan olika individer och mellan år i båda studierna. Resultat från björnens predation på älg i Sverige tyder dock på att de dödar färre vuxna älgar per björn jämfört med brunbjörn i Nordamerika, möjligen som ett resultat av en högre produktion av kalv och därmed en högre andel kalv i de svenska älgpopulationerna.

REPRODUKTIV KOMPENSATION HOS ÄLGKOR

De älgkor som förlorade sina kalvar tidigt under sommaren var i bättre kondition vid brunstperioden på hösten och hade till följd av det en högre sannolikhet att föda tvillingkalvar följande år, jämfört med de älgkor som inte förlorade någon kalv. Denna kompensation i kondition och kalvproduktion var dock relativt måttlig. I studieområdet i Dalarna-Härjedalen-Hälsingland dödades totalt ca 26 % av alla kalvar av björn under åren 1988–1998 (Swenson m.fl. 2007). Den kompensation som åstadkoms genom högre kalvproduktion följande år hos de älgkor som förlorade sin kalv resulterade ändå i en nettoförlust på ca 22 % av kalvarna till björn. Andra studier av s.k. kompensatorisk reproduktion har dock inte kunnat

visa att älgkor som blir av med sina kalvar tidigt under säsongen uppvisar en förhöjd kalvproduktion följande år (Veisetaune 2003). Utöver predationen på årskalv under vår och tidig sommar så dödade vuxna björnar (≥ 4 år) i Dalarna-Härjedalen-Hälsingland även en del vuxna (≥ 1 år) älgar, huvudsakligen under våren. Beräkningar visar att predationstakten var ca 0,5 älgar per vuxen björn och år (Dahle m.fl. 2013). Tätheten av björn och älg i studieområdet beräknades till 10–30 respektive 400–1340/1000 km².

Beräkningar av björnens och vargens inverkan på älgpopulationen

Storleken på björnens predationsuttag i älgpopulationen beror till stor del på tätheten av björn. I många av de områden som idag (2016) hyser fast förekomst av både björn och varg är tätheten av björn relativt låg ($< 10/1000$ km²), vilket medför att björnens predation på älg (främst kalv) motsvarar mindre än 30 % av vargens årliga uttag (Sand m.fl. 2011, Jonzén m.fl. 2013). I vargområden med högre tätheter av björn (10–20/1000 km²) kan björnens årliga uttag uppgå till 30–60 % av vargens uttag. I områden med höga tätheter av björn ($> 30/1000$ km², t.ex. i södra reproduktionsområdet) kan björnens predation vara lika stor eller större än den i ett genomsnittligt vargrevir. Detta betyder att björnens inverkan på den lokala älgpopulationen kan vara betydande, framförallt i områden där tätheten i älgpopulationen relativt sett är låg.

Beräkningar visar att den kombinerade predationen från varg och björn (medelhöga tätheter 15/1000 km²) kan motsvara hela det möjliga uthålliga jaktuttaget vid en älgtehet på ≤ 5 älgar/1000 ha (Figur 22b, samt i avsnittet om vargens effekter på älgpopulationen). Vid en täthet på 10 älgar/1000 ha kan man via jakt ta ut ca 1,2 älgar medan man vid en täthet på 15 älgar/1000 ha kan ta ut ca 2,6 älgar/1000 ha. Vargens uttag ur älgpopulationen i detta exempel uppgår därmed till ca 1 älg/1000 ha medan björnens uttag (medelhög täthet: 15 björnar/1000 km²) ligger på ca 0,6 älgar/1000 ha. För att helt kompensera det samlade predationsuttaget av både björn och varg i denna modell behöver älgteheten öka till ca 6 älgar/1000 ha. Observera att i de flesta älgpopulationer är andelen kor bland vuxna djur oftast något högre (ca 60–65 %) än i detta beräkningsexempel (50–54 %) vilket resulterar i att det möjliga jaktuttaget är högre än i exemplet ovan.

Beteendeeffekter – rovdjurens blotta närvaro påverkar bytesdjurens beteende

EUROPA

Jämfört med Nordamerika finns det relativt få studier genomförda på rovdjurens eventuella beteendeeffekter på bytesdjuren i Europa. Förutom de som är genomförda i Skandinavien har vi endast funnit två publicerade vetenskapliga studier. Båda behandlar effekter av varg och är genomförda i Bialowieza nationalpark i östra Polen. Detta område är unikt i centrala

Europa på så vis att både varg och lodjur och deras viktigaste bytesdjur (kronhjort, rådjur, vildsvin) har varit kontinuerligt närvarande under de senaste århundradena, och sannolikt även före detta.

I den första studien (Kuijper m.fl. 2013) fann man att betetrycket på trädplantor från hjortdjuren minskade på platser där det fanns en stor mängd liggande träd och grenar som kunde försvåra flykten för bytesdjuren vid attacker från rovdjur. Denna effekt av vegetationens struktur på betetrycket kunde man inte finna i närliggande områden med lägre tätheter av varg. Man tolkade detta resultat som att vegetationens struktur är en viktig faktor som påverkar bytesdjurens beteende genom att styra var dessa väljer, eller vågar, att beta.

I en uppföljande studie använde man sig av kameror för att registrera närvaro och beteenden hos kronhjort och vildsvin i förhållande till vittring av varg (Kuijper m.fl. 2014). Det senare åstadkom man genom att på vissa av dessa platser placera ut färska vargspillningar. På platser med vargspillningar visade kronhjortarna på en ökad vaksamhet vilket reducerade tiden för konsumtion av föda, medan vildsvin inte uppvisade någon ökad vaksamhet i närheten av vargspillning. Närvaron av vargspillning påverkade inte besöksfrekvensen på dessa platser, varken för kronhjort eller för vildsvin. Inte heller kunde man hos någon av arterna se någon effekt på beteendet beroende av habitatets siktbarhet.

En litteraturgenomgång över hur och var beteendeffekter av stora rovdjur uppstår visade att detta är starkt beroende av landskapets utformning samt vilken jaktmetod rovdjuren använder (Schmidt & Kuijper 2015). I samma publikation anser författarna att den rådande uppfattningen i Europa om denna process är starkt influerad av vad man har funnit i ett antal studier från Nordamerika (framförallt Yellowstone). Man påpekar att dessa studieområden skiljer sig från många områden i Europa genom att man i Nordamerika har väsentligt mer varierande landskap med stora skillnader mellan olika vegetationstyper som används av bytesdjuren för födokonsumtion respektive för vila och/eller skydd. I Europa är habitatet mer enhetligt och predationsrisken mer likformig mellan olika typer av habitat, och följaktligen finns här mindre att vinna genom att välja vissa typer av habitat.

SKANDINAVIEN – VARG

Den relativt långa frånvaron av stora rovdjur som varg och björn i stora delar av Skandinavien har lett till att risken att dödas av dessa rovdjur har varit avsevärt lägre under de senaste 100 åren. Man borde därför förvänta sig att tidigare befintliga beteendeanpassningar till dessa rovdjur skall ha minskat i omfattning och uttryck under denna tid (Blumstein & Daniel 2005). Med vargens återkomst till vissa områden kan dessa beteendeanpassningar återigen ha aktiverats ibland bytesdjuren. För vargens primära bytesdjur, älgen, har ett antal olika beteendenaspekter undersökts för att se om det har skett en förändring i och med en ökad predationsrisk från varg.

HABITATVAL

Vissa studier har visat att bytesdjur ändrar sitt habitatval i närvaron av predatorer, och att risken för att angripas av rovdjur är högre i öppen än i sluten vegetation (Mao m.fl. 2005, Creel m.fl. 2008). I en studie i Skandinavien konstaterades att risken för älg att dödas av varg var 10–20 gånger högre på hyggen och i unga skogsplanteringar jämfört med i andra habitattyper (Gervasi m.fl. 2013). En annan studie undersökte därför om valet av habitat hos GPS-försedda älgar förändrades med ökad exponering för varg. För att beräkna graden av exponering för varg användes GPS-positioner från vuxna vargar i två revir som delvis överlappade med de sändarförsedda älgarnas hemområden (Nicholson m.fl. 2014). Variationen i habitatval mellan olika älgindivider uppvisade inget tydligt samband med exponeringsgraden för varg. Däremot hade tidpunkten på dygnet och älgkornas reproduktiva status (kor med eller utan kalv) en tydlig inverkan på valet av habitat. Om vargarna ändå hade en påverkan på älgarnas habitatval så var denna effekt endast knuten till sommarhalvåret, och liten jämfört med effekten av tid på dygnet och älgkornas reproduktiva status.

RÖRELSEMÖNSTER

I två andra studier undersöktes om rörelsemönstret hos GPS-försedda älgar i två olika populationer påverkades av vargförekomst. I den första studien testades om älgarna hade förändrat sitt rörelse- och aktivitetsmönster under dygnet för att minska risken för möten med varg (Eriksen m.fl. 2011). I den andra studien testades om exponeringsgraden för varg i en älgpopulation hade någon inverkan på älgarnas rörelsehastighet och/eller riktningsmönster (Wikenros m.fl. 2016). Den senare studien visade att älgarnas rörelsehastighet påverkades både av tiden på året (högst under sommarhalvåret) och av reproduktiv status. Kor med kalv uppvisade ett mer koncentrerat rörelsemönster under kalvningsperioden (maj–juli) jämfört med kor utan kalv. Det hittades inga belägg för att predationsrisken från varg påverkade älgarnas rörelsemönster, varken deras hastighet eller riktning. Denna studie visade också att möten mellan sändarvargarna och varje enskild GPS-försedd älg sker sällan och att medelavståndet mellan varg och älg var ca 11 km.

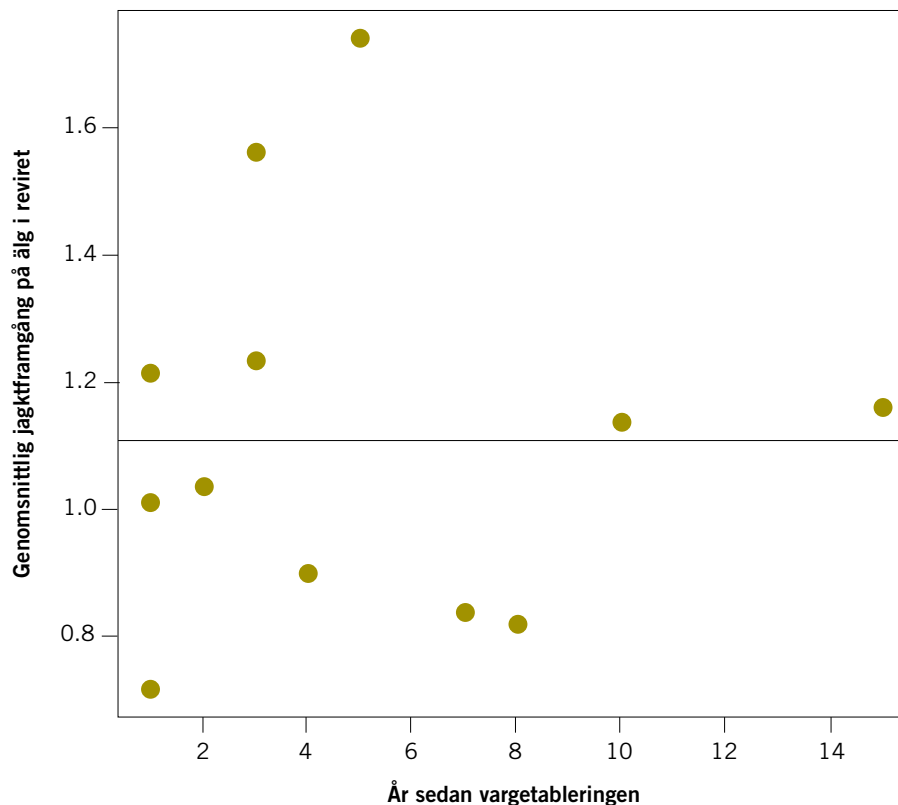
GRUPPSTORLEK

Risken att dödas av ett rovdjur kan även påverka benägenheten hos bytesdjur att bilda större grupper. Större grupper kan medföra ökad chans att tidigt upptäcka attackerande rovdjur, och att man delar risken att dödas med flera djur. En större grupp av bytesdjur kan även försvåra för rovdjuret genom att detta orsakar förvirring vid en attack. En studie på gruppstorleken hos älg (omfattande 1335 flygobservationer av älg), som har genomförts i både vargområden och i områden utan varg, visade ingen tydlig effekt av vargförekomst på gruppstorleken hos älg (Månsson m.fl. 2017). Andra faktorer som älgtäthet, snödjup och könsfördelning bland vuxna djur hade alla en tydlig effekt på gruppstorleken. En svag effekt av vargförekomst kunde påvisas för tjurar, med något större grupper av älgtjejer inom vargreviren jämfört med utanför reviren. En förklaring till detta kan vara att tjurar

sett i en konkurrenssituation om födan har mindre att förlora på att vara i en större grupp jämfört med kalvar. Effekterna av populations- och miljöfaktorer på gruppstorleken hos älg var dock sammantaget starkare jämfört med effekten av varg.

JAKTFRAMGÅNG

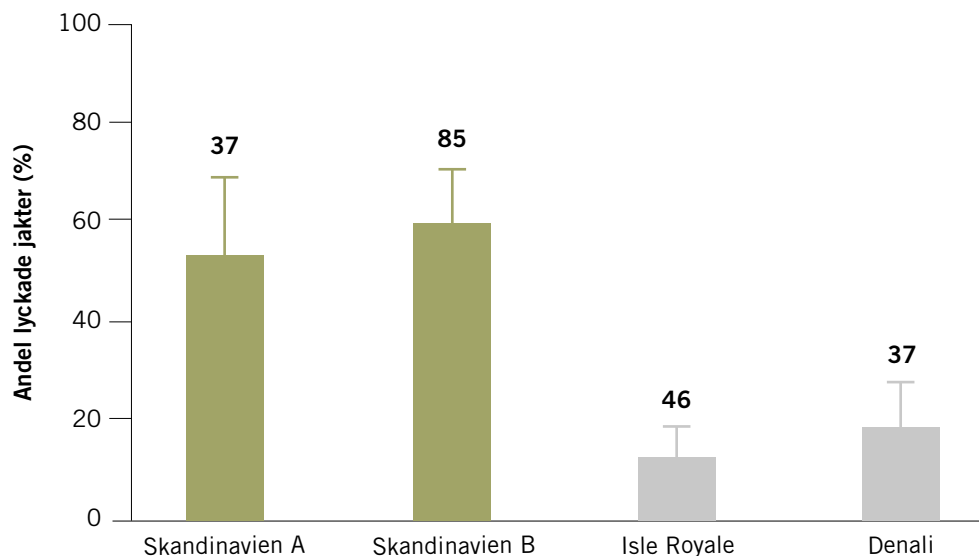
Slutligen undersöktes två olika aspekter av effektivitet i vargarnas predation på älg i ett antal olika vargrevir. Det förväntades att, om älgarna hade genomgått en beteendeförändring i samband med etableringen av varg, så skulle detta medföra att vargarnas jaktframgång på älg minskade med tiden från etableringen. Den första studien visade att jaktframgången inte hade minskat över tid trots att våra data omfattade 1–21 år i tid sedan etablering av varg (Figur 27; Sand m.fl. 2006). I den andra studien testade vi om vargarnas predationstakt på älg uppvisade ett negativt samband med tiden från etablering av varg i området (Gervasi m.fl. 2013) som varierade mellan olika revir från 1 till 15 år. Inte heller i dessa analyser kunde vi finna något stöd för att predationstakten hade förändrats med antal år efter vargetablering, trots att vi även kunde kontrollera för skillnader i habitat och älgtäthet samt för hur vargarna fördelade sin tid i reviret. Sammantaget fann vi alltså inte att älgarna hade förändrat sitt beteende i en omfattning som medförde någon mätbar effekt på vargens predation.



Figur 27. Jaktframgång på älg för ett antal olika vargflockar i relation till antalet år efter revirens etablering. Den horisontella linjen representerar en regressionslinje mellan dessa båda variabler. Jaktframgång är i detta sammanhang detsamma som en kvot mellan sannolikheten för en lyckad vargattack i det enskilda reviret och i hela vargpopulationen (från Gervasi m.fl. 2013).

Skillnader mellan Skandinavien och Nordamerika

För att sätta våra resultat på vargarnas predation på älg i ett internationellt perspektiv och erhålla en större variation mellan olika älgpopulationer och i deras erfarenhet av varg, jämförde vi data på vargarnas jaktframgång mellan Skandinavien och Nordamerika (Sand m.fl. 2006). Resultaten visade att vargens jaktframgång (andel lyckade jakter av totalt antal jaktförsök) på älg var mer än dubbelt så hög i Skandinavien (ca 50 %) jämfört med Nordamerika (10–20 %; Figur 28, Sand m. fl. 2006).



Figur 28. Jaktframgång av varg på älg under vintern i Skandinavien och två områden i Nordamerika (Isle Royale, Michigan och Denali, Alaska). Jaktframgången i Nordamerika är beräknad som andelen lyckade jakter på älg. För Skandinavien har två olika metoder baserade på spårning av varg på snö använts för att beräkna jaktframgång på älg. I studierna från Nordamerika har spårning och observation av vargarnas jakter genomförts från flygplan. Antalet observationer för respektive metod och område anges ovanför staplarna (från Sand m.fl. 2006).

Två faktorer är särskilt viktiga att beakta för att förstå orsaken till skillnaden i vargarnas jaktframgång mellan de två kontinenterna. För det första, närvaron av varg är en ny erfarenhet för skandinaviska älgar. Älgar i centrala Skandinavien har inte erfarit fasta populationer av varg på 120–150 år. I motsats till detta har älg och varg i Kanada och Alaska kontinuerligt levt sida vid sida under tusentals år. I dessa områden är predation av stora rovdjur den dominerade dödsorsaken, medan jakt av människan utgör <5 % av den årliga dödligheten. För det andra, så har jakt av människan helt ersatt predationen som dominerade dödsorsak under det sista århundradet i Skandinavien. Under de sista 40–50 åren har jaktuttaget årligen uppgått till ca 25–40 % av den totala vinterpopulationen av älg och utgör (i områden utan stora rovdjur) ca 95 % av den totala årliga dödligheten i älgpopulationen. Trots vargens pågående återkolonisering av centrala Skandinavien, utgör jakten fortfarande den största dödsorsaken, även inom de flesta etablerade vargrevir. Jakt kan rent funktionellt ersätta predation av stora rovdjur som dödsorsak, men urvalet av individuella älgar och jaktmetoderna skiljer sig

mellan de båda predatorerna (varg och människa). En trolig konsekvens av människans omfattande jakt i Skandinavien är att älgens nedärvda beteende att undkomma attacker från varg till viss del har förlorats och istället ersatts av beteendeanpassningar för att undgå jakt från människan.

En tredje omständighet, som styrker ovanstående resonemang, är att älgarnas beteende mot människan tycks vara annorlunda i Nordamerika jämfört med Skandinavien. I Nordamerika är det inte ovanligt att älgar uppträder aggressivt mot människor, i synnerhet gäller detta älgkor med kalvar. För att radiomärka älgkalvar i Alaska behövs vanligtvis en helikopter som temporärt skrämmar bort älgkon från kalven. I Skandinavien är det mycket ovanligt att älgkor med kalv uppvisar ett aggressivt beteende mot människor. Älgkalvarna kan normalt märkas genom att en person smyger in och tillfälligt skrämmar bort kon från kalven, utan någon assistans från helikopter. Jämfört med älgkorna i Nordamerika som har behållit sin strategi att kraftfullt försvara sina avkommor mot varg (Mech 1970) men inte behövt utveckla skygghet för människan, har det omvända beteendet istället gynnats i Skandinavien under det senaste århundradet.

I vissa delar av världen där varg och andra stora rovdjur återetablerar sig efter en lång tids frånvaro, har förändringar i beteendet hos bytesdjuren observerats relativt snabbt. Även om vissa anser att älgar i vargrevir är mera lättskrämda och står sämre för hund än tidigare, tyder forskningsresultat inte på att vargens närvaro har påverkat älgarnas beteende i områden där vargen har varit etablerat i 10–20 år (Sand m.fl. 2006, Gervasi m.fl. 2013). Det är dock möjligt att mindre förändringar i älgens beteende redan har satts igång av vargens närvaro, men att forskningsmetodiken hittills har varit för grov för att kunna påvisa detta. Men även om så skulle vara fallet, tyder våra forskningsresultat på att flera andra faktorer är mycket viktigare för att påverka älgarnas beteende än vad vargens återkomst har varit hittills. En fullständig återanpassning av älgarnas beteende till närvaron av stora rovdjur kommer troligen att ta lång tid, om den alls kommer att ske.

Skandinavien – Björn

Det finns betydligt färre studier i Skandinavien där man har undersökt beteendeeffekter av björnens närvaro på bytesdjurens beteende, jämfört med sådana studier av varg. I några studier har man dock funnit resultat som avviker mot studierna av varg och älg. Berger m.fl. (2001) visade att björnens jaktframgång på älg var högre i den expanderande björnpopulationens ytterområde jämfört med i dess kärnområde. Älgarna i björnpopulationens kärnområde verkade ha anpassat sitt beteende till att i större utsträckning undvika och undkomma björn, jämfört med älgarna i ytterområdet som exponerats för björn under en kortare tidsperiod och därmed var mer naiva i sitt beteende mot björnarna.

I en nyligen publicerad avhandling har man undersökt flera aspekter kring björnens påverkan på bytesdjurens beteende (Sahlén 2016). I en av studierna använde man sig av björnsplåning som placerades ut vid foderplatser som ett sätt att utsätta olika bytesarter (dovhjort, rådjur, vildsvin)

för närvaro av björn. Resultaten visade att dovhjort och möjligen även vildsvin mer sällan besökte foderplatser som hade björns spillning jämfört med foderplatser utan björns spillning. Alla tre bytesarterna utnyttjade dessutom foderplatser med god sikt mer i närvaron av björns spillning, medan inget sådant samband kunde påvisas för foderplatserna utan björns spillning (Sahlén 2016). Vidare fann man i en annan studie att betestrycket av älg på tall var lägre i de typer av habitat som oftare besöktes av björn samt att detta var extra tydligt i habitat där siktbarheten var låg (Sahlén 2016). Sammantaget fann man alltså i dessa studier ett visst stöd för att närvaron av björn påverkar beteendet hos bytesdjur genom att dessa väljer att vistas i de typer av habitat eller på platser som utgör en lägre risk för möte med björn.

Resultaten från studierna på beteendeffekter hos bytesdjur i Skandinavien kan tyda på en skillnad i bytesdjurens svar på predationsrisken från varg jämfört med björn. En förklaring till detta kan vara att den skandinaviska björnpopulationen i vissa områden aldrig utrotats samt att den tid de varit frånvarande i vissa områden är mycket kortare än vad den är för varg.

Interaktioner med andra arter, exempel från Skandinavien och Europa

Stora rovdjur som varg och björn befinner sig i toppen på näringspyramiden, och det finns därför förutsättningar för att de påverkar många andra arter förutom de primära bytesdjuren. Denna påverkan kan ske genom konkurrens eller genom att gynna asätare med kvarlämnade rester av slagna bytesdjur. Konkurrens kan handla om att båda arterna utnyttjar samma bytesdjur (t.ex. rådjur) och därmed påverkar täthet eller fördelning av dessa. Konkurrens kan också ske genom mer direkta interaktioner, som ibland leder till att den ena arten dödar, skadar eller fysiskt förhindrar den andra arten från att få tillgång till en gemensam resurs (t.ex. en dödad älg).

VARG – LODJUR

Under de senaste årtiondena har populationerna av både varg och lodjur expanderat och båda arterna förekommer nu i de centrala delarna av Skandinavien. Kroppsstorleken skiljer sig mellan arterna (lodjur 15–25 kg, varg 35–55 kg), men de har ett visst överlapp i valet av bytesdjur. Både varg och lodjur livnär sig på rådjur, vilket medför att konkurrens kan påverka deras inbördes utbredning och täthet. Vargen har här en fördel genom att den inte är så specialiserad på rådjur som lodjuret är. Vargen kan därför fortsätta att hålla ett hårt tryck på rådjuren även om rådjurspopulationen minskar, eller i områden med låg täthet av rådjur, eftersom vargen har älg som huvudföda. Denna konkurrensfördel har inte lodjuret, som söder om renskötselområdet till stor del är beroende av rådjur som bytesdjur. Dessutom finns möjligheten att den större vargen kan konsumera rådjur som dödas av lodjur, och i vissa fall även döda lodjur. Vargens närvaro kan därför ha en negativ påverkan på tätheten hos lodjurens huvudsakliga bytesdjur och möjligheten för lodjuren att tillgodogöra sig slagna byten, och dessutom utgöra en direkt dödsrisk för lodjuren.

Relationen mellan varg och lodjur har undersökts genom att jämföra data från länsstyrelsernas och Svenska jägareförbundets inventeringar av familjegrupper av lodjur (honor med ungar) i relation till förekomsten av befintliga vargrevir (Wikenros m.fl. 2010). Den geografiska fördelningen av familjegrupper av lodjur visade att dessa inte undviker att etablera sig i områden med varg. Det var heller inte någon skillnad i överlevnad bland ungar till radiomärkta lodjur som levde innanför respektive utanför vargrevir. Etablering av vargrevir i områden med radiomärkta lodjur medför inte heller någon förändring i lodjurens val av födselplats, eller för storlek och belägenhet av deras hemområde. Omfattande snöspårningar av varg och dokumentation av vargdödade bytesdjur samt analys av innehållet i vargspillningar uppvisade inte något fall där varg hade dödat lodjur. Studien visade att varg och lodjur kan samexistera i studieområdet utan att den större och dominerande arten (vargen) har någon tydlig negativ inverkan på den mindre artens (lodjurets) utbredning och överlevnad. Detta kan bero på att det under studieperioden var relativt gott om bytesdjur i vargens huvudsakliga utbredningsområde samt att det dominerande bytesdjuret för varg utgörs av älg.

VARG – BJÖRN

En undersökning av vargens etableringsmönster i Skandinavien under perioden 1990 till 2012 visade att etablering av nya vargrevir var negativt relaterad till graden av mänsklig påverkan och men även till tätheten av björn (Ordiz m.fl. 2015). Detta undvikande av områden med hög täthet av björn tyder på att det förkommer konkurrens mellan dessa arter. En annan studie av habitatval hos radiomärkta individer visade att varg och björn till viss del valde olika typer av habitat i deras hemområden (Milleret 2016). Vargar tenderade att välja områden med hög förekomst av ungskogar och bruten terräng i större grad än vad björnarna gjorde, vilket troligen återspeglar deras olika krav på livsmiljö. Medan älg utgör den överlägset viktigaste födoslaget för vargar (i detta område) i Skandinavien, är kosten betydligt mera varierad för björnen, förutom under en begränsad period på våren då nyfödda älgkalvar har stor betydelse. Under resterande del av barmarkspenoden utgör växter, insekter och bär en viktigare resurs för björn. Båda arterna visade en tendens att föredra områden med ökat avstånd från mänskligt påverkade miljöer, vilket avspeglar att de generellt undviker mänsklig aktivitet.

I Skandinavien har både vargens och björnens predation på älg undersökts noggrant i flera olika studier, men i de flest fall har de genomförts i områden där de båda arterna ej lever tillsammans. I en studie analyserades data från områden i både Skandinavien (NO Dalarna och NV Gävleborgs län) och Nordamerika (Yellowstone nationalpark) där både varg och björn lever sida vid sida (Tallian m.fl. 2017). Målsättningen var att utvärdera om och i så fall hur vargens predation på älg påverkades av närvaron av björn. Eftersom björn ofta tycks kunna ta över älgar som är slagna av varg förväntades att vargarna i områden med hög täthet av björn skulle tvingas slå älgar oftare för att tillgodose sitt födöbehov jämfört med vargar i områden

med låg täthet av björn. Förvånande nog visade resultaten det motsatta förhållandet, d.v.s. att det tog längre tid för vargarna att döda byten i områden med hög täthet av björn. I Skandinavien tog det under tidig sommar 28 % längre tid för vargarna att döda en älg i områden med mer björn. Samma mönster kunde även påvisas under sommarperioden i Yellowstone där nyligen vargdödade kronhjortar (wapiti) som besöktes av brunbjörn resulterade i att det tog i genomsnitt 14 % längre tid till att nästa hjort dödades av samma vargflock jämfört med vargdödade kronhjortar som inte besöktes av björn. Björnens påverkan på varg i dessa både Skandinavien och Yellowstone tyder på att vargens predation delvis beror på förekomsten av björn. Den bakomliggande förklaringen till dessa resultat kan vara att björnens närvaro leder till att vargarna stannar längre vid ett slaget bytesdjur för att få del av den och att detta leder till längre intervaller mellan varje slaget byte. I Skandinavien kan det även vara så att det i områden med både varg och björn uppstår ett hårt predationstryck på älgkalvar vilket i sin tur leder till att det finns relativt färre kalvar per älgko jämfört med områden där det bara finns varg. Eftersom älgkalvar är vargarnas vanligaste bytesdjur kan detta leda till att vargarna tvingas söka under en längre tid för att hitta nästa kalv. Studierna visar att det troligen finns någon form av konkurrens mellan varg och björn, och att det påverkar arterna på flera sätt.

VARG – JÄRV

I områden där utbredningen av varg och järv överlappar observeras regelbundet att järvar utnyttjar vargdödade älgar (Aronsson & Persson 2012). Förekomsten av varg innebär därför sannolikt en ökad och mer förutsägbar födotillgång för järvar. Under en studie i södra Norge (van Dijk m fl. 2008) fann man att i skogsområden med varg utgjorde älg en större del av järvars diet än i övriga områden. Denna skillnad kunde inte förklaras av högre älg-täthet, istället förklarade man det med att järvarna i dessa områden utnyttjade kadaver av vargdödade älgar och att återetableringen av varg kan ha bidragit till att järvpopulationen återetablerade sig i skogsområden i södra Norge. Samma studier visade att järven inte aktivt följde efter vargen för att utnyttja kadavren, vilket man tolkade som ett tecken på att järvarna undviker vargar. Att det är ovanligt att järvarna följer efter vargarna har även noterats av flera rovdjursspårare som regelbundet observerar att järvar utnyttjar vargdödade älgar i områden med varg och järv (Aronsson & Persson 2012). Även Nordamerikanska studier har visat att järv och varg inte använder samma områden samtidigt (Bowman m fl. 2010) och att framförallt järvhonor undviker områden med hög sannolikhet att träffa på vargar (Krebs m fl. 2007). I Finland fann man att järvarna föredrog områden med förekomst av varg (Koskela m fl. 2013) eventuellt för att de kan dra nytta av vargslagna byten, samtidigt som de undviker vargarnas omedelbara närhet för att minska risken för konfrontationer. En studie av järvens utnyttjande av vargdödade bytesdjur i Hedmarks fylke i Norge (Nordli & Rogstad 2016) visade att järv utnyttjade vargslagna älgar mer under vintern än under sommaren då

det huvudsakliga bytesdjuret för vargarna var älgkalv. Resultaten av studien styrker teorin att järven kan dra nytta av vargens predation och att järvpopulationen kan gynnas i områden med varg. Detta kan eventuellt leda till en viss konkurrens med vargarna om slagna större bytesdjur, och möjligen även påverka vargens predationstakt på bytesdjur. Studien tyder på att järvar använder närvaron av varg som indikator på tillgänglig föda, men att de på samma gång undviker att utnyttja de vargslagna bytesdjuren när risken att stöta på varg är hög, eftersom vargar även utgör en potentiell fara för järvar. Att vargar dödar järvar har dokumenterats i Nordamerika (Burkholder 1962, Boles 1977, Banci 1987), och i Norge dödades troligen en sändarförsedd järvhona och en av hennes ungar av vargar (A. Landa muntligen). Resultaten från de olika studierna gör därför att det i dagsläget är oklart i vilken omfattning som den expanderande järvpopulationen i skogslandet gynnas av förekomsten av varg.

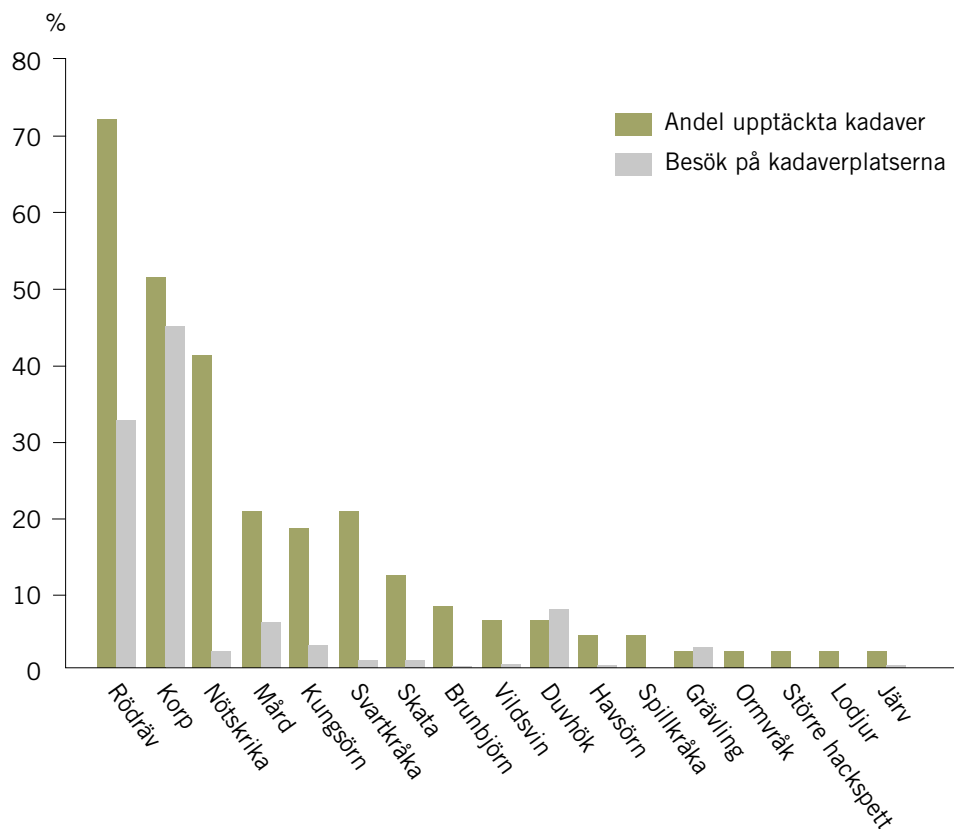
ANDRA KONSUMENTER AV KADAVER

Eftersom vargen i Skandinavien till stor del lever på större bytesdjur som älg skapas även födoresurser till en rad andra däggdjur och fåglar som utnyttjar de kadaverrester som blir över efter att vargarna har tagit sin del (Figur 29). Återetablering av varg borde därför medföra att asätande arter gynnas, förutsatt att tillgången på mat i form av kadaver ökar vid vargförekomst och att asätaren själv inte blir dödad när den besöker resterna av vargslagna byten.

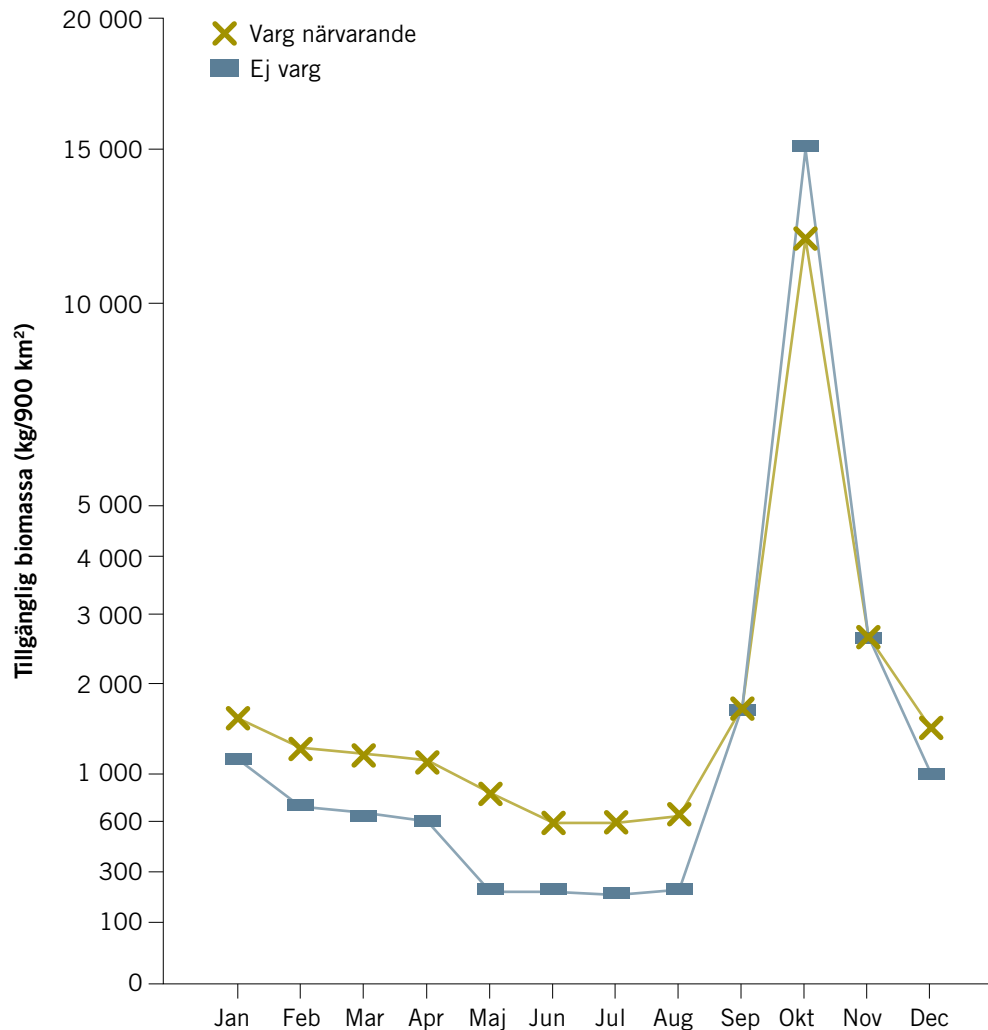
Rödräv med byte – foto: Anders Jarnemo.



Genom att sätta upp s.k. åtelkameror vid vargdödade älgar undersöktes vilka arter som utnyttjar resterna av vargarnas byten. Resultaten visar att korp (*Corvus corax*), räv, mård (*Martes martes*) och duvhök (*Accipiter gentilis*) är de arter som utnyttjar vargdödade älgar mest, och att de tillsammans står för ca 90 % procent av alla besök vid kadavren. Förutom dessa fyra registrerades tretton andra arter som utnyttjar vargslagna älgar i varierande grad, bland andra kungsörn, kråka (*Corvus corone*), nötskrika (*Garrulus glandarius*), skata (*Pica pica*), vildsvin, björn och grävling (*Meles meles*). Kadavren har högst besöksfrekvens mellan april och juni. Detta kan vara en indikation på vikten av tillgång till alternativa födokällor under en tidsperiod när många arter får ungar och födobebehovet är större än vanligt. Vissa arter som mård och duvhök visade dock den högsta besöksfrekvensen under vintern (januari–mars). Antalet besök av asätare ökade med ökande tillgång på mat. Ju mer mat som var kvar när vargarna lämnade bytet, desto fler besök gjordes av asätarna. Liksom man har funnit i Yellowstone är det troligt att vargens påverkan på tillgången till kadaver under hela året i Skandinavien är en viktig resurs för en rad arter och att det påverkar populationernas sammansättning (Figur 30). I dagsläget finns dock inga entydiga resultat som bevisar detta.



Figur 29. Utnyttjande av vargslagna älgar i Skandinavien för olika arter. De gröna staplarna visar den andel av totalt 49 vargslagna älgar som utnyttjades av olika arter av konsumenter. De gråa staplarna visar andelen av det totala antalet besök (14783) som de olika arterna representerade. Besöken av olika arter registrerades med hjälp av s.k. åtelkameror som monterades vid kadavren och som aktiverades med rörelsesensorer (från Wikenros m.fl. 2013).



Figur 30. Den skattade mängden föda (biomassa) som är tillgänglig för kadaverkonsumerande arter under respektive månad i områden med och utan varg i Skandinavien. Skattningen av tillgänglig biomassa inkluderar rester av vargdödade älgar (i vargområden), jaktavfall, trafikdödade älgar samt älgar som dör av andra orsaker (svält, sjukdom, ålder, olyckor etc.). Beräkningen är utförd för ett område av 900 km² storlek vilket motsvarar ett normalstort vargrevir (från Wikenros m.fl. 2013).

Effekter av varg och lodjur på räv i det skandinaviska ekosystemet

För ett mellanstort rovdjur som räven kan återetablering av stora rovdjur medföra både positiva (ökad födotillgång) och negativa (ökad dödlighet) effekter på populationen och/eller rävens beteende. Den totala effekten av dessa alternativa utfall undersöktes genom att använda snöspåringsdata ifrån Värmland och Örebro län och analysera eventuella effekter av habitat, tillgång till mat i form av sork, samt hur närvaron av varg och lodjur påverkade tätheten av räv (Wikenros m.fl. 2017a). Resultaten visade att tätheten av räv på landskapsnivå ökade med ökad andel jordbruksmark och hagmark och vid närvaro av lodjur. Närvaro av varg hade däremot ingen effekt på tätheten av räv. Däremot visade studien på en negativ effekt av

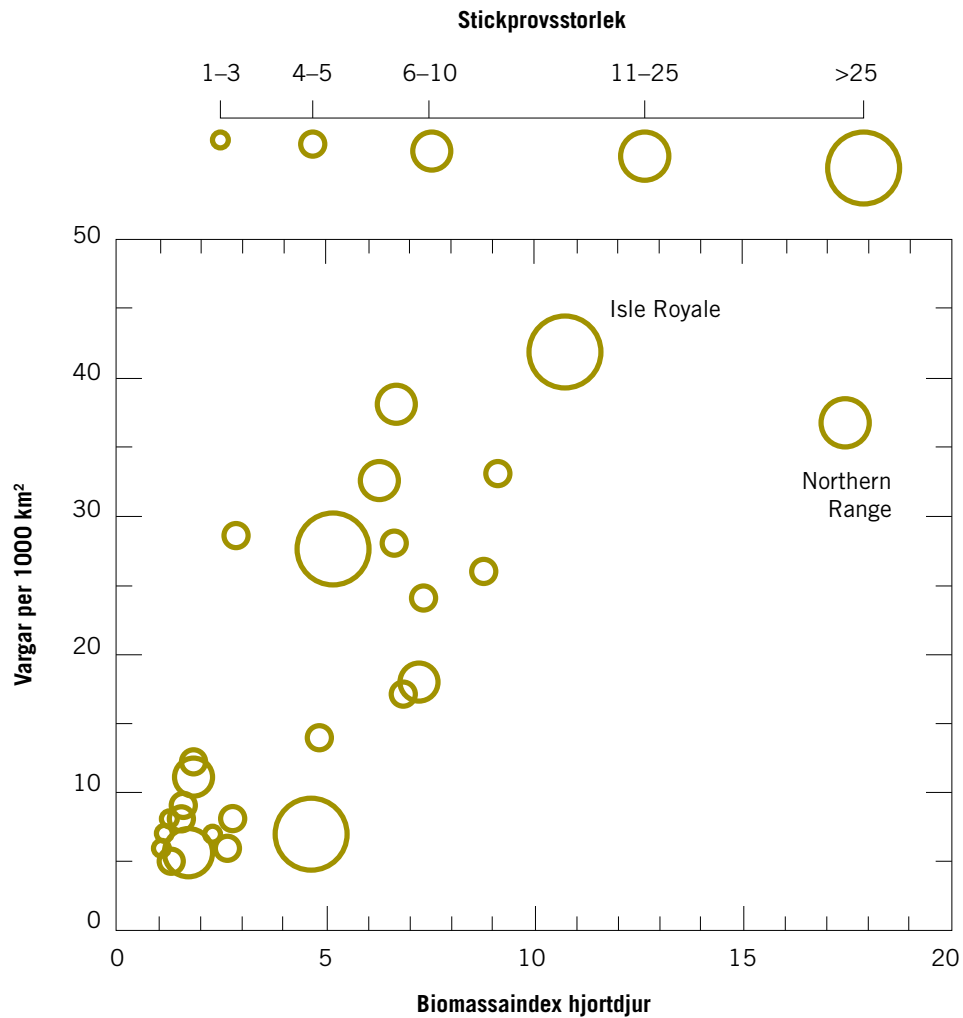
varg inom enskilda vargrevir, och i relation till när vargarna etablerade sig i området samt antalet vargar i flocken. Studien visade att tätheten av räv minskade under de första två åren efter vargetableringen. Rävpopulationen återhämtade sig sedan, även om studien inte kunde utröna om återhämtningen resulterade i samma täthet som innan vargarna etablerade sig. En förklaring kan vara att rävarna är ett lättare byte för vargen de första åren efter en vargetablering då rävarna är ovana vid denna nya predator. Den negativa effekten av varg på räv var också större i revir med stora vargflockar. Stora vargflockar resulterar både i en större risk att bli dödad av varg och att det blir mindre mat kvar från vargarnas byten då en större andel av de vargslagna bytesdjuren blir konsumerade av vargarna själva (Zimmermann m.fl. 2015).

Rovdjurens betydelse för olika ekosystem

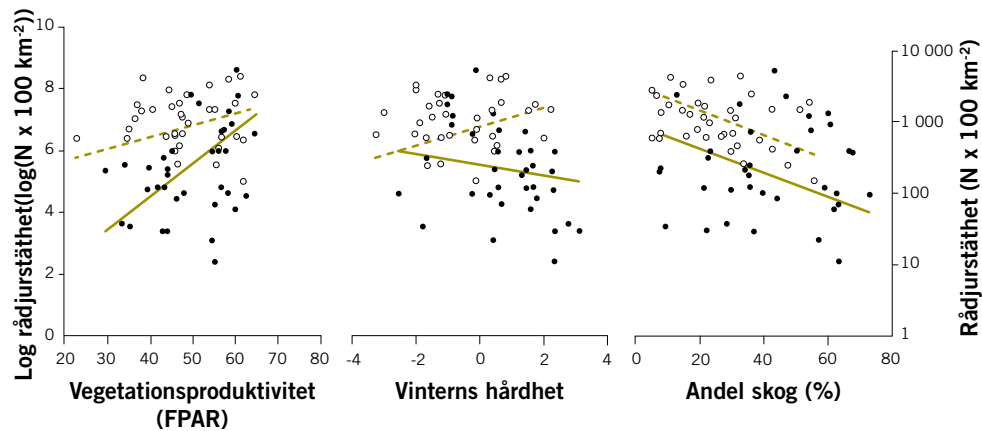
Inverkan på bytespopulationer

En viktig fråga när det gäller rovdjurens betydelse för ekosystemens funktion är om det är rovdjuren som styr lägre nivåer i näringspyramiden (s.k. uppifrån-ner), eller om det är de lägre nivåerna som styr systemet underifrån (s.k. nerifrån-upp). Den senare förklaringen, d.v.s. att tätheten av rovdjur primärt styrs av antalet bytesdjur som i sin tur styrs av produktionen av växter styrks av en omfattande sammanställning av studier av tätheten hos både varg och bytesdjur fördelade över hela den Nordamerikanska kontinenten (Figur 31, Fuller m.fl. 2003, Peterson m.fl. 2014). Denna sammanställning visar att det råder ett positivt samband mellan tätheten av varg och tätheten av växtätare över ett stort antal olika områden, d.v.s. goda födoförhållanden för växtätare resulterar i höga tätheter av dessa vilket i sin tur resulterar i höga tätheter av varg.

En lika omfattande litteraturgenomgång av tätheter i olika rådjurspopulationer i Europa och östra Asien stödjer delvis slutsatserna från ovan nämnda studie. Tätheten av rådjur påverkades av flera faktorer som områdets produktion av växtföda, vinterklimat, andelen skog samt av predationstryck från varg och lodjur (Figur 32, Melis m.fl. 2009). Områden med hög produktivitet, ett mildt vinterklimat och en lägre andel skog hade höga tätheter av rådjur. Områden med varg och lodjur hade generellt lägre tätheter av rådjur än liknande områden utan dessa rovdjur. Man fann även att effekten av predation ökade mot områden med minskande produktionsförmåga och hårdare vinterklimat d.v.s. med nordlig breddgrad. Förvånande nog fann man att jakttrycket hade en mycket begränsad effekt på tätheten av rådjur. En slutsats blev, liksom i andra studier, att tätheten av växtätare regleras både av faktorer som verkar nerifrån-upp (markens produktivitet) och uppifrån-ner (predation).

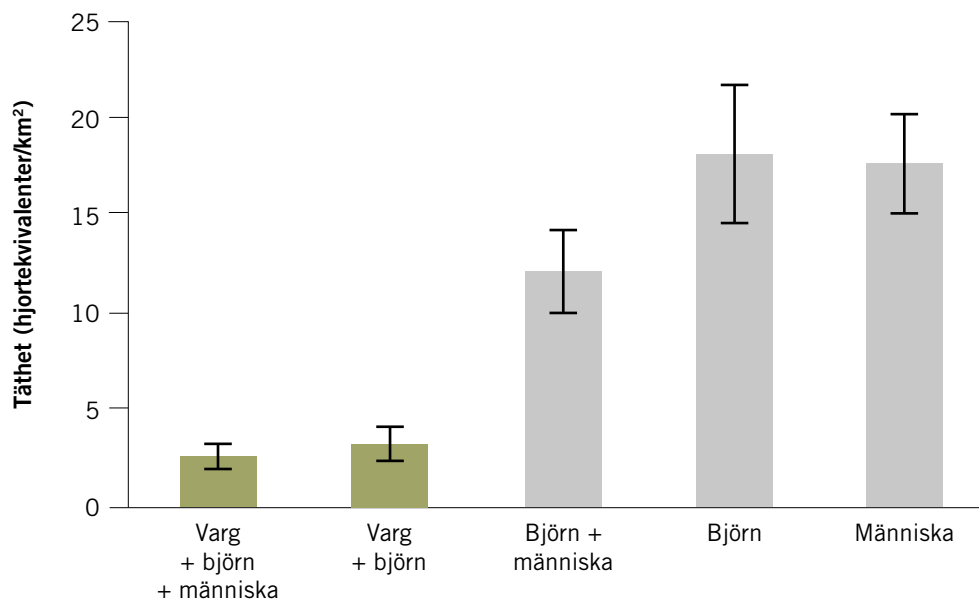


Figur 31. Variation i sambandet mellan tätheten av hjortdjur (mätt som ett index över den totala biomassan av hjortdjur för respektive population) och varg mellan olika områden i Nordamerika. Stickprovsstorlek anger antalet genomförda studier (från Fuller m.fl. 2003).

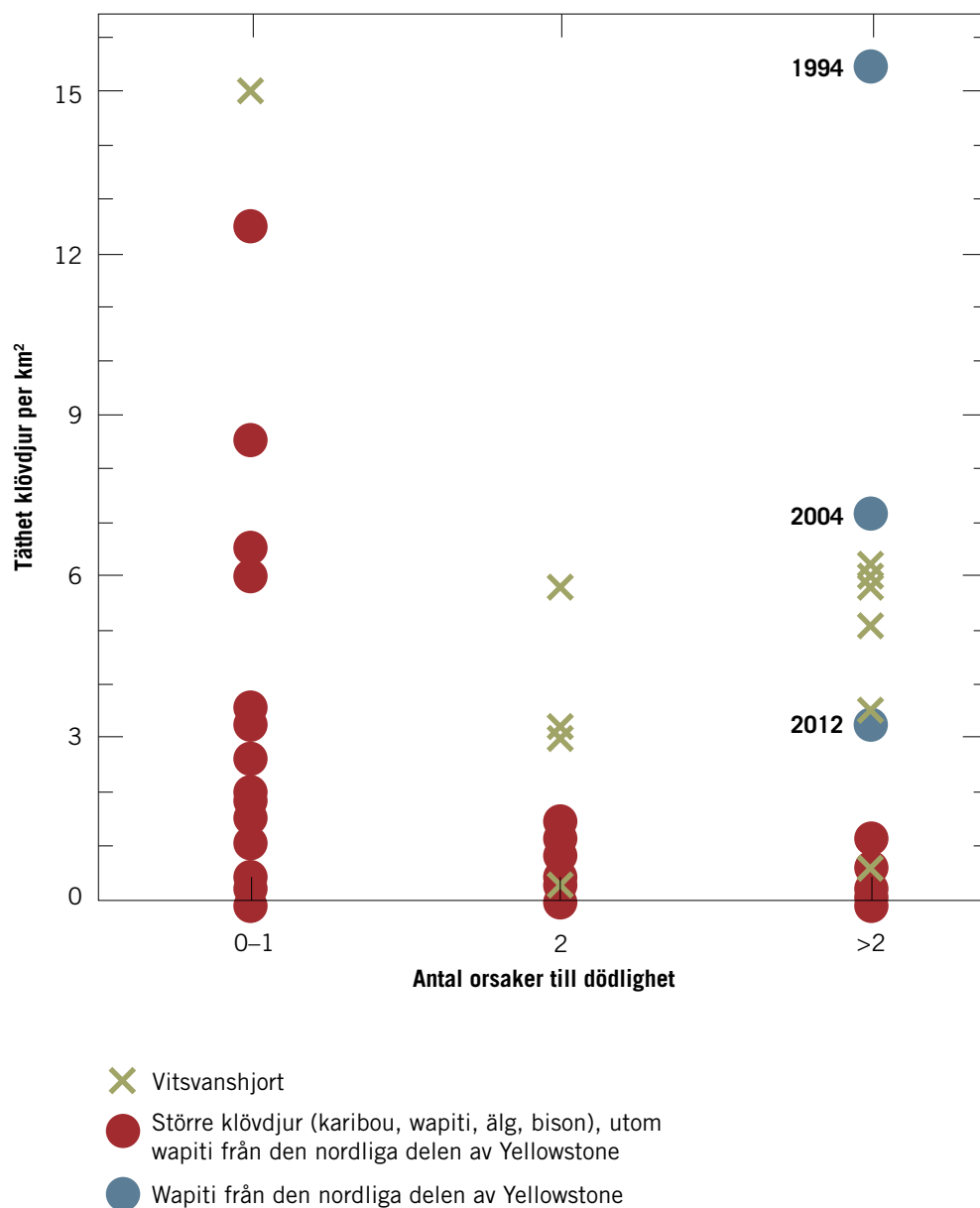


Figur 32. Tätheten av rådjur (individer per 100 km², log-transformerad) i relation till ett index av vegetationens produktivitet (FPAR, vänster figur), vinterns hårdhet (temperatur och snömängd, mittenfigur) samt andelen skog i området (höger figur). Områden utan stora rovdjur representeras av ofyllda ringar och streckade regressionslinjer. Områden med varg och lodjur representeras av fyllda cirklar och heldragna regressionslinjer (från Melis m.fl. 2009).

Ytterligare två omfattande sammanställningar från studier av tätheter av växtätare/bytesdjur och stora rovdjur har gett viktig kunskap om rovdjurens betydelse i ett större geografiskt perspektiv (Ripple & Beschta 2012, Peterson m.fl. 2014). Sammanställningarna visar att olika arter av rovdjur under olika perioder kan ha en betydande inverkan på tätheten hos sina bytesdjur, och framhåller att antalet arter av rovdjur har stor betydelse. I den ena studien har författarna slagit samman data från både den Nordamerikanska och den Eurasiska kontinenten och visar att höga tätheter av växtätare oftast återfinns i områden där det saknas eller endast finns en art av rovdjur (Ripple & Beschta 2012, Figur 33). I områden med två eller tre arter av rovdjur (varg, björn och människa) är tätheten av hjortdjur betydligt lägre än i områden med ingen eller endast ett rovdjur. I den andra studien gjordes en liknande sammanställning från olika populationer i Nordamerika och även här visar man att områden som innehar tre eller flera arter av rovdjur (varg, björn, puma, människa) som regel har betydligt lägre tätheter av bytesdjur (Peterson m.fl. 2014, Figur 34) än områden med färre rovdjursarter. Dessa sammanställningar understryker att antalet arter av stora rovdjur har stor betydelse för hur lägre nivåer i ekosystemet påverkas.



Figur 33. Medeltätheten av hjorddjur i olika populationer från både Nordamerika och Eurasien med varierande typ och antal av rovdjur, inklusive jakt av människan (från Ripple & Beschta 2012).



Figur 34. Medeltätheten av hjortdjur i olika populationer i Nordamerika uppdelat på större hjortdjur (älg, caribou, wapiti, bison, röda ringar) samt vitsvanshjort (gröna kryss) i relation till antalet arter av rovdjur (orsaker till dödlighet). Data på wapiti från den norra delen av Yellowstone är inlagda för tre olika år (blå ringar) (från Peterson m.fl. 2014).

Sammanfattande kommentarer – varg och björn

Inverkan på bytespopulationernas numerär

Det är förhållandevis få platser i världen där man under längre tidsperioder har kunnat studera samspelet mellan rovdjur som varg och brunbjörn och deras bytesdjur. De mest omfattande studierna är genomförda i olika typer av ekosystem i Nordamerika där älg, wapiti eller andra arter av hjort utgör bytesdjur. Sammantaget tyder dessa studier på att av människan oreglerade populationer av varg och björn ibland kan begränsa älg och wapitipopulationer till en relativt sett låg populationsnivå, d.v.s. rovdjurens predation förhindrar bytespopulationerna från att öka i antal. Det finns inte samma vetenskapliga belägg för att varg och björn kan utöva samma starka påverkan på andra hjortpopulationer, sannolikt som en effekt av deras relativt sett högre produktion jämfört med älg och wapiti.

I Skandinavien har björn och varg en viss effekt på bytesdjurens dynamik, främst älg, men det är framförallt i områden där båda dessa rovdjur förekommer och där det är ont om alternativa bytesdjur (för varg t.ex. rådjur) som effekterna kan bli riktigt starka. I dessa områden kan björnens och vargens predation på älg helt eller delvis förhindra möjligheten till jakt. Även i områden med bara varg kan man se tydliga effekter på avskjutningen av älg efter vargens återkomst, men det finns också många områden med varg som inte uppvisar några tydliga effekter.

Rovdjurens effekter på bytesdjurens beteende

Det finns idag flera studier som visar att rovdjurens blotta närvaro kan ha en viss eller t.o.m. stark effekt på bytesdjurens beteende. Dessa beteendeeffekter är genetiskt nedärvda egenskaper som troligen aktiveras hos bytesdjuren när de exponeras för rovdjur som varg och björn. Vissa forskare hävdar att dessa effekter kan vara lika stora eller större än de direkta effekterna av predation (dödande) genom indirekt (via stress) påverka reproduktion och dödlighet. Det finns dock lite stöd för dessa teorier i dagsläget när det gäller effekten av stora rovdjur. De flesta studier av beteendeeffekter är genomförda i områden där bytesdjuren har haft relativt låg inverkan av människan via jakt, t.ex. i nationalparker. Frågan är om och hur lång tid det tar innan dessa effekter kommer till uttryck i system där människan spelar en viktig roll för bytesdjurens dynamik genom jakt.

Rovdjurens inverkan på andra arter

Vargens och björnens predation kan vara viktig för andra arter i ekosystemet genom att de förser andra konsumenter med mat från sina bytesdjur (kadaver). Rovdjuren kan dessutom konkurrera med varandra och med andra arter av rovdjur både direkt och indirekt. Den direkta påverkan kan ske genom interaktioner mellan djuren, och den indirekta påverkan kan ske genom att rovdjurens predation påverkar bytesdjurens populationstäthet (födokonkurrens). Flera studier har visat att vargen kan hämma och minska

populationstätheten av mindre rovdjur. I Skandinavien har studier visat att vargens predation på älg inte har skapat mer föda till andra konsumenter, men att mängden kadaver istället får en jämnare fördelning över året jämfört med slaktrester efter jakt från människan. Studier av vargslagna kadaver har även visat att ett stort antal arter av både fåglar och däggdjur utnyttjar kadavren, men det är fortfarande oklart om och i vilken omfattning som detta påverkar konsumenternas populationsdynamik. Vidare har studier på vargens eventuella inverkan på lodjur genomförts men utan att kunna påvisa några negativa effekter på lodjurspopulationens utbredning, sammansättning, eller deras beteende. Studier av interaktioner mellan björn och varg tyder på att det förekommer en viss konkurrens dem emellan, och att vargen utbredning och dess predation på älg kan påverkas negativt av björnen närvaro.

Inverkan på olika näringsnivåer i ekosystemet

Ett flertal studier över vargens och björnens effekter på andra arter har genomförts framförallt i Nordamerika. Flera av studierna tyder på att varg och björn kan medföra effekter både på bytesdjurens antal och på nästa lägre nivå i näringspyramiden, d.v.s. vegetationen. En brist med dessa studier är att de flesta är genomförda i nationalparker där människan har mycket liten påverkan. Detta gör att vi idag har liten kunskap om samma förhållande även gäller i andra typer av områden där människan påverkar såväl miljön som rovdjurens antal och utbredningsområde. Ett exempel på detta är Skandinavien där människan har stark inverkan på både rovdjurens och bytesdjurens antal, men även på landskapets struktur och artsammansättning genom t.ex. olika skogs- och jordbruksåtgärder.

Vargens och björnens bytesval i södra Sverige

Vid en eventuell framtida expansion av varg och björn till de södra delarna av Svealand och Götaland kommer troligen vargens predation att mer riktas mot arter som rådjur, kronhjort och dovhjort. I dagsläget är undersökningar från områden med höga eller mycket höga tätheter av sådana alternativa bytesdjur starkt begränsade och här behövs fortsatt forskning för med större säkerhet kunna beskriva omfattning och inriktning av framförallt vargens predation. Det är också svårt att bedöma i vilken omfattning som varg och björn kommer att leva på vildsvin, eftersom denna art skiljer sig i många avseenden från hjortdjuren, t.ex. vad gäller flockstorlek och möjlighet till ett aktivt försvar vid angrepp.

Effekter av lodjur på annat vilt

Sammanfattning

I större delen av Europa inklusive Sverige, är rådjuret det helt dominerande bytesdjuret för lodjuret. I norra Skandinavien, inom renskötselområdet, är tamren det viktigaste bytesdjuret för lodjur. Kronhjort och hare är de viktigaste sekundärbytena, förmodligen även dovhjort. Lodjur visar mycket lite köns- eller åldersselektion i sin predation på rådjur. Lodjurets funktionella respons på tätheten av rådjur visar också på en extrem effektivitet hos lodjuret. Redan vid tätheter av 1 rådjur per km² når responsen sin mättnad, d.v.s. lodjuret kan inte ta fler rådjur även om tätheten av rådjur ökar. Predationstakterna vid denna mättnadsnivå är relativt lika över hela Europa. För en lodjurshona med ungar, där försörjningsbördan är som störst, ligger predationstakten på runt 20 rådjur/100 dagar, och för ensammoder mellan 10 och 15 rådjur/100 dagar. Lodjur kan ha stor effekt på rådjurspopulationernas täthet, men effekten avtar med högre produktionsförmåga (s.k. primärproduktion i miljön). I kargare miljöer kan lodjuren hålla nere rådjurspopulationen på en mycket låg nivå, men det är oklart om detta tillstånd kan bli permanent, eller om det skulle kunna leda till storskaliga variationer, eventuellt med ett cykliskt (återkommande) förlopp. Om lodjuren expanderar ytterligare i Sydsverige kan vi förväntas oss en ökad predation på kronhjort och dovhjort, men demografiska effekter (d.v.s. effekter på överlevnad, reproduktion och populationens sammansättning) förväntas bli små. Det finns heller ingenting som tyder på att lodjuren kommer att få någon märkbar effekt på vildsvinspopulationen. Studier på lodjurets effekter på andra arter visar att lodjuren kan sänka tätheten av räv, vilket även skulle gynna rävens bytesarter bland småviltet, men resultaten av dessa studier är inte entydiga. Konkurrensen mellan lodjur och varg verkar vara försumbar vid de tätheter som vi har erfarenheter av hittills. Det är dock inte otänkbart att vargens predation på rådjur kan bli ett problem för lodjurspopulationen längre fram. När det gäller rådjur har man uppmätt visst riskbeteende gentemot lodjur, men det saknas ännu data som visar vilka eventuella effekter detta kan ha för rådjurspopulationen.

Čoahkkáigeassu

Nuorta Skandináviass, boazodoalloguovllus, boazu lea deháleamos bivddáhas albasii. Loahppa oasis Ruotas, dego stuorit oasis Eurohpás, vuovderuoigu lea deháleamos bivddáhusealit albasii. Ruvdnogoddi ja njoammil leaba deháleamos nuppáldasbivddáhasat, jáhkehahtti maid luostegoddi. Albasat vuosehit oalle unnán sohkaheal- dahje ahkeválljema vuovderuoigobivddus. Albasa doaimmalaš responsa go leat ollu vuovderuoiggut vuoseha maid stuorra beaktilvuoda albasis. Juo go lea 1 vuovderuoigu juohke km²:s de responsa olle alimus rádjái, namalassii ahte albas ii sáhte váldit eanet ruoigguid váikko ruoiggut lasket. Predašuvdnaleavttut dán alimus mearis lea sullii seammá olles Eurohpás. Albasnjingelasaide čivggaiguin, gos biebmannoaddi lea stuorimus das predašuvdnaleaktu lea birra 20 vuovderuoiggu/100 beaivvis, ja oktonas albasiidda lea gaskkal 10 ja 15 vuovderuoiggu/100 beaivvis. Albas sáhtta váikkuhit ruoigopopulašuvnna sakka, muhto váikkuhus njeaidá go lea alibut buvttadannákca (nu gohččoduvvon ovddemušbuvttadeapmi) birrasis. Guorba birrašin albas sáhtta doallat vuollin ruoigopopulašuvnna oalle vuollegis dásis, muhto lea eahpečielggas jus dát dilli sáhtta bistevažžan šaddat, dahje jus sáhtálii dagahit stuorra váikkuhusaid, ja maid vejolaš syklalaš (geardduheadji) johtu. Jus albas laská vel eanet Oarjeruotas de lea vuordimis lassánan predašuvdna ruvdnoruoiggus ja luostegottis, muhto demográfalaš váikkuhusat (namalassii váikkuhusat birgemii, laskamii ja populašuvnna oktiibidjui) vurdojuvvot leat unnán. Ii leat ge mihkkege mii vuoseha ahte albasiin boahká leat mearkkašahhti váikkuhus meahccespiinniide. Iskamat albasa váikkuhusas eará šlájaid vuoseha ahte albas sáhtta njeaidit riebanaigu, mii maid sáhtálii leat buorrin riebana bivddáhasaide smávvaivduin, muhto boadus dán iskamiin eai leat ovttašedat. Gilvaledat gaskkal albasa ja návddi orru leahkimin unna daid meriin mat mii dán rádjái leat vásihan. Ii leat goitge veadjemeahttu ahte návddi predašuvdna ruoiggus sáhtta gártat váttisvuodtan albaspopulašuvdnii boahteáiggis. Mii guoská vuovderuoigu de lea mihtidan muhtin várraláhttema albasiid vuostá, muhto váilot ain diedut mat vuosehit vejolaš váikkuhusaid vuovderuoigopopulašuvdnii.

Lodjur

Det finns fyra arter av lodjur i världen inom släktet *Lynx*, det euro-asiatiska lodjuret (*Lynx lynx*), den spanska lon eller panterlo (*Lynx pardina*), den kanadensiska lon (*Lynx canadensis*) och rödlo (*Lynx rufus*).

Den euro-asiatiska lon är det lodjur vi har i Skandinavien. Det är den av lodjursarterna som har den största utbredningen i världen, och förekommer på norra halvklotet från Atlanten i väster till Stilla Havet i öster, och från Ishavet i norr till Medelhavet, Kaspiska havet och Himalaya i söder. Den spanska lon förekommer bara i Spanien, möjligen med några enstaka individer i östra Portugal. Den är en av jordens mest hotade rovdjursarter, och förekommer i några få mycket små populationer, främst i södra Spanien. Den kanadensiska lon finns i Alaska och större delen av Kanada, samt i några av kontinentala USAs nordliga stater, som Minnesota och Montana. Rödlon förekommer också enbart på den amerikanska kontinenten men är sydligare än kanadalon. Den är spridd över större delen av kontinentala USA (ej Alaska) och i de allra sydligaste delarna av Kanada samt i större delen av Mexiko.

Den euro-asiatiska lon är den fysiskt största arten, nästan dubbelt så stor som de andra arterna. Det är också den enda av lodjursarterna som regelbundet jagar klövvilt. Alla de andra tre arterna är främst småviltjägare. För den spanska lon är vildkanin det viktigaste bytet, för kanadalon är det snöskohare (*Lepus americanus*) som är något mindre än vår skogshare. Rödlon är mindre specialiserad, och även om den föredrar olika arter av småvilt, främst hardjur, är den mer benägen än de andra att ta unga individer av klövvilt som vitsvanshjort och åsnehjort.

På grund av den stora skillnaden i predationsmönster mellan den euro-asiatiska lon och de övriga arterna, tar vi i denna kunskapsöversikt endast upp den euro-asiatiska lon. Vi tror inte att predationsmönster och effekter på bytesdjuren hos de övriga tre arterna har någon större relevans för förståelsen av ekologin hos den euro-asiatiska lon. I fortsättningen kommer vi för enkelhetens skull också att kalla denna art för enbart lodjur eller lo.

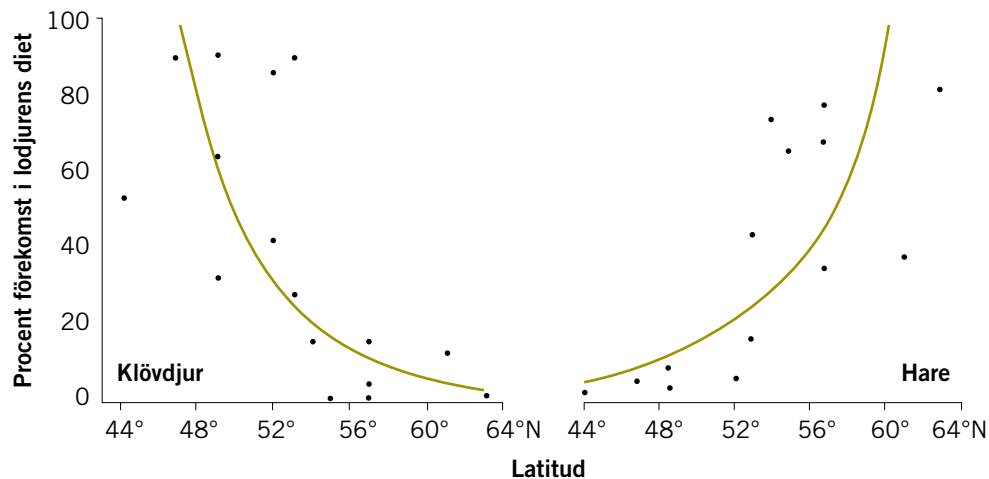
Ett annat kattdjur som möjligen skulle vara mera intressant att jämföra med det euro-asiatiska lodjuret är den nordamerikanska puman. Liksom lodjuret i Europa och norra Asien är den predator på mindre och medelstora klövvilt som finns i deras miljö. Men både puman och dess främsta bytesdjur (vitsvans- och åsnehjort) är betydligt större än lodjuret och dess främsta bytesdjur (rådjur). Jämförelser dem emellan har därför begränsat värde. En vuxen pumahona väger 40–80 kg och vuxna hondjur av vitsvans- och åsnehjort ungefär lika mycket. En skandinavisk lohona väger 16–20 kg, d.v.s. ungefär som vuxna rågetter. Det finns även stora skillnader både i den biologiska och fysiska miljön mellan de två bytes-rovdjurssystemen.

Även om lodjuret förekommer över både Europa och hela norra delen av Asien, så har vi inte tillgång till några litteraturuppgifter om lodjurets bytesval och predation utanför Europa, och tyvärr inte heller från den europeiska delen av Ryssland, med undantag för indirekta uppgifter som förekommer i några engelskspråkiga översiktsartiklar. Därför berör den här sammanställningen nästan enbart studier gjorda i Europa exklusive Ryssland. Skandinaviska studier är refererade i större detalj än de central- och östeuropeiska. I den nordligaste delen av lodjurets utbredningsområde är tamren det bytesdjur som föredras av lodjuret, och predation på tamren tas upp i avsnittet om tamrenar och rovdjur.

Lodjurets bytesval

Lodjuret är en bytesspecialist som är anpassad till att jaga klövvilt i viktintervallet 10–40 kg. Saknas klövvilt helt i dess miljö kan den överleva på enbart småvilt. Enligt Jedrzejewski m.fl. (1993) föredrar lodjuret alltid den minsta klövviltsarten i sin miljö, vilket över nästan hela Europa och norra Asien är rådjuret. Denna slutsats styrks av en genomgång av mer än 30 publikationer av lodjurets bytesval över hela Europa och norra Asien. Lodjuret förefaller närmast specialdesignat för rådjuret. Finns det rådjur i miljön så är det alltid det föredragna bytet. Allra längst i öster ersätts rådjuret till viss del av myskhjort (*Moschus moschiferus*), som är något mindre än rådjuret (Filonov 1989, citerad i Jedrzejewski m.fl. 1993). Det faktum att lodjuren dödar även de starkaste individerna i rådjurspopulationen, d.v.s. vuxna handjur i sin bästa ålder, stärker ytterligare intrycket av att lodjuret är en rådjurspecialist. Detta hindrar dock inte lon från att jaga även andra klövviltarter.

Vid en genomgång av 16 studier spridda över hela Palearktis (Europa, norra Asien, norra Afrika, och de norra och centrala delarna av Arabiska halvön) fann Jedrzejewski m.fl. (1993) att det fanns en nord-syd-trend i lodjurens bytesval. Andelen hare ökade med stigande latitud (norrut), och andelen hjortdjur (mest rådjur) minskade (Figur 35). Denna sammanställning domineras av östliga studieområden, skandinaviska områden saknas helt, och dessutom har renkötselområden uteslutits ur analysen. Detta har påverkat styrkan i trenden. I sammanställningen visas att i områden norr om 55:e breddgraden når andelen hjortdjur i lodjursdieten aldrig högre än 20 %. Skulle Skandinavien ha funnits med i studien hade resultatet sett annorlunda ut. Rådjurets utbredningsområde går längre norrut här än det gör längre österut, där klimatet är mer kontinentalt med strängare vintrar. I Skandinavien är dessutom tamren är det vanligast bytesdjuret i renkötselområdet. Vad trenden egentligen visar är att i områden där det saknas klövvilt med en kroppsstorlek som är överkomlig för lodjuret, så jagar de istället småvilt, främst hare.

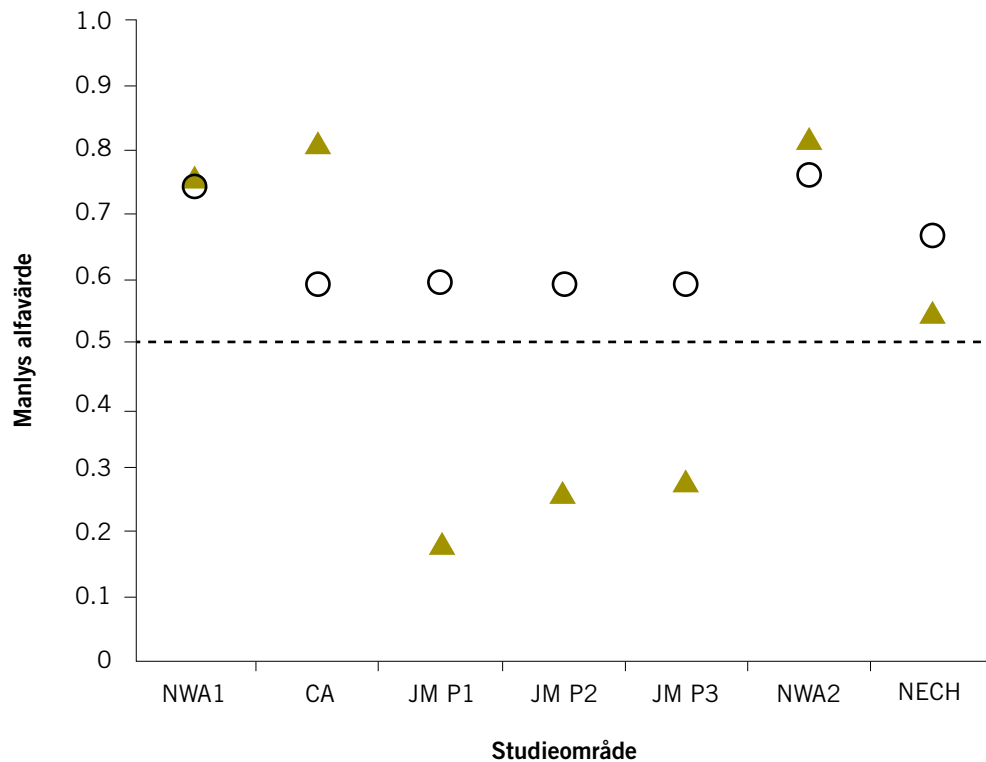


Figur 35. Relationen mellan latitud och förekomsten av klövvilt och hare i lodjurets diet (från Jedrzejewski m.fl. 1993).

För den del av lodjurets utbredningsområde som främst berörs av den här sammanställningen, d.v.s. Europa exklusive Ryssland, kan man grovt dela upp studierna på fem olika lodjur-bytesdjur-system: 1) ett sydligt alpint med rådjur och gems, 2) ett lövskogsdominerat system med rådjur och kronhjort som dominerande bytesarter, men ofta med förekomst av vildsvin och ibland även dovhjort, 3) ett borealt system (d.v.s. norra barrskogsområdet) med rådjur som enda tillgängliga klövviltsbyte, 4) ett borealt system där lodjuret enbart har tillgång till småvilt samt 5) ett borealt/arktiskt system med tamren. Gränserna mellan dessa system är inte skarpa, det förekommer blandformer och speciella lokala situationer. I t.ex. Finland förekommer införd vitsvanshjort i det boreala systemet. Av dessa fem system är det endast rådjur-gems-systemet som inte direkt berör Sverige och Skandinavien.

Det alpina rådjur-gems-systemet

Breitenmoser m.fl. har studerat lodjurets predation i de schweiziska Alperna och i Jura-bergen under mer än 20 år (Breitenmoser & Haller 1987, Haller 1992, Breitenmoser & Haller 1993, Jobin m.fl. 2000, Molinari-Jobin m.fl. 2004, 2007, Breitenmoser m.fl. 2010). Här är rådjur det dominerande bytesdjuret med gems som det vanligaste alternativa bytet. Av 1484 återfunna byten, slagna av totalt 100 radiomärkta lodjur i fem olika studier mellan 1983 och 2007, utgjorde rådjur 60 %, gems 24 %, rödräv 4 % och hare 3 %. Trots att får (*Ovis aries*) går på fribete över stora delar av studieområdena utgjorde de endast 6 % av slagna byten. Oavsett den relativa tätheten mellan rådjur och gems var rådjur det prefererade bytet i fyra av studieområdena. Endast i Jurabergen prefererades gems (Figur 36), men på grund av att rådjurstätheten var 10 gånger högre utgjorde rådjuren ändå det dominerade bytet även där.



Figur 36. Lodjurets preferens av rådjur kontra gems i fem studieområden i Schweiz. Manly's alfa > 0.5 visar på en preferens av rådjur, medan < 0.5 visar på en preferens av gems. Trianglar visar preferens baserat på avskjutningsstatistik, medan cirklar visar preferens baserat på habitat efter Eyholzer m.fl. (2003). Studieområden: NWA = nordvästra Alperna (Bern-region), 1983–1988 (1) and 1997–2001 (2); CA = Central Alperna (Valais-region); JM = Jura bergen, 1988–91 (P1), 1992–1994 (P2), 1995–1997 (P3); NECH = nordöstra Schweiz (Thurgau-Zürich regionen) (från Molinari-Jobin m.fl. 2007).

I ett av de andra områdena var dock skillnaden liten mellan preferenserna. Vad som avgör vilket bytesdjur som lodjuren föredrar är oklart. En fullt tänkbar orsak är storleksskillnaden. Gemen är 1,5 till 2 gånger större än rådjuret, ett vuxet handjur väger 30–60 kg (råbock 22–28 kg), och ett hondjur 25–45 kg (råget 20–25 kg). Det är alltså möjligt att det är denna storleksskillnad som är den viktigaste förklaringen till att rådjur prefereras i de flesta fall. I Jurabergen var det främst lodjurshannar som tog gems, medan lohonor tog en större andel rådjur, vilket stöder teorin att kroppsstorleken påverkar bytesvalet. Men bytesvalet kan även påverkas av andra faktorer som skillnader i täthet, tillgänglighet och sårbarhet i olika habitat (Breitenmoser m.fl. 2010). I studien i centrala Alperna (Valais-regionen) var rådjur prefererat trots att det hade en avsevärt lägre täthet än gems, och försvann helt från området under studiens gång. I Jura prefererades gems, trots att dess täthet var endast en tiondel av rådjurets. Sårbarhet beroende på habitat kan ha varit förklaringen här. I Jura tvingades dessa gems att söka föda i skogsterräng, där de var mycket mer sårbara än på öppna alpina ängar och tundra som är deras normala miljö. Det rapporterades inte mycket om selektion mellan kön och åldersklasser hos bytesdjuren från dessa studier, med

undantag för studien i Jurabergen, där killingar från båda rådjur och gems prefererades under sommaren, men inte under höst och vinter (Molinari-Jobin m.fl. 2004). Det fanns också en tendens att handjur hos gems var mer sårbara under brunsten, medan motsvarande inte sågs för rådjur (Breitenmoser m.fl. 2010).

Den metod som Breitenmoser m.fl. genomgående använde bygger på att finna rester av bytesdjur som slagits av radiomärkta lodjur. Denna metod underskattar förekomsten av små bytesdjur i dieten, eftersom de ger inga eller endast små rester och därför är lätta att missa. Detta illustreras av en mindre studie från Jurabergen som byggde på analys av spillningar från lodjur (Weber & Weissbrodt 1999). Studie visade på en lägre andel rådjur och gems (47 % tillsammans) och en högre andel hare (20 %) och smågnagare (18 %) jämfört med resultaten från Breitenmoser m.fl. Resultaten byggde på s.k. förekomstfrekvens i spillningsmaterialet, vilket kan leda till att små bytesdjurs betydelse i dieten överskattas, eftersom förekomst av en smågnagare i en spillning jämföras med förekomst av ett klövvilt. Men även om resultaten från denna studie därför inte heller var helt tillförlitliga, så visar den att småvilt kan ha en något större betydelse för lodjuren än vad som angivits i de stora undersökningarna, som bygger på bytesrester efter radiomärkta lodjur.

Det lövskogsdominerade rådjur-kronhjort-systemet

För lodjur i de flesta av Europas lövskogsdominerade områden är de tillgängliga klövvilten kronhjort, rådjur och vildsvin. Även dovhjort kan tillkomma, t.ex. i Sydsverige, men vi har inte funnit några publicerade resultat om lodjurspredation som innefattar områden med dovhjort.

De mest omfattande studierna av lodjurspredation i lövskogsdominerade områden har utförts i Bialowieza-skogen i östra Polen. I tabell 3 sammanfattas resultaten från två perioders studier (1985–1995 och 1997–2006) av lodjurets bytesval (Jedrzejewski m.fl 1993, Okarma m.fl 1997, Schmidt m.fl. 2009). Resultaten visar det typiska mönstret för detta system. Rådjur och kronhjort dominerar bytesvalet och dieten totalt, med rådjur som huvudbyte. I Bialowieza utgjorde rådjur 60–70 % av bytesbiomassan, och kronhjort ca 20 %. Vildsvin togs i mycket liten utsträckning av lodjur, runt 1 % av biomassan. Det enda alternativa bytet av betydelse var fälthare som kom upp i närmare 10 %.

Tätheten av de två hjortdjursarterna föll kraftigt mellan de två studieperioderna, på grund av en avsiktlig hård avskjutning för att åtgärda vad man ansåg vara ett alltför hårt betestryck på skogen. Rådjurstätheten sänktes med 50 % (från 3.8 till 1.9 per km²) och kronhjort med 30 % (från 4.6 till 3.2 per km²). Denna sänkning hade ingen effekt alls på lodjurens bytesval, vilket kanske inte förvånar, eftersom tätheterna av båda arterna jämfört med skandinaviska förhållanden var höga även efter sänkningen.

Tabell 3. Födoval hos lodjur i Bialowieza under två perioder: 1985–1995 (hög täthet av klövvilt, och 2001–2006 (låg täthet av klövvilt) baserat på analyser av lodjursspillning och lodjursdödade byten. % förekomst = procent förekomst i spillning, % biomassa = procent konsumerad biomassa. Spillning samlades in under vintern (oktober till april) medan lodjursdödade byten kommer från hela året. Hög täthet av klövvilt från Okarma m.fl. (1997), låg täthet av klövvilt från Schmidt m.fl. (2009).

	Spillningsanalyser				Lodjursdödade byten	
	Hög täthet av klövvilt		Låg täthet av klövvilt			
	% förekomst	% biomassa	% förekomst	% biomassa	Hög täthet av klövvilt	Låg täthet av klövvilt
Hjortdjur	87,4	89,9	85,9	94,5	84,0	89,4
Rådjur	–	–	–	–	62,0	69,9
Kronhjort	–	–	–	–	22,0	19,5
Vildsvin	3,9	1,0	3,3	0,3	1,0	0,9
Smågnagare	0,8	+	12,0	0,3	–	–
Fälthare	11,0	6,0	1,1	4,5	9,0	7,9
Ekorre	0,8	+	1,1	0,1	0,5	0,9
Fåglar	3,9	0,5	2,2	0,3	4,0	0,9
Insekter	0,8	+	1,1	+	–	–
Groddjur	0,8	+	–	–	–	–
Växtmaterial	0,8	+	–	–	–	–
Andra däggdjur	3,2	2,4	15,2	–	1,5	–

På ett mer begränsat material (138 slagna byten) visade Jedrzejewski m.fl. (1993) att förhållanden mellan kronhjort och rådjur i dieten skiljde sig starkt mellan den lövskogsdominerade skyddade nationalparken i Bialowieza, och den brukade skogen runt nationalparken med tillgång på hyggen och ungskog. I nationalparken var förhållandet rådjur/kronhjort 28/61 bland de lodjursslagna bytena, medan det i skogen runtom var 76/22. Anledningen var förmodligen att förhållandena mellan de två bytesarterna också skiljde sig kraftigt.

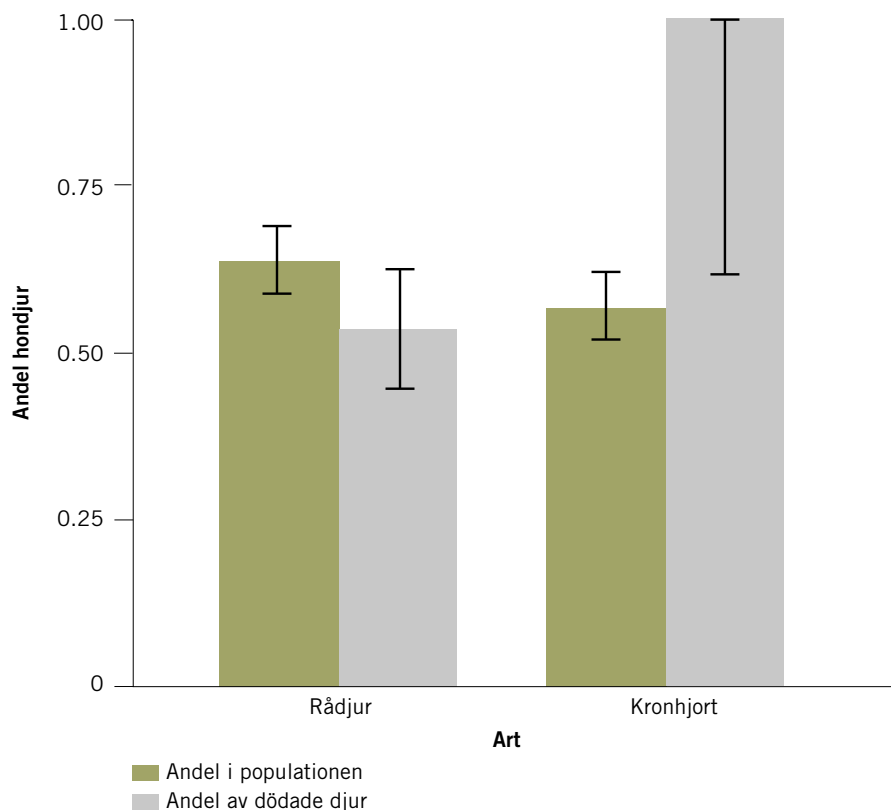
Bialowieza nationalpark – Pixabay.com



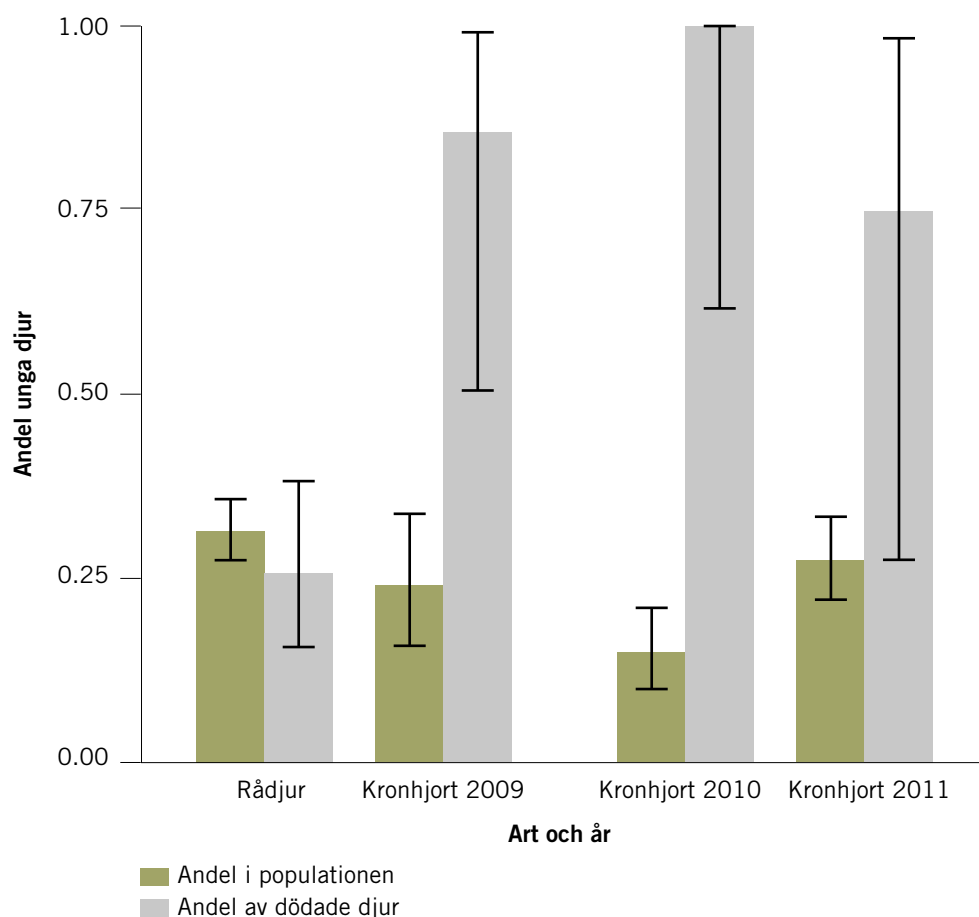
I nationalparken var tätheten av kronhjort tre gånger högre än tätheten rådjur, medan tätheterna i den brukade skogen var likartade. I den brukade skogen var preferensen för rådjur mycket kraftig. I nationalparken prefererades de två arterna ungefär lika mycket.

Även i ett studieområde i på gränsen mellan Tyskland och Tjeckien (Bohemian Forest Ecosystem), som innefattar två stora nationalparker, var kronhjort och rådjur helt dominerande som lodjursbyten (Belotti m.fl. 2015). Förhållandet mellan dessa två bytesarter liknade det man fann i Bialowieza, med en viss övervikt för rådjur. Bland de 410 återfunna bytena efter radio-märkta lodjur fann man 327 rådjur (80 %) men endast 68 kronhjortar (16 %). I ett spillningsmaterial från samma område (Mayer m.fl. 2012), fann man högre andel förekomster av vildsvin (9,6 %), hare (6,8 %) och små däggdjur (13 %), medan rådjur (62 %) och kronhjort (6,8 %) hade lägre förekomst-andelar jämfört med resultaten från studien av återfunna bytesdjur

Varken i Bialowieza eller i Böhmen fann man någon selektion på kön eller åldersklasser av rådjur. För kronhjort var det en mycket stark selektion för kalvar och bland vuxna djur en nästan total selektion för hondjur (Figurerna 37 och 38; Okarma m.fl. 1997, Mayer m.fl. 2012, Heurich m.fl. 2016). Vuxna handjur var alltså i det närmaste "immuna" mot predation från lodjur. Ett genomgående mönster var att lodjurshanar var mer benägna än honor att döda vuxna kronhjortar. Belotti m.fl. (2014) nämner att predationen på kronhjort var fyra gånger högre för lodjurshanar än för honor.



Figur 37. Andelen rådjursgetter och kronhjortshindar bland vuxna djur i populationen (grön) och andelen av dessa i lodjursslagna rådjur och kronhjortar i dieten (grå) (från Heurich m.fl. 2016).



Figur 38. Andel årskid/kalvar i populationen (grön) och bland lodjursslagna individer (grå). (från Heurich m.fl. 2016).

Gervasi m.fl. (2014) studerade bytesval och predationstakt i ett område i södra Norge som ligger på gränsen mellan att vara ett rådjur-kronhjorts-system och ett rent borealt rådjursystem. Kronhjort har relativt nyligen kommit in i detta område och förekom i mycket lägre täthet än i de områden som behandlats ovan. I studieområdet finns höga tätheter av frigående får under sommaren, och dessa utgör en viktig födoresurs för lodjuren. Under sommarhalvåret utgjorde får 64 % av de slagna bytena, medan rådjur utgjorde 33 %. Att lodjuren här tog större andel får än vad som uppmättes av Breitenmoser m.fl. (se ovan) kan möjligen bero på att tätheten av rådjur i stora delar av det norska undersökningsområdet var extremt låg. Under vintern, när de flesta får var stallade och endast i mycket begränsad omfattning var tillgängliga, kom i stället kronhjort (17 %) in som ett alternativt byte till rådjur (73 %). Kronhjort dödade inte alls på sommaren, delvis som en konsekvens av den stora tillgången på får, men också därför att de flesta kronhjortar under sommaren vandrade upp i högre alpin terräng, där de är mindre tillgängliga för lodjuren.

Det boreala rådjursystemet

I Skandinavien dominerar det boreala rådjurssystemet och här har också de flesta studierna gjorts. Haglund (1966) var en av pionjärerna för att visa på att rådjuret var ett mycket viktigt byte för lodjuren i Sverige. Hans material är en blandning av analyser av spillningar, magsäckar och av byten funna vid snöspårningar. Det största materialet är från snöspårningarna, och visar därför endast bytesvalet under vinterhalvåret. Haglund presenterade material från tre typer av system, ett tamren-system, ett rådjur-system och ett småvilt-system. I rådjursystemet spårades totalt 1078 km, under 55 lodjursdygn. Totalt slogs 34 byten: 20 rådjur (59 %) och 14 småvilt (41 %). Tyvärr är inte småviltet uppdelat på art i detta material, men av andra uppgifter i rapporten framgår att det dominerades av skogshare.

Jonsson (1977, 1983) använde också snöspårningar för sina studier av rådjur i Hälsingland. Han presenterar inga totalsiffror för bytesvalet från sin 6 år långa studie, men nämner att hare, skogsfågel och rådjur är de viktigaste bytesslagen, och att det gick två dödade harar på sju dödade rådjur. Han presenterar bland annat en långspårning av en familjegrupp med två ungar på 302 km, över 49 lodjursdygn. Under denna vandring dödade lohonan 7 rådjur och 3 harar, och hade ett misslyckat jaktförsök på fågel.

Birkeland & Myrberget (1980) och Sunde & Kvam (1997) analyserade magsäckar från lodjur skjutna över hela Norge. Tyvärr skilde man inte på områden med och utan ren, vilket gör det svårt att fastställa t.ex. betydelsen av rådjur i förhållande till andra bytesdjur. Rådjur och tamren dominerade bytesdjuren, med skogshare som det viktigaste alternativa bytet. Detsamma fann Sunde m.fl. (2000) som undersökte spillningar från radiomärkta lodjur i Nord-Trøndelag, där det förekom både rådjur och tamren, och även frigående får. Rådjur var det dominerande bytet i eller nära jordbruksbygd, medan ren dominerade i mer avlägsna områden. Småvilt, främst hare, hade lite större betydelse under sommaren än under vintern.

Linnell m.fl. (1996) och Odden m.fl. (2006) studerade lodjurets predation i Hedmarks fylke i sydöstra Norge åren 1995–1999. Rådjur förekom i hela området men i låga tätheter (ca 3/1000 ha). Kronhjort förekom sporadiskt i området, och i norra delen fanns tamren. Frigående får förekom fläckvis över hela området under sommaren, men i mycket lägre antal än i t.ex. det område som undersöktes av Gervasi m.fl. (2012; se ovan). Trots detta var den genomsnittliga tätheten av får 8 gånger högre än den för rådjur. Lodjurens vinterdiet undersöktes med hjälp av spillningar och kadaver som hittades vid snöspårningar av radiomärkta lodjur, medan sommardieten undersöktes genom att söka igenom de platser där radiomärkta lodjur stannat upp i minst en timme. De funna bytesresterna räknades om till konsumerad biomassa. Rådjur dominerade helt vinterdieten, med runt 80 % konsumerad biomassa, medan hare var det viktigaste alternativa bytet (Tabell 4). Under sommaren tillkom får (26 %) och tamren (16 %) i dieten, och rådjurens andel sjönk till 34 %. Konsumtionen av hare var ungefär densamma som under vintern, runt 10 %. Kön- och ålderskillnader mellan olika lodjur kunde analyseras för

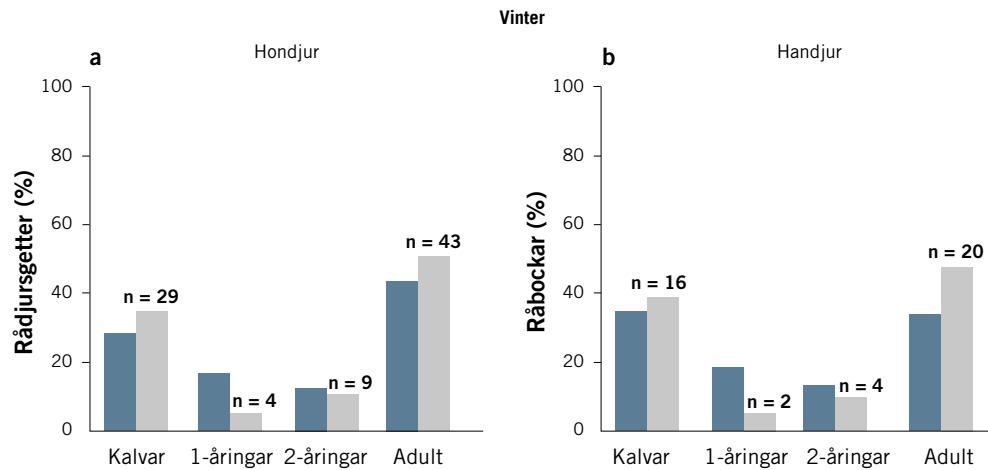
sommarmaterialet. Vuxna honor åt mindre får men mer småvilt och rådjur än vuxna hanar. Ettåriga lodjur åt mer av både får och småvilt, än både vuxna honor och hanar, men tog mycket mindre rådjur. Det anges även att lodjur slår älg, vilket väl förmodligen får antas gälla kalvar (en älgkalv slogs under sommaren och en under vintern).

Tabell 4. Lodjurens diet, omräknad till procent av konsumerad biomassa, i Hedmark 1995–1999. Materialet bestod av 199 spillningar, 126 kadaver funna under vintern, och 114 kadaver funna under sommaren (från Odden m.fl. 2006).

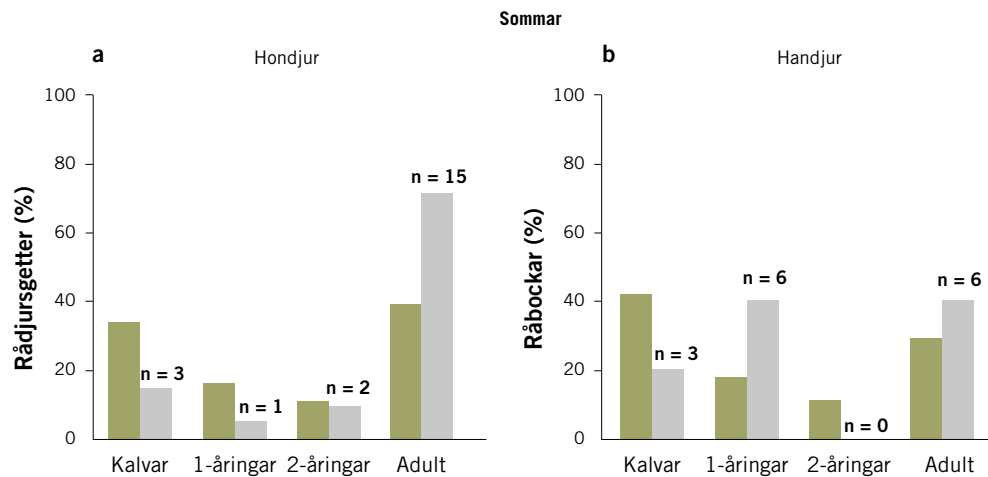
	Vinter Spillning	Vinter Kadaver	Sommar Kadaver
Rådjur	74,6	82,7	34,2
Älg	2,6	6,1	1,1
Ren	0,0	0,0	15,9
Hjortdjur, okänd art	0,8	0,0	0
Får och get	0,0	1,4	29,6
Hare	17,4	4,6	10,5
Skogsfågel	0,8	1,3	8,1
Räv	2,6	1,9	0,2
Andra små rovdjur	0,3	0,0	0,2
Övrigt	0,9	2,0	0,2

Trots att tillgången på får under sommaren var 8 gånger högre än för rådjur i Odden m.fl. (2006), så föredrog lodjuren ändå rådjur. Denna starka preferens för rådjur styrktes av Moa m.fl. (2006) som i ett studieområde i Nord-Trøndelag visade att lodjuren i sitt bytessök starkt prefererade habitat med förekomst av rådjur, framför habitat där det fanns får eller tamren, trots att tätheten av får och tamren var upp till 20 respektive 4 gånger högre i sina habitat, jämfört med rådjurstätheten i rådjurshabitaten.

Selektion för olika köns- och åldersklasser bland lodjurslagna rådjur och rådjur skjutna av jägare, jämfördes med sammansättningen i populationen för två områden i Norge, ett i Hedmark och ett i Nord-Trøndelag (Andersen m.fl. 2007). Det fanns inga statistiska skillnader mellan områdena så de slogs samman. Lodjuren uppvisade ingen selektion för någon kategori av rådjur, de dödades med ungefär samma frekvens som de förekom i populationen. Jägarna däremot visade en viss selektion för vuxna djur, och bland dem för handjur. Varken de lodjursslagna eller de skjutna rådjuren hade en sämre kon-dition (mätt som fetthalt i benmärgen) än genomsnittet i populationen. Vid en finare analys där man tog hänsyn till ålder och kön, både hos de slagna rådjuren och hos lodjuren själva, och dessutom tog hänsyn till årstid fann Mejlgaard m.fl. (2012) dock vissa mönster (Figurerna 39 och 40). Under vintern visade lodjuren en liten preferens för killingar och vuxna rådjur, och viss selektion mot ettåringar. Under sommaren kvarstod preferensen för vuxna, men inte för killingar. Den grupp som prefererades starkast under sommaren var ettårsbockar, men det fanns även en viss preferens för vuxna bockar. Det fanns ingen skillnad i predationsmönstret mellan könen hos vuxna lodjur. Däremot visade ettåriga lodjur en preferens för hondjur hos rådjuren, och för killingar under vintern.

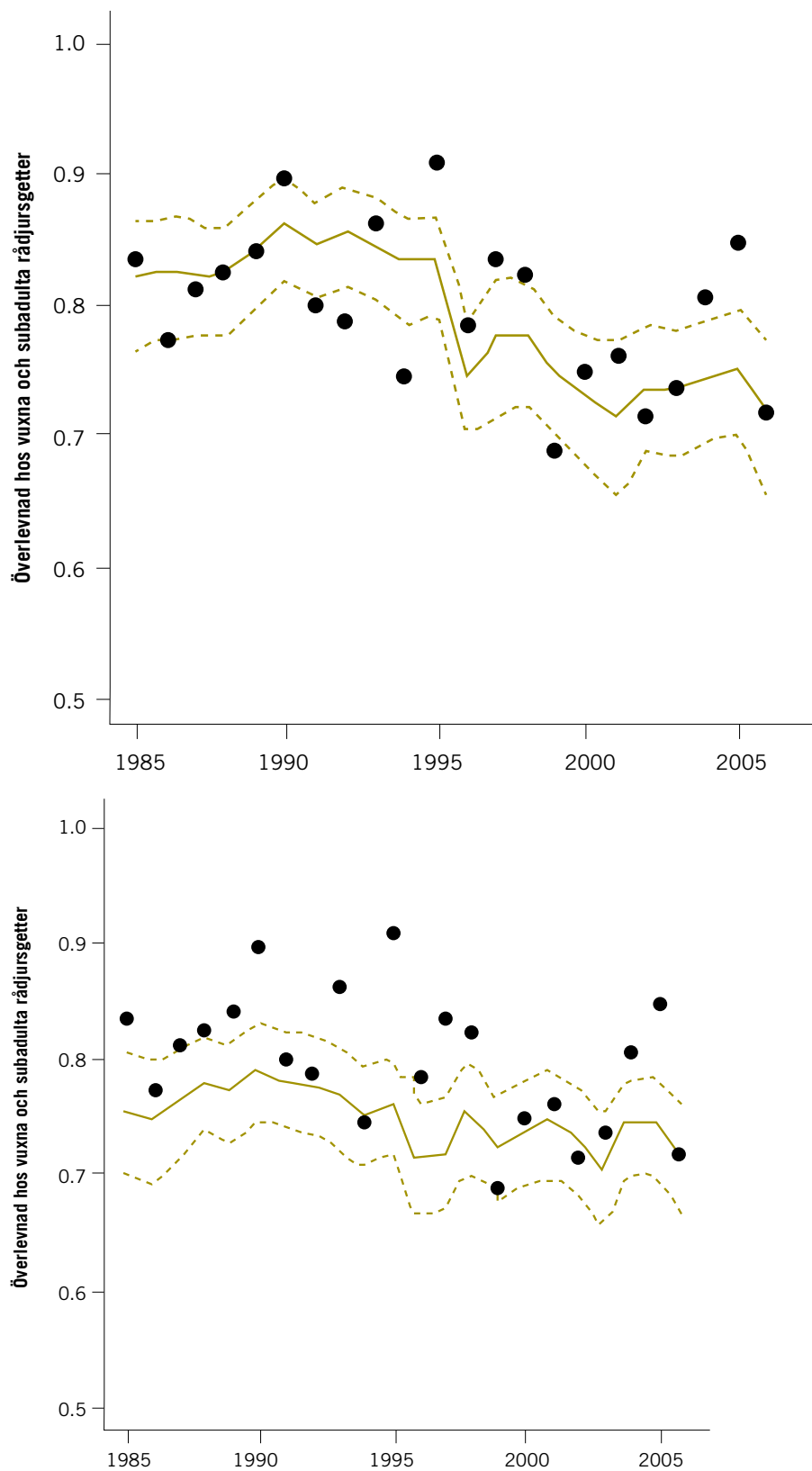


Figur 39. Ålderssammansättningen i rådjurspopulationen under vintern (blå staplar) och bland rådjur slagna av lodjur (grå staplar), för (a) hondjur och för (b) handjur (från Mejlgard m.fl. (2012)).



Figur 40. Ålderssammansättningen i rådjurspopulationen under sommaren (gröna staplar) och bland rådjur slagna av lodjur (grå staplar), för (a) hondjur och för (b) handjur (från Mejlgard m.fl. (2012)).

I en svensk studie (Davis m.fl. 2016) baserad på två olika studieområden med långa tidsserier med märkta rådjur undersöktes bland annat effekten av lodjursetablering på rådjurens överlevnad. Ett av områdena hade mycket låg lodjursförekomst (Bogesund, 1988–2006) med 1339 märkta rådjur, varav 275 dött av känd dödsorsak (inget av lodjur). Det andra området (Grimsö, 1985–2006) hade däremot frekvent förekomst av lodjur sedan 1996, med 1449 märkta djur, varav 319 döda med känd dödsorsak, ca 20 % av dessa hade dödats av lodjur, samtliga efter 1996). Generellt var överlevnaden lite lägre (78 %) på Grimsö än på Bogesund (80 %). Men före lodjursetableringen 1996 var överlevnaden på Grimsö 82 % och sjönk till 74 % efter 1996. De faktorer som bäst förklarade rådjurens årliga överlevnad i Grimsöområdet var rådjurets ålder och kön, lodjursförekomst och ett mått på vinterns hårdhet (Figur 41 överst). På Bogesund var de viktigaste faktorerna ålder, kön, jakttryck och ett mått på föregående vegetationssäsong (Figur 41 underst).

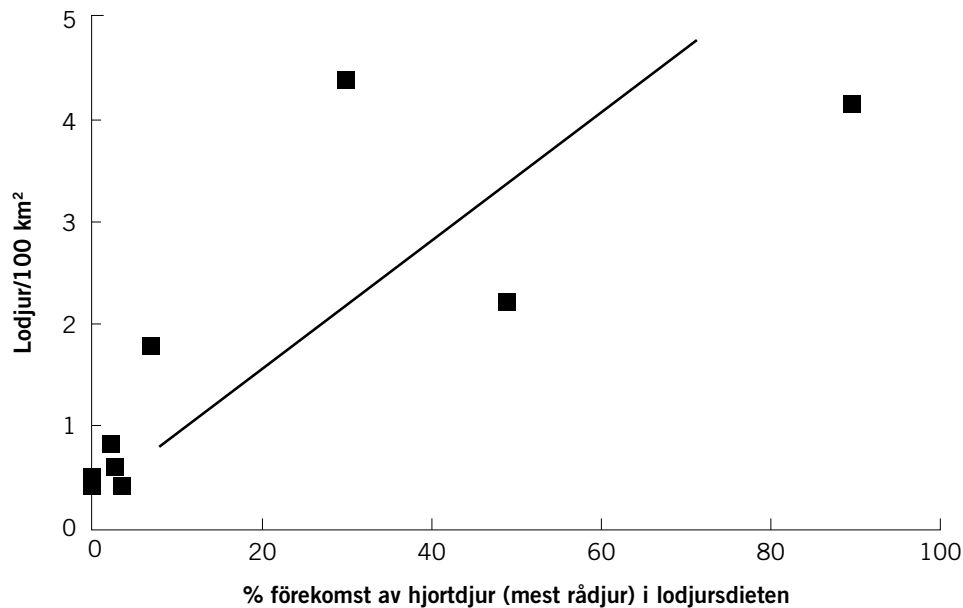


Figur 41. Överlevnad hos rådjursgetter på Grimsö (överst) och på Bogesund (nederst). Överlevnaden sjönk på Grimsö när lodjur etablerade sig området 1996 (från Davis m.fl. 2016).

Det boreala småviltssystemet

I de norra delarna av det boreala ekosystemet finns ett bälte som ligger mellan rådjurets nordgräns och renens sydgräns, där båda arterna saknas. Det enda klövviltet i detta bälte är älg. Fram till 1980-talet var detta bälte brett även i Skandinavien, men sedan dess har rådjuren expanderat kraftigt norrut, så att det idag finns ytterst få områden i Skandinavien som varken har rådjur eller tamren. När Haglund (1966) gjorde sin studie var det emellertid inte så. Ett av Haglunds tre studieområden var vad han kallade småviltområdet, i Västerbottens inland och norra Ångermanland. Materialet från detta område täcker endast 14 lodjursdygn, då lodjuren tog 4 harar. Haglund kommenterar särskilt hur svårt lodjuren har att jaga småvilt i Norrland, bytestillgången var gles och jaktframgången låg (27 %). Detta får honom att konstatera ”... efter siffrorna att döma för lodjuren i de norrländska småviltområdena en tillvaro på halvsvaltens gräns”. Detta konstaterande får stöd av Pulliainen som jämförde lodjur i sydöstra Finland, där inget tillgängligt klövvilt förekom, med lodjur i sydvästra Finland där lodjuren livnärde sig på vitsvanshjort (Pulliainen 1981, Pulliainen m.fl. 1995). I sydost utgjorde hare runt 80 % av dieten och skogsfågel 5–10 %. I sydvästra Finland var andelarna hare och vitsvanshjort lika, båda låg på drygt 40 %, medan skogsfågel utgjorde 10 %. Det intressanta är att både kroppsvikt och kondition (mätt på buk fettet) hos lodjuren var lägre i sydost, där lodjuren endast hade tillgång till småvilt. Hanarna vägde 14 % mer i hjortområdet (19,2 kg) än i småviltområdet (16,8 kg), och honorna 10 % mer (16,6 vs 15,1 kg). Fettindex var runt 50 % högre för båda könen i hjortområdet. Haglunds befarande att lodjuren i rena småviltområden lever nära svälten var alltså inte helt taget ur luften. En annan studie fann man att lodjurens kroppsstorlek i Sverige var positivt relaterad till tätheten av rådjur (Yom-Tov m.fl. 2010).

En studie från norra Vitryssland illustrerar också väl vilken skillnad det gör för lodjur att sakna respektive att ha tillgång till ett tillgängligt klövvilt (Sidorovich 2005). Under perioden 1985–1996 låg rådjurspopulationen på en extremt låg nivå, de första fem åren var den nästan obefintlig. Från och med 1996 steg rådjurspopulationen mycket snabbt så att den i perioden 1997–2004 låg 12 gånger högre. I den första perioden utgjorde hare och skogsfågel tillsammans 71 % av lodjurens diet och rådjur 10 %, i den andra perioden hade siffrorna för småviltet i dieten sjunkit till 46 % och för rådjur stigit till 33 %. Tätheten av lodjur steg med 240 % och det fanns en mycket stark korrelation mellan täthet av rådjur och täthet av lodjur. I Figur 42 visar Sidorovich på ett starkt samband mellan andel hjortvilt i dieten och populationstäthet för lodjur i ett antal olika områden, bl.a. med data från ett antal ryska studier. Figuren illustrerar väl hur svårt, för att inte säga omöjligt, det är för lodjur att komma upp i höga tätheter utan tillgång på klövvilt.



Figur 42. Relationen mellan lodjurstäthet och andelen klövvilt (i huvudsak rådjur) funna i lodjurs-spillning (från Sidorovich 2005).

Predationstakt och funktionell respons

Predationstakten är en grundläggande faktor för att förstå dynamiken mellan rovdjur och deras bytespopulationer och mäta vilken effekt rovdjuret har på bytespopulationerna. Den anger hur många byten en rovdjursindivid i genomsnitt slår per tidsenhet. För lodjur skiljer man vanligen mellan tre olika kategorier, vuxna hanar, vuxna ensamma honor, och honor med åtföljande beroende ungar, vanligen benämnda familjegrupper. Oftast ökar predationstakten med ökande bytespopulation, s.k. funktionell respons, som kan anta olika former. För att mäta funktionell respons behöver man ha data på bytespopulationens täthet, och mäta predationstakten vid flera olika tätheter.

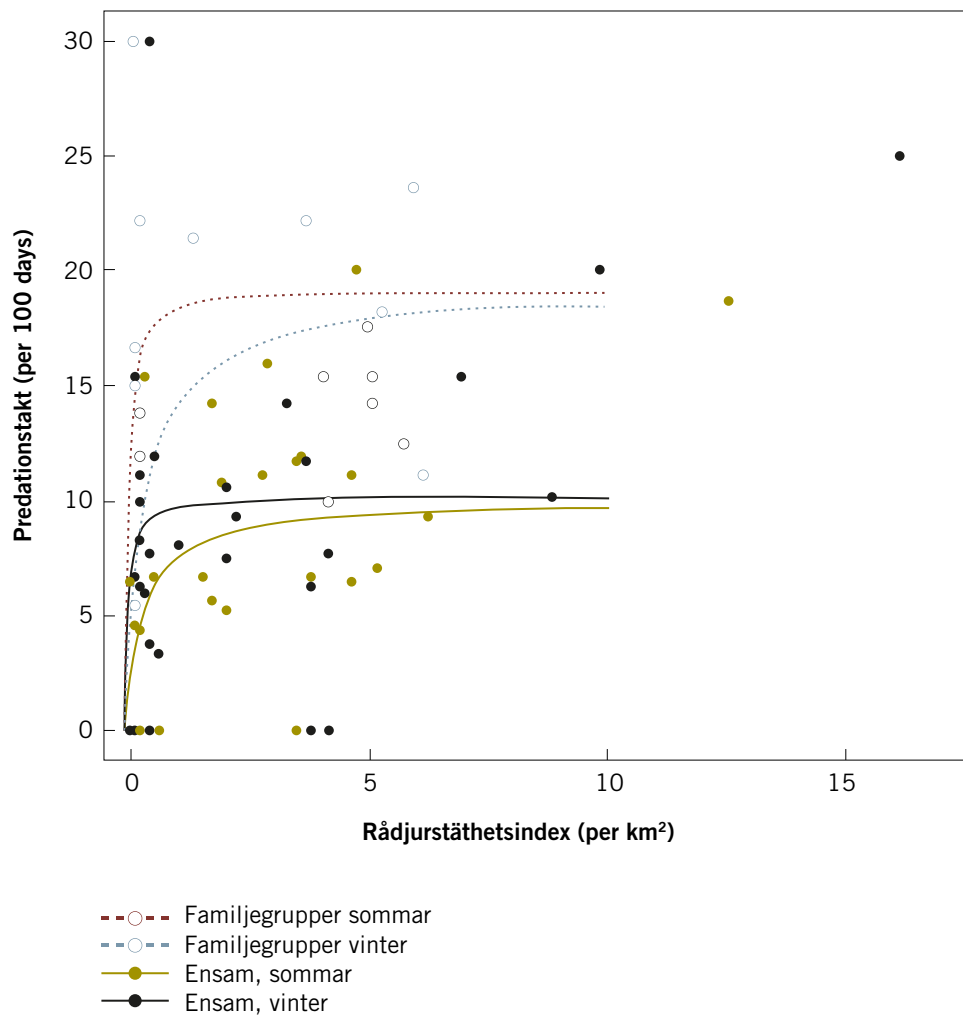
Trots att tätheten och artsammansättningen av klövvilt varierar över de olika områden i Europa där man studerat lodjurens predationstakt på klövvilt, så är skillnaderna i predationstakt mellan områden relativt liten (Bilaga 1). Man har i de flesta fall skiljt mellan ensamma lodjur och familjegrupper (honor med ungar), och ibland också mellan ensamma hanar och ensamma vuxna honor. De högsta värdena finner man inte oväntat hos familjegrupperna, runt 20 slagna djur per 100 dagar. Hanar och ensamma honor låg mellan 10 och 15 slagna klövvilt/100 dagar. Hanar visade en tendens att ligga högre än ensamma honor. I Bialowieza i Polen låg hanarna lika högt som familjegrupper med en unge, d.v.s. runt 20 klövvilt/100 dagar (Okarma m.fl. 1997). I den studien hade man skiljt mellan familjegrupper med olika antal ungar. Familjegrupper med två ungar slog 32 klövvilt/100 dagar och familjegrupper med tre ungar så mycket som 53 klövvilt/100 dagar, d.v.s. drygt ett nyslaget byte varannan dag. Materialen var dock små, endast en familjegrupp med en unge, två grupper med två ungar och en grupp med tre ungar, och resultaten byggde på relativ korta tidsserier.



Lodjursunge – foto: Henrik Andréén.

I rådjur-gemssystemet i Alperna och Jurabergen har man angivit en predationstakt som gäller de två bytesarterna kombinerat, men eftersom gems verkade någorlunda lika lättjagad som rådjur, så anser vi att den kombinerade predationstakten är jämförbar med en som gäller endast rådjur (Breitenmoser & Haller 1993, Jobin m.fl. 2000). Den förstnämnda studien skiljde inte mellan olika kategorier av lodjur, predationstakten för alla lodjur låg på den höga nivå som var typisk för familjegrupper i övriga studier, d.v.s. ungefär 20/100 dagar. I Jurastudien slog man ihop honor med ungar och honor utan, och fick därmed en predationstakt för honor gemensamt som låg nära den typiska nivån för familjegrupper (19,2/100 dagar, Bilaga 1). Två studier från rådjur-kronhjortssystem delade upp predationstakten på de två bytesarterna. I båda studierna låg predationstakten som väntat avsevärt högre på rådjur än på kronhjort. I studien från Böhmen (Belotti m.fl. 2015) låg den lika högt som i rena rådjursområden, medan i den norska studien (Gervasi m.fl. 2014) låg den lägre för familjegrupper. I båda studierna var predationstakten på kronhjort låg, endast några enstaka djur per 100 dagar. Som förväntat hade lodjurshanarna mycket högre predationstakt på kronhjort än honorna. I Bilaga 1 redovisas endast intervärden för den norska studien, eftersom lodjuren under sommarhalvåret i stor utsträckning dödade får, vilket ytterligare sänkte predationstakten på de vilda arterna. För familjegrupper låg predationstakten på rådjur under sommaren så lågt som 3,5/100 dagar.

Lodjurens funktionella respons på variationer i bytestätheten har studerats i detalj av Nilsen m.fl. (2009a). Studien gjordes i sydöstra Norge, med rådjur som den helt dominerande bytesarten, och en täthetsgradient för rådjur från mindre än 0.5 per km² upp till närmare 10 per km². Resultaten baserades på studier av 34 radiomärkta lodjur under en 10-årsperiod, under vilken 254 slagna rådjur registrerades. Den observerade funktionella responsen var av Typ II med en mycket brant stigning mot mättnadslinjen redan vid mycket låga rådjurstätheter (Figur 43). Halva mättnadsvärdet nåddes redan vid en rådjurstäthet runt 0.3 per km², och mättnadsvärdet uppnåddes vid en rådjurstäthet runt 1 per km² (motsvarar 10 rådjur/1000 hektar).

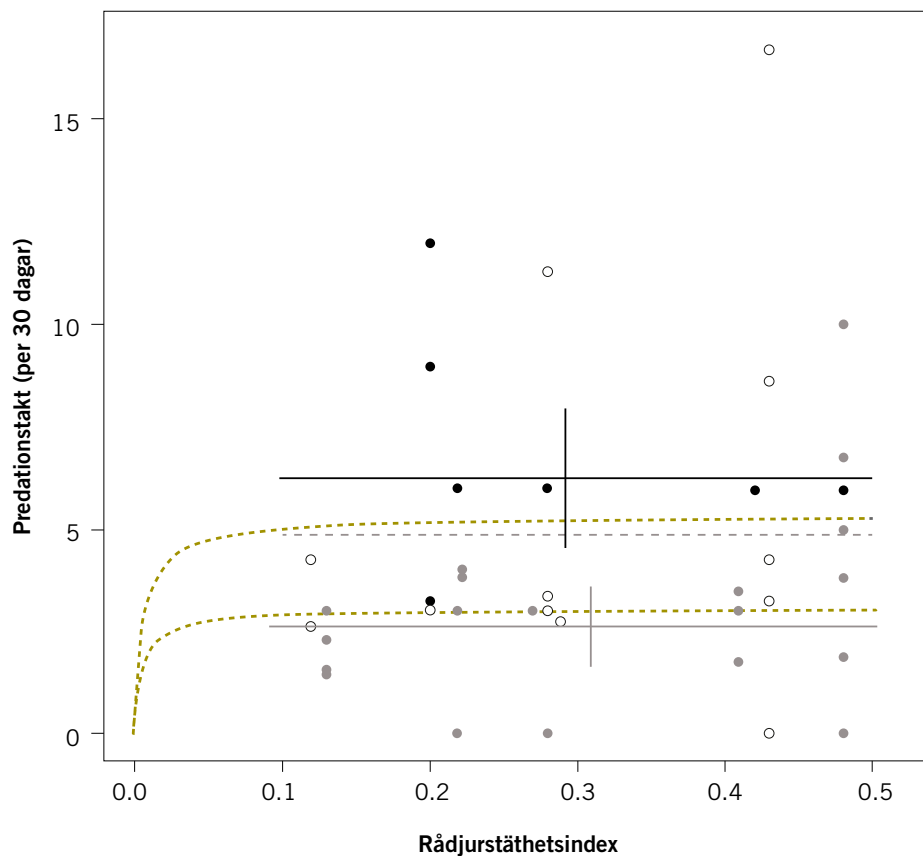


Figur 43. Lodjurets funktionella respons Typ II relation till rådjurstäthet från sydöstra Norge. (från Nilsen m.fl. 2009a).

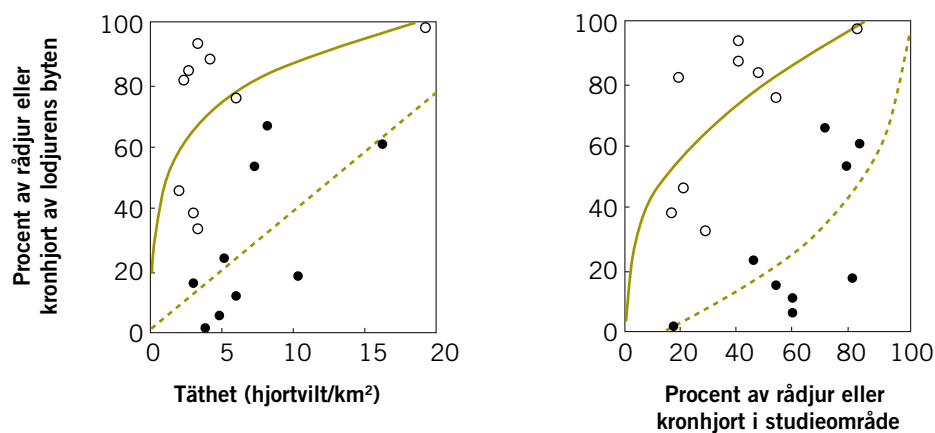
I en svensk studie (Andrén & Liberg 2015) som täckte rådjurstätheter mellan 2 och 10 per km², visade lodjurens predationstakt ingen respons alls på tätheten av rådjur (Figur 44). Mättnad nåddes vid tätheter på lägre än 2 rådjur per km² (20/1000 ha), vilket innebär att lodjuren inte tog fler rådjur oavsett hur mycket högre rådjurstätheten steg över denna täthet. Predationstakterna vid mättnad i denna studie, var slående lika jämfört med dem Nilsen fann, runt 20/100 dagar för familjegrupper och 10–15 för ensamma djur.

Okarma m.fl. (1997) visade på ett intressant samband mellan proportionen rådjur och kronhjort i miljön och proportionen bland byten slagna av lodjur. Sambandet tyder på att lodjuren kan ha en Typ III-respons med s.k. switching mellan rådjur och kronhjort beroende på deras relativa tätheter gentemot varandra (Figur 45). När proportionen av kronhjort i miljön närmade sig 80 % (och proportionen rådjur motsvarande gick ned mot 20 %) så ökade preferensen för kronhjort i lodjurens diet exponentiellt. Bytet till kronhjort inträffade ungefär när rådjurens täthet låg någonstans mellan 1.5 och 2 rådjur per km² och tätheten av kronhjort mellan 8 och 10 per km².

Detta antyder att mättnadsnivån i lodjurens respons på rådjurstäthet kan påverkas av hög täthet av kronhjort (eller något annat alternativt byte) och under sådana förhållanden ligga högre än 1 rådjur per km² som uppmättes av Nilsen m.fl. (2009a).



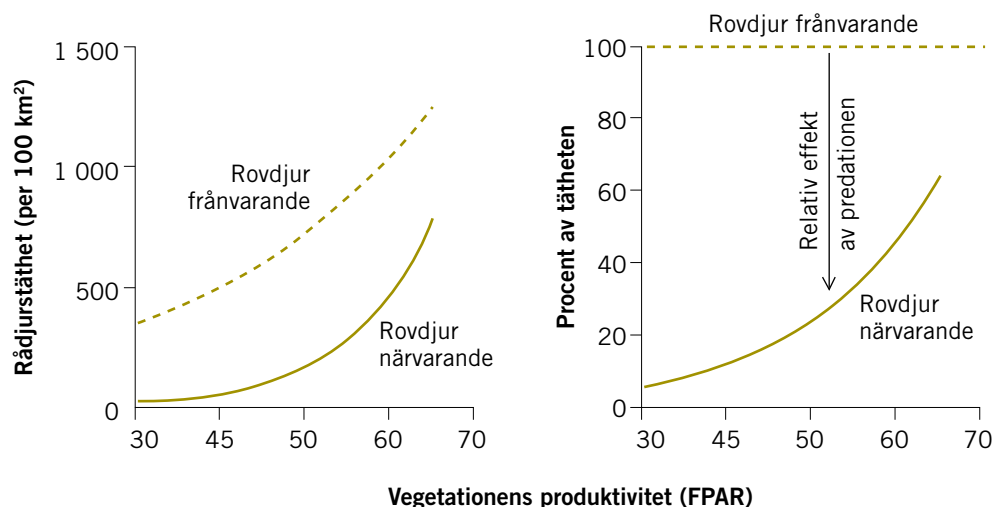
Figur 44. Lodjurets predationstakt i relation till rådjursindex (från spillningsinventering). Honor med ungar = svart linje och svarta punkter. Hanar grå streckad linje och cirklar. Ensamma honor = grå linje och gråa punkter. Streckade gröna linjer visar Typ II funktionell respons från Nilsen m.fl. (2009a) (från Andrén & Liberg 2015).



Figur 45. Funktionell respons hos lodjur vid olika rådjurs- och kronhjorttäthet (till vänster), samt i relation till andelen av rådjur och kronhjort i studieområdet (till höger). Rådjur: öppna punkter och heldragen linje. Kronhjort: fyllda punkter och streckad linje (från Okarma m.fl. 1997).

Effekter av lodjurens predation på bytespopulationerna

Den viktigaste frågan när det gäller ett rovdjurs predation är givetvis vilken effekt den har på bytespopulationen. Flera faktorer pekar på att lodjuret kan ha stark effekt på framförallt rådjurspopulationer. Rovdjur som utnyttjar smygjakt (som de flesta kattdjur, inklusive lodjuret) anses mer effektiva än förföljande rovdjur (t.ex. varg), särskilt om de jagar bytesdjur som är av ungefär samma storlek som de själva (Sinclair m.fl. 2003, Atwood m.fl. 2007). Lodjur är synnerligen effektiva rovdjur på rådjur, vilket märks genom en närmast total brist på selektion för sårbara individer. Vuxna råbockar i god kondition och sin bästa ålder är i det närmaste lika sårbara för lodjurspredation som vilken annan kategori av rådjur som helst. Detta indikerar också att lodjurens predation på rådjur till sin största del är additiv (tillkommer utöver övrig dödlighet), vilket är en viktig förutsättning för att predationen ska kunna påverka bytespopulationens sammansättning. Lodjurens tillväxttakt är också ungefär lika hög som rådjurens, vilket ytterligare talar för kraftig effekt på rådjuren (Tanner 1975). Lodjurens effekter på rådjuren verkar dock påverkas av hur gynnsam miljön i övrigt är för rådjuren.



Figur 46. Grafisk modell för att illustrera predationens betydelse för rådjurspopulationer i Europa längs en produktivitetsgradient. X-axeln i båda diagrammen visar miljöns produktivitet.

Vänstra diagrammet: Tätheten av rådjur i relation till miljöns produktivitet i områden med varg och lodjur (heldragen linje) och i områden utan dessa rovdjur (streckad linje).

Högra diagrammet: Generaliserad bild av predationens reducerande effekt på tätheten av rådjur utefter produktivitetsgradienten. Skalan på y-axeln anger procent av den maximala rådjurstätheten som miljöns biologiska bärformåga tillåter utan rovdjur. Den streckade linjen ligger på 100 procent utnyttjande av bärformågan, alltså den nivå rådjurspopulationen skulle ligga på utan predation. Den heldragna linjen visar hur nära denna maximala bärformåga rådjurspopulationer som är utsatta för predation ligger, i relation till miljöns produktivitet (x-axeln). Ju högre produktivitet i miljön, desto närmare varandra ligger de två linjerna, d.v.s. desto mindre effekt har predationen på bytesdjuren. (från Melis m.fl. 2009).

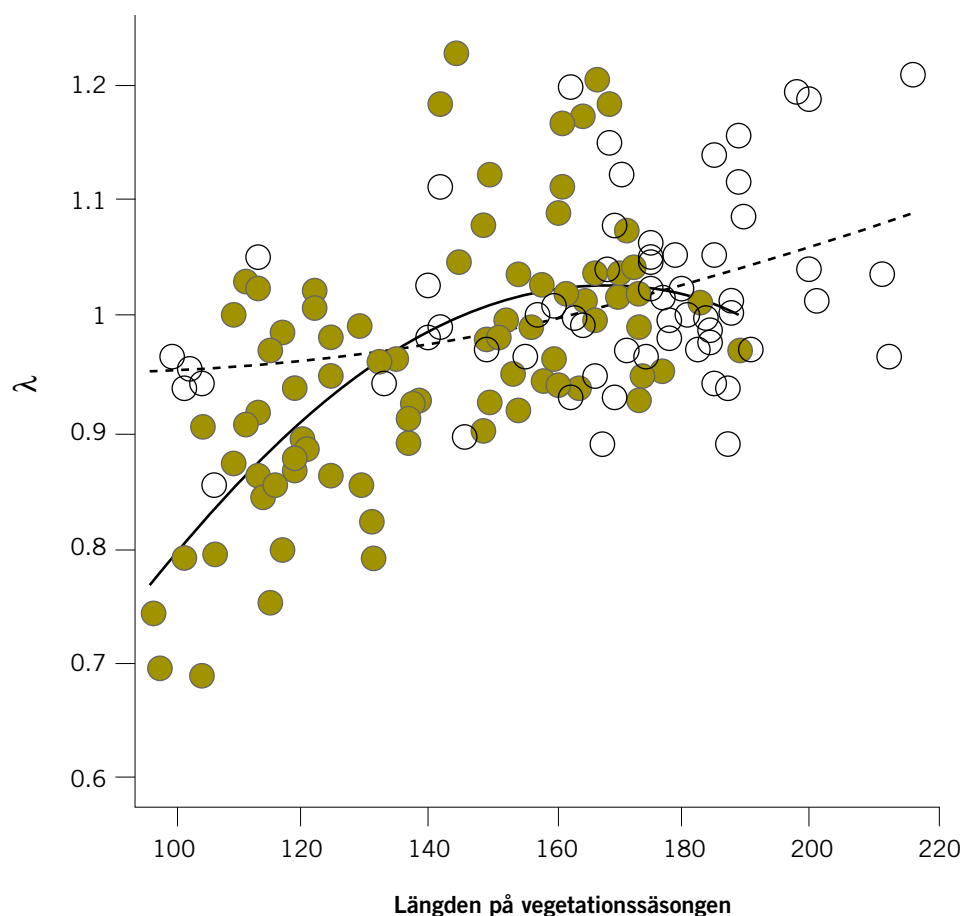


Rådjur – foto: Anders Jarnemo.

Melis m.fl. (2009) presenterade en stor översikt över predationens betydelse för rådjurspopulationer över en produktivitetsgradient (d.v.s. i områden med varierande produktivitet i form av växtföda och därmed även tätheten av bytesdjur) med data från 72 lokaler från hela Europa inklusive Ryssland.

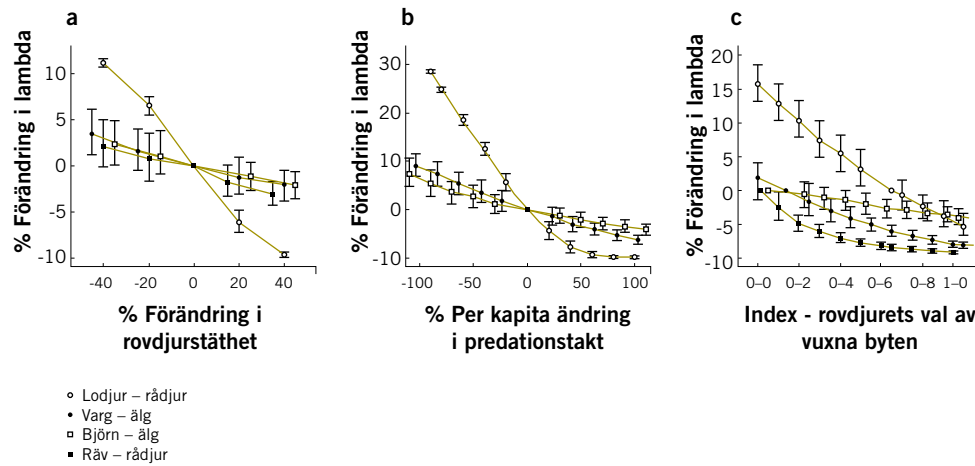
Rovdjuren var lodjur eller varg, eller båda. Predationen var en begränsande faktor på bytespopulationerna över hela produktivitetsgradienten, men minskade med ökad produktivitet – ju högre produktivitet, desto lägre effekt av predationen (Figur 46). Den viktigaste orsaken till detta är förmodligen att predationen är omvänt täthetsberoende, d.v.s. har starkare effekt vid låga tätheter av rådjur, och tätheten av rådjur är lägre vid låg produktivitet. Det är alltså en samverkan av faktorer som verkar nedifrån-upp och uppifrån-ner som påverkar rådjurspopulationerna.

Melis m.fl. (2009) försökte inte skilja på effekterna från varg respektive lodjur, men i en upprepning av denna studie på en mindre skala, kunde Melis m.fl. (2010) demonstrera en liknande effekt, med lodjur som det enda stora rovdjuret. Med hjälp av avskjutningsstatistik över nio år från 144 norska kommuner kunde de visa att närvaro av lodjur hade en starkt negativ effekt på rådjurspopulationens tillväxt i kommuner med kort växtsäsong, men att denna effekt klingade av med ökande växtsäsong (Figur 47).

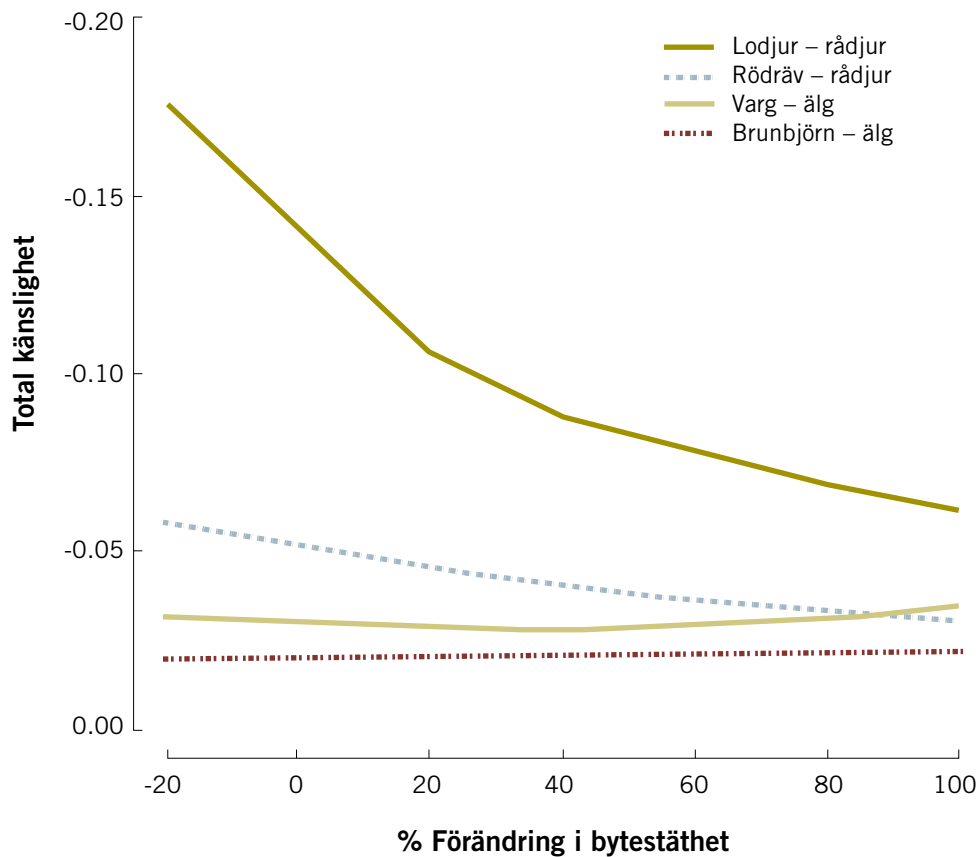


Figur 47. Förhållandet mellan tillväxt i rådjurspopulationen (λ) och längden på växtsäsongen i kommuner med närvaro av lodjur (gröna punkter) och kommuner utan lodjur (ofyllda ringar) i 142 kommuner i Norge. Den heldragna linjen är regressionen för lodjurskommuner, och den streckade för kommuner utan lodjur. $\lambda = 1,0$ motsvarar 0 % i populationstillväxt, 1,1 motsvarar +10 % och 0,9 motsvarar -10 procent (från Melis m.fl. 2010).

Gervasi m.fl. (2012) demonstrerade på ett elegant sätt hur mycket effektivare lodjuret är som predator på sitt favoritbyte rådjuret, jämfört med tre andra rovdjur-bytes-par i Skandinavien, nämligen varg-älg, björn-älg och räv-rådjur. Gervasi m.fl. visade också, i likhet med de två studierna av Melis m.fl. (2009, 2010), att denna effektivitet är starkare där miljön är mer ogynnsam för rådjuren. I studien använde man såväl predationsdata, som data om t.ex. födslar och dödlighet från bytesdjuren för att förutsäga effektiviteten hos predatorn. Rådjurspopulationen var oerhört mycket känsligare för ändringar hos lodjuren, såsom täthet, predationstakt och bytesval jämfört med de övriga bytesdjurens känslighet för predatorerna i de övriga tre systemen (Figur 48). Denna skillnad i känslighet avtog i rådjurspopulationer med högre täthet, d.v.s. i områden där miljön är mer gynnsam för rådjuren (Figur 49).

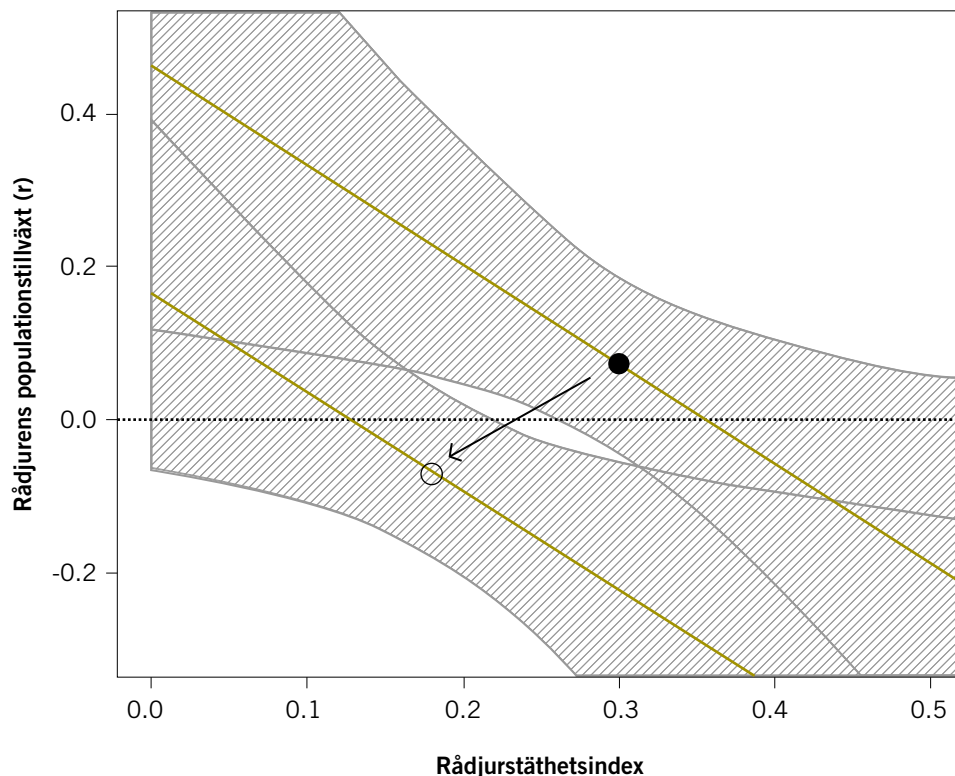


Figur 48. Förhållandet mellan förändringar hos rovdjuret: (a) täthet av rovdjur, (b) predationstakt, och (c) rovdjurets selektion för vuxna djur i bytespopulationen) och resulterande populationstillväxt (λ) hos bytespopulationer av älg och rådjur. I figurerna visas fyra olika rovdjur-bytes-system: lo-rådjur (öppna ringar), varg-älg (slutna ringar), björn-älg (öppna fyrkanter) och räv-rådjur (slutna fyrkanter) (från Gervasi m.fl. 2012).



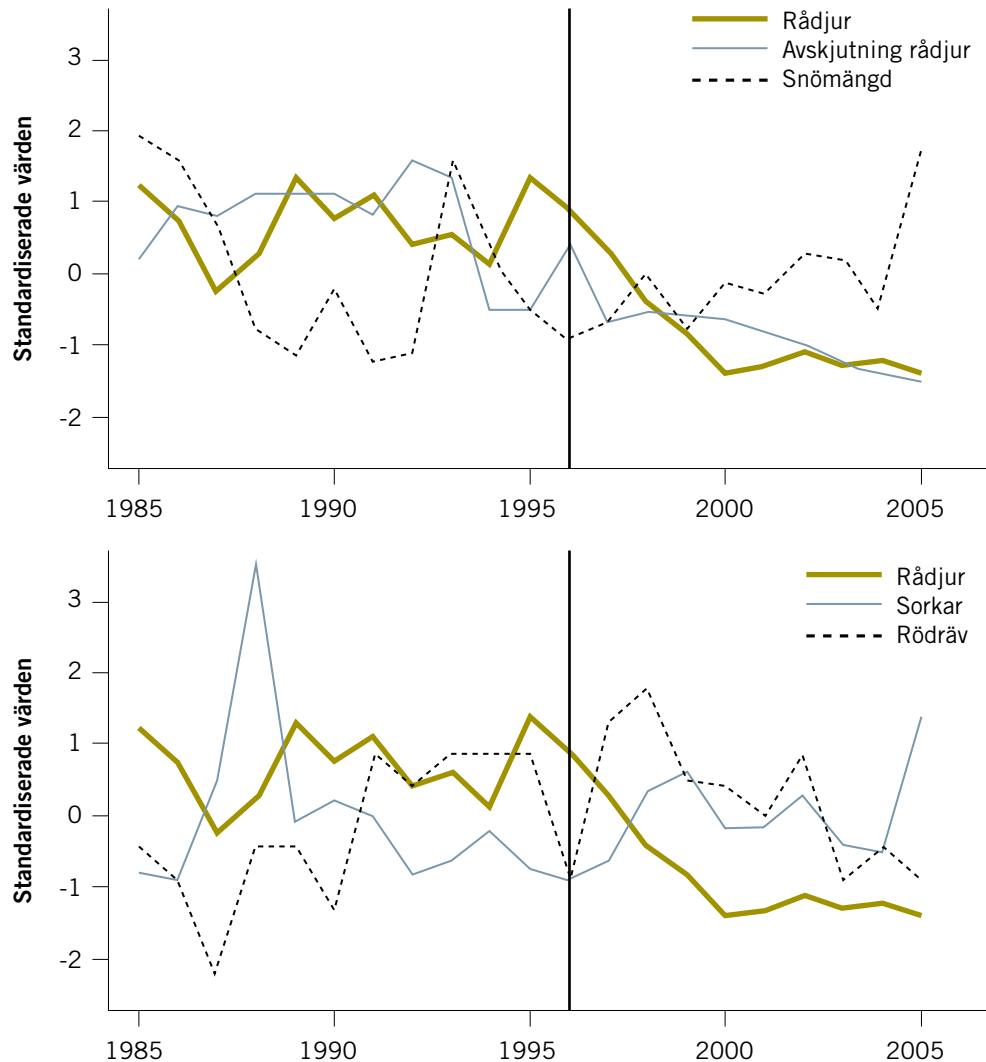
Figur 49. Figuren visar bytesdjurens känslighet för predationstakten vid olika tätheter av bytesdjur (som indikerar hur gynnsam eller produktiv miljön är) i samma fyra olika rovdjur-bytesdjur-system som i Figur 48. Rådjurens känslighet för lodjur är störst, men skillnaden avtar vid högre tätheter av rådjur (från Gervasi m.fl. 2012).

En jämförelse av lodjurens effekt på rådjur mellan olika studier som gjorts i enskilda områden i olika delar av Europa, visar generellt på starka effekter, men ger också visst stöd för teorin att lodjurens effekt har ett negativt samband med miljöns biologiska bärförmåga för rådjur (d.v.s. miljöns förmåga att livnära ett antal rådjur). Den starkaste och tydligaste effekten uppmättes av Andrén & Liberg (2015) i Bergslagen i Sverige. De studerade rådjurspopulationens tillväxt före och efter återkolonisering av lodjur i ett och samma område. Studien kombinerade data från radiomärkta lodjur, snöspårningar och täthetsberäkningar av rådjurspopulationen med hjälp av spillningsinventering. Predationstrycket på rådjurspopulationen från lodjur uppmättes till 11 %. Denna extra dödlighet i rådjurspopulationen var uppenbarligen i det närmaste helt additiv till övrig dödlighet, eftersom tillväxten i rådjurspopulationen sjönk med 14 procentenheter, från att ha varit positiv före etableringen av lodjur i området ($\lambda = 1,079$, motsvarar 7,9 % årlig populationstillväxt) till negativ efter att lodjuren etablerat sig ($\lambda = 0,936$, motsvarar 6,4 % årlig nedgång) (Figur 50).



Figur 50. Den beräknade tillväxttakten hos rådjur i ett område i Bergslagen i förhållande till tätheten av rådjur (ett index byggt på antal spillningshögar per 10 m² räknade under våren), före etableringen av lodjur i området (den övre linjen), och efter denna etablering (den undre linjen). Den svarta punkten visar den genomsnittliga tätheten av rådjur och tillväxten i rådjurspopulationen före etableringen av lodjur, och den öppna ringen motsvarande efter etableringen av lodjur. De grå fälten visar de 95-procentiga konfidensintervallen för de två linjerna (från Andrén & Liberg 2015).

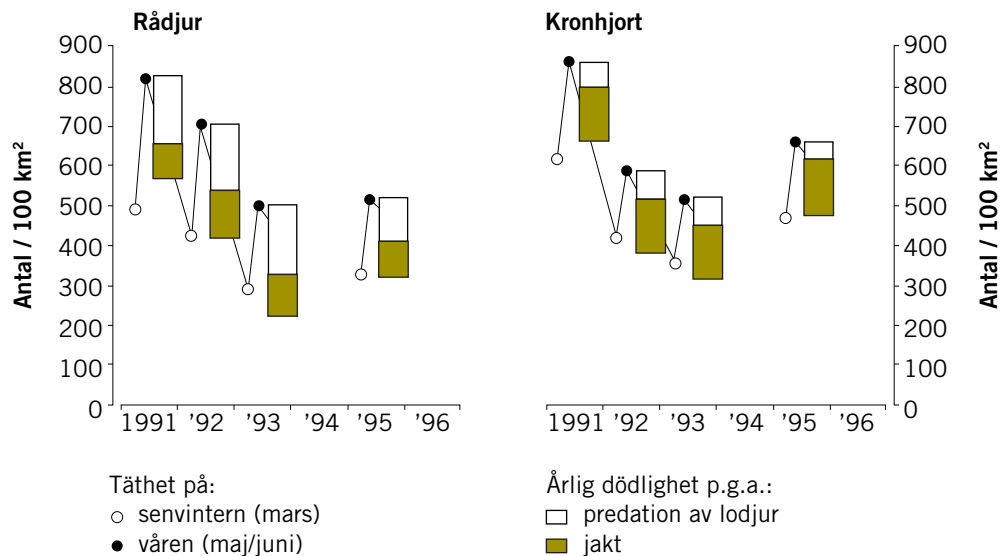
Författarna visade också att tätheten av rådjur sjönk signifikant efter lodjurs-etableringen (Figur 51). Effekten på tillväxt och rådjurstäthet kunde huvudsakligen tillskrivas lodjuren, även efter man kontrollerat för täthet av rådjur, snödjup, rävtäthet, smågnagarindex (som påverkar både rävens täthet och dess predationsmönster), och mänsklig jakt på rådjur.



Figur 51. Utvecklingen av rådjurstätheten (den tjocka linjen i båda figurerna) på Grimsö forskningsområde i Bergslagen perioden 1985–2005, samt för avskjutningen av rådjur, snömängd, tillgången på sork och relativ täthet av rävar. Den grå vertikala linjen i båda figurerna markerar 1996, då den första lodjursföryngringen skedde i området (från Andrén & Liberg 2015).

Den enda studien på kontinenten, som redovisar siffror på lodjurens inverkan på rådjurspopulationen i ett enskilt område, är av Okarma m.fl. (1997). Studien gjordes, som nämnts tidigare, i Bialowieza i östra Polen. Lodjurens predationstryck på rådjurspopulationen varierade mellan 21 och 36 %. Detta är avsevärt högre än det som Andrén & Liberg (2015) uppmätte i Bergslagen, och rådjurspopulationen i Bialowieza sjönk under de tre första åren av studien

(Figur 52). Författarna anger dock att den viktigaste orsaken till detta var en intensivt ökad jakt som de skogsvårdande myndigheterna initierat. När denna ökade jakt upphörde efter tre år, ser det enligt figur 52 ut som om rådjurspopulationen började återhämta sig, trots fortsatt predation från lodjuren. Författarna kommenterar inte detta direkt, men hävdar att lodjuren kan sänka tätheten i rådjurspopulationen, men inte reglera den på sikt.



Figur 52. Uttag ur populationerna av rådjur (till vänster) och kronhjort (till höger), och tätheten av populationerna (antal/100 km²) av dessa två bytesdjur under senvinter och försommar i Bialowieza under perioden 1991–1996 (från Okarma m.fl. 1997).

I övriga studier från kontinenten förekommer det kvalitativa omdömen om lodjurens effekter på sina bytesdjur, men inga kvantitativa siffror. Belotti m.fl. (2015) anger att lodjurens effekt på rådjurspopulationen under sommaren är mycket liten, men att den möjligen är högre under vintern, vilket kan leda till konflikt med de mänskliga jägarna. Krofel m.fl. (2014) anger att lodjurens predationstryck på rådjuren i deras slovenska studieområde låg på 12–14 %. De nämner inget om lodjurens eventuella demografiska effekt på rådjurspopulationen, endast att den mänskliga jakten utövar ett mycket starkare tryck. Författarna är mer bekymrade över den skadliga effekten på rådjurspopulationens kvalitet som jakten kan innebära, vilken de menar att lodjurens predation i viss mån kan motverka. Molinari-Jobin m.fl. (2007) anger predationstryck på 9 resp. 11 % för rådjur resp. gems i Jurabergen, och bedömer att lodjurens predation har större effekt på gems än på rådjur p.g.a. den lägre reproduktionskapaciteten hos gems.

Samtliga författare i denna översikt bedömer att lodjurens demografiska effekter på kronhjort är marginell. Det viktigaste skälet för dessa bedömningar är att predationstakterna på kronhjort generellt är låga (Bilaga 1), och att den största delen av lodjurens predation riktas mot årskalvar med lågt reproduktionsvärde. Lodjurens eventuella effekter på vildsvinspopulationer kommenteras överhuvudtaget inte.

Effekter av riskundvikande hos bytesdjuren

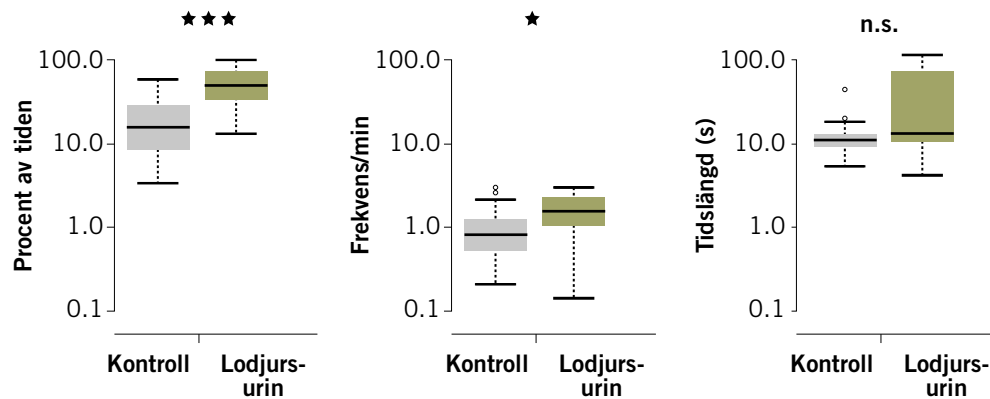
Olika studier av riskbeteende hos klövvilt i närvaro av lodjur ger en något blandad bild. Samelius m.fl. (2013) undersökte om radiomärkta rådjur undvek s.k. riskhabitat (områden med ökad risk för angrepp) i en studie på Grimsö forskningsområde i Västmanland i Sverige. Olika habitats riskvärde beräknades med hjälp av fyndplatserna för 95 lodjursslagna rådjur. Det habitat som hade högst risk för predation var hyggen, medan mossar hade lägst risk. Habitatens riskvärden hade emellertid ingen effekt på rådjurens habitatval. Likaså kunde endast ett mycket begränsat riskundvikande märkas i rådjurens habitatval efter att lodjuren etablerat sig på Grimsö omkring 1995, jämfört med rådjurens habitatval före denna tidpunkt.

Inte heller Ratikainen m.fl. (2007) kunde, med hjälp av snöspårning av radiomärkta rådjur i Norge, visa på någon tydlig effekt på rådjurens habitatval efter det att lodjur etablerat sig i deras miljö. En allmänt spridd uppfattning att rådjuren ökar sin användning av öppna habitat, speciellt för daglega, efter det att lodjuren etablerat sig i ett område, kunde också förkastas av Ratikainen m.fl. (2007). Norum m.fl. (2015) undersökte variationen i predationsrisk för rådjur från en kombination av lodjur och mänskliga jägare, men analyserade aldrig rådjurens beteende i relation till denna variation.

Wikenros m.fl. (2015b) och Eccard m.fl. (2017) gjorde experimentella undersökningar av bytesdjurens beteendemässiga respons på närvaro av lodjur. Wikenros m.fl. (2015b) lade ut färska lodjurspillningar i Bialowieza i östra Polen och studerade responsen hos rådjur, kronhjort och vildsvin för dessa, jämfört med responsen för kontrollplatser, med hjälp av viltkameror. Ingen av arterna visade tecken på ökad vaksamhet, men både rådjur och kronhjort spenderade kortare tid vid experimentplatserna. Vildsvin visade ingen tydlig reaktion alls på närvaron av doft från lodjur. Författarna jämförde dessa resultat med en tidigare liknande studie i samma område med vargspillningar (Kuijper m.fl. 2014). I den studien hade man fått tydliga effekter på bytesdjurens vaksamhet. Wikenros m.fl. (2015b) drar slutsatsen att när bytesdjuren känner närvaro av en bakhållsjägare som lodjur, som är tyst och oberäknelig, är det bäst att lämna platsen omedelbart, medan det gentemot en förföljelsejägare som vargen räcker att vara alert.

Eccard m.fl. (2017) fann dock, i en studie från Bavarian Forest National Park på gränsen mellan Bayern i Tyskland och Böhmen i Tjeckien att både kronhjort och rådjur uppvisade såväl undvikande som ökad vaksamhet i närvaro av doft från lodjur (Figur 53). I detta fall användes urin från lodjur som doftämne. Orsaken till denna skillnad mellan de två studierna är oklar. I den tyska studien undersökte man även om det var någon generell skillnad i rådjurens vaksamhet mellan två områden, ett med lodjur och ett utan. Man fann ingen generell ökad vaksamhet i lodjursområdet, och i likhet med Samelius m.fl. (2013) fann man inga tecken på att rådjuren undvek vissa habitat eller miljöer på grund av en ökad risk för predation. Man menade att i ett område där det finns en gles förekomst av en tyst, ensamlevande, effektiv och oförutsägbart predator kan det vara lönsamt för rådjuren att omedelbart

lämna ett område där doft eller något annat indikerar närvaro av denna predator, men att kostnaden för en permanent ökad vaksamhet är så hög, att den inte är värd sitt pris. Detta resonemang är i överensstämmelse med Wikenros m.fl. (2015b) slutsats att om man får akuta indikationer på att en sådan predator är i närheten (genom t.ex. vittring) så är det bättre att lämna området omedelbart än att öka vaksamheten.



Figur 53. Observerade beteendeeffekter på 40 betande rådjur av utlagd urin från lodjur i jämförelse med observationer av kontrolldjur som ej utsatts för denna doft. Den vänstra figuren visar hur stor del av tiden djuren höll huvudet lyft, den mittre figuren visar frekvensen av att lyfta huvudet för att spana, och den högra figuren visar medelvärdena för hur länge djuret höll huvudet lyft för varje gång (sekunder). Figurerna visar medelvärdet (tjock linje), gränsen för 25 % avvikelser (boxen), 75 % avvikelser (horisontella tunna linjer) och extremvärden (öppna ringar). Asteriskerna över varje figur visar den statistiska signifikansen för skillnaderna (n.s. = ej signifikant) (från Eccard m.fl. 2015).

Problemet med riskbeteenden av olika slag, t.ex. ökad vaksamhet, är att de stjälar tid från annan viktig verksamhet, främst födosök. Växtätare behöver ägna en mycket stor del av sitt dygn åt att äta, och varje inskränkning av detta har en kostnad, t.ex. i sämre kondition, som i sin tur kan påverka både reproduktion och överlevnad. För att förstå betydelsen av sådana beteenden behöver man därför mäta deras demografiska effekter.

Konkurrens, predation mellan rovdjursarter och effekter på olika nivåer i näringskedjan

Lodjuret är ett stort rovdjur och står därför högt i näringskedjan, i vissa områden högst, och kan därmed kallas toppredator. På senare tid har man mer och mer intresserat sig för de effekter sådana rovdjur kan ha på nivåer flera steg längre ned i den ekologiska näringskedjan, inte bara på nivån närmast under (d.v.s. de egna bytesdjuren). Detta har man kallat trofiska effekter. Detta ökande intresse har givetvis stimulerats av återkomsten av stora rovdjur till områden där de länge saknats (Chapron m.fl. 2014).

Återetableringen av de stora rovdjuren har också skapat ett slags naturligt experiment, som bl.a. utnyttjats av Elmhagen m.fl. I en studie baserad på olika typer av historiska data från Sverige, visade Elmhagen & Rushton

(2007) att nedgången och lokal utrotning av varg och lodjur under 1800-talet följdes av en uppgång i rävpopulationen, som kontrollerats uppifrån-ner av de stora rovdjuren. Den ökande rävpopulationen i sin tur har haft effekter på den övriga småviltfaunan, vilket också visats, bl.a. i en rad studier gjorda på Grimsö (Lindström m.fl. 1994, Helldin 2004). Effekten var dock starkast i områden med hög produktivitet, vilket antydde att den övriga småviltfaunan påverkades både uppifrån-ner och nerifrån-upp. I näringsfattiga områden, främst i norra Sverige, tycktes rävpopulationen regleras nedifrån-upp, och det fanns inte tillräckligt med föda för att rävpopulationen skulle gynnas av att de stora rovdjuren försvann. I en studie (Elmhagen m.fl. 2010) baserad på data från viltinventeringar byggda på snöspårning längs förutbestämda linjer i Finland, visade forskargruppen att denna process är reversibel (omvändbar), och att lodjur kanske är den viktigaste av de två stora rovdjur (varg och lo) när det gäller räv. Studien täckte 17 år (1989–2005). Under denna period återkoloniserade lodjuren delar av mellersta och södra Finland, vilket gav möjligheter att studera deras eventuella effekter längre ned i näringskedjan. Återigen visade man på effekter både uppifrån-ner och nerifrån-upp. I lodjursområdena pressades rävpopulationen ned, vilket i sin tur ledde till en uppgång av hare.

I ett par senare studier vidgade forskare från samma grupp det geografiska perspektivet ytterligare. Baserat på publicerade data på täthet av rödräv från hela Europa och norra Asien ända bort till Kamtjatka och jämfört med data på förekomst av fyra stora toppredatorer, varg, lodjur, panterlo och guldschakal (*Canis aureus*), kunde man visa att av dessa var det endast lodjur som påverkade tätheten av räv, och att denna påverkan var tydlig och kraftig (Pasanen-Mortensen m.fl. 2013). Man fann ingen effekt av varg, trots att man hade ett stort antal områden med förekomst av varg i materialet. Förutom lodjuret hade även låg sommartemperatur en begränsande effekt på räven, främst för att den påverkade landskapets produktivitet generellt. Forskarna drog bl.a. slutsatsen att de positiva effekter som en global uppvärmning har på rävpopulationens utbredning och täthet, kan dämpas genom närvaro av lodjur. I ytterligare en studie, baserat på samma rävmaterial, kunde forskarna återigen visa att rävpopulationen påverkades både uppifrån-ner av predation från lodjur och nedifrån-upp av markens produktivitet och därmed förmåga att producera föda för räven (Pasanen-Mortensen & Elmhagen 2015). I områden utan lodjur gynnades räven av andelen uppodlad mark upp till en jämviktslinje som låg vid ungefär 30 % odlad mark. Vid ännu högre andel odlad mark fick man ingen ytterligare effekt på rävtäthet. I de regioner som hade lodjur fann man emellertid inget sådant samband, och drog slutsatsen att där kontrollerade lodjuren rävens täthet så att den inte kunde utnyttja en ökad produktivitet i miljön.

Elmhagen m.fl. gjorde inga direkta studier av lodjurens predation på räv utan studerade endast korrelationer mellan tätheter och förekomster. Att lodjuren verkligen dödar rödräv, och att detta kan ske i en omfattning som påverkar rävpopulationen har emellertid visats både av Sunde m.fl. (1999)

och av Helldin m.fl. (2006) i studier byggda på snöspårning och radiomärkta rävar. I den senare studien visade man också på ett samband mellan lodjurens återkomst till delar av Örebro län och nedgång i rävpopulationen. I en annan studie, fann emellertid Wikenros m.fl. (2017a) snarast en svag positiv korrelation mellan frekvensen spår av lodjur och av räv i ett material baserat på vilttrianglar i Örebro och Värmlands län. Detta visar att relationen mellan toppredatorer och mellan-predatorer är komplex och kan variera beroende på vilken rumslig och tidsmässig skala man använder i sin undersökning. En viss attraktion till doft av lodjur hos räv (kanske orsakad av en möjlighet att finna kadaver) visades också experimentellt av Wikenros m.fl. (2017b) i ännu en studie utförd i Bialowieza.

Få studier har undersökt konkurrens mellan lodjur och andra rovdjur som inte innefattar predation mellan rovdjursarter (intra-guild predation). Wikenros m.fl. (2010) kunde i en studie i Bergslagen inte påvisa någon konkurrens mellan lodjur och varg. Denna studie redovisas i detalj i vargavsnittet i denna rapport.

Slutsatser

I de områden där det finns rådjur, vilket gäller praktiskt taget hela Europa utom längst i norr, är rådjuret det helt dominerande bytesdjuret. Lodjur har dock kapacitet att döda bytesdjur upp till en kronhjortshinds storlek. Kronhjort förefaller också vara det vanligaste sekundära bytesslaget där den förekommer. Småvilt, främst hare, kan också vara viktiga byten, framförallt där klövvilt av lämplig storlek saknas. För svenska och skandinaviska förhållanden är lodjurens effekter på rådjurspopulationen den mest intressanta frågan. Lodjur visar mycket lite köns- eller åldersselektion i sin predation på rådjur, alla kategorier hos denna bytesart verkar vara lika sårbara för lodjurspredation, och båda könen hos lodjur är lika effektiva. Lodjurets funktionella respons för rådjurens täthet visar också på en extrem effektivitet. Responsen är genomgående av typ II, och stigningen till mättnadsnivån är extremt brant. Redan vid tätheter av 1 rådjur per km² når responsen sin mättnad. Predationstakterna vid denna mättnadsnivå är också förvånansvärt konstanta över Europa. För familjegrupper, där försörjningsbördan är som störst ligger denna runt 20 rådjur/100 dagar, för ensamma djur mellan 10 och 15 rådjur/100 dagar. Vuxna hanar har en tendens till högre predationstakt än vuxna ensamma honor. Vad som kan påverka dessa nivåer är tillgång på ett lättjagat alternativt klövviltsbyte, t.ex. frigående får, eller mycket hög täthet av ett annat, mer svårjagat klövvilt som kronhjort. I Bialowieza visade man att när tätheten av kronhjort närmade sig 10 per km² och var åtminstone fem gånger högre än tätheten av rådjur, så slog lodjurens predation över till att främst inrikta sig på kronhjort. Det enda område i Skandinavien där detta för närvarande kan tänkas inträffa är västra Norge. I södra Sverige skulle förekomst av dovhjort lokalt kunna leda till denna effekt.

Systemet lodjur-rådjur uppfyller de flesta kriterier för en förväntad kraftig effekt på bytesdjuret. Lodjuret är ungefär av samma storlek som rådjur, det har ungefär samma inneboende tillväxttakt, och lodjuret är en ensam-jagande smygjägare som är mycket effektiv som rådjurspredator. Data visar också att lodjur kan ha stor täthetsänkande effekt på rådjurspopulationen, men att detta påverkas av miljön. Ju mer produktiv miljö, desto lägre verkar lodjurens effekt på rådjurspopulationen vara. Det är oklart vad detta beror på, om det är den högre produktiviteten hos rådjuren i sådana miljöer, eller om det är tillgången på fler skyddade områden där lodjuren inte finns (hög-produktiva områden har oftast också hög täthet av människor som innebär att lodjur undviker sådana områden) eller inte är effektiva i sin jakt. I kargare miljöer kan lodjuren permanent hålla nere rådjurspopulationen på en låg nivå, åtminstone om lodjuren begränsas till en medelhög nivå genom jakt. Jakt på lodjur förhindrar då ett naturligt förlopp där lodjuren tar ned rådjurspopulationen så lågt att lodjuren själva får försörjningsproblem och i sin tur börjar minska. Ett sådant system skulle kunna leda till storskaliga variationer, eventuellt med ett cykliskt förlopp. Opublicerade data tyder på att ett sådant scenario är möjligt för Svealand och södra Norrland (Andrén & Liberg 2008). I södra Sverige förväntar vi oss betydligt mindre effekter av lodjuren på rådjurspopulationen på grund av den högre produktiviteten där, och kanske också på grund av tillgång till alternativa bytesarter i form av dovhjort och kronhjort.

Om lodjuren expanderar ytterligare i Sydsverige kan vi förväntas oss en ökad predation på kronhjort, men demografiska effekter förväntas bli små. Lodjuret är en alltför ineffektiv predator på kronhjort för sådana effekter, vilket den starka selektionen för unga djur, främst årskalvar, visar. Till skillnad från vargens och björnens predation på älgkalv, är lodjurens predation på kronhjortskalv för liten för att ha någon större demografisk betydelse. Vissa av Sydsveriges dovhjortsbestånd kan komma att påverkas av en expanderande lodjurspopulation men det är svårt att ställa någon prognos över vilken effekt detta kan få. De få data vi har på lodjurens predation på dovhjort visar på att det även här är ungdjur som selekteras. Dovhjortens klumpade fördelning i landskapet, med lokalt mycket höga tätheter, talar också emot en stor effekt av lodjur.

Det finns ingenting som tyder på att lodjuren kommer att få någon märkbar effekt på vildsvinspopulationen. Ingenstans där man studerat lodjurspredation i områden med vildsvin, har detta varit ett viktigt byte. Vad gäller demografiska effekter på småvilt orsakad av lodjurens predation saknas tyvärr data. Den enda art där vi kan tänka oss att man har eller kan få en viss effekt är skogshare. Här spelar ju även lodjurens effekt på rävpopulationen en viss roll. De studier som är gjorda på lodjurets trofiska effekter ger visst stöd för att lodjuren kan sänka tätheten av räv, och därmed sekundärt gynna rävens bytesarter bland småviltet, men data är inte entydiga. Enligt en finsk avhandling kan detta ha en positiv effekt på skogshöns (Ludwig 2007). Eftersom rödräv kan ha en mycket kraftig effekt på rådjurstätheten,

genom sin predation små kid (Lindström m.fl. 1994, Jarnemo & Liberg 2005), infinner sig en intrikat fråga, nämligen om lodjuren genom att sänka tätheten av räv i viss mån kan kompensera för sin egen negativa effekt på rådjurstätheten. Detta är ett intressant framtida forskningsområde. Konkurrensen mellan lo och varg verkar vara försumbar, åtminstone vid de tätheter som vi har erfarenheter av hittills. Det är dock inte otänkbart att vargens predation på rådjur kan bli ett problem för lodjurspopulationen längre fram. Detta är ett viktigt framtida forskningsområde. Riskbeteende hos rådjur har uppmätts gentemot förekomst av lodjur, men det saknas ännu data som visar vilka eventuella demografiska effekter detta kan ha för rådjurspopulationen.

Lodjur– foto: Henrik Andrén.



De stora rovdjurens effekter på tamren

Sammanfattning

Tamrenar utsätts för predation från ett antal olika rovdjursarter, samt för en rad andra dödsrisker som sjukdomar, olyckor och trafik. Predationstrycket från olika rovdjur varierar mycket; från rödräv som tar enstaka kalvar tidigt efter kalvningen, björnar och kungsörnar som främst tar kalvar under vår och försommar, till lodjur, järv och varg som kan ta renar året om. Därför avgörs predationstrycket i ett givet område mycket av tätheten av olika rovdjursarter. I Sverige är lodjur och järv de viktigaste rovdjurens eftersom de tar renar året om och förekommer i stora delar av renskötselområdet. Predationen skiljer sig dock även mellan dessa arter. Ett genomsnittligt lodjur tar omkring 3 gånger så många renar som en genomsnittlig järv. Vargen är det rovdjur som har störst potential att orsaka stora förluster och störning av renhjordar. Men med rådande rovdjurspolitik är antalet vargar i områden med ren mycket begränsat, och vargen har i dagsläget endast lokal betydelse. Ett antal studier har i flera områden pekat på betydelsen av renarnas kondition för såväl predation som övrig dödlighet, då de kalvar som dött väger mindre än de som överlevt. Här varierar dock mönstret mellan olika rovdjur. Kalvar dödade av björn och kungsörn vägde mindre än genomsnittskalvar, och järvarnas predationstakt under sommaren är förmodligen högre i områden med lägre slaktvikter hos renkalvar. Detta mönster har inte visats för varg eller lodjur; en studie visade till och med att lodjursdödade renkalvar vägde mer än genomsnittet. Dessa skillnader kan tyda på att olika rovdjursarters predation i varierande grad är additiv respektive kompensatorisk. Predation av järv, björn och kungsörn är mer kompensatorisk än predationen av lodjur och varg. Betydelsen av renarnas kondition tyder även på att predationen i högre grad är kompensatorisk i områden med höga tätheter av ren där renarna är i sämre kondition, än i områden med lägre täthet av ren i god kondition.

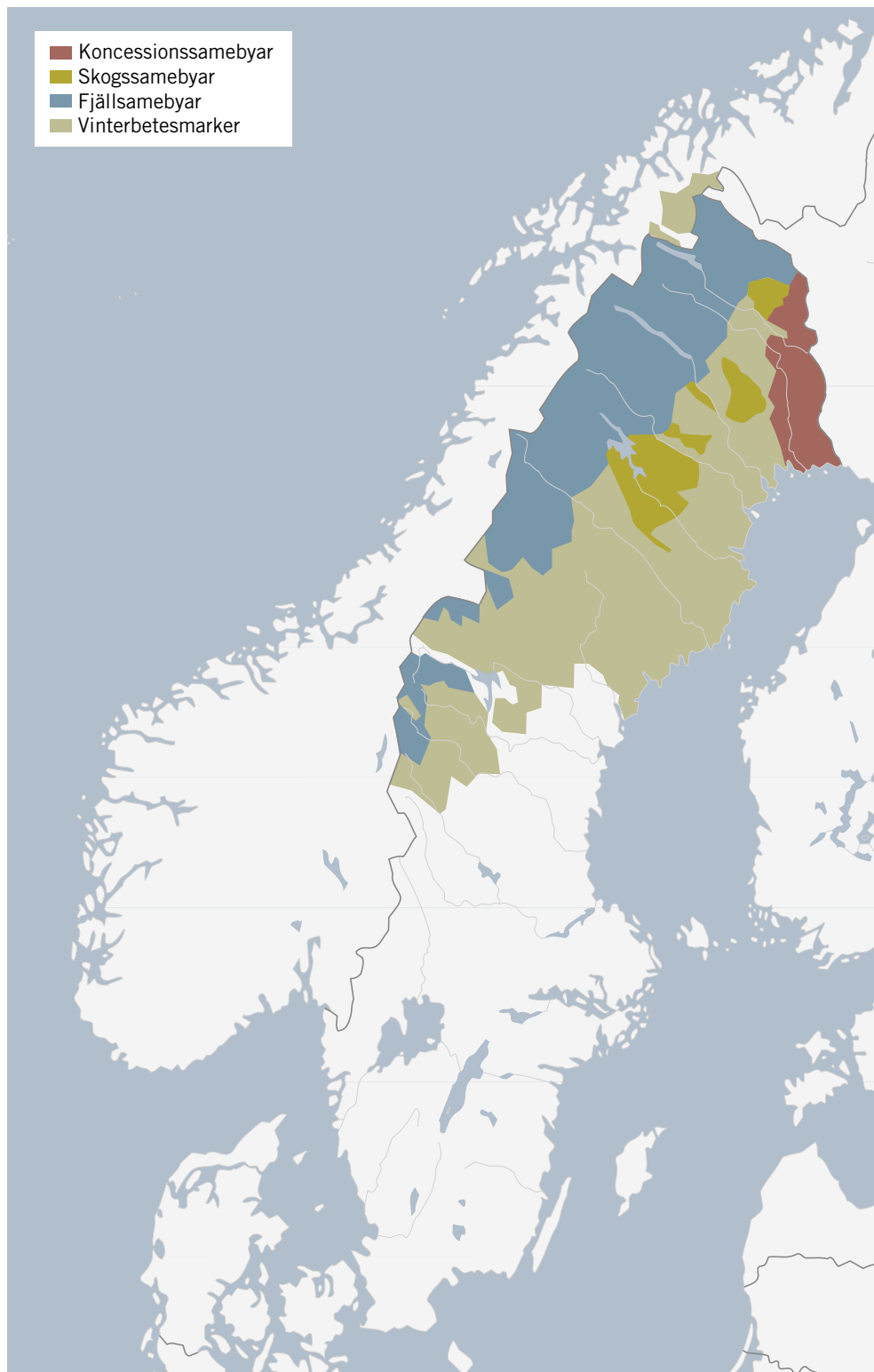
Čoahkkáigeassu

Bohccot gillet bivdima moanat sierra meahcieallišlájain, ja maid ollu iežá jápminváraide dego dávdad, lihkuhisvuodát ja johtolat. Predašuvdnadeaddu sierra meahciealibiin rievdá ollu: riebanis mii váldá ovttaskas misiid árrat njoalluma mannil, biertnaide ja goaskimiidda mat eanemusat váldet misiid gidđat ja geasset, albasiidda, getkkiide ja návddiide geat sáhttet speadjet bohccuid miehtá jagi. Danne predašuvdnadeaddu ovttá guovllus mearriduvvo meahciealibiid mearis. Ruotas albasat ja geatkkat leat dat deháleamos meahciealibat dan dihte go spedjet bohccuid miehtá jagi ja ássat stuorra osiin boazodoalloguovllus. Predašuvdna rievdá goitge veaháš dáid šlájaid gaskkal. Gaskamearalaš albbas váldá sullii 3 gearddi eanet bohccuid go gaskamearalaš geatki. Návdi lea dat meahciealit mas lea stuorimus várra dagahit stuorra massimiid ja ráfehuhttimiin ealuin. Dálá meahciealitpolitihkas návdelohku guovllus ollu bohccuiguin lea ráddjeduvvon, ja návddis lea otne dušše báikkálaš mearkkašupmi. Muhtin iskamat leat mánggaid guovlluin cuiggodan dasa man dehálaš bohccuid vuoibmi lea sihke predašuvdnii ja iežá jápmimiidda, dalle go dat miesit mat leat jápmán lea deaddán unnit go dat mat leat birgen. Dás goitge vuohki sierra meahciealibiid gaskal rievdá. Miesit goddojuvvon biertnain ja goaskimiin dedde unnit go gaskamearalaš miesit, ja getkkiid predašuvdnaleaktu geasset lea jáhkehahtti alit guovlluin gos misiid njuovvandeaddu lea unnit. Dát minstar ii leat oidnon návddiide dahje albasiidda – iskan vuosehii vel ahte albbasgoddon misiid gaskamearalaš deaddu leai losit. Dát earuhusat sáhttet cuiggodit ahte sierra meahcielliidšlájaid predšuvdna lea additiiva ja maid kompensatuvrralaš. Bohccuid vuoimmi mearkkašupmi cuiggoda maid dasa ahte predašuvdna stuorit muddui lea kompensatuvrralaš guovlluin gos leat alla boazologut gos bohccot leat heajut vuoimmi, go guovlluin unnit loguin bohccuiguin buori vuoimmi.

Renskötsel

Renskötseln är en form av nomadiserad betesdrift som både är en näring och en viktig del i den samiska kulturen. Renskötselområdet omfattar ungefär 50 % av Sveriges yta (Figur 54) där det finns omkring 250 000 renar under vintern efter höstslakten och man slaktar omkring 55 000 renar per år (www.sametinget.se/statistik). Ägandet av dessa renar är uppdelat på drygt 900 renskötselföretag med ca 4 600 renägare (2016) fördelade över 51 samebyar (www.sametinget.se/statistik). Idag bedrivs framförallt en extensiv renskötsel, d.v.s. flera renägare inom en sameby samarbetar och man har större hjordar som betar fritt stora delar av året. Arbetet med samling, flyttning, märkning, skiljning och slakt sker gemensamt. Det nomadiska levnadssättet har ersatts av permanent eller säsongboende med pendling till renhjorden under perioder med intensivare renskötselarbete. Inom samebyn strövar och flyttas renarna mellan olika betesmarker beroende på årstid och betesförhållanden. I fjällsamebyarna (33 st.) flyttas renarna sydost-nordväst, mellan vinterbete i skogslandet och sommarbete i fjällen. Förflyttningar sker vanligtvis längs särskilda vandrings- och flyttleder som ofta är mycket gamla. I skogssamebyar (10 st.) och koncessionssamebyar (8 st.) vistas renarna året runt i skogslandet (i koncessionssamebyarna ägs renarna inte bara av renskötande samer utan även av andra ordsbor). Idag är motordrivna hjälpmedel, som snöskoter, terränghjuling och helikopter, viktiga i renskötseln. Arbetet med renhjorden styrs dock fortfarande av väder, vind och rådande betesförhållanden.

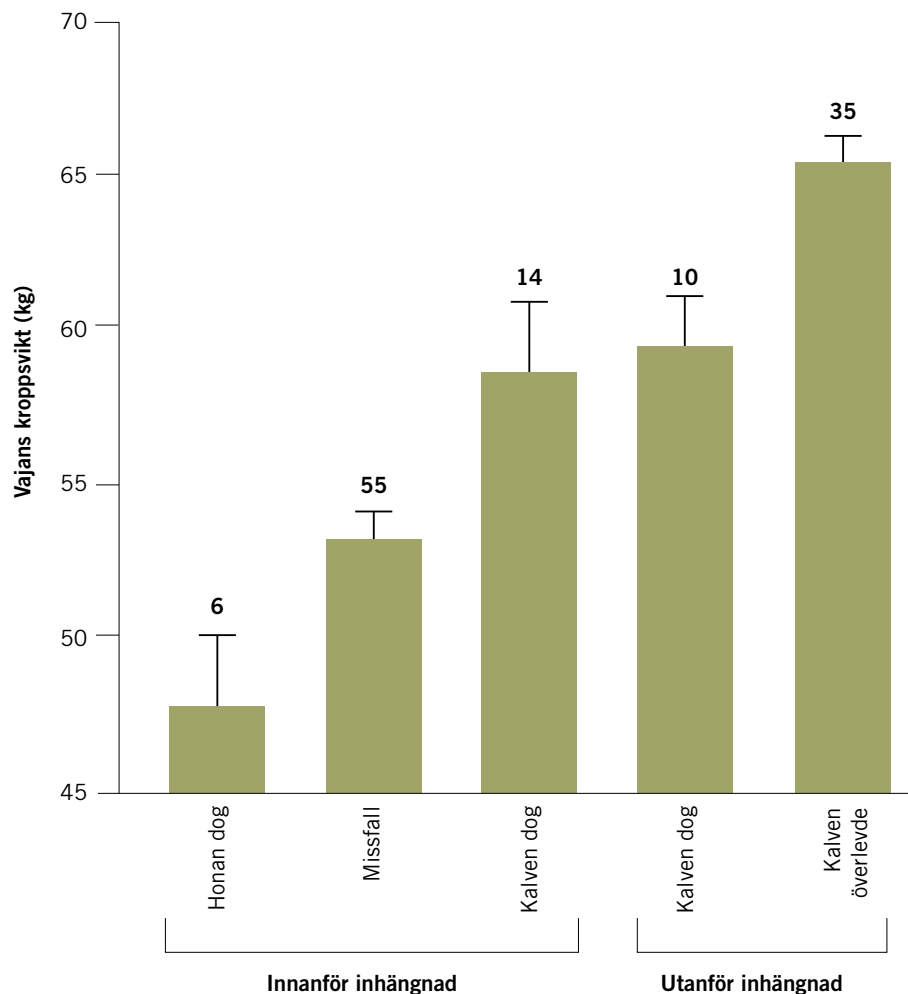
Förutsättningarna för bedrivandet av renskötsel har förändrats de senaste decennierna. Faktorer såsom driftskostnader, skogsbruk, vattenkraftsutbyggnad, vindkraftsutbyggnad, gruvnäring och betesresurser har påverkats i en för rennäringen negativ riktning, och näringen anses vara i en utsatt situation (Danell 2005). Till exempel har arealen av lavrik skog inom renskötselområdet minskat med ungefär 70 % sedan 1950-talet (Sandström m.fl. 2016). Det är mot denna bakgrund man bör se de förluster som de stora rovdjuren orsakar rennäringen. Rovdjuren begränsar inte renpopulationens storlek, vilken fortfarande kontrolleras av rennäringen. Men rovdjuren orsakar både förluster genom predation och merarbete genom störning av renhjorden. I grunden handlar detta om krav på en kompromiss mellan bevarande av rovdjur och bevarande av en uthållig renskötsel. Riksdagen och Naturvårdsverket har därför satt upp förvaltningsmål för antal stora rovdjur inom renskötselområdet (Naturvårdsverket 2014) och nivåer för hur stora rovdjursskador rennäringen ska behöva acceptera, s.k. toleransnivåer (Naturvårdsverket 2013). Samtidigt representerar förhållandet mellan rovdjur och renar ett unikt rovdjur-bytesdjurssystem där rovdjurens huvudsakliga bytesdjur är privat egendom och där antalet bytesdjur och rovdjur till stor del styrs av människans uttag (d.v.s. genom rensläkt och jakt på rovdjur).



Figur 54. Karta över renskötselområdet i Sverige.

Renens biologi

Renen är ett hjortdjur med nordlig, cirkumpolär utbredning. I Sverige förekommer endast tamren. Vajorna föder oftast sin första kalv vid 2 års ålder och kan reproducera sig upp till 12–14 års ålder. Vanligen får de en kalv även om tvillingfödsel förekommer. De flesta kalvar föds i maj månad. Renars reproduktion varierar mycket mellan år och områden, främst beroende på skillnader i miljöförhållanden. I Nordnorge har man sett att små vajor i sämre kondition oftare misslyckas med reproduktionen eller föder mindre kalvar än stora vajor i god kondition (Figur 55; Tveraa m.fl. 2003). Generellt är vajornas vikt under hösten och midvintern en god indikator på deras reproduktiva framgång efterföljande sommar (Lenvik & Aune 1988). Man har också sett indikationer på att skillnader i miljöförhållanden mellan områden kan resultera i mer långsiktiga skillnader i hur vajorna svarar på ändrade miljöförhållanden. Renar i områden med generellt svårare vinterförhållanden tycks investera mer i viktökning, som buffert mot perioder med dålig betestillgång, än vad de investerar i reproduktion (Tveraa m.fl. 2007).



Figur 55. Effekter av vajans kroppsvikt på reproduktion och överlevnad hos vaju och kalv innanför och utanför hägn. Genomsnittsvikt hos vajor som dog, fick missfall eller förlorade sin kalv innanför hägn, samt vikt hos vajor vars kalv dog respektive överlevde utanför hägn. (från Tveraa m.fl. 2003)

Populationsdynamiken hos tamren påverkas av ett antal faktorer, främst renskötselns åtgärder, men även väder, täthet av renar, täthet av rovdjur, växtproduktion och vårens ankomst (Tveraa m.fl. 2003, 2007, 2013, Bårdsen & Tveraa 2012). Detaljerade studier av individuella renar visar att kroppsvikten hos vajan påverkar kalvens överlevnad och att vajans kroppsvikt i sin tur beror på vinterns hårdhet (Tveraa m.fl. 2003). En tidig vår och hög växtproduktion har också en positiv påverkan på kalvarnas kroppsvikt och på reproduktionsframgången hos vajorna (Tveraa m.fl. 2013). Under vintrar med svåra förhållanden för renen, t.ex. blötsnö tidigt under vintern som fryser in i markvegetationen, stödutfodras tamrenarna (www.sametinget.se).

Renhjordens sammansättning styrs till största delen av slaktuttaget. Dagens renskötsel inriktar sig på slakt av kalvar och man håller också en skev könskvot i renhjorden. Efter slakt utgör sarvarna mellan 5 och 20 % av de vuxna renarna och andelen kalv efter slakt varierar mellan 10 och 30 % (www.sametinget.se/statistik).

Rovdjurens predation på ren

Renar är utsatta för predation av flera rovdjursarter, varav de viktigaste i Sverige är lodjur och järv eftersom de finns i stora delar av renskötselområdet och tar ren året om. Även björn och kungsörn tar renar och förekommer med fasta populationer i stora delar av renskötselområdet. Vargars predation på ren kan vara betydande när de förekommer i renskötselområdet och vargen kan lokalt vara det viktigaste rovdjuret under korta perioder, men eftersom vargens förekomst inom renskötselområden är kraftigt begränsad är varg totalt sett av mindre betydelse. Även andra rovdjur såsom rödräv, fjällräv (*Vulpes lagopus*), och korp kan ibland ta renkalvar.

Effekten av rovdjur på renpopulationen kan variera avsevärt mellan olika områden, delvis på grund av den stora variationen i täthet av de olika rovdjursarterna. Men effekten av rovdjur varierar även mellan åretruntmarker, inklusive kalvningsland, och vinterbetesland och var dessa är belägna. Björnar, som förekommer med de högsta tätheterna i skogslandet och främst dödar kalvar under en begränsad period, har sannolikt större betydelse i de områden där renarna kalvar i skogslandskap (skogssamebyar) än vad de har i fjällområden. Lodjuren kan däremot döda renar av olika ålder året runt. Även förekomsten av alternativa bytesdjur och födokällor, liksom interaktioner mellan rovdjursarter, kan påverka predationens effekt och omfattning. Järvar dödar sannolikt färre renar om de har tillgång till kadaver som lämnats av andra rovdjur. Renarnas årstidsbundna vandringer innebär också att predationstrycket på en given renhjord kan variera mycket mellan olika områden och tid på året. Även miljöförhållanden, renarnas kondition och täthet kan påverka omfattning och effekt av predationen.

Rovdjursarter skiljer sig åt med avseende på hur stor del av deras diet som utgörs av ren, hur ofta de dödar renar, vilken tid på året de oftast dödar renar, vilka kategorier av renar de dödar och hur de jagar. De olika

rovdjurens jaktbeteende har betydelse för vilka områden och förhållanden som innebär störst risk för renarna och därmed deras strategier för att undvika predation. Dessutom har de olika rovdjurens jaktsätt betydelse för effekten på renhjorden och renskötarnas arbete, t.ex. orsakar en smygjägare som lodjuret mindre störning, stress och merarbete än förföljande rovdjur som järv och varg.

Lodjurspredation på ren

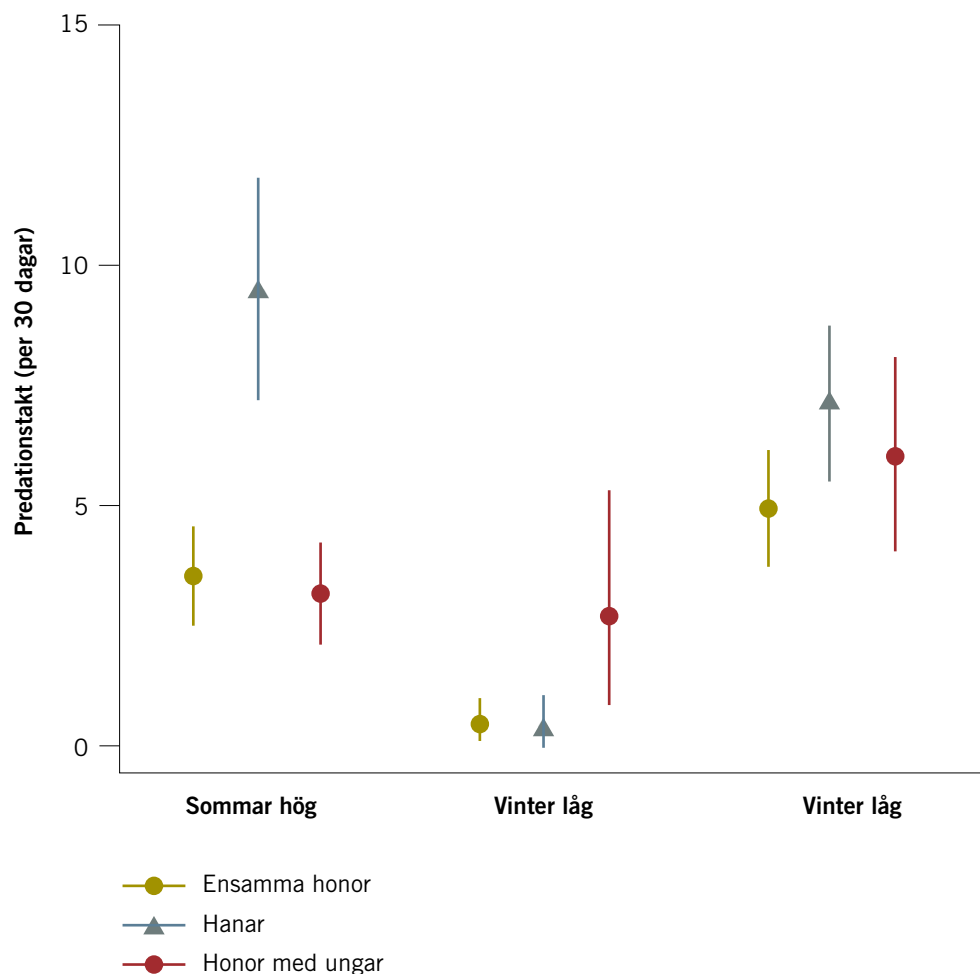
Lodjuret är en smygjägare. Efter att ha smugit sig nära väljer lodjuret ofta en ren i utkanten av renhjorden, och ofta hinner renen inte reagera innan den är attackerad. Lodjuret är en explosiv sprinter med mycket begränsad uthållighet, varför renen ofta undkommer om den klarar sig undan de första 50 metrarna. Lodjuren biter med hög precision över struphuvudet på bytesdjuren, och orsakar omedelbara skador på nervsystem, andning och blodkärl. Lodjursdödade renar uppvisar inte alltid tydliga yttre skador, och strupbettet syns ibland inte förrän man flått halsen på renen, medan kraftiga blödningar kan synas i snön, s.k. pipblödning (Haglund 1966, Bjärvall m.fl. 1990).

Inom renskötselområdet utgör ren det viktigaste bytesdjuret för de flesta lodjur (Mattisson m.fl. 2011a), med undantag för lodjur som lever i områden med god tillgång på rådjur, där dessa kan utgöra lika stor del av dieten som ren (Sunde m.fl. 2000). Den mest omfattande studien av lodjurspredation på ren i Skandinavien genomfördes i sju områden i Sverige och Norge (Mattisson m.fl. 2011a); huvudsakligen i Sarekfjällen i Sverige samt Troms och Finnmark i Nordnorge, men delvis även i skogslandet i Norrbotten, Västerbotten och Jämtland i Sverige. I studien följde man 48 lodjur som försetts med GPS-sändare som programmerades för att ta många positioner under intensivperioder fördelade över olika delar av året. Med hjälp av GPS-positionerna kunde lodjurets byten dokumenteras.

Tamren var det viktigaste bytesdjuret för lodjur i alla studieområden och utgjorde 70 % av 1443 funna bytesdjur (Mattisson m.fl. 2011a). Tillgången på ren varierade mellan områden och tid på året, men alla lodjur hade tillgång till ren åtminstone under någon del av året. Även när tillgången på ren var låg, d.v.s. då endast strörenar fanns kvar under vintern, utgjorde renar 15 % av funna bytesdjur. Å andra sidan observerades flera lodjur (endast honor) under perioder med god tillgång på ren utan att döda några renar. Det förklarades av att de troligen fokuserade på mindre bytesdjur under perioder med god tillgång på småvilt. Under perioder utan tillgång på ren kunde lodjuren klara sig på mindre bytesdjur som hare, fåglar och mindre rovdjur (rödräv, tamkatter). När renar saknas eller är fåtaliga händer det även att lodjuren utnyttjar kadaver.

En slutsats i Mattisson m.fl. (2011a) var att lodjurens predationstakt varierade mycket, från 0 till 20 renar per månad (Figur 56). Predationstakten varierade delvis beroende på lodjurens kön och status (d.v.s. hanar och honor med eller utan ungar), men även med årstid och tillgång på ren. I områden med låg täthet av ren under vintern dödade honor med ungar fler renar

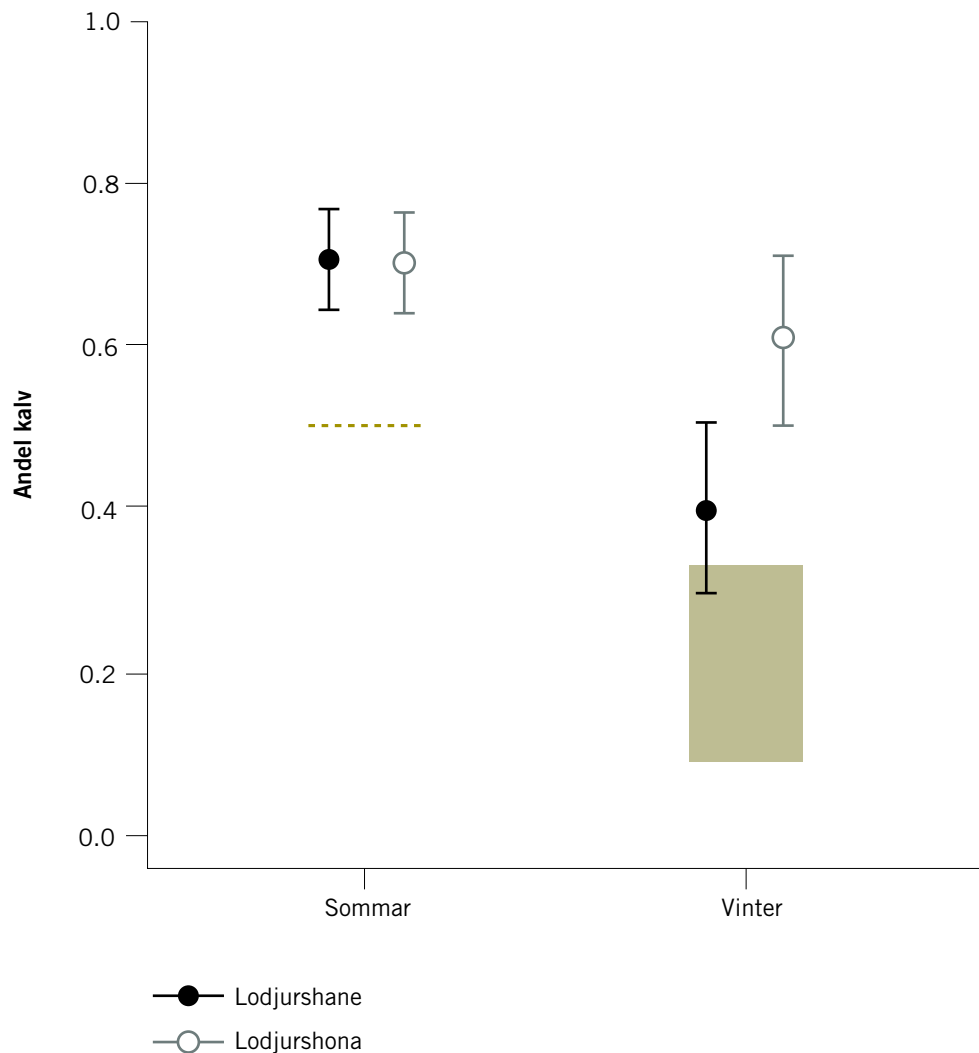
än vad ensamma honor och hanar gjorde. Hanar dödade fler renar under sommaren än vad honorna gjorde, men en det var ingen tydlig skillnad i predationstakt mellan könen eller social kategori. Den största effekten på predationstakten kunde istället kopplas till skillnader mellan olika tider på året och till tätheten av ren. I områden med hög täthet av ren var predationstakten högst under vintern, men den högsta individuella predationstakten för hanar under sommaren. I områden med låg täthet av ren var predationstakten lägst under vintern. Honor med ungar upprätthöll dock nästan samma predationstakt under vintern i dessa områden som under sommaren i områden med hög täthet av ren. En intressant notering är också att lodjurens genomsnittliga predationstakt på ren är relativt lik predationstakten på rådjur (Nilsen m.fl. 2009a, Andrén & Liberg 2015), men varierar mer. Detta kan bero på att förekomsten av flocklevande och vandrande renar är mer oförutsägbart än förekomsten av rådjur och att tillgången på ren kan variera mycket på kort tid. Överskottsdödande var ovanligt och kunde inte kopplas till någon särskild kategori av lodjur.



Figur 56. Predationstakt av lodjur på ren (med 95 % konfidensintervall) baserat på 128 intensivperioder från 35 lodjur i norra Skandinavien 2005–2010, uppdelade på kön och reproduktiv status, samt säsongsspecifik renförekomst (hög-låg) inom lodjurens hemområden (från Mattisson m.fl. 2011a).

Även en tidigare studie i Sarekfjällen, baserad på pejling och snöspårning samt analyser av spillning, fann att ren utgjorde en stor del av lodjurens föda (Pedersen m.fl. 1999). Här tog lodjuren en ren var femte dag (ca 6 renar per månad), vilket motsvarar predationstakten som dokumenterades i den senare studien som gjordes med GPS-sändare (Mattisson m.fl. 2011a). Eftersom studien baserades på snöspårning kunde man notera jaktframgången. Det visade sig att lodjuren lyckades oftare vid jaktförsök på ren (83 % av försöken) än vid jaktförsök på småvilt (53 %).

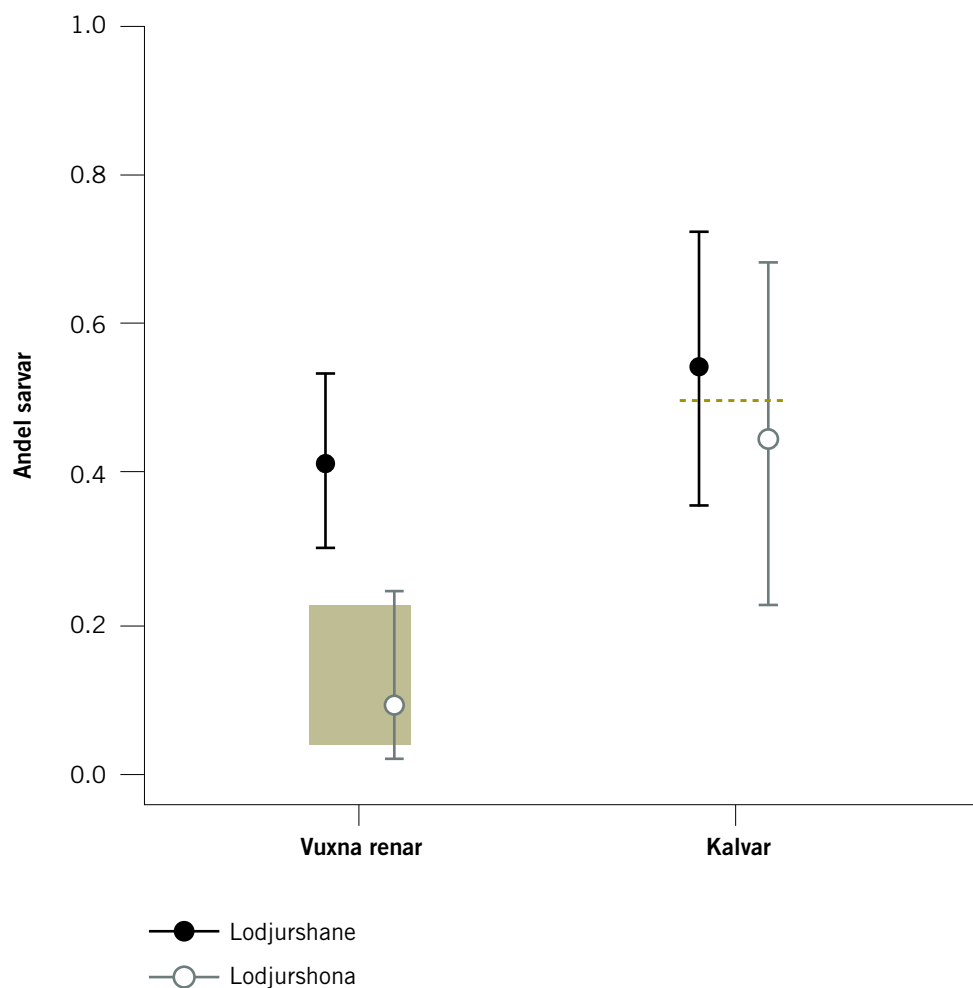
För att förstå effekten av predation på en bytespopulation är det viktigt att ha information om hur rovdjuren selekterar olika kategorier av bytesdjur. Mattisson m.fl. (2014) fann att både hanar och honor selekterade kalvar framför vuxna renar året runt (Figur 57).



Figur 57. Andelen kalv bland renar som dödas av lohanar (fylld cirkel) och lohonor (öppen cirkel) under sommar och vinter. Andelen renkalvar under sommaren (streckad linje) är ett teoretiskt maxvärde baserat på antagandet att alla vajor får en kalv och andelen vajor är 90 % av vuxna renar. Andel kalv under vintern (grå rektangel) baseras på statistik från Sametinget (från Mattisson m.fl. 2014).

Hanar tog en mindre andel kalvar (40 %) än vad honorna (60 %) gjorde under vintern, medan det inte var någon skillnad i andelen kalvar under sommaren. Totalt sett var dock andelen kalv bland slagna byten högst under sommaren (juli–september) och minskade påtagligt efter höstslakten. Det beror sannolikt på att andelen kalvar som slaktas är hög ($\approx 70\%$) och att andelen kalvar i populationen därmed minskar.

Även om lodjuren föredrar att ta kalvar tar de även en betydande andel vuxna renar (Mattisson m.fl. 2014). Men här var det en skillnad mellan könen då lodjurshonor dödade en mindre andel sarvar (9 %) än vad hanarna gjorde (42 %). Andelen sarvar i renpopulationen var 4–23 %. Det tyder på att lodjurshanar selekterade sarvar framför vajor, medan lodjurshonor inte visade någon preferens för kön bland vuxna renar (Figur 58).



Figur 58. Andel sarvar bland renar som dödade av lohanar (fylld cirkel) och lohonor (öppen cirkel) under sommar och vinter. Andel sarvar under vintern (grå rektangel) baseras på statistik från Same-tinget. Andelen hankalvar under sommaren (streckad linje) visar en förväntad jämn könskvot vid födseln (50 % hankalvar, och 50 % honkalvar) (från Mattisson m.fl. 2014).

Järvpredation på ren

Inom renskötselområdet är renen den viktigaste födan för de allra flesta järvar (Mattisson m.fl. 2016). Järv är opportunistiska rovdjur och till stor del asätare som utnyttjar de födoresurser som den kommer över. Det kan vara älgar eller renar som dött naturligt eller dödats av andra rovdjur, samt föda vid åtlar och slaktgropar (Mattisson m.fl. 2011b). Järven lägger även upp matgömmor, som kan ha stor betydelse under perioder med dålig tillgång på bytesdjur.

Järven jagar ofta renar genom att försöka ta de chanser som dyker upp. Ibland kan de jaga renar eller hela renhjordar långa sträckor och ibland smyger de på renen innan de gör ett kort utfall. I jämförelse med varg och lodjur betraktas järven som en ineffektiv jägare som främst lever på envishet och uthållighet (Björvall m.fl. 1990). Järven kan dock vara en effektiv predator på ren under snöförhållanden som bär järven men inte renen (Haglund 1966). Det innebär att järvens predationstakt på ren kan variera mycket över tid; vid hård snö eller barmark har de relativt svårt att ta vuxna renar, medan de vid gynnsamma snöförhållanden ibland kan döda ett stort antal renar under kort tid. Även svår väderlek med ymnigt snöfall och hård vind kan gynna järvens jakt (Ryd 2007).

Vid en attack försöker järven oftast komma upp på renens rygg för att bita i nacke eller manke och kan då orsaka omfattande skador, och det händer att de lämnar renar levande men illa skadade (Björvall m.fl. 1990). Järven utnyttjar ofta renar som dödats av lodjur (Mattisson m.fl. 2011b). Eftersom lodjurens dödande ofta lämnar diskreta spår på en renkropp kan det många gånger se ut som att en ren dödats av järv som upprepat besöker och sticker upp renar som dödats av lodjur.

Järvars födosök och predation på ren har studerats i Sarekfjällen i Sverige samt i Nord-Trøndelag, Troms och Finnmark i Norge (Mattisson m.fl. 2016). Ren var det dominerande födoslaget (genomsnitt 84 %) i alla områden och inkluderar både predation och asätande. Noterbart var att renar som dödats av järv endast utgjorde 28 % av de dokumenterade födokällorna. Älgkadaver utgjorde 6 % av födan, medan resterande 10 % utgjordes av får, mindre djur (skogshare, ripa, rödräv, skogshöns och andra fåglar) samt åtlar, slaktrester och foder utlagt för utfodring av fjällrävar.

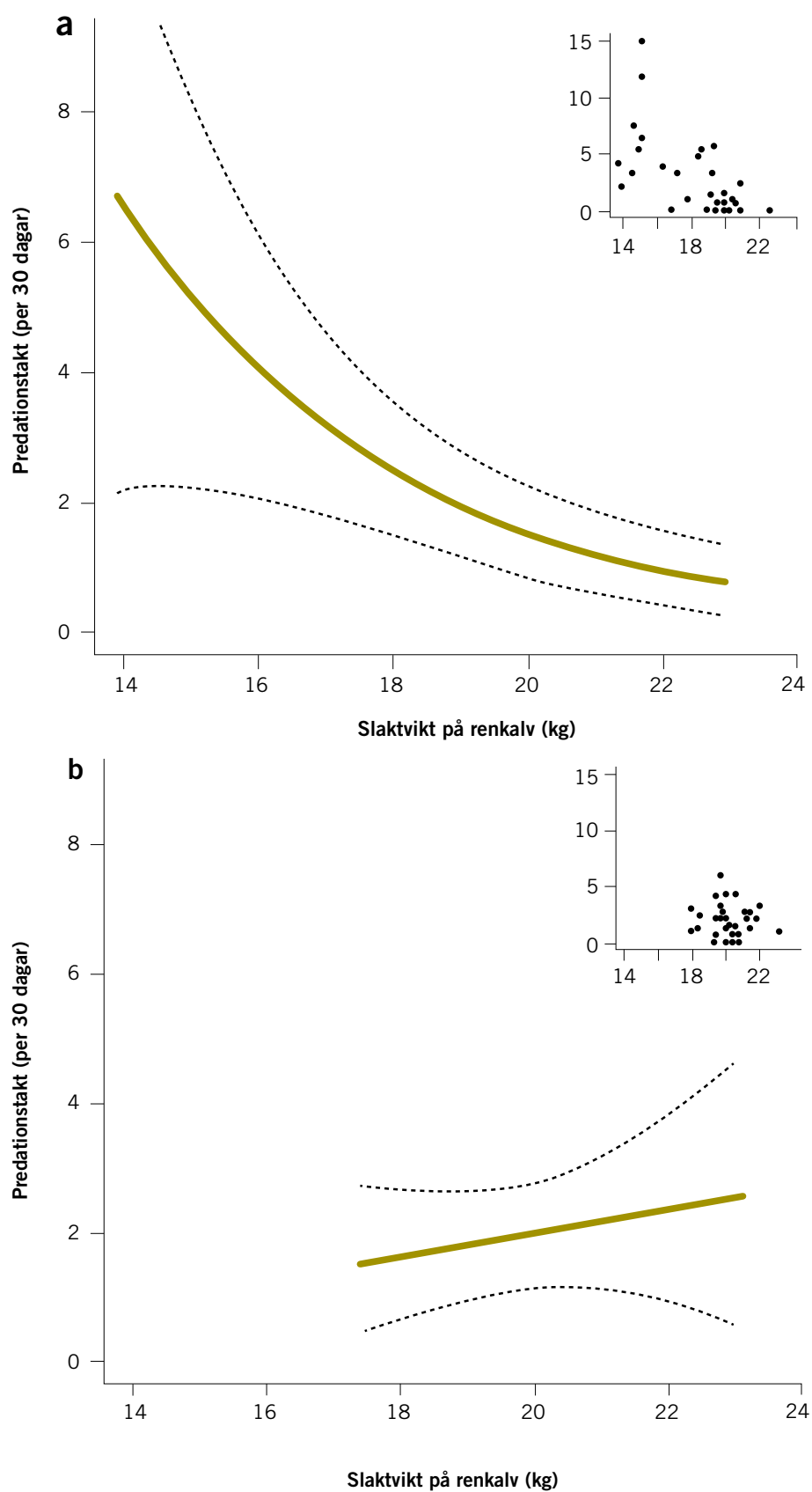
I vilken omfattning järvarna dödar egna byten eller lever på kadaver påverkas sannolikt av både tillgång på lättillgängliga bytesdjur och på kadaver. Därför varierar detta både mellan olika tider på året och mellan olika områden. När det gäller ren varierar tillgången mycket beroende på renens vandringar och skillnader före och efter kalvning. I fjällområden som huvudsakligen ingår i renens sommarbetesland är tillgången på ren stor från våren (april/maj) till en bit in på hösten (oktober/november). I dessa områden är tillgången god på relativt lättslagna renkalvar från kalvningen i maj och under sommaren. Järvens jaktframgång påverkas också av snö, då järvarna är mer framgångsrika när det är djup snö och/eller skare som gynnar järven (med sina stora fötter) i förhållande till renar och andra bytesdjur.



Renhjord – Pixabay.com

Studien av järvars predation i norra Sverige och Norge visade att järvarna generellt dödade 1–2 renar per månad (Mattisson m.fl. 2016), men predationstakten varierade från noll till 15 renar per månad. Järvarna dödade renar året om, men predationstakten var högre under sommaren än under vintern, främst beroende på stor tillgång på renkalvar under sommaren. Järvarnas predationstakt påverkades också av renarnas kondition, då de dödade fler renar i områden med hög täthet av renar i sämre kondition. Det var ett negativt samband mellan predationstakt och slaktvikt hos kalvar (index för kondition) på sommaren men inte på vintern (Fig. 59 a–b).

Under sommaren tog järvarna en stor andel kalvar (87 % av de slagna renarna), medan det under vintern inte sågs något mönster, då järvarna dödade kalvar (29 %) och vuxna renar i relation till deras andel av renpopulationen (Mattisson m.fl. 2016). Den stora tillgången på renkalvar under sommaren är naturligtvis en viktig aspekt. Att andelen kalv bland slagna renar är så mycket lägre under vintern beror dels på att andelen kalvar i renhjorden minskar efter höstslakten och dels på att kalvarna är mindre lättfångade under vintern. Dessutom har järvar lättare att ta vuxna renar under vintern (när det är snö) än på sommaren. Det har även spekulerats i att kalvar kanske har lättare att komma undan rovdjur i djup snö i jämförelse med vuxna och tyngre renar (Björvall m.fl. 1990).



Figur 59. Beräknad predationstakt av järv på ren (antal dödade renar under en period på 30 dygn) under (a) sommar och (b) vinter i relation till genomsnittlig slaktvikt för renkalvar i studieområdet 2008–2014 (tunna linjer visar konfidensintervall). De små figurerna visar data (från Mattisson m.fl. 2016).

Järvens predation påverkas också av hur mycket annan mat som är tillgänglig (Figur 59; Mattisson m.fl. 2016). Sannolikheten för att järven åt av renkadaver som den inte själv dödat var högre på vintern än på sommaren och ökade med sämre kondition hos renarna. Detta återspeglar troligen en högre naturlig dödlighet hos renar i sämre kondition. Eftersom järven är en relativt ineffektiv jägare under de flesta förhållanden har den lättare att livnära sig på kadaver än att döda själv, om inte tillgången på lättfångade byten (t.ex. renkalvar) är god. Tillgången på mat som människan har lagt ut i samband med älgjakt (dumpade slaktrester) och som åtlar har visat sig vara en viktig resurs för järven i vissa områden (Mattisson m.fl. 2016, Koskela m.fl. 2013) och kan troligen minska predationen på ren.

Björnpredation på ren

Björnen dödar av naturliga skäl endast renar från april till slutet av oktober. Under denna period sker predationen främst under kalvningsperioden. Björnar använder sig både av förföljelse- och smygjakt på renar, och dödar med ett kraftigt bett över nos och rygg, och ibland över huvud, nacke och manke. Björnar tar framförallt renkalvar, men även vuxna renar i begränsad omfattning.

En storskalig studie av björnars predation på ren genomfördes i Udtja (2010–2012) och Gällivare (2011–2012) skogssamebyar där man följde 21 björnar och 2585 vajor med sändare (Sivertsen 2017). De sändarförsedda björnarna dödade totalt 333 renkalvar inom de båda områdena. Alla björndödade kalvar utom en (99,7 %) togs mellan 1 maj och 9 juni, med en topp under mitten och slutet av maj. I genomsnitt tog de studerade björnarna 11 kalvar under en säsong (1 maj–15 juni). Under den tid då björnarna befann sig i kalvningslandet var predationstakten 1,3 kalvar per dygn. Predationstakten varierade mycket mellan individer och år; från 0 till 37 kalvar per björn och säsong. Den stora variationen i predationstakt mellan björnar tycktes främst vara relaterad till hur länge de olika björnarna vistades i studieområdet och mindre relaterad till olika benägenhet att ta renkalvar. En hona som följdes under två olika år med årsungar tog dock inga kalvar alls, medan det år hon hade fjolårsungar tog hon 36 kalvar.

Björnarna i denna studie tog renkalvar nästan uteslutande under en väldigt begränsad period när kalvarna är små. Liknande mönster har observerats vid studier av björnpredation på vildren (Adams m.fl. 1995; Jenkins & Barten 2005), även om björnar i viss mån tar kalvar även senare under sommaren (Nieminen m.fl. 2013).

Med data på predationstakt och sannolikt antal björnar i de båda skogssamebyarna beräknades att björnar stod för 67 % av den totala kalvdödligheten (43 %) i Udtja och för 39 % av den totala kalvdödligheten (41 %) i Gällivare under studieperioden (Sivertsen 2017). Följaktligen beräknade man att björnar orsakade en kalvdödlighet på omkring 29 % i Udtja och 16 % i Gällivare. Även om björnarna i studien främst tog kalvar dödade de även

17 vuxna vajor (Sivertsen 2017). En majoritet (76 %) av vajorna togs under samma period som de flesta av kalvarna. Under denna period (1 maj–15 juni) var predationstakten 0,4 vajor per björn.

Denna studie genomfördes i skogslandet där björnpredationen sannolikt är mer omfattande än i fjällsamebyar, eftersom tätheten av björnar generellt är högre i skogslandet. Kalvningen i de flesta fjällsamebyar sker i öppen fjällterräng som både hyser färre björnar och är lättare att bevaka.

Vargpredation på ren

Vargens jakt på ren karakteriseras vanligen som förföljelsejakt, som kan ske över långa sträckor. Det är inte ovanligt att vargens jakt innebär att renhjordar skingras över stora ytor, vilket kan medföra problem för renskötarna utöver själva dödandet av renar. När en ren har hunnits upp försöker vargen vanligen bita fast i ljumskan eller lärmuskulaturen. Dödandet sker vanligen med ett kraftigt halsbett som resulterar i krosskador hos renen med utbredda och omfattande blödningar som följd.

Eftersom vargar numera är kraftigt begränsade inom det skandinaviska renskötselområdet har det inte gjorts några studier av vargars predationstakt på tamren. Men kunskap från äldre tider säger att vargen står i särklass som predator på ren i jämförelse med de andra rovdjuren, både med avseende på antalet renar de dödar och effekten av deras förföljelsejakt på renhjordar (Björvall m.fl. 1990; Kuhmunen 2000; Ryd 2007; Sikku & Torp 2008). Finska studier av kalvdödlighet visar också att när vargar förekommer i områden med ren orsakar de hög dödlighet i jämförelse med andra rovdjur (Bilaga 2). I två områden i Finland orsakade vargar en kalvdödlichkeit på 12–18 % (Nieminen 2010; Nieminen m.fl. 2013). Trots att vargar i renskötselområdet i de flesta fall orsakar omfattande skador är det värt att notera att enstaka vargar under vissa omständigheter kan vistas i renskötselområdet utan att orsaka avsevärd skada, t.ex. vid god tillgång på älg och få renar i området (Schneider 2008).

Kungsörnen som predator på ren

Kungsörn är av betydelse som rovdjur på ren främst under våren och sommaren då de tar kalvar. Kungsörnen attackerar renar på olika sätt. Ibland skrämmar de vajan för att kunna komma åt att dyka ner och sätta klorna i hennes kalv. Kungsörnar dödar med hjälp av klorna genom att t.ex. punktera lungorna. Kungsörnar väger 4–6 kg och kan inte lyfta med större byten än vad som motsvarar deras egen kroppsvikt och därför äter de i regel av renen på platsen där den slagits. Även om kungsörnar främst tar små renkalvar händer det att de tar större kalvar och till och med vuxna renar (Nybakk m.fl. 1999). Renskötare vittnar om hur kungsörnar skrämmar renar som betar i branta sluttningar för att få dessa att ramla ner och skadas eller dödas. Kungsörnen är till betydande del en asätare, varför det kan vara svårt att få en korrekt uppfattning om hur mycket kalv de dödar själva och hur många redan döda kalvar som utnyttjats av örnen.

I områden med låg täthet av andra rovdjur kan kungsörn vara den viktigaste predatorn på renkalvar (Norberg m.fl. 2006). Ett sådant exempel är nordöstra Finland, där kungsörnar under två år stod för 2,8 respektive 4,2 % dödlighet bland renkalvar under sommaren (Norberg m.fl. 2006). Sett över ett antal studier varierade den årliga dödligheten hos renkalvar orsakad av kungsörnar från 0–4,2 % (Bilaga 2). Kungsörnar tycks vara mest framgångsrika i sin jakt på renkalvar i öppen terräng och mindre framgångsrika i skog (Nybakk m.fl. 1999; Norberg m.fl. 2006; Nieminen m.fl. 2011, 2013). Även om kungsörnar är kapabla att döda vuxna renar visar flera studier att kungsörnar vanligen dödar kalvar som väger mindre än genomsnittskalven (Nybakk m.fl. 1999; Norberg m.fl. 2006; Nieminen m.fl. 2013). Däremot tycks inte kön och färg på kalvarna påverka örnarnas predation (Norberg m.fl. 2006). Två finska studier fann tecken på att merparten av predationen på renkalvar utfördes av subadult (unga) örnar (Norberg m.fl. 2006; Nieminen m.fl. 2011).

Rödräv och fjällräv som predatorer på ren

Både rödräv och fjällräv kan ibland ta små nyfödda renkalvar under våren. När det sker har räven ofta skrämt iväg vajan med attacker och genom att skälla som en hund, för att komma åt renkalven. De flesta vajor saknar dock rädsla för rävar och brukar köra iväg dessa (Björvall m.fl. 1990; Kuhmunen 2000; Ryd 2007).

Rödräven är en generalist som livnär sig på en mångfald av födokällor, men framförallt mindre bytesdjur. Man har även dokumenterat predation av rödräv på renkalvar (Tveraa m.fl. 2003; Nieminen m.fl. 2011), framförallt när renar är i dålig kondition (Fauchald m.fl. 2004). I norra Finland orsakade rödräv 3 % av kalvdödligheten (Nieminen m.fl. 2011) och i nordöstra Finland 2 % (Norberg m.fl. 2006). I en tamrenhjord i västra Alaska svarade rödräv för 12 % av all kalvdödlighet på och all rävpredation skedde inom 48 timmar från kalvning (Chetkiewicz & Renecker 1994). Ingen av de använda studierna har dokumenterat predation av fjällräv.

Korpen som predator på ren

Korpar utgör normalt inte något större hot mot renkalvar, men har observerats attackera renkalvar i samband med utfodring (Björvall m.fl. 1990). Endast en av de studier vi använt har noterat ett fall där korp dödat en nyfödd renkalv. Däremot är korpar vanligt förekommande vid renkadaver som dödats av andra rovdjur (Mattisson m.fl. 2011b).

Interaktioner mellan rovdjur

Förekomst av flera rovdjur i samma område kan ha betydelse ur olika perspektiv. Om rovdjuren lever på samma bytesarter kan det totala predationstrycket bli större i områden med flera rovdjur. Rovdjuren kan påverka varandra på olika sätt. Ibland kan en art missgynnas av förekomst av en

annan art. Det kan ske när rivaliserande arter konkurrerar om bytesdjur, dels för att de minskar antalet bytesdjur och/eller en art är dominant och kör iväg den andra arten från slagna bytesdjur. Det händer också att rovdjur av olika arter dödar varandra. I vissa situationer kan ett rovdjur gynnas av förekomsten av andra rovdjur. Det sker framförallt när rovdjur kan livnära sig på kadaver från bytesdjur som dödats av en annan art. Ibland har interaktioner mellan olika rovdjursarter ingen inverkan på någon av arterna. I det skandinaviska renskötselområdet kan vi förvänta oss interaktioner av olika betydelse mellan de stora rovdjuren och med mindre rovdjur som rödräv. Kunskapen om interaktioner mellan flera av dessa arter i områden med ren som viktigaste gemensamma bytesdjuret är dock mycket begränsad. Detta gäller kanske främst interaktioner mellan varg och andra arter eftersom varg förekommer så sparsamt i renskötselområdet. Men i viss mån kan man troligen överföra vad vi vet om interaktioner mellan arter från andra områden till renskötselområdet (se avsnitt om järv – varg, varg – björn etc.). I renskötselområdet är emellertid interaktioner mellan järv och lodjur och dess konsekvenser välstuderade (t.ex. Andrén m.fl. 2011; Mattisson m.fl. 2011a, b, c; Rauset m.fl. 2013).

Järv – lodjur

När det gäller interaktioner mellan rovdjur i renskötselområdet är den mellan järv och lodjur den viktigaste och mest studerade. Lodjur rör sig över större områden än järvar (Mattisson m.fl. 2011c; Persson m.fl. 2010). Lodjuret är också en effektivare predator och dödar i genomsnitt ca 3 gånger så många renar som en järv (Mattisson m.fl. 2011a, b, 2016). Järven är till stor del en asätare och i Sarekfjällen utgjorde lodjursdödade renar över 60 % av de renkadaver som järvarna utnyttjade. Samtidigt utnyttjades nästan 70 % av de lodjursdödade renarna av järvar (Mattisson m.fl. 2011b). Detta varierar dock mellan områden; i Nordnorge utgjorde andelen lodödade renar en avsevärt lägre andel av järvens diet i jämförelse med Sarek, sannolikt en följd av både mindre tillgång på lodödade renar och större tillgång på andra kadaver (Mattisson m.fl. 2016). Järvarna utnyttjade lodjursdödade renar hela året, alltså även under sommaren när tillgången på alternativa bytesdjur troligen var som bäst. Vanligen tycks lodjur och järvar undvika direkta konflikter, och det finns inte dokumenterat att lodjur och järvar har dödat varandra (Andrén m.fl. 2006; Persson m.fl. 2009). I Sarekfjällen besökte järvarna 20 % av de lodjursdödade renarna innan lodjuret hade övergivit kadavret (Mattisson m.fl. 2011b). Även om inte järvarna stöter bort lodjuren från kadaver (Lopez-Bao m.fl. 2016) så skulle järvens utnyttjande kunna innebära att det blir mindre mat kvar för lodjuren och tvinga dessa att ta ett nytt byte. Till viss del hade detta också en effekt på lodjurens predationstakt (Mattisson m.fl. 2011b). Denna effekt kunde endast ses när lodjuren dödat en vuxen ren i skogen, då tiden till nästa byte (predationsintervallet) kortades med ett par dagar. Däremot hade järvens närvaro vid kadaver på kalfjället, där en stor andel (71 %) av de lodjursdödade renarna hittades, ingen påverkan på tiden tills lodjuret tog nästa ren.

Den kanske viktigaste effekten av interaktioner mellan järv och lodjur är troligen att lodjuren förser järvarna med föda. Eftersom studier visat att tillgången på föda/kadaver påverkar järvhonors reproduktion (Persson 2005; Rauset m.fl. 2015) innebär det att förekomst av lodjur i ett område sannolikt har en positiv effekt på järvhonors reproduktionstakt. En ytterligare tänkbar effekt är att järvarna dödar färre renar i områden där de har god tillgång på lodjursdödade renar (Andrén m.fl. 2011).

Kungsörn och andra rovdjur

Eftersom kungsörnen delvis är en asätare är det sannolikt att förekomst av både lodjur, järv och varg gynnar kungsörnen inom renskötselområdet. Man har till exempel sett att kungsörnar ofta utnyttjar lodjursdödade renar (Mattisson m.fl. 2011a, b).

Björn och andra rovdjur

I renskötselområdet är björnar, och eventuellt järvar, den enda asätaren som har potential att köra bort lodjur från ett kadaver. Det har inte genomförts några riktade studier av interaktioner mellan lodjur och brunbjörnar, men Mattisson m.fl. (2011b) dokumenterade tecken av björn vid endast 5 av 95 lodjursdödade renar under sommaren. Det antyder att björnar inte frekvent utnyttjar lodjursdödade renar i området, trots att björnar var relativt vanliga i delar av studieområdet (1.1 ± 0.89 björnar/100 km²; Støen m.fl. 2006). Hur ofta björnar utnyttjar lodjursdödade renar kan troligen variera mycket mellan områden.

Det har dokumenterats i Nordamerika att björnar dödat järvar i anslutning till kadaver (Inman 2007). Mattisson m.fl. (2016) dokumenterade endast några få fall där järvar utnyttjar kadaver som också besökts av björnar men detta ökar sannolikt i områden med högre tätheter av björn. Vid en studie av järvaktivitet vid åtlar avsedda för björn observerade aldrig järvar på en åtel samma dag som den besöktes av björn (Zedrosser m.fl. 2014), vilket kan tyda på att järvar undviker björnar vid kadaver.

Dödlighet och dödsorsaker hos renkalvar

Det har genomförts ett antal studier av renars dödlighet och dödsorsaker, ofta med fokus på effekten av predation. De flesta studier har fokuserat på kalvdödligheten, trots att överlevnaden hos vuxna vajor har stor betydelse både ur ett populationsdynamiskt perspektiv och ur ett företagsekonomiskt perspektiv. Tillsammans ger dessa studier en bra bild av hur omfattningen av predation kan se ut och variera mellan områden. I de flesta områden finns dock begränsad information om tätheter av olika rovdjursarter och det är därför svårt att dra slutsatser om effekterna av predation vid olika förekomst av rovdjur. Det är också viktigt att notera att olika studier sträcker sig över olika tidsperioder och i de flesta fall över avsevärt kortare tid än ett år (Bilaga 2).

Ett flertal studier har visat att dödligheten hos kalvar av både tamren och vildren är högst under de första dagarna och veckorna efter kalvning då de är mest känsliga och utsatta för ogynnsam väderlek, svält, olyckor och predation (Eloranta & Nieminen 1986; Whitten m.fl. 1992; Chetkiewicz & Renecker 1994; Adams m.fl. 1995; Kuhmunen 2000; Norberg m.fl. 2005, 2006; Gustine m.fl. 2006). Dödligheten under denna tidiga period efter kalvning är emellertid relativt sparsamt studerad, bland annat på grund av risker med att sätta på sändare på kalvar inom kort tid efter födseln.

I Jåhkåasska sameby studerade man tidig kalvdödlighet genom att i maj notera de halsbandsförsedda vajor som hade kalv, och därefter vilka av dessa som hade kalv vid kalvmärkningen i juli. Man fann att kalvdödligheten från kalvning till kalvmärkning var omkring 6 % (Bjärvall m.fl. 1990). Av totalt 13 kalvar som hittades döda på kalvningslanden var endast två sannolikt dödade av rovdjur, men andelen rovdjursdödade kalvar var troligen underskattad eftersom de snabbt konsumeras. De rovdjur som förekom på kalvningslandet i Jåhkåasska var järv och kungsörn.

Flera finska studier har följt sändarförsedda renkalvar från strax efter födseln. I ett skogsområde i den sydöstra delen av det finska renskötselområdet (Halla renbetesdistrikt i Kainuu) studerades dödligheten hos 546 sändarförsedda renkalvar från födseln i maj till januari (Nieminen 2010). Den totala kalvdödligheten under denna period var 34,6 %. Rovdjur stod för 70 % av denna totala dödlighet (motsvarar 24,2 % dödlighet). De viktigaste rovdjuret var varg (13,3 %) och björn (7,0 %), men även lodjur (3,1 %) och järv (0,8 %) dödade kalvar i området. Däremot påträffades inga kalvar dödade av kungsörn, även om det fanns en gles population av kungsörn i området. För övriga rovdjur uppgavs inga uppgifter om tätheter.

I en omfattande studie av dödlighet hos renkalvar i två renskötsel-distrikt (Ivalo och Käsivärsi) i norra Finland märktes 1725 kalvar med sändare (Nieminen m.fl. 2011). I dessa två områden var kalvdödligheten från födseln i maj till slutet av oktober 6,7 % respektive 9 %. I båda dessa områden svarade predation för en dödlighet på knappt 4 % (42–54 % av totala dödligheten). Den viktigaste predatorn var kungsörn som stod för 2,1 % respektive 3 % dödlighet, vilket motsvarar 31 % respektive 33 % av den totala dödligheten. I Ivalo stod dessutom brunbjörn för 8 % och rödräv för 3 % av den totala dödligheten, medan järv stod för 6 % av dödligheten i Käsivärsi. Av den totala dödligheten skedde 52–87 % före slutet av juni. Renkalvar som dödades av såväl kungsörnar, andra rovdjur eller dog av andra orsaker vägde mindre än kalvar som överlevde. I ett renskötsel-distrikt i Finland (Poikajärvi) orsakades ingen kalvdödlighet av predation (Nieminen m.fl. 2013). Detta var också det område med lägst total dödlighet.

Andra studier baserade på sändarförsedda renkalvar har dokumenterat dödlighet från kalvmärkning (juni–juli). I den svenska studien Renar och rovdjur var dödligheten från kalvmärkning 11–14 % i både Jåhkåasska (Norrbotten) och Ubmeje (Västerbotten) samebyar (Bjärvall m.fl. 1990).

Rovdjur svarade sannolikt för 66 % respektive 75 % av den totala kalvdödligheten i Jåhkågasska och Ubmeje. Sammantaget gjorde man bedömningen att rovdjur under den aktuella perioden svarade för en kalvdödlighet på omkring 12 %, från födsel till ett års ålder. I båda samebyarna svarade lodjur och järv för en stor del av predationen (26–36 % respektive 36 % av den totala dödligheten).

I Nord-Trøndelag (centrala Norge) var kalvdödligheten 31 % från 6 augusti till 15 april (Nybakk m.fl. 2002). Under denna period stod rovdjur för 75 % av den totala dödligheten (23 % dödlighet). Lodjur var den enskilt viktigaste dödsorsaken (15,6 % dödlighet) medan övriga rovdjur (järv och kungsörn) tillsammans svarade för en dödlighet på 7,7 %.

I Troms (Nordnorge) stod rovdjur för 75 % av en total dödlighet på 21 % från början av juni till början av maj efterföljande år (Landa m.fl. 2001). Av rovdjursdödade kalvar stod lodjur för 55 %, järv för 8 % och örn för 4 %. För resterande 33 % kunde man inte fastställa vilket rovdjur som dödat kalven. Endast 3 % (1 kalv som drunknade) kunde tillskrivas annan naturlig dödlighet, och 22 % av dödligheten var okänd. I denna studie kunde man inte se någon skillnad i vikt mellan de kalvar som dog och de som överlevde. Dödligheten var högst under sommaren (högst i juni och lägst i augusti). Man dokumenterade ingen dödlighet under hösten (september–november). Under vintern var dödligheten ungefär lika stor som under sommaren, med en topp i januari.

Finns det skillnader i dödlighet relaterade till kön och färg hos renkalvar?

När det gäller könsrelaterade skillnader i predation på renkalvar varierar resultaten mellan olika studier. En studie i Nordnorge (Troms) fann att dödligheten hos kalvar av hankön var 84 % högre än för kalvar av honkön (Mathisen m.fl. 2003). Här stod predation för 75 % av kalvdödligheten. Man fann att hankalvar är mer aktiva och rör sig längre från modern, vilket gör dem mer utsatta för predation.

Bjärvall m.fl. (1990) fann inte någon könsskillnad i kalvdödlighet i Jåhkågasska, medan dödligheten bland hankalvar var något högre än bland honkalvar i Ubmeje. I ett par andra studier fann man inga könsrelaterade skillnader i kalvdödlighet (Nybakk m.fl. 2002; Nieminen m.fl. 2013). Varken Bjärvall m.fl. (1990), Nieminen (2010) eller Nieminen m.fl. (2013) fann att färgen på renkalvar påverkade dödligheten.

Föda, kalvvikt och dödlighet

Flera studier har visat att kalvdödligheten påverkas av såväl kalvens vikt som av vajans kroppsvikt och kondition (Haukioja & Salovaara 1978; Eloranta & Nieminen 1986; Tveraa m.fl. 2003; Norberg m.fl. 2006; Nieminen m.fl. 2013). I en studie i Finnmark och Nord-Troms där vajorna hölls i hägn under kalvningsperioden hade små vajor större risk att misslyckas med att reproducera sig och deras kalvar var mindre än kalvarna från större vajor. Små vajor löpte också större risk att förlora sina kalvar på grund av svält under tiden i hägn, och till rovdjur efter att de släppts ut ur hägnet (Tveraa m.fl. 2003).

I Finland, där kungsörnangrepp var vanligaste dödsorsaken, vägde dödade kalvar mindre än de som överlevde (Norberg m.fl. 2005). Vikten på kalvar som dödade av kungsörn skiljde sig inte från vikten hos de som dödade av andra orsaker. I Jåhkåasska fann man att kalvar som dog vägde mindre än de som överlevde (Björvall m.fl. 1990). Nieminen m.fl. (2013) sammanfattade resultat från studier av dödlighet hos totalt 3942 radiomärkta kalvar i sex renskötselkooperativ i Finland. De fann att i de flesta områden vägde kalvar som dödade av rovdjur eller dog av andra orsaker mindre än kalvar som överlevde. Främst gällde detta kalvar som togs av kungsörn och björn. För kalvar som dödade av lodjur var förhållandet det omvända, d.v.s. lodjursdödade kalvar var i genomsnitt tyngre än de kalvar som överlevde. Resultaten från dessa studier visar att predationen kan vara i olika grad kompensatorisk respektive additiv för olika rovdjursarter, bland annat beroende på de olika rovdjurens effektivitet. Studierna ovan tyder till exempel på att predation av kungsörn och björn i relativt hög grad kan vara kompensatorisk, medan lodjurens predation sannolikt är i högre grad additiv.

Sambandet mellan vikt och dödlighet hos renkalvar varierar och ibland finns det inget tydligt samband. Födobegränsning samverkar med predation och leder till högre kalvdödlighet när vajorna lidit av födobrist under svåra vintrar, medan kalvdödligheten är lägre efter gynnsamma vintrar (Tveraa m.fl. 2003).

Under år med lägre tätheter och högre slaktvikter hos ren fann man inget samband mellan vikt och dödlighet (Fauchald m.fl. 2004). Det innebär att rovdjurens effekter på renhjorden sannolikt påverkas av en kombination av rovdjurens predationstakt (och antal) och renarnas kondition (Tveraa m.fl. 2013).

Andra dödsorsaker hos renkalvar

Utöver predation kan renkalvar dö av en rad olika orsaker i varierande omfattning. Övrig dödlighet i olika skandinaviska studier varierade från 3,1–10,4 % (Bilaga 2). Övrig dödlighet bland kalvar inkluderar sjukdomar (tarminflammationer, hjärnmask och hjärtförändringar), svält, laviner, trafik, drunkning, hundar, sparkar från vuxna renar och störtning (Björvall m.fl. 1990; Nybakk m.fl. 2002; Mathisen m.fl. 2003; Nieminen 2010). Störtning är vanligast i mer alpina områden (Björvall m.fl. 1990).

Slutsatser kring dödlighet och dödsorsaker hos kalvar

Den totala kalvdödligheten varierade från 6 till 35 % (Bilaga 2). Predation svarade för en dödlighet på 0–24 %. Ett tydligt mönster var att i områden med fast förekomst av vargar stod dessa för den högsta dödligheten (12–18 %). I övrigt var det relativt stor variation med avseende på vilket rovdjur som orsakade högst dödlighet, sannolikt som en reflektion av skillnader i den relativa tätheten av de olika arterna. Kungsörn var den viktigaste predatorn i flera områden i Finland, men även där var dödligheten orsakad av kungsörn relativt begränsad (<3,4 %) och övriga rovdjur var relativt ovanliga i dessa områden.

Generellt är dödligheten högst under den första tiden efter kalvning, men fördelningen av dödlighet över tid är i hög grad påverkad av vilka olika rovdjur som förekommer i området. Björnars predation på kalvar är högst i maj–juni, även om de dödar kalvar också senare under sommaren. Även predation av kungsörn är högst under vår och sommar. Predation av järvar är troligen högst under maj–juni men sker över hela året. Predation av lodjur och varg visar däremot inget tydligt säsongsmönster, sannolikt för att de är kapabla att ta renkalvar även när de vuxit sig större under höst och vinter och att de tar vuxna renar även när tillgången på kalv är hög.

Dödlighet hos vuxna renar

I Troms (Nordnorge) följdes 20 sändarförsedda vajor under 2 år. Under denna tid dog 2 av 20 vajor, en dödades av rovdjur och en av annan orsak vilket gav en årlig dödlighet på 10,7 % (Landa m.fl. 2001).

I Nord-Trøndelag (centrala Norge) var den årliga dödligheten bland vajor 18,3 % (Nybakk m.fl. 2002). Här var olyckor en vanligare dödsorsak (46 % av totala dödligheten) än predation (40,5 % av totala dödligheten). Bland ettåriga vajor var årliga dödligheten 20,2 % varav predation stod för 67 % (13,5 % dödlighet).

Andelen 1-åringar som dödades av rovdjur var lägre än bland kalvar både i Jåhkåasska och Ubmeje (Björvall m.fl. 1990). Samtidigt var andelen okänd dödlighet större hos 1-åringar (32 %) än hos kalvar (13 %) i Jåhkåasska. Bland de dödade 1-åringarna i Jåhkåasska var 13 av 15 hanar, medan könsfördelningen var jämn i Ubmeje.

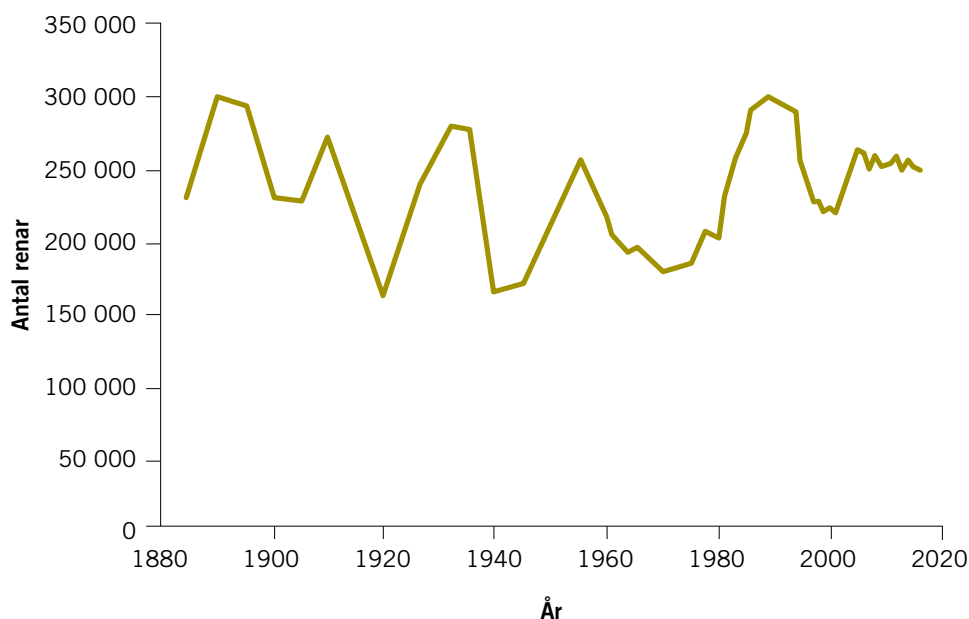
I Jåhkåasska och Ubmeje följde man vajor märkta med halsband utan radiosändare, (2 år och äldre) 1982–1984 under totalt 619 individår. Under denna period saknades 50 vajor och 8 påträffades döda. Inräknat endast påträffade döda vajor var den lägsta dödligheten 0,8 %. Om även de saknade vajorna inkluderades erhöll man en högsta årlig dödlighet på 3,4 % (variationen var 2,4–3,6 % för 1982–1984).

Bland sändarvajor var dödligheten som lägst 5,9 % och 5,0 % i Jåhkåasska respektive Ubmeje baserat på vajor som påträffades döda. Inräknas saknade vajor blir den högsta dödligheten 8,3 % respektive 10 % i Jåhkåasska och Ubmeje. Dessa siffror baseras på få renar och är därför mindre tillförlitliga. Totalt 13 halsbandsvajor och 10 sändarvajor hittades döda. För 9 av dessa 23 vajor kunde man fastställa dödsorsaken. Av dessa var 8 dödade av rovdjur och en hade störtat.

Åhman m.fl. (2014a) studerade vajors överlevnad med hjälp av fångst-återfångst metoder i två olika renhjordar inom Njaarke sameby, som utnyttjade olika vinterbetesområden. Den årliga dödligheten bland vajor var 7 % och 18 % i de båda renhjordarna.

Renens populationsdynamik och effekter av predation

Renpopulationen i Sverige har varierat mellan 180 000 och 300 000 renar under de senaste drygt 100 åren (Figur 60, Moen & Danell 2003), med ett högt antal renar runt 1890, 1930, 1955 och 1990. De kraftiga nedgångarna i antal renar under slutet av 1930-, 1950- och 1990-talet berodde troligen på besvärliga vinterförhållanden med blötsnö som fryser in i markvegetationen (Moen & Danell 2003). Men antal renar påverkas även av många andra faktorer som t.ex. skogsbruk, vattenkraftsutbyggnad, betesresurser, rovdjur, klimatförändringar, renförvaltning och företagsekonomi (Pape & Löffler 2012).



Figur 60. Antal renar i vinterhorden (efter slakt) i Sverige 1985–2016 (från Moen & Danell 2003, Uboni m.fl. 2016, www.sametinget.se/statistik).

Storskaliga och samtidiga förändringar i olika renpopulationer kan tyda på externa gemensamma faktorer som påverkar populationsdynamiken, t.ex. väder. En studie som analyserade dynamiken hos 17 renpopulationer (9 vilda och 10 tamrenspopulationer i Europa och Asien) fann att tillväxttakt och samvariation inte kunde förklaras av variation i vädret (Uboni m.fl. 2016). Samvariation mellan populationerna var inte heller relaterad till avstånd mellan populationerna trots att närliggande populationer bör vara utsatta för liknade väderförhållanden och därför borde samvariera mer än populationer på stort avstånd från varandra.

En analys av renars populationsdynamik i svenska samebyar under perioderna 1945–1965 och 1995–2012 visade inte på några större skillnader i populationstillväxt mellan dessa två perioder (Bårdsen m.fl. 2017). Den biologiska bärförmågan för de olika samebyarna hade inte heller förändrats mellan perioderna och man fann inte heller någon samvariation mellan renpopulationer i olika samebyar.

Båda studierna ovan (Uboni m.fl. 2016 och Bårdsen m.fl. 2017) analyserade hur antalet renar förändrats mellan olika år, utan att ta hänsyn till att slaktuttag av tamren eller jaktuttag av vildren kan ha varierat mellan åren. Båda studierna drar också slutsatsen att variation i slakt- och jaktuttag kan dölja effekter av andra faktorer som väder, markanvändning och predation.

Två olika studier använde officiella svenska respektive norska data på antal renar efter slakt, slaktuttag och förekomst av rovdjur, för att beskriva effekterna av rovdjur för renskötseln (Hobbs m.fl. 2012, Tveraa m.fl. 2014). I båda dessa studier togs hänsyn till slaktuttaget för att beräkna tillväxttakten från ett år till nästa. Det innebär att man kunde mäta effekterna av olika slaktstrategier som anpassats till år med t.ex. dålig reproduktion eller områden med många rovdjur. En låg tillväxttakt kan kompenseras med ett lågt slaktuttag. Man kan därmed försöka hålla renpopulationen på en relativt konstant nivå, vilket kan vara en viktig förvaltningsstrategi. Genom att ta med slaktuttaget i beräkningarna av tillväxttakten ökar möjligheten att mäta effekterna av olika faktorer som påverkar renens populationsdynamik. Om andelen av renpopulationen som slaktas varierar mycket kan betydelsen av övriga faktorer som påverkar populationsdynamiken döljas, om inte effekterna av dessa främst sker efter slakten (Boyce m.fl. 1999, Tveraa m.fl. 2014).

I den svenska studien (Hobbs m.fl. 2012) fann man att tillväxttakten hos renpopulationen, och därmed det möjliga slaktuttaget, minskade med ökad täthet av renar. Tillväxttakten minskade norrut, och var också lägre efter besvärliga vinterförhållanden med blötsnö som fryser in i markvegetationen, och i områden med högre täthet av lodjur och järv.

Den norska studien visade att tillväxttakten i renpopulationen ökade med kroppsvikten hos vajorna och minskade med sen start på våren (Tveraa m.fl. 2014). Studien fann ingen effekt av järvtäthet på populationens tillväxttakt, medan lodjurstäthet hade en mycket svag effekt.

Både studierna visar alltså att flera olika faktorer påverkar tillväxttakten och därmed möjligt slaktuttag ur renpopulationen. Båda studierna visar att täthet av ren och väder påverkar populationens tillväxttakt. Den svenska studien visade en starkare effekt av lodjur än den norska studien, samt en effekt av järv som inte hittades i den norska studien. Skillnaderna i effekten av lodjur och järv på renpopulationen kan möjligen förklaras av skillnaderna i täthet av ren och tätheterna av lodjur och järv mellan Sverige och Norge. Den totala renpopulationen i Sverige efter slakt är ungefär 250 000 renar och i Norge är den ungefär 240 000 renar (Uboni m.fl. 2016). Renskötselområdet i Sverige är ungefär 230 000 km² och i Norge ungefär 140 000 km². Den genomsnittliga tätheten blir därmed ungefär 1.1 renar/km² i Sverige och ungefär 1.7 renar/km² i Norge, d.v.s. 55 % högre i Norge. Under studieperioden hade man i genomsnitt 135 familjegrupper av lodjur i renskötselområdet i Sverige, och i genomsnitt 30 lodjursfamiljegrupper i renskötselområdet i Norge (Tovmo m.fl. 2016). Under samma period hade man i genomsnitt 64 järvlyor i renskötselområdet i Sverige och i genomsnitt 27 i renskötselområdet i Norge (Persson & Brøseth 2011). Inventeringsresultaten

visar att det fanns ungefär 4.5 gånger fler lodjur och ungefär 2.4 gånger fler järvar i Sverige än i Norge, medan renpopulationen var ungefär lika stor i Sverige och Norge.

Högre täthet av ren i sämre kondition i Norge (Pape & Löffler 2012) kan leda till att predationen från rovdjur i högre grad blir kompensatorisk, d.v.s. predationen har mindre påverkan på renpopulationens tillväxttakt. Färre rovdjur i relation till antalet bytesdjur kan också förväntas ha mindre effekt på tillväxttakten för bytesdjuret, speciellt om predationen i högre grad är kompensatorisk. Skillnaderna mellan länderna, med lägre täthet av ren och högre täthet av lodjur och järv i Sverige än i Norge, skulle kunna förklara skillnaderna i effekter av lodjur och järv på tillväxttakten i renpopulationerna (Hobbs m.fl. 2012, Tveraa m.fl. 2014).

Renpopulationen har under de senaste 100 åren haft några kraftiga minskningar som ibland har kallats populationskollapser (Bårdsen m.fl. 2017). I en nationell jämförelse av renpopulationer i olika samebyar i Sverige under två perioder (1945–1965 och 1995–2012) fann man inte någon stark nedåtgående trend i antalet renar och därmed inte något som tyder på en generell kollaps av antalet renar. Däremot ansåg man att det inte går att utesluta kollaps hos enskilda renpopulationer (Bårdsen m.fl. 2017).

I en annan studie definierades en populationskollaps som en renpopulation med ingen eller väldigt låg tillväxttakt under en lång period, som omöjliggör slaktuttag Åhman m.fl. (2014a). Där jämfördes populationsutvecklingen i två renhjordar som utnyttjade olika vinterbetesområden inom samma sameby. En av renhjordarna ökade medan den andra minskade. De fann också att överlevnaden var sämre i renhjorden som minskade. Däremot var det ingen skillnad i kroppsvikt mellan renhjordarna. Åhman m.fl. (2014a, b) drog slutsatsen att predation från lodjur och järv var den troligaste skillnaden i överlevnad mellan de två renhjordarna. De beräknade också att den ökade dödligheten leder till att renhjorden minskar och att det inte kan kompenseras med ett lägre slaktuttag. Om den ökade dödligheten beror på predation har man enligt Åhman m.fl. (2014a) en populationskollaps då predationstrycket är lika stort som produktionen. Stien & Tveraa (2014) anser dock att skillnader i predation mellan de olika renhjordarna inte har fullt stöd i data.

Renpopulationer påverkas alltså av många olika faktorer, t.ex. täthet av renar, betesresurser, väder, predation, sjukdomar och markanvändning. Effekten av de olika faktorerna påverkas i sin tur av andra faktorer. Effekten av täthet blir starkare efter en för renarna besvärlig vinter med blötsnö som fryser in i markvegetationen, och en sen vår. Effekten av predation kan bli större vid lägre täthet av renar och högre täthet av rovdjur. Flera av dessa faktorer påverkar i sin tur möjligheterna till slaktuttag, vilket i sig har stor betydelse för utvecklingen av renpopulationens storlek och struktur.

Syntes

Effekter av rovdjur generellt

Under senare år har en omfattande mängd litteratur producerats angående rovdjurens effekter på andra arter. Många studier visar att stora rovdjur kan ha, och ofta har, betydande inverkan på olika bytesdjur. Predation av stora rovdjur ökar ofta, men inte alltid, dödligheten i bytespopulationer. Genom detta kan de begränsa bytesdjurens tillväxt och ibland även tätheten till lägre nivåer än vad som skulle vara fallet utan rovdjur. Rovdjurens effekter på andra arter är beroende av vilken typ av miljö som dessa förekommer i, och flera olika faktorer tycks vara viktiga och ibland till och med avgörande. Människans närvaro och verksamheter har också stor betydelse för interaktionen mellan de stora rovdjuren och deras bytesdjur.

Betydelsen av flera rovdjursarter

En viktig faktor för predationens inverkan på en bytesart är hur många rovdjursarter i samma område som jagar och lever på den. Ett exempel på detta är den kombinerade effekten av varg och lodjur på rådjur i Europa (Melis m.fl. 2010). Även globala sammanställningar av tätheter i det totala bytesdjurssamhället (främst hjortdjur) pekar på att antalet rovdjursarter tycks ha en stark inverkan på tätheten av bytesdjur (Ripple & Beschta 2012, Peterson m.fl. 2014). Ett exempel är den kombinerade effekten av predation från björn och varg som håller tätheten av älg i Alaska på en låg nivå (National Research Council 1997).

Betydelsen av alternativa bytesdjur

En annan faktor av betydelse för hur rovdjur påverkar sina bytesdjur är tillgången på eventuella alternativa bytesarter. Oftast har rovdjuren en bytesart som de föredrar framför andra arter. Om den föredragna bytesarten minskar i antal som en effekt av predation eller av andra orsaker, kan rovdjuren trots detta fortsätta att upprätthålla höga tätheter om det finns alternativa bytesdjur i tillräcklig täthet. Dessa alternativa bytesarter kan då medföra att rovdjuren fortsätter att hålla den primära bytesarten på en låg nivå. Ett exempel på detta från Norden är vargens kraftiga begränsning av en liten population av skogsren i östra Finland, där vargarnas numerär upprätthålls genom tillgången på älg (Kojola m.fl. 2004, 2009).

Betydelsen av områdets produktivitet

En annan viktig faktor som påverkar effekten av rovdjurens predation är markernas produktionsförmåga (primärproduktion) där rovdjurens inverkan på bytespopulationerna ofta minskar med ökande markproduktivitet (Melis m.fl. 2009). Detta betyder att i mer produktiva miljöer har de stora rovdjuren ofta en begränsad effekt på bytesdjuren.

Betydelsen av rovdjurens och bytesdjurens populationsekologi

Olika egenskaper hos rovdjuret och bytesarten i ett visst rovdjur-bytesdjurs-system har betydelse för vilken effekt rovdjuret kommer att ha på bytesarten. En sådan egenskap är den inneboende kapaciteten för populationstillväxt hos rovdjuret i jämförelse med motsvarande kapacitet hos bytesarten: ju högre tillväxt rovdjuret har i förhållande till bytesarten, desto högre effekt har den. En annan viktig faktor är rovdjurets effektivitet som jägare på den aktuella bytesarten: ju effektivare predatorn är, desto större effekt. En annan faktor som har samband med effektiviteten är storleksförhållandet mellan rovdjuret och byte. När rovdjur och bytesdjur är ungefär jämnstora (som t.ex. lodjur – rådjur), tycks predationen ha större effekt än när bytesdjuren är större än rovdjuret (som t.ex. varg – älg). Jaktmetoden verkar också ha betydelse. Smygjägare (som lodjur) är ofta effektivare jägare jämfört med förföljelsejägare (som varg), och har därför ofta större effekt på bytesarten. Bytesarternas eventuella vandringsmönster kan också vara av betydelse för predationens effektivitet. Effekterna av predation kan bli mindre på bytesdjur som vandrar mellan sommar- och vinterområden om rovdjuren är stationära, d.v.s. lever i samma område under hela året.

Betydelsen av rovdjurens selektivitet

En viktig förklaring till variationen i lodjurets och vargens påverkan på sina respektive primära bytesdjur i Skandinavien är att de uppvisar olika grad av selektivitet (urval) för vilka individer av bytesdjur som de vanligen dödar (Gervasi m.fl. 2012). Lodjurets predation på rådjur uppvisar låg grad av selektivitet, d.v.s. alla kategorier av rådjur, även rådjur i sin mest produktiva ålder, är lika sårbara för lodjurens jakt. När varg och björn jagar älg däremot, väljer de tydligt de yngsta och de äldsta djuren medan älgar i sin mest produktiva ålder utsätts för minst predation. Eftersom andelen vuxna hondjur i bytespopulationen är en mycket viktig faktor för produktionen och tillväxten i populationen, så påverkas bytespopulationens tillväxt mer negativt av den sorts rovdjur som tar en högre andel vuxna individer. När man jämför varg och björn har därför vargen starkare inverkan på älgpopulationen, eftersom vargen dödar en högre andel vuxna älgkor jämfört med björn.

I detta perspektiv kan man även göra en jämförelse med människans jakt d.v.s. hur stor relativ inverkan som jakt, varg och björn har på älgpopulationen vid ett visst uttag av älg. En sådan jämförelse visar att människans jakt har betydligt större inverkan på älgpopulationen jämfört med samma uttag av älg från varg eller björn (Gervasi m.fl. 2012) eftersom människans jakt omfattar en större andel produktiva älgar.

Effekter på bytesdjurens beteende

Förutom de direkta effekterna av ökad dödlighet hos bytesdjuren till följd av predation, kan förekomsten av stora rovdjur även ha betydelse för beteendet hos bytesdjuren. Dessa beteenden är nedärvda under lång tid och har som syfte för den enskilda individen att minska risken att dödas, vilket leder till en lägre direkt dödlighet i bytespopulationen (Sih 1980, Brown & Kotler 2004). Samma typ av beteendeanpassningar sker även hos rovdjuren där deras beteende istället är optimerade för att så effektivt som möjligt kunna hitta och döda bytesdjur.

Om rovdjuren under en längre tid har varit frånvarande från ett område kan bytesdjurens beteendeanpassningar reduceras eller försvinna eftersom de ofta är kostsamma att upprätthålla i frånvaron av rovdjur. Om de stora rovdjuren sedan återkommer kan dessa beteenden återigen aktiveras hos bytesdjuren. Det verkar dock finnas stora variationer i hur lång tid som krävs efter att stora rovdjur har återkommit till ett område för att dessa beteenden återigen skall aktiveras. Om människan dessutom har övertagit rollen som rovdjur och mänskligt orsakad dödlighet kvarstår efter att rovdjuren återkommit, är det än mer osäkert i vilken omfattning de ursprungliga beteendeanpassningarna visar sig i bytespopulationen, och hur lång tid som krävs innan detta sker. Från norra Europa finns det både studier som visat en viss effekt av återkoloniserande rovdjur på bytesdjurens beteende (Kuijper m.fl. 2013, Wikenros m.fl. 2015b, Sahlén 2016), och studier som inte kunnat visa några sådana effekter (Samelius m.fl. 2013, Gervasi m.fl. 2013, Nicholson m.fl. 2014, Månsson m.fl. 2017).

Interaktioner mellan olika rovdjur

De stora rovdjuren kan påverka varandra på olika sätt. De kan ha en direkt negativ påverkan genom att döda varandra vid en konfrontation, och en indirekt påverkan genom att konkurrera om gemensamma bytesdjur. Etablering av vargrevir är t.ex. negativt relaterad till tätheten av björn (Ordiz m.fl. 2015), medan vargförekomst i sin tur inte tycks påverka förekomsten av lodjur eller lodjursungarnas överlevnad (Wikenros m.fl. 2010). I andra fall kan en art även gynnas av en annan. Ett exempel är järven som ofta utnyttjar kadaver efter andra rovdjur. Järvens expansion söderut i Skandinavien kan ha gynnats av att vargarna förser järven med kadaver, samtidigt som vargen emellertid också utgör en risk för järven (Aronsson & Persson 2016). Inom renskötselområdet utnyttjar järven renar som dödas av lodjur (Mattisson m.fl. 2011b).

Rovdjuren i ett ekosystemperspektiv

Rovdjurens effekter på hela ekosystem visar sig dels genom direkt predation som medför ökad dödlighet hos bytesdjuren, men även genom predationens effekt på bytesdjurens beteende och effekter på andra rovdjursarter. Även arter som inte är bytesdjur, såväl djur som växter, kan på olika sätt påverkas indirekt av de processer som rovdjuren för med sig. Ett antal studier har kunnat påvisa en tydlig koppling mellan svängningar i rovdjurens antal, inte bara med svängningar i bytesdjurens täthet utan också med förändringar i vegetationens struktur och biodiversitet, d.v.s. det som man inom ekologin kallar trofiska kaskader (McLaren & Peterson 1994, Ripple & Beschta 2007, 2012, Hebblewhite m.fl. 2005). Under senare tid har dock flera forskare ifrågasatt åtminstone en del av de studier som påstått visa ett samband mellan förändringar i rovdjurens antal och i vegetationens struktur och artsammansättning (Mech 2012, Peterson m.fl. 2014, Ford & Goheen 2015). Dessa forskare pekar på att man inte på ett strikt vetenskapligt sätt har kunnat påvisa att det verkligen är rovdjuren som har medfört dessa förändringar i vegetationen via sin påverkan på växtätarna. En alternativ förklaring som förs fram är att förändringarna i vegetationen istället är orsakade av andra faktorer som skett samtidigt som antalet rovdjur har ökat i området, t.ex. klimatförändringar eller olika mänskliga ågärder. Det råder dock en stor enighet om att rovdjur kan ha, och i vissa områden har haft, en betydande inverkan på vegetationen, d.v.s. det som vi benämner som en trofisk kaskad via styrning uppifrån-ner.

Huvuddelen av de studier som har hävdats att rovdjuren har medfört effekter på vegetationen har genomförts i områden som helt eller delvis varit skyddade från mänsklig påverkan på ekosystemet (Kuijper m.fl. 2016). En relevant fråga är därmed hur representativa studier från sådana områden är för områden som är starkt påverkade av människan. Detta är speciellt viktigt mot bakgrund av att forskningsresultat från områden med låg mänsklig aktivitet ibland har använts som ett argument i debatten om rovdjur, då man fört fram att återkolonisation av stora rovdjur per automatik leder till ökad biodiversitet och främjar ekosystemens funktion (Ray m.fl. 2005, Estes m.fl. 2011, Ripple m.fl. 2014).

Rovdjurens betydelse i områden som påverkats av människan

De stora rovdjuren återkoloniserar nu delar av Europa (Chapron m.fl. 2014), inklusive områden som till viss eller stor del är påverkade av olika typer av mänskliga verksamheter. För denna kunskapssammanställning är det därför av central betydelse om och hur mänskliga aktiviteter påverkar de stora rovdjurens ekologiska roll i ekosystemen.

Människans närvaro och verksamhet kan påverka och styra rovdjurens effekter på ekosystemet på olika sätt. Den kanske mest uppenbara är att männis-

kan ofta begränsar rovdjurens antal och utbredning genom jakt (mänskligt skapad uppifrån-ner effekt). En annan men kanske lika viktig mekanism är att människans närvaro sannolikt påverkar både rovdjurens och bytesdjurens beteende på samma sätt som rovdjuren ibland påverkar beteendet hos sina bytesdjur (Lone m.fl. 2014, Oriol-Cotteril m.fl. 2015).

En faktor som till stor del styr rovdjurens inverkan på bytespopulationerna är den relativa tätheten av rovdjur och bytesdjur, d.v.s. kvoten mellan antalet rovdjur och bytesdjur i ett område. I ett system som påverkas relativt lite av människan (genom jakt eller förändring av födotillgången för växt-ätare), kan vi förvänta oss att rovdjurens antal är beroende av bytesdjurens antal, vilket med tiden skulle leda till relativt sett höga kvoter av rovdjur per bytesdjur, d.v.s. en slags mättnadsnivå för rovdjuren. Rovdjurens relativa effekt på bytespopulationen kommer därför att vara stor. Exempel på detta är i vissa områden i Kanada och Alaska där populationer av varg, björn och älg beskattas genom jakt endast i relativt liten omfattning (Gasaway m.fl. 1983, National Research Council 1997, Boertje 2009).

I Skandinavien begränsas utbredning och antal av alla de fyra stora rovdjurens av människan, genom olika typer av legal jakt, men även genom en relativt omfattande illegal jakt (Andrén m.fl. 2006, Persson m.fl. 2009, Liberg m.fl. 2012, Rauset m.fl. 2016). Detta betyder att rovdjurens populationsnivå vanligtvis ligger under den täthet som de skulle kunna uppnå om de endast begränsades av födotillgången och inte av jakt. Detta innebär i förlängningen att rovdjurens möjlighet att begränsa eller reglera sina bytespopulationer minskar.

Inverkan av rovdjur och människor

Människan påverkar även rovdjuren indirekt genom att minska antalet och utbredningen av deras bytesdjur genom jakt. Detta innebär att vid nyetablering av rovdjur kan deras effekt på bytespopulationen påverkas av om och hur människan förändrar jakttrycket på bytespopulationen (Wikenros m.fl. 2015a). I Skandinavien är jaktuttaget av älg i många områden betydligt större än predationen från varg och björn (Wikenros m.fl. 2015a, Swenson m.fl. 2007), medan predationstrycket från lodjur på rådjur ofta är lika stor eller större än det jaktliga uttaget (Gervasi m.fl. 2012, Andrén & Liberg 2015, Davis m.fl. 2016).

En annan typ av mänsklig påverkan på rovdjuren sker indirekt via effekter på bytesdjuren genom olika verksamheter. Landskapets struktur, samt sammansättning och utbredning av växtarter och deras produktivitet styrs till stor del av människan och orsakar en stark, mänskligt skapad effekt nedifrån-upp. Dessutom påverkar människan vissa bytespopulationer, t.ex. rådjur, dovhjort, kronhjort och inte minst vildsvin, genom aktiv utfodring under vinterperioden (Andersson 2017). I Skandinavien och i stora delar av Europa har dessa åtgärder kraftigt ökat den biologiska bärformågan för

bytespopulationerna (Putman & Staines 2004, Putman m.fl. 2001). I vissa områden skapar människan även en extra födoresurs för rovdjuren genom att hålla höga tätheter av tamdjur som kan utnyttjas av rovdjuren (Odden m.fl. 2013).

Sammantaget innebär detta att det i många områden med måttlig eller stark mänsklig påverkan finns biologiska förutsättningar för betydligt större rovdjurspopulationer än vad som vanligen förekommer i områden utan mänsklig påverkan. Trots detta är starka ökningar av antalet rovdjur troligen inte att förvänta i de flesta områden. Den viktigaste orsaken till detta är att människans av sociala och ekonomiska skäl ofta begränsar rovdjuren till nivåer långt under den biologiska bärförmågan (Orioll-Cotterill m.fl. 2015, Carter & Linnell 2016). Utan drastiska förändringar i människans attityder till rovdjuren så kommer människans påverkan på ekosystemets olika nivåer troligen att leda till starkare positiva effekter för bytesdjuren än för rovdjuren. Detta medför att i system med stark mänsklig påverkan finns troligen en lägre potential för rovdjuren att påverka bytesdjuren, jämfört med områden med låg mänsklig påverkan. Som konsekvens tror vi också att sannolikheten är mycket liten att dessa predationseffekter skulle kunna påverka nästa nivå i näringskedjan, d.v.s. växterna och därmed leda till trofiska kaskader.

Sammanfattningsvis kan man säga att typen och omfattningen av rovdjur-bytesdjurs-interaktioner i områden som påverkats av människan kommer att vara starkt beroende av de lokala förutsättningarna, och att mänskliga aktiviteter och attityder till rovdjur ofta kraftigt begränsar rovdjurens inverkan på ekosystemet.

Utfodring Rådjur och sockerbetor, foto: Anders Jarnemo.



Slutsatser

Här formulerar vi några korta konkreta slutsatser i punktform om vad vi vet om de stora rovdjurens effekter på sin omgivning, och vad vi kan förvänta oss enligt teoretiska överväganden eller empiriska data (d.v.s. data från praktiska studier) från likartade förhållanden. Vi begränsar oss här till skandinaviska förhållanden. Varje slutsats har ett prefix som anger vilket stöd vi har för den, enligt önskemål i uppdraget från Naturvårdsverket. Prefixen har följande definitioner:

- A. Slutsatsen har starkt stöd av data från flera olika skandinaviska studier, eller från enstaka skandinaviska studier med mycket stor mängd data, eller av enstaka skandinaviska studier med stöd även från icke-skandinaviska studier och/eller teorier, alternativt från modellering.
- B. Slutsatsen har stöd av data från en eller några få skandinaviska studier byggda på mindre datamängder.
- C. Slutsatsen saknar data som direkt stöder den, men den stöds av analoga data från skandinaviska studier.
- D. Slutsatsen har stöd av skandinaviska eller andra data, men det finns motsägelsefulla resultat.
- U. Slutsatsen har stöd enbart av data från utom-skandinaviska studier, men vi anser att den är applicerbar även för Skandinavien.
- T. Slutsatsen stöds av ekologisk teori, eller av modellering byggd på skandinaviska data.
- S. Intressant aspekt där ingen slutsats kan dras därför att relevanta data saknas.

Alla aspekter som inte har prefixet "A", är alltså sådana där data saknas eller är otillräckliga för skandinaviska förhållanden, och därför utgör potentiella forskningsområden. Detta gäller särskilt aspekterna med prefixen "B", "C", "D" och "S".

Demografiska effekter på älg

- A. Varg och björn är de enda rovdjuret i Skandinavien som kan tänkas påverka älg.
- B. Vargens predation på älg är till största delen additiv (d.v.s. läggs på övrig dödlighet), endast ungefär 15 % är kompensatorisk (d.v.s. sker istället för övrig dödlighet).
- A. Vargens predation på älg är starkt selektiv. Starkast selekterade är kalvar, men det sker även viss selektion för ettåringar och gamla djur. Bland vuxna djur selekteras hondjur. Under sommaren är predationen nästan helt inriktad på årskalvar.
- A. Vargens predationstakt är oberoende av flockstorlek, men ökar med ökande älgtäthet.

- A. Vargens predationstryck på älgpopulationen är oberoende av flockstorlek och av älgpopulationens täthet i sig, men däremot starkt beroende av kvoten mellan älgtäthet och vargtäthet. Predationstrycket minskar med ökande antal älgar per varg. Detta innebär att man får störst effekt på älgpopulationen i små vargrevir (hög täthet av varg) med låg täthet av älg, och minst effekt i stora vargrevir (låg täthet av varg) med hög täthet av älg.
- A. Vargens negativa effekt på jaktuttaget för mänskliga jägare kan till viss del kompenseras genom en lägre andel kor i avskjutningen, d.v.s. ett högre jakttryck på tjurarna. Detta leder dock till en skev könsfördelning i älgpopulationen.
- A. Vargens predationstryck på älg minskar om den även har tillgång till rådjur. Andelen rådjur i vargens diet ökar och andelen älg minskar med ökande täthet av rådjur, oberoende av tätheten av älg.
- C. Med stöd av föregående slutsats antar vi att även tillgång på kronhjort eller dovhjort kommer att påverka vargens predationstryck på älg. Detta skulle innebära att en expansion av vargpopulationen till Sydsverige skulle lägga mindre tryck på älgpopulationen där, och mer tryck på de mindre hjortarterna.
- A. Björnens predation på älg riktar sig främst mot årskalvar under deras första levnadssommar. I genomsnitt dödas 6–7 älgkalvar per björn och år. Predationen på vuxna älgar är mycket lägre, ca 0,5 älgar per björn och år i Mellansverige, och 2,4 älgar per år i Norrbotten.
- D. Björnarnas predation på små älgkalvar under sommaren kan till viss del kompenseras genom att de älgkor som blir av med sina kalvar har en ökad sannolikhet att föda tvillingkalvar nästa år. Detta beror på att de sparar energi genom en avkortad diperiod och är därmed i bättre kondition under höstens brunst. Kompensationen är dock liten, och inte helt oemotsagd.
- T. Björnens predationstryck på älgpopulationen ökar med tätheten av björn. Björnens predationstakt på älg är mycket lägre än vargens, men kan ändå där björnpopulationen lokalt uppnår höga tätheter få lika stark effekt på älgpopulationen som varg, vilket förekommer i delar av björnens södra utbredningsområde i Skandinavien.
- T. Predationstrycket på älg blir högre i områden med både varg och björn. Vid medelhöga tätheter av både varg och björn motsvarar deras predation hela årsproduktionen i en älgpopulation med en täthet av ca 5 älgar/1000 ha.

Demografiska effekter på rådjur

- A. Det effektivaste rovdjuret på rådjur i Skandinavien är för närvarande lodjur.
- A. Lodjuret uppvisar en stark preferens för rådjur i alla miljöer där de två arterna samexisterar.

- B. Lodjurets predation på rådjur är inte selektiv, vilket innebär att alla köns- och åldersklasser hos rådjur är lika sårbara för lodjurets predation. En studie visade dock att ettåriga lodjur hade en viss preferens för kid under vintern.
- A. Lodjurets funktionella respons på rådjurstäthet visar en brant stigning av predationstakten till mättnadsvärdet, vilket indikerar ett effektivt rovdjur.
- A. Lodjurets predationstakt på rådjur varierar för olika kategorier av lodjur, men den geografiska variationen är mycket liten. Familjegrupper (honor med ungar) tar c:a 20 rådjur/100 dagar, hanar tar 10–20 rådjur/100 dagar, och ensamma honor c:a 10 rådjur/100 dagar.
- A. I områden med låg växtproduktivitet och/eller strängt vinterklimat har lodjuren en starkt begränsande effekt på rådjurstätheten, men denna effekt avtar med mildare klimat och ökande produktivitet hos vegetationen.
- A. I områden med varg, älg och rådjur visar varg en preferens för rådjur som stiger med ökande rådjurstäthet, men är oberoende av älgstätheten.
- T. Vi saknar data på vargens demografiska effekt på rådjur, men på teoretiska grunder antar vi att den är lägre än lodjurens på grund av vargens lägre predationseffektivitet.
- C. I områden med både varg och lodjur förväntas en större effekt på rådjurspopulationen än i områden med bara det ena rovdjuret.

Demografiska effekter på tamren

- A. Lodjur, järv och björn är de viktigaste rovdjuren på tamren, men även kungsörn kan vara en viktig predator.
- B. Lodjurets predationstakt på tamren varierar för olika kategorier av lodjur, mellan årstider, och med täthet av tamren. Förekomst av rådjur i södra delarna av renskötselområdet sänker predationstakten på ren.
- B. Järvens predationstakt på tamren varierar mellan årstider och påverkas av renarnas kondition och väderförhållanden.
- A. Björnens predation på renkalv kan vara omfattande och sker i huvudsak under en kort period direkt efter renkalvningen.
- A. Täthet av tamren, väder och sjukdomar är andra viktiga faktorer som kan påverka renpopulationen och möjligt slaktuttag.
- S. Studier av lodjurets predation på ren och på lodjurets födoval på sommaren i vinterbetesområden (där ren inte ska förekomma på sommaren) saknas.
- S. Studier av järvens predation på ren i områden med bara järv och av järv i skogslandet saknas.
- S. Studier av björnens predationstakt på ren i fjällområden saknas.
- S. Studier av kungsörnens predationstakt på ren saknas.

Demografiska effekter på övrigt klövvilt (kronhjort, dovhjort, vildsvin)

- U. Vi saknar data på vargens interaktion med kronhjort, men grundat på ett stort antal studier både från övriga Europa och från Nordamerika kan vi dra slutsatsen att kronhjort kommer att vara det prefererade bytet när den samexisterar med varg.
- U. Baserat på data från Kanada och USA förväntar vi oss en kraftig effekt av varg på kronhjort, om vargpopulationen skulle expandera till områden i Skandinavien med kronhjort.
- U. Lodjur dödar kronhjort, men visar en stark preferens för kalvar, och för hondjur före handjur. Vuxna handjur dödas i praktiken inte alls av lodjur. Det är framförallt lodjurshannar som dödar vuxna kronhindar.
- U. På grund av den låga predationstaken på kronhjort, och på nästan total selektion för årskalvar jämfört med vuxna hondjur, förväntar vi oss en mycket liten effekt av lodjurens predation på kronhjort.
- C. Det saknas data på predation på dovhjort från varg, och data saknas nästan helt för predation från lodjur. Baserat på de data som finns på predation på kronhjort och rådjur, och skillnader mellan kronhjort och rådjur jämfört med dovhjort i storlek, täthet och fördelning i landskapet, förväntar vi oss dock att varg kommer att ha en liknande preferens för dovhjort som för kronhjort. Vi förväntar oss också att lodjur ska ha en något högre preferens för dovhjort än för kronhjort.
- C. På samma grundval som för föregående slutsats, förväntar vi oss att varg kommer att ha en lika kraftig effekt på dovhjort som på kronhjort, och att lodjur kommer att ha en något högre effekt på dovhjort än vad de förväntas ha på kronhjort.
- U. Vi saknar helt data på predation på vildsvin i Skandinavien, men från kontinenten finns flera studier av både varg och lodjur i samexistens med vildsvin. Endast en studie, från Italien, rapporterar omfattande predation på vildsvin, i det fallet från varg. Vi förväntar oss därför mycket liten eller ingen effekt av predation på skandinaviska vildsvinpopulationer.

Demografiska effekter på småvilt

- A. Både varg och lodjur dödar olika arter av småvilt i relativt stor utsträckning, men för björn är detta ovanligt.
- A. Där rådjur eller annat tillgängligt klövvilt (t.ex. ren) saknas kan en lodjurspopulation försörja sig genom predation enbart på småvilt. I Skandinavien saknas det idag sådana områden.
- S. Det saknas data på effekter av de stora rovdjurens predation på småvilt, som t.ex. hare och skogsfågel.
- A. Genom sin predation på räv kan lodjur indirekt ha en positiv påverkan på flera småviltarter.

Effekter av beteende hos bytesdjuren för att undvika risker

- A. Beteenden för att minska risken för att bli dödad av rovdjur förekommer hos skandinaviska bytesdjur, men olika studier av riskbeteende hos älg, hjort och rådjur har gett mycket olika typer av resultat för olika bytesarter, och för olika rovdjur.
- A. Skandinaviska studier av riskundvikande hos älg fann en viss skillnad i responsen gentemot varg och björn. Mot varg fann man inga effekter alls, vare sig gällande val av område, rörelsemönster, eller gruppstorlek. Gentemot björn fann man en viss respons vad gäller habitatval.
- B. En studie av rådjurens respons i relation till områden med ökad risk för predation från lodjur visade ingen effekt på rådjurens beteende.
- U. Reaktionen mot dofter har också varierat i olika studier. I ett par polska studier visade man att kronhjort och rådjur reagerade på vargdoft med ökad vaksamhet, och mot lodjursdoft genom att omedelbart lämna platsen. Även i en tysk studie fann man ökad vaksamhet mot lodjursdoft.
- D. I de polska studierna fann man ingen respons hos vildsvin för doft av varken varg eller lodjur. I en skandinavisk studie noterades dock viss reaktion för utlagd björnsplanning.
- S. Det saknas helt publicerade data på demografiska effekter av bytesdjurens olika beteenden för att undvika risker.

Effekter av konkurrens och predation mellan rovdjursarter, och av de kadaver de lämnar i terrängen.

- B. Det finns vissa tecken på konkurrens mellan varg och björn. Etablering av nya vargrevir har visat sig vara negativt relaterad till tätheten av björn, och varg och björn väljer olika typer av habitat när deras hemområden överlappar. Tidsintervallet mellan vargarnas predation på älgkalvar ökade i närvaro av björn, vilket kan vara orsakat av en lägre täthet av älgkalvar på grund av björnarnas predation.
- T. Eftersom varg dödar rådjur, som är lodjurets primära bytesart, utan att själv vara beroende av rådjur, kan vargen reducera rådjurstätheten utan att själv drabbas av brist på byte. Därigenom kan vargen skapa en konkurrenssituation som drabbar lodjuret. Detta har dock inte visats i praktiska studier.
- B. Vi har inte funnit tecken på konkurrens mellan varg och lodjur. Lodjur undviker inte att etablera sig i områden med varg, och det finns ingen skillnad i överlevnad bland lodjursungar som fötts innanför respektive utanför vargrevir. Etablering av vargrevir påverkade inte heller lodjurens val av ynglingsplats (där ungarna föds), eller storlek eller belägenhet av deras hemområde. Inget fall har dokumenterats där varg har dödat lodjur.

- D. Data på konkurrens mellan varg och järv är motsägelsefulla. Vissa studier har visat att järv undviker varg, medan andra visat på motsatsen. Förhållandet mellan varg och järv kompliceras av att järven kan dra nytta av de kadaver vargen lämnar.
- D. Flera stora studier har visat ett negativt samband mellan lodjursförekomst och täthet av rödräv, vilket i sin tur kan ha en positiv effekt på rävens bytesdjur bland småviltet. Det finns även data som visar att lodjur dödar rävar. En studie i Mellansverige visade dock på ett positivt samband mellan spårfrekvenser hos lodjur och rödräv.
- A. I studier över hela Europa och norra Asien visades ingen effekt av närvaro av varg på tätheten av räv.
- B. I en mindre studie på regional nivå i Mellansverige visades en minskning av tätheten av rävspår inom vargrevir under de första åren efter att vargreviret etablerats. Denna effekt klingade sedan av.
- B. Järv undviker direktkontakt med varg, men attraheras ändå av områden med varg där den bland annat kan utnyttja kadaver från vargslagna byten.
- A. En studie i Bergslagen visade att det inte blev mer biomassa av kadaver som asätare kunde utnyttja i vargområden jämfört med i områden utan varg, men att tillgången på kadaver blev jämnare utspridd över året. Det största utnyttjandet av kadaver inträffade under vår och försommar, när många av asätarna har sin reproduktionsperiod.
- A. Studien i Bergslagen visade att de kadaver som varg lämnar efter sig utnyttjas av en stor mängd arter. Sjutton olika arter noterades besöka kadavren, men 90 % av besöken skedde av endast fyra arter: räv, korp, mård och duvhök.
- S. Det saknas data på eventuella demografiska effekter på asätare av den extra tillgången på kadaver som skapas av varg.
- A. Kadaver efter lodjursdödade renar utnyttjas i stor utsträckning av järv.
- B. Järvens reproduktion påverkas av förekomsten av renkadaver.

Övergripande slutsats: De stora rovdjurens effekter på sin omgivning består främst av deras påverkan på sina bytespopulationer. Påverkan på ekosystemet i Skandinavien är mindre, på grund av att de lever i en miljö som nästan totalt kontrolleras av människan.

Loahppajurdagat

Dás hámuhuvvojít moadde oanit loahppajurdagat čuoggáid mielde maid mii diehtit stuorra meahcielliid váikkuhusaid birra iežas birrasii, ja maid mii sáhttit vuordit teorehtalaš veardideimiid dahje empiralaš dieđuid mielde (namalassii dieđut geavatlaš iskamiin) sullasaš diliin. Bisánit skandinávalaš diliide. Juohke loahppajurdagis lea prefiksa mii dieđiha makkár doarjja das lea, sávaldaga mielde gohččosis Luonddugáhtendoaimmahagas. Prefivssain leat čuovvovaš definišuvnnat:

- A. Loahppajurdagis lea nanu doarjja mánggaid skandinávalaš iskamiin, dahje ovttaskas skandináva iskamiin oalle ollu dieđuiguin, dahje ovttaskas skandináva iskamiin main lea doarjja maid iskamiin ja/dahje teorijain mat eai leat skandinávas, vejolaš maid modelleremis.
- B. Loahppajurdagis lea doarjja dieđuin ovtta dahje moadde skandinávalaš iskamiin vuodđuduvvon unnit diehtomeriiguin.
- C. Loahppajurdaga váillaha dieđuid mat njuolga dorjo dan, muhto das lea doarjja analoga dieđuin skandinávalaš iskamiin.
- D. Loahppajurdagis lea doarjja skandinávalaš dahje eará dieđuin, muhto gávdnojit vuostálas bohtosat.
- U. Loahppajurdagis lea doarjja dušše dieđuin olggobeal-skandináva iskamiin, muhto mii oaivvildit ahte guoská maid Skandinávai.
- T. Loahppajurdagis lea doarjja ekologalaš teorijas, dahje modelleremis huksehuvvon skandinávalaš dieđuin.
- S. Miellagiddevaš aspekta gos ii sáhte mearridit loahppajurdaga dan dihte go áššáigulleaš dieđut váilot.

Visot aspeavttat mat váillahit prefivssa “A”, leat danne dakkárat gos dieđut váilot dahje eai leat doarvái skandinávalaš diliide, ja danne dagaha vejolaš dutkansurggiid. Dát guoská erenoamážit aspeavttaid prefivsaiguin “B”, “C”, “D” ja “S”.

Demográfalaš váikkuhusat sarvvaide

- A. Návddit ja biertnat leat dat áidna meahciealibat Skandinávas geat sáhtálit váikkuhit sarvva.
- B. Návddiid predašuvdna sarvvain lea stuorimus muddui additiiva (namalassii lasihuvvo eará jápmimiidda), dušše sullii 15 % lea kompensatuvrralaš (namalassii geavvá iežá jápmima sadjái).
- A. Návddi vállje sakka sarvapredašuvnnas. Miesit leat eanemus válljejuvvon, muhto lea maid muhtin válljen čearpmahin ja boares ealibiin. Ráves ealibiin selekterejuvvojít njijnelasat. Geasset predašuvdna lea meastui dušše čearpmahagat.
- A. Návddi predašuvdnaleaktu lea beroškeahtá valvvi sturrodaga, muhto lassána go lea lassáneami sarvamearri.

- A. Návddi predašuvdna sarvalohkui lea beroškeahtta valvvi sturrodaga ja sarvalogu, muhto lea goitge oalle sorjavaš sarvameari ja návdemeari eari gaskal. Predašuvdnadeaddu njeaidá go leat lassáneami sarvalohku juohke návddis. Dát mearkkaša ahte ožžo stuorimus váikkuhusa smávit návdereviirrain (ollu návddiiguin) unnán sarvvaiguin, ja unnimus váikkuhusa stuorra návdereviirrain (unnán návddit) ollu sarvvaiguin.
- A. Návddi heajus váikkuhus olmmoš bivddáriid bivdui sáhtta muhtin muddui buhtaduvvot jus ii vuože seammá stuorra meari áldduid, namalassii alit bivdodeaddu sarváide. Dát buktá goitge oalle botnjá sohka bealjuhkosa sarvalogus.
- A. Návddi predašuvdnadeaddu sarvvaide njeaidá jus das maid lea vejolašvuohta vuovderuoigguide. Vuovderuoigooassi návddi borramušas lassána ja sarvaoassi njeaidá jus vuovderuoigut lassánit, beroškeahtta sarvameari.
- C. Ovddit loahppajurdagiin doarjjan mii jáhkkit ahte maid ruvdnogoddi dahje luostegoddi gávdnan bohta váikkuhit návddi predašuvnnadeattu sarvvaide. Dát livččii mielddisbuktit ahte návdemeari leavvan Oarjeruttii galggalii unnidit deattu sarvamearrái doppe, ja eanet deaddu daid smávit ruoigošlájaid.
- A. Biertna sarvapredašuvdna lea eanemusat čearpmahagat sin vuosttaš eallingeasi. Gaskamearalaččat goddojuvvot 6–7 sarvvamiesi biertnaš jahkásaččat. Predašuvdna ráves sarvvain lea ollu vuolpput, sullii 0,5 sarvva biertnaš jahkásaččat Gaskaruotas, ja 2,4 sarvva jahkásaččat Norrbottenis.
- D. Biertnaid predašuvdna unna sarvamisiin geasset sáhtta muhtin muddui buhtaduvvot go dat sarvaálddut mat báhčēt misiideasetguin lea stuorit vejolašvuohta riegeahttit jumešmisiid bohte jagi. Dát lea go sestet energija go lea oanibut njamahanáigodat ja leat buorit vuoimmis čavčča ragatáiggis. Buhtadus lea goitge unni, ja leat jienat dan vuostá.
- T. Biertna predašuvdnadeaddu sarvvaide lassána bierdnaploguin. Biertna predašuvdnaleaktu sarvvaide lea ollu guhkit go návddi, muhto sáhtta goitge gos báikkálaččat leat ollu biertnat sáhttit oazžut seammá stuorra váikkuhusaid sarvamearrái go návdi, mii dáhpuhuvvá osiin biertna oarji leavvanguovllus Skandinávas.
- T. Predašuvdnadeaddu sarvvaide lea alibut guovlluin gos lea sihke návdi ja bierdna. Go leat gaskamearalaš mearit sihke návddis ja biertnas sin predašuvdna lea seammá ollu go olles jahkebuvttadeami sarvamearis sullii 5 sarvva/1000 hektáras.

Demográfalaš váikkuhusat vuovderuoigguide

- A. Beaktileamos predáhtor vuovderuoigguide Skandinávas lea juste dál albbas.
- A. Albbas vuoseha stuorra váibmilvuoda vuovderuoigguide visot birrasiin gos dat guokte šlájat orrua ovtas.
- B. Albbas ii vállje vuovderuoiggu predašuvnnas, mii mearkkaša ahte sohka bealja áhkoluohkát vuovderuoigguin ii leat seamme hearkkat albasa predašuvdnii. Iskkan vuosehii goitge ahte jahkasaš albasiin lei muhtin váibmilvuota vuovderuoigomisiide dálvit.

- A. Albasa responsa vuovderuoigomearrái vuoseha ceakko lassáneami predašuvnnaleavttus gitta deavdinmearrái, mii vuoseha ahte lea beaktilis predáhtor.
- A. Albasa predašuvdnaleaktu vuovderuoigguin rievdá sierra albbaskategoriijaid mielde, muhto dat geográfalaš rievdadus lea oalle unnán. Veahkajoavkkut (ciikkut čivggaiguin) váldá sullii 20 ruoiggu/100 beaivvis, rávjját váldet 10–20 ruoiggu/100 beaivvis, ja oktonas ciikkut sullii 10 ruoiggu/ 100 beaivvis.
- A. Guovllus gos lea vuollegis buvttadeapmi ja/dahje garra dálvedálkkádat albasiin lea garra ráddjejeaddji váikkuhus ruoigomearrái, muhto dát váikkuhus njeaidá lieggasit dálkkádagain ja lassáneami buvttademiin šaddodagas.
- A. Guovllus návddiin, sarvvain ja vuovderuoigguin návdi vuoseha váibmilvuoda ruoigguide mii loktana ruoiggomeari mielde, muhto ii leat čadnon sarvamearrái.
- T. Mii váillahit dieduid návddi demográfalaš váikkuhusas vuovderuoigguide, muhto teorehtalaš vuoduiguin mii jáhkkit ahte dat lea guhkit go albasa návddi heajut beaktilvuoda dihte.
- C. Guovllus sihke návddiin ja albasiin vurdojuvvo stuorit váikkuhus ruoigomearrái go guovlluin gos lea dušše nubbi predáhtor.

Demográfalaš váikkuhusat bohccuide

- A. Albbas, geatki ja bierdna leat deháleamos meahciealit bohccuide, muhto maid goaskin sáhtta leat dehálaš meahciealit.
- B. Albasa predašuvdnaleaktu bohccuide rievdá sierra albbaskategoriijaid, jahkeáiggiid, ja bohccomeriid mielde. Jus leat vuovderuoigguid oarji guovlluin boazodoalloguovllus predašuvdnaleaktu bohccuide njeaidá.
- B. Albasa predašuvdna bohccuin lea válljejeaddji ja miesit váldojuvvot eanet go ráves bohccot.
- B. Geatkki predašuvdnaleaktu bohccuin rievdá jahkeáiggiid mielde ja váikkuhuvvo bohccuid vuommis ja dálkediliid mielde.
- A. Geatkki predašuvdna misiin sáhtta leat stuora ja lea eanemusat oanehis áiggi dálá maŋŋil álddu njoalluma.
- A. Bohccomeari, dálki ja dávddat lea iežá dehálaš oasit mat váikkuhit bohccopopulašuvnna ja vejolaš njuovvama.
- S. Váilot iskamat albasa predašuvnnas bohccuin ja albasa borramušválljen geasset dálveguhtuneatnamiin (doppe gos eai galgga leat bohccot geasset).
- S. Iskamat geatkki predašuvnnas bohccuin guovllus dušše getkkiin ja getkkiin meahcceeatnamiin váilot.
- S. Iskamat bierdna predašuvnnaleavttus bohccuin duottarguovlluin váilo.
- S. Iskamat goaskima predašuvnnaleavttus bohccuin váilo.

Demografálaš váikkuhusat iežá gazzagottiide (ruvtnogoddi, luostegoddi ja meahccespiidni)

- U. Mii váillahit dieđuid návddi interakšuvnnas ruvtnogottis, muhto vuodđuduvvon moanat iskamiid vuodul sihke loahppa Eurohpás ja Davvi-Amerihkás mii sáhttit geassit loahppajurdaga ahte ruvtnogoddi boahdá leat oidon bivddáhas go orru seammá sajis go návdi.
- U. Vuodđuduvvon dieđuid vuodul Kanadas ja USA:s mii vuordit stuorra váikkuhusa návddis ruvtnogoddái, jus návdečearda livččii leavvat guovlluide Skandinávas ruvtnogottiiguin.
- U. Albbas goddá ruvtnogotti, muhto vuoseha ahte vállje misiid, ja áldduid ovdal sarváid. Ráves sarváruoiggut praktihkalaččat eai ollenget goddojuvvo albasiin. Lea erenoamážit albasrávjját geat goddet ráves ruvtnoálddu.
- U. Go lea nu vuollegis predašuvdnaleaktu ruvtnogottis, ja meastá ollát válljen čearpmahin jus buohtastahtá ráves njiŋnelasaiguin, de mii vuordit oalle unna váikkuhusa albasiid predašuvnnas ruvtnogottiin.
- C. Váilot dieđut predašuvnnas luostegottis návddis, ja diehtu váilo meastá ollásit albasa predašuvnnas. Vuodđuduvvon daid dieđuin mat gávdnojit predašuvnnas ruvtnogottis ja luostegottis, ja earru ruvtnogotti ja vuovderuoiggu gaskkal go buohtastahtá luostegotti sturrodagain, galle leat ja got leat juhkkajuovvon eanadagas, mii vuordit ahte návddis boahdá leat sullasaš válljen luostegoddái dego ruvtnogoddái. Mii vuordit maid ahte albasat bohtet válljet luostegottiid veaháš ovdal ruvtnogotti.
- C. Seamme vuoduid mielde go ovddit loahppajurdda, mii vuordit ahte návddis boahdá leahkit garra váikkuhus luostegoddái dego ruvtnogottis, ja ahte albasiin boahdá leahkit veaháš alibut váikkuhus luostegoddái go mii vurdojuvvo leahkit ruvtnogottis.
- U. Skandinávas mii ollát váillahit dieđuid predašuvnnas meahccespiinniin, muhto kontineanttas gávdnojit mánga iskat sihke návddis ja albasis mat ellet ovtas meahccespiinniiguin. Dušše okta iskan, Itálias, dieđiha ahte lea garra predašuvdna meahccespiinniin, dás návddis. Mii vuordit danne oalle unna dahje ii makkárga váikkuhusa predašuvnnas skandinávalaš meahccespiinniin.

Demografálaš váikkuhusat smávvaelliide

- A. Sihke návdi ja albbas goddiba sierra šlájaid smávvaelliin obba stuorra muddui, muhto birdnii dát ii leat dábálaš.
- A. Doppe gos vuovderuoiggut ja iežá gazzameahciealibat váilot de albbaspopulašuvdna sáhtá ealihit iežat bivdit dušše smávvaelliid. Skandinávas váilot dakkár guovllut otna.
- S. Váilot dieđut váikkuhusain dain stuorra meahciealibiid predašuvnnas smávvaelliin, dego omd. njoammiliin ja meahccelottiin.
- A. Go albbas bivdá riebana de albasis sáhtá lea eahpenjuolga positiivvalaš váikkuhus moanat smávvaalibiidšlájaid.

Váikkuhusat bivddáhasaid láhttemiin garvin dihte váraid

- A. Láhttema vai garvá váraid dáhpáhuvvá skandinávalaš bivddáhasealibiin, muhto sierra iskammat várraláhttemiin sarvvas, ruoigguin lea addán mánjga sierralágan responssaid sierra bivddáhasealibiidda, sierra meahciealibiin.
- A. Skandinávalaš iskammat várragarvimis sarvvain gávnnašii muhtin earu responssas návdaí ja birdnii. Návdaí ii gávdnan makkárga váikkuhusaid, ii mii guoská guovllu, lihkanminstara, dahje joavkosturrodaga. Birdnii gávnnašii muhtin responsa mii guoská habitáhtaválljema.
- B. Iskkan vuovderuoigguid responssas guovllu oktavuodas lassánan váras predašuvdnii albasis ii vuosehan váikkuhusa vuovderuoigguid láhttemii.
- U. Reakšuvnnat hájaide lea maid rievdan sierra iskamiin. Muhtin polska iskamiin vuosehii ahte ruvdnogoddi ja vuovderuoigu reagerejedje návdehádjii nu ahte ledje eanet gožuid nalde, ja albbashádjii ahte dakkaviđe guđe saji. Maid duiska iskamis gávnnašii ahte lea eanet gožuid nalde albbashájas.
- D. Polska iskamiin ii gávdnan responsa meahccespiinniin návddi iige albasa vuostá. Skandinávalaš iskamis gávnnašii goitge muhtin reakšuvnna bierdnagáhkiriid vuostá maid lea bidjan olggos.
- S. Váilot ollásit dieđut demográfalaš váikkuhusain sierra láhttemiin garvin dihte váraid.

Váikkuhusat gilvaleamis ja predašuvnnas sierra meahcieallišlájain, ja daid háskkain maid leat guođđán eanadahkii.

- B. Gávnojit muhtin mearkkat navddi ja biertna gilvaleami gaskal. Ásahus ođđa návdereviirrain lea vuosehan ahte lea negatiivvalaš čanus man ollu biertnat leat, ja návdi ja bierdna válljeba sierra lágan habitáhtaid go sudno ruovttoguovllut leat badjálaga. Áigegaskka návddi predašuvnnas sarvamisiin lassánii go lea bierdna lahkosis, mas siva sáhtá leahkit unnit lohku sarvamiesit biertna predašuvnna dihte.
- T. Danne go návdi goddá vuovderuoigguid, mii lea albasa ovddemuš bivddáhasšlájá, návdi sáhtá deaddit vulos vuovderuoigologu váikko ieš ii váivašuva váilevašvuodas bivddáhasain. Dan bokte návdi sáhtá ráhkadit gilvalandili mii váikkuha albasa. Dát ii goitge lea vuosehuvvon praktihkalaš iskamiin.
- B. Mii eai leat gávdnan mearkkaid gilvaleamis návddi ja albasa gaskkas. Albasat eai garvve orrut iežat guovllus gos lea návdi, ja ii gávdnno earru birgemis albbasčivggain mat leat riegádan siskkobealde dahje olggobealde návdereviira. Orrun návdereviirrain ii ge váikkuhan albasiid válljema gosa čivggaid riegádahtá, dahje sturrodat dahje ruovttoguovllu sadi. Ii oktiige lea dokumenterejuvvon ahte návdi lea goddán albasa.
- D. Dieđut gilvaleami birra návddi ja geatkki gaskkas leat vuostálaga. Muhtin iskammat leat vuosehan ahte geatki garvá návddi, ja muhtin iežá leat vuosehan jur nuppos. Dilli gaskal návddi ja geatkki šaddá váddásit go geatkki sáhtá váldit daid háskkaid maid návdi guođđá buorrin.

- D. Moanat stuorra iskammat lea vuosehan negatiivvalaš oktavuodaid gaskal albasiid gávdnama ja riebanlogu, ja dat sáhtta buktit positiivvalaš váikkuhusat rieban bivddáhasaide smávvaalibiin. Gávdnojit maid dieđut mat vuosehit ahte muhtin albasat goddet riebaniid. Iskkan Gaskaruotas vuoseha goitge positiivvalaš oktavuoda gaskal luoddafrekveanssaid albasiin ja riebaniin.
- A. PI iskammat miehta Eurohpá ja nuorta Asia ii vuosehuvvon makkárge váikkuhus riebanlohkui go leai návdi.
- B. Unnit iskamis guovlulaš dásis Gaskaruotas vuosehuvvui riebanluottaid lohku njeaidán návdereviirrain daid vuosttaš jagiid manjil go návdereviira lea ásuuvvon. Dát váikkuhus geahppu manjil.
- B. Geatki garvá njuolga oktavuoda návddiin, muhto geasuhuvvo goitge guovlluide návddiin gos earret ieža sáhtta ávkástallat háskkain návdegoddon bivddáhasain.
- A. Iskkan Bergslagenis vuosehii ahte ii šaddan eanet biomassa háskkain mat ráđut sáhte geavahit návdeguovlluin jus buhtastahtii guovlluin návddiid haga, muhto háskkat šadde jeavddalaččat juhkkovuvvon jagi miehta. Stuurimus ávkástallan háskkain leai gidđat ja gidđageasi, go ollu ráđuin lea laskanáigodat.
- A. Iskammat Bergslagenis vuosehii ahte dat háskkat mat návdi guođđa geavahuvvojit mánggaid šlájain. Giežanuppelot sierra šlája oidne háskka luhte mannat, muhto 90 % dain lea dušše njeallje šlája, rieban, gáranas, niehti ja goahppilfáli.
- S. Váilot dieđut vejolaš demográfalaš váikkuhusain ráđuide dan liige vejolašvuodas háskkain buvttaduvvon návddiin.
- A. Háskkat albasgoddon bohccuin geavahuvvo stuorra muddui geatkkis.
- B. Geatkki laskan váikkuhuvvon man ollu háskkat bohccuin leat.

Oppalaš loahppajurdda: Stuorra meahciealibiid váikkuhus iežas birrasii lea eanemusat sin váikkuhus iežas bivddáhaspopulašuvnnaide. Váikkuhus ekovuogádahkii lea unnit, go ellet birrasis mii measta ollát dárkkistuvvo olbmós.

Kunskapsluckor

Effekter av förändrade rovdjurspopulationer

Både utbredning och populationsstorlek av de stora rovdjuren har förändrats under de senaste 5–10 åren. Jakt på de stora rovdjuren har ökat i takt med ökande populationer, men det saknas kunskap om hur jakt påverkar populationernas sammansättning, reproduktion, och överlevnad.

Tillväxten i den skandinaviska vargpopulationen har under de senaste 5–10 åren medfört en förtätad population med stora områden (län) med revir som gränsar mot varandra. Denna situation avviker kraftigt från den populationstäthet och utbredning som fanns fram tills för ca 5–10 år sedan. Det finns indikationer på att denna förtätning av har lett till effekter på flera biologiska karaktärer som kan påverka vargens effekter på annat vilt. En större population och högre täthet leder i förlängningen till ökad konkurrens inom arten, och högre frekvens av interaktioner mellan olika vargflockar och mellan olika individer.

Huvuddelen av den kunskap som idag finns från radiomärkta vargar har inhämtats före den senaste 5-årsperioden. Det saknas därför idag bra data och kunskap om hur förtätningen i populationen påverkar vargflockarnas områdesutnyttjande (revirstorlek och överlapp mellan revir), demografi (överlevnad, reproduktion, och populationens struktur), samt predation och beteende (predationstakt och bytesval). En förändring i en eller flera av dessa parametrar kan få betydande effekter för vargens inverkan på bytesdjuren och därmed även för förvaltningen av dessa arter, främst klövdjur.

Situationen för björnpopulationen har förändrats drastiskt under de senaste åren, bl.a. genom den ökande användningen av hundar under jakten, genom mer specialiserade jägare som skjuter en allt större andel av jaktkvoten, och genom den förvaltningsriktade jakten. Alla dessa förändringar kan påverka strukturen (ålder och könsfördelning) i populationen. Genom att björnens predation på älg är starkt kopplad till björnens ålder, reproduktiv status, och möjligen även till individuella skillnader, så kan dessa demografiska förändringar även påverka björnens predationsmönster på älg. Björnens predation på älg av olika köns- och åldersklasser behöver dokumenteras bättre under hela sommarhalvåret. Med sådan kunskap kan man beräkna effekterna på älgpopulationen som ett resultat av en förändrad struktur i björnpopulationen.

Lodjuret har under de senaste 10 åren expanderat söderut i Sverige, och finns idag i alla svenska län (utom Gotland). Det saknas dock kunskap om lodjurets bytesval och effekten av predation i södra Sverige, med bytesdjur som rådjur, dovhjort, kronhjort och vildsvin. Det ökade utbudet av olika bytesdjur och ökad täthet av dessa kan påverka lodjurspopulationernas sammansättning, reproduktion, och överlevnad. Lodjurets effekter på rådjur kan också förändras när det finns relativt höga tätheter av andra, alternativa bytesarter.

Även järven expanderar söderut och har etablerat sig utanför renskötselområdet. Det är oklart hur järvens demografi, populationsstruktur och födoval påverkas i områden utan ren. Järvens populationsdynamik utanför renskötselområdet är mycket relevant för förvaltningen. Förekomst av järv utanför renskötselområdet kan leda till en mindre järvpopulation inom renskötselområdet, och en minskad effekt på renskötseln.

Interaktioner mellan de stora rovdjuren

Det finns idag viss kunskap om interaktioner mellan de stora rovdjuren, som varg – lodjur, och varg – björn. För varg och lodjur finns idag begränsad kunskap om hur dessa arter påverkar varandras habitatval och beteende genom studier av sändarförsedda individer av bägge arterna i samma område. Det saknas även kunskap om hur dessa båda arter påverkar en gemensam bytespopulation, främst rådjur. Om vargen expanderar ytterligare söderut kan vi komma att få en stark konkurrens om rådjuret som bytesdjur, som skulle innefatta både varg, lodjur och räv. En sådan situation skulle ytterligare kompliceras av att lodjur dödar räv. Vi saknar helt data på hur en sådan situation skulle utvecklas, inte bara i Skandinavien, utan även internationellt.

För varg och björn har nyligen genomförda studier visat att vargens predation på älg är lägre i områden med höga tätheter av björn, jämfört med områden utan björn, eller med låga tätheter av björn. Studierna har även visat att björnen frekvent utnyttjar vargslagna älgkadaver, medan det omvända är ovanligt. Det är i nuläget oklart vad som orsakar den lägre predationstakten på älg och om detta även medför effekter på vargarnas överlevnad och reproduktion. Vi saknar även kunskap från områden med höga tätheter av både varg och björn om hur den samlade effekten av deras predation på älg påverkar älgpopulationens täthet och struktur, möjligheten till jakt, samt eventuella effekter på vegetationen.

Forskningen på varg och järv i Skandinavien har hittills till största delen skett i områden där dessa två arter inte samexisterar. Den senaste tidens expansion av båda arterna i Skandinavien har medfört att deras utbredningsområden nu delvis överlappar varandra. Kunskapen om hur dessa båda arter påverkar och påverkas av varandras närvaro är för närvarande närmast obefintlig. Det är sannolikt att förekomst av varg kan komma att bli betydande för järvens ekologi eftersom rester från vargdödade bytesdjur utnyttjas av järven som födokälla. Idag saknas t.ex. kunskap om järven i skogslandskapet kommer att ha större reproduktiv framgång och/eller lägre dödlighet inom vargrevir jämfört med områden utan vargrevir. Det saknas även data på i vilken utsträckning järven kan påverka, och påverkas av, predationen av varg på älg och rådjur, och av ändringar i beteendet hos dessa arter på grund av vargpredationen.

Vargens predation på alternativa bytesarter till älg, och predation på älg vid låga tätheter av älg

Forskning på vargens predationsekologi har hittills huvudsakligen berört de förhållanden som idag existerar i kärnområdet av vargens nuvarande utbredningsområde. I detta område utgör älgen det huvudsakliga bytesdjuret, medan tätheten av rådjur och andra alternativa bytesdjur är låg eller mycket låg. I de sydligaste delarna av vargens nuvarande utbredningsområde (södra Svealand) och längre söderut där varg för närvarande saknas (Götaland), förekommer förutom normalhöga tätheter av älg även höga tätheter av rådjur, samt populationer av kronhjort, dovhjort och vildsvin. Vid etablering av varg i dessa områden kan vi förvänta oss att de mindre arterna av klövvilt kommer att dominera vargens bytesval. Vargens inverkan på älgpopulationen i dessa områden kommer sannolikt att bli betydligt lägre än i de områden som hittills har varit i fokus för studier av vargens predation. Vilken art av bytesdjur som kommer att dominera vargens bytesval i dessa områden och hur stor inverkan vargens predation kommer att ha på dessa bytespopulationer är för närvarande okänt. Det finns även begränsad kunskap om hur predation från varg och björn kommer att påverka älgpopulationen vid relativt sett låga ($<6/1000$ ha) tätheter av älg. Även kunskapen om vargens predation på tamren i renskötselområdet är begränsad till några fåtal studier av ensamma vargar.

Lodjuret predation på alternativa bytesarter till rådjur, och betydelsen av småvilt vid låga tätheter av rådjur och ren

Rådjur är lodjurets huvudsakliga bytesdjur när de förekommer tillsammans. I södra Götaland finns förutom rådjur lokalt även höga tätheter av dovhjort och kronhjort som kan påverka lodjuret och lodjurets predation på rådjur. Även om rådjuret förblir det huvudsakliga bytesdjuret för lodjur i södra Götaland, kan förekomst av dovhjort och kronhjort medföra att predationstrycket på rådjur minskar. Kunskaper om småviltets (skogshare och skogshöns) betydelse för lodjur i områden med låg täthet av rådjur (t.ex. norra Värmland och Dalarna) eller ren (Västerbottens kustland under sommaren) är begränsade.

De stora rovdjurens predation på tamren

För att förstå rovdjurens effekter på renskötseln behöver man utreda hur produktionen av kalvar och det möjliga slaktuttaget i en renhjord påverkas av predation och andra faktorer som klimat, väder, betesförhållande, rentäthet och driftsformer. Det finns ett behov av kvantitativa populationsmodeller för ren som inkluderar effekterna av olika rovdjursarter, (predation som är både additiv och kompensatorisk), täthet av ren, renhjordens sammansättning, effekterna av olika väderlek (mellanårsvariation) och effekter av markanvändning.

Den här typen av populationsmodeller är mycket viktiga för att utvärdera ersättningssystemet för rovdjur i renskötselområdet, målsättningar för antal rovdjur, och toleransnivåer för renskötseln.

Rovdjurens effekter på beteende hos olika bytesdjur

Flera studier har undersökt om vargens återetablering i Skandinavien har medfört en förändring i ett antal olika beteenden hos vargens primära bytesdjur, älgen. Sammantaget visar resultaten från dessa studier att återkomsten av varg inte har haft någon tydlig och stark effekt på beteenden hos älg (Eriksen m.fl. 2011, Nicholson m.fl. 2014, Wikenros m.fl. 2016, Månsson m.fl. 2017). I de fall man har funnit stöd för en effekt av vargens närvaro så är denna relativt sett liten i jämförelse med andra faktorer som påverkar beteendet. Däremot har studier av björnens eventuella effekt på bytesdjurens beteende gett ett visst stöd för att björnens närvaro leder till effekter på beteendet. En studie om lodjurets återetablering i Bergslagen kunde inte visa på några effekter på rådjurets habitatval. Beteendeeffekter på ren av olika rovdjur har inte studerats, men traditionell kunskap påpekar betydelse av betesro för renen.

Det är möjligt att mer subtila förändringar i älgens och rådjurens beteende redan har initierats av vargens och lodjurens närvaro, men att metoderna för att mäta dessa skillnader hittills har varit för grova för att kunna påvisa detta. Fortsatta studier med mer förfinade metoder och högre rumslig upplösning krävs för att fastställa om, och i vilken utsträckning beteendeeffekter av de stora rovdjuren förekommer hos bytesdjuren. Det finns i nuläget stöd för att säsongsvandringar och val av olika kalvningsområden hos bytesdjuren kan vara viktiga beteendeanpassningar för att undvika predation från de stora rovdjuren. Skulle det visa sig att vi har tydliga effekter av rovdjurens närvaro på bytesdjurens beteende, blir den givna följdfrågan givetvis om detta har några demografiska effekter på bytesdjuren, något vi totalt saknar kunskap om idag.

Det finns även en möjlighet för att mänskligt dominerade landskap kan fungera som s.k. skyddsområden (refugier) för bytesdjuren där de kan undvika predation från de stora rovdjuren. Det finns viss kunskap som tyder på att risken för rådjur att dödas av lodjur är mindre i områden med mycket mänsklig aktivitet, men i övrigt saknas i dagsläget kunskap om detta.

Andra typer av påverkan på ekosystemet

Förekomsten av stora rovdjur kan även medföra andra effekter på andra arter än bytesdjur. Detta gäller främst de arter som antingen drar nytta av rovdjurens predation genom att kunna utnyttja rovdjursdödade kadaver som föda, eller arter som direkt påverkas genom ökad dödlighet. Det finns viss kunskap om vilka arter som utnyttjar rovdjursslagna kadaver och hur ofta dessa arter frekventerar kadavren. Däremot är det inte känt om denna poten-

tiella födokälla påverkar reproduktion och dödlighet hos konsumenterna, och i slutändan leder till en verklig förändring i tätheten av dessa arter. Det finns även begränsad kunskap om varg eller lodjur som en dödlighetsrisk för arter som äter kadaver (t.ex. rödräv). Vi saknar även kunskap om hur förekomsten av kadaver på vissa platser kan påverka markens kemi och näringsinnehåll och i vilken utsträckning detta kan skapa s.k. hotspots med ökad förekomst av olika växter och insekter.

Människans betydelse för rovdjurens påverkan på ekosystemet

I en nyligen publicerad artikel (Kuijper m.fl. 2016) visar en europeisk forskargrupp på luckor i kunskapsläget kring återkoloniserande rovdjur. Det finns en vitt spridd uppfattning om att återkomsten av stora rovdjur är räddningen för biologisk mångfald, och den uppfattningen bygger bland annat på erfarenheter från studier av djur och växter genomförda i andra delar av världen, framförallt i nordamerikanska nationalparker. Forskningen som hittills gjorts på återkoloniserande rovdjur har utförts i landskap med mycket liten mänsklig påverkan vilket gör att resultaten inte är direkt överförbara till Europa. I praktiskt taget hela Europa är landskapet starkt präglat av människan, som ingår som en viktig del av ekosystemet, t.ex. genom skogsbruk, jordbruk och jakt. De ekologiska effekterna av stora rovdjur kommer med största sannolikhet att bli helt andra i dessa landskap som påverkas starkt av människan. Det är också sannolikt att flertalet av dessa mänskliga aktiviteter kommer att dämpa effekterna av rovdjur på andra nivåer i ekosystemet. Mänskliga aktiviteter såsom jakt, infrastruktur, brukande och betande av skog och jordbrukslandskap måste beaktas vid forskning om rovdjur, eftersom de påverka rovdjurens roll i olika ekosystem. Det finns ett behov att fortsätta kunskapsinhämtningen om rovdjurens effekter på ekosystemet i Skandinavien, och undersöka den relativa betydelsen av olika mänskliga aktiviteter tillsammans med rovdjurens inverkan på olika nivåer i ekosystemet.

Vägen framåt

Sammanfattningsvis kan man säga att studier av enskilda sändarförsedda individer (s.k. telemetristudier) över längre tid är nödvändigt för att förstå hur alla de ovan nämnda faktorerna förändras över tid och med ökad populationstäthet. Ny teknik, t.ex. med kameror på sändarna kommer att förbättra våra kunskaper. Det skulle även vara önskvärt med en samordning av telemetribaserade studier av flera rovdjursarter till ett eller ett fåtal områden där man kombinerar studier av björn, varg, järv, älg och mänsklig påverkan (jakt, skogsbruk och jordbruk). På samma sätt är det önskvärt att i andra områden samordna telemetribaserade studier av lodjur, räva, varg, rådjur, dovhjort, kronhjort, vildsvin och människan (jakt, skogsbruk och jordbruk) och andra alternativa bytesdjur och mindre viltarter.

Källförteckning

- Adams, L.G., Singer, R.F.J. & Dale, B.W. 1995. Caribou calf mortality in Denali National Park, Alaska. – *Journal of Wildlife Management* 59: 584–594.
- Andersson, J. 2017. Utfodring av klövvilt – direkta och indirekta effekter på viltet och den omgivande miljön. – Naturvårdsverket rapport 6737, 33 sidor.
- 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 body condition in roe deer *Capreolus capreolus*. – *Wildlife Biology* 13: 467–474.
- Andrén, H. & Liberg, O. 2008. Statusrapport – Lodjursprojektet. – Rapport till Naturvårdsverket, 50 sidor.
- Andrén, H. & Liberg, O. 2015. Large impact of Eurasian lynx predation on roe deer population dynamics. – *PLOS ONE* 10(3): e0120570 (16 sidor).
- Andrén, H., Linnell, J.D.C., Liberg, O., Andersen, R., Danell, A., Karlsson, J., Odden, J., Moa, P.F., Ahlqvist, P., Kvam, T., Franzén, F. & Segerström, P. 2006. Survival rates and causes of mortality in Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in multi-use landscapes. – *Biological Conservation* 131: 23–32.
- Andrén, H., Persson, J., Mattisson, J. & Danell, A. 2011. Modelling the combined effect of an obligate predator and a facultative predator on a common prey – lynx and wolverine predation on reindeer. – *Wildlife Biology* 17: 33–41.
- Aronsson, M. & Persson, J. 2012. Järv i skogslandet. – Rapport Sveriges Lantbruksuniversitet. 36 sidor.
- Atwood, T.C., Gese, E.M. & Kunkel, K.E. 2007. Comparative patterns of predation by cougars and recolonizing wolves in Montana's Madison range. – *Journal of Wildlife Management* 71: 1098–1106.
- Ballard, W.B. 1991. Management of predators and their prey: The Alaskan experience. – *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference* 56: 527–538.
- Ballard, W.B., Withman, J.S. & Gardner, C.L. 1987. Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. – *Wildlife Monographs* 98: 3–54.
- Ballard, W.B., Lutz, D., Keegan, T., Carpenter, L.H. & deVos, J.C. 2001. Deer-predator relationships: a review of recent North American studies with emphasis on mule and black-tailed deer. – *Wildlife Society Bulletin* 29: 99–115.

- Ballard, W.B., Carbyn, L.N. & Smith, D.W. 2003 Wolf interactions with non-prey. – In: Mech, L.D. & Boitani, L. (red.) *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA. sid. 259–271.
- Banci, V.A. 1987. Ecology and behavior of wolverine in Yukon. – Master's Thesis, Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, Canada.
- Barber-Meyer, S.M., Mech, L.D. & White, P.J. 2008. Elk calf survival and mortality following wolf restoration to Yellowstone National Park. – *Wildlife Monographs* 169: 1–30.
- Bartmann, R.M., White, G.C. & Carpenter, L.H. 1992. Compensatory mortality in a Colorado mule deer population. – *Wildlife Monographs* 121: 1–39.
- Basille, M., Herfindal, I., Santin-Janin, H., Linnell, J.D.C., Odden, J., Andersen, R., Høgda, K.A. & Gaillard, J.M. 2009. What shapes Eurasian lynx distribution in human dominated landscapes: selecting prey or avoiding people? – *Ecography* 32: 683–691.
- Belotti, E., Kreisinger, J., Romportl, D., Heurich, M. & Bufka, L. 2014. Eurasian lynx hunting red deer: is there an influence of a winter enclosure system? – *European Journal of Wildlife Research* 60: 441–457.
- Belotti, E., Weder, N., Bufka, L., Kaldhusdal, A., Küchenhoff, H., Seibold, H., Woelfing, B. & Heurich, M. 2015. Patterns of lynx predation at the interface between protected areas and multi-use landscapes in central Europe. – *PLoS ONE* 10(9): e0138139.
- Berger, J., Swenson, J. E. & Persson, I. 2001 Re-colonising carnivores and naive prey: conservation lessons from Pleistocene extinctions. – *Science* 291, 1036–1039.
- Birkeland K. H. & Myrberget S. 1980. The diet of the lynx *Lynx lynx* in Norway. – *Fauna Norvegica Serie A* 1: 24–28.
- Björvall, A., Franzén, R., Nordkvist, N. & Åhman, G. 1990. Renar och rovdjur. Rovdjurens effekter på rennäringen. – Naturvårdsverket Förlag, Solna.
- Blumstein, D.T. & Daniel, J.C. 2005. The loss of anti-predator behaviour following isolation on islands. – *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272: 1663–1668.
- Bårdsen, B.-J. & Tveraa, T. 2012. Density-dependence vs. density-independence – linking reproductive allocation to population abundance and vegetation greenness. – *Journal of Animal Ecology*, 81, 364–376.
- Bårdsen, B.-J., Næss, M.W., Singh, N.J. & Åhman, B. 2017. The pursuit of population collapse – long-term dynamics of semi-domestic reindeer in Sweden. – *Human Ecology* 45: 161–175.

- Boles, B.K. 1977. Predation by wolves on wolverines. – Canadian field-naturalist 91: 68–69.
- Boertje, R.D., Keech, M.A., Young, D.D., Kellie, K.A. & Seaton, C.T. 2009. Managing for elevated yield of moose in Interior Alaska. – Journal of Wildlife Management 73: 314–327.
- Boertje, R.D., Keech, M.A. & Paragi, T.F. 2010. Science and values influencing predator control for Alaska moose management. – Journal of Wildlife Management 74: 917–928.
- Bojarska, K. & Selva, N. 2012. Spatial patterns in brown bear *Ursus arctos* diet: the role of geographical and environmental factors. – Mammal Review. 42: 120–143.
- Boyce, M.S., Sinclair, A.R.E. & White, G.C. 1999. Seasonal compensation of predation and harvest. – Oikos 87: 419–326.
- Bowman, J., Ray, J.C., Magoun, A.J., Johnson, D.S. & Dawson, F.N. 2010. Roads, logging, and the large-mammal community of an eastern Canadian boreal forest. – Canadian Journal of Zoology 88: 454–467.
- Breitenmoser, U. & Haller, H. 1987. Zur Nahrungsökologie des Luchses *Lynx lynx* in den schweizerischen Nordalpen. Zeitschrift für Säugetierkunde 52: 168–191.
- Breitenmoser, U. & Haller, H. 1993. Patterns of predation by reintroduced European lynx in the Swiss alps. – Journal of Wildlife Management 57: 135–144.
- Breitenmoser, U., Ryser, A., Molinari-Jobin, A., Zimmermann, F., Haller, H., Molinari, P. & Breitenmoser-Wursten, C. 2010. The changing impact of predation as a source of conflict between hunters and reintroduced lynx in Switzerland. – I: Macdonald, D.W. & Loverige, A.J. (Red.). Biology and conservation of wild felids. Oxford University Press. London. Sid 493–506.
- Brown, J.S. & Kotler, B.P. 2004 Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. – Ecology Letters 7: 999–1014.
- Burkholder, B. 1962. Observations concerning wolverine. – Journal of Mammalogy. 43: 263–264.
- Carter, N.H. & Linnell, J.D.C. 2016. Co-adaptation is key to coexisting with large carnivores. – Trends in Ecology and Evolution 31: 575–578.
- Chamaillé-Jammes, S., Malcuit, H., Le Saout, S., Martin, J.-L. 2014. Innate threat-sensitive foraging: blacktailed deer remain more fearful of wolf than of the less dangerous black bear even after 100 years of wolf absence. – Oecologia 174: 1151–1158.

Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J.D.C., von Arx, M., Huber, D., Andrén, H., López-Bao, J.V., Adamec, M., Álvares, F., Anders, O., Balčiauskas, L., Balys, V., Bedő, P., Bego, F., Blanco, J.C., Breitenmoser, U., Brøseth, H., Bufka, L., Bunikyte, R., Ciucci, P., Dutsov, A., Engleder, T., Fuxjäger, C., Groff, C., Holmala, K., Hoxha, B., Iliopoulos, Y., Ionescu, O., Jeremić, J., Jerina, K., Kluth, G., Knauer, F., Kojola, I., Kos, I., Krofel, M., Kubala, J., Kunovac, S., Kusak, J., Kutal, M., Liberg, O., Majić, A., Mannil, P., Manz, R., Marboutin, E., Marucco, F., Melovski, D., Mersini, K., Mertzanis, Y., Mysłajek, R.W., Nowak, S., Odden, J., Ozolins, J., Palomero, G., Paunovic, M., Persson, J., Potočnik, H., Quenette, P.-Y., Rauer, G., Reinhardt, I., Rigg, R., Ryser, A., Salvatori, V., Skrbínšek, T., Stojanov, A., Swenson, J.E., László Szemethy, L., Trajçe, A., Tsingarska-Sedefcheva, E., Váňa, M., Veeroja, R., Wabakken, P., Wölfl, M., Wölfl, S., Zimmermann, F., Zlatanova, D. and Boitani, L. 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. – *Science* 346: 1517–1519.

Chetkiewicz, C.L.B. & Renecker, L.A. 1994. Reindeer calf productivity and survival on the Seward Peninsula Alaska. – University of Alaska, Fairbanks, USA. 8 sidor.

Childress, M.J. & Lung, M.A. 2003. Predation risk, gender and the group size effect: does elk vigilance depend upon the behaviour of conspecifics? – *Animal Behaviour* 66: 389–398.

Creel, S. & Winnie, J. 2005. Responses of elk herd size to fine-scale spatial and temporal variation in the risk of predation by wolves. – *Animal Behaviour* 69: 1181–1189.

Creel, S. & Christianson, D. 2008. Relationships between direct predation and risk effects. – *Trends in Ecology and Evolution* 23: 194–201.

Creel, S., Christianson, D., Liley, S. & Winnie, J.A. Jr. 2007. Predation risk affects reproductive physiology and demography of elk. – *Science* 315: 960.

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.

Crete, M. 1998. Ecological correlates of regional variation in life history of the moose *Alces alces*: Comment. – *Ecology* 79:1836–1838.

Crete, M. 1999. The distribution of deer biomass in North America supports the hypothesis of exploitation ecosystems. – *Ecology Letters* 2:223–227.

Dahle, B., Sørensen, 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.

- Dahle, B., Wallin, K., Cederlund, G., Persson, I.L., Selveeg, L.S. & Swenson, J.E. 2013. Predation on adult moose *Alces alces* by European brown bears *Ursus arctos*. – Wildlife Biology. 19: 165–169.
- Danell, Ö. 2005. Renskötselns robusthet – behov av nytt synsätt för att tydliggöra rennäringens förutsättningar och hållbarhet i dess socioekologiska sammanhang. – Rangifer Report (2005) 39–49.
- Davis, M.L., Stephens, P.A. & Kjellander, P. 2016. Beyond climate envelope projections: roe deer survival and environmental change. – Journal of Wildlife Management 80: 452–464.
- DeCesare, N.J., M. Hebblewhite, H. S. Robinson & M. Musiani. 2010. Endangered, apparently: the role of apparent competition in endangered species conservation. – Animal Conservation 13: 353–362.
- Dorresteijn, I., Schultner, J., Nimmo, D.G., Fischer, J., Hanspach, J., Kuemmerle, T., Kehoe, L. & Ritchie, E.G. 2015. Incorporating anthropogenic effects into trophic ecology: predator–prey interactions in a human-dominated landscape. – Proceedings of the Royal Society B 282: 20151602.
- Eccard, J.A., Meißner J.K., & Heurich, M. 2017. European roe deer increase vigilance when faced with immediate predation risk by Eurasian lynx. – Ethology 123: 30–40.
- Eisenberg, C., Seager, S.T. & Hibbs, D.E. 2013. Wolf, elk, and aspen food web relationships: context and complexity. – Forest Ecology and Management 299:70–80.
- Elbroch, L., Lendrum, P., Allen, M. & Wittmer, H. 2015 Nowhere to hide: pumas, black bears, and competition refuges. – Behavioral Ecology 26: 247–254.
- 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. & Lindén, H. 2010. Top predators, mesopredators and their prey: interference ecosystems along bioclimatic productivity gradients. – Journal of Animal Ecology 79: 785–794.
- Eloranta, E. & Nieminen, M. 1986. Calving of the experiment reindeer in Kaamanen during 1970–85. – Rangifer, Special Issue No 1: 15–121.
- Eriksen, A., Wabakken, P., Zimmermann, B., Andreassen, H., Arnemo, J.M., Gundersen, H., Liberg, O., Linnell, J., Milner, J.M., Pedersen, H.C., Sand, H., Solberg, E.J. & Storaas, T. 2011. Activity patterns of predator and prey: a simultaneous study of GPS-collared wolves and moose. – Animal Behaviour 81:423–431.

- Estes, J.A., Terborgh, J., Brashares, J.S., Power, M.E., Berger, J., Bond, W.J., Carpenter, S.R., Essington, T.E., Holt, R.D., Jackson, J.B.C., Marquis, R.J., Oksanen, L., Oksanen, T., Paine, R.T., Piktich, E.K., Ripple, W.J., Sandin, S.A., Scheffer, M., Schoener, T.W., Shurin, J.B., Sinclair, A.R.E., Soulé, M.E., Virtanen, R. & Wardle, D.A. 2011. Trophic downgrading of planet earth. – *Science* 333: 301–306.
- Fauchald, P., Tveraa, T., Henaug, C. & Yoccoz, N. 2004. Adaptive regulation of body reserves in reindeer, *Rangifer tarandus*: a feeding experiment. – *Oikos* 107: 583–591.
- Filonov K. P. 1989. Ungulates and large predators in wildlife reserves. Nauka, Moskva. [In Russian]
- Ford, A.T. & Goheen, J.R. 2015. Trophic cascades by large carnivores: a case for strong inference and mechanism. – *Trends in Ecology and Evolution* 30: 725–735.
- Fowler, C.W. 1981. Density dependence as related to life history strategy. – *Ecology* 62: 602–610.
- Fuller, T.K., Mech, L.D. & Cochrane, J.F. 2003. Wolf population dynamics. – I: Mech, L.D. & Boitani, L. (Red.) *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA. Sid. 161–91.
- Gaillard, J.-M. Festa-Bianchet, M & Yoccoz, N.G. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. – *Trends in Ecology and Evolution* 13: 58–63.
- Garrott, R.A., White, P.J & Watson, F.G.R. (Red.) 2009. The ecology of large mammals in central Yellowstone: sixteen years of integrated field studies. – Academic Press, Terrestrial Ecology Series Volume 3.
- Gasaway, W.C., Stephenson, R.O., Davis, J.L., Shepherd, P.E.K. & Burris, O.E. 1983. Interrelationships of wolves, prey, and man in interior Alaska. – *Wildlife Monographs* 84: 1:50.
- Gasaway, W.C., Boertje, R.D., Grangaard, D.V., Kelleyhouse, D.G., Stephenson, R.O. & Larsen, D.G. 1992. The role of predation in limiting moose at low densities in Alaska and Yukon and implications for conservation. – *Wildlife Monographs* 120: 3–59.
- Gazzola, A., Bertelli, I., Avanzinelli, E., Tolosano, A., Bertotto, P. & Apollonio, M. 2005. Predation by wolves (*Canis lupus*) on wild and domestic ungulates of the western Alps, Italy. – *Journal of Zoology*. 266. 205–213.
- Gervasi, V., Nilsen, E.B, Sand, H., Panzacchi, M, Rauset, G.R., Pedersen, H.C., Kindberg, J., Wabakken, P., Zimmermann, B., Odden, J., Liberg, O., Swenson, J.E. & Linnell, J.D.C. 2012. Predicting the potential demographic impact of predators on their prey: a comparative analysis of two carnivore-ungulate systems in Scandinavia. – *Journal of Animal Ecology* 78: 939–959.

- Gervasi, V., Sand, H., Zimmermann, B., Mattisson, J., Wabakken, P. & Linnell, J.D.C. 2013. Landscape structure disentangles predation risk in two sympatric ungulates during wolf re-colonization. – *Ecological Applications* 23: 1722–1734.
- Gervasi, V., Nilsen, E.B., Odden, J., Bouyer, Y. & Linnell J.D.C. 2014. The spatio-temporal distribution of wild and domestic ungulates modulates lynx kill rates in a multi-use landscape. – *Journal of Zoology* 292: 175–183.
- Gotelli, N. J. 1998. *A primer of Ecology*. Second edition. – Sinauer Associates. Sunderland.
- Gower, C.N., Garrott, R.A., White, P.J., Watson, F.G.R., Cornish, S.S. & Becker, M.S. 2009. Spatial responses of elk to wolf predation risk: using the landscape to balance multiple demands. – I: Garrott, R.A., White, P.J. & Watson, F.G.R. (Red.). *The ecology of large mammals in central Yellowstone: sixteen years of integrated field studies*. Academic Press, Terrestrial Ecology Series Volume 3. Sid. 373–399.
- Groot, de R.S., Wilson, M.A. & Boumans, R.M.J. 2002. A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. – *Ecological Economics* 41: 393–408.
- Grøtan, V., Sæther, B.-E., Engen, S., Solberg, E.J., Linnell, J.D.C., Andersen, R., Brøseth, H. & Lund, E. 2005. Climate causes large-scale spatial synchrony in population fluctuations of a temperate herbivore. – *Ecology* 86: 1472–1482.
- Gude, J.A., Garrott, R.A., Borkowski, J.J., & King, F. 2006. Prey risk allocation in a grazing ecosystem. – *Ecological Applications* 16: 285–298.
- Gundersen, H., Solberg, E., Wabakken, P., Storaas, T., Zimmermann, B. & Andreassen, H. P. 2008. Three approaches to estimate wolf *Canis lupus* predation rates on moose *Alces alces* populations. – *European Journal of Wildlife Research* 54: 335–346.
- Gurarie, E., Suutarinen, J., Kojola, I. & Ovaskainen, O. 2011. Summer movements, predation and habitat use of wolves in human modified boreal forests. – *Oecologia* 165: 891–903.
- Gustine, D. D., Parker, K. L., Lay, R. J., Gillingham, M. P. & Heard, D. C. 2006. Calf survival of woodland caribou in a multi-predator ecosystem. – *Wildlife Monographs* 165: 1–32.
- Haglund B. 1966. Winter habits of the lynx (*Lynx lynx* L.) and wolverine (*Gulo gulo* L.) as revealed by tracking in the snow. (In Swedish with English summary) – *Viltrevy* 4: 81–310.
- Haller, H. 1992. Zur Ökologie des Luchses *Lynx lynx* im Verlauf seiner Wiederansiedlung in den Walliser Alpen. – *Mammalia depicta* 1: 62.

- Hamlin, K.L., Garrott, R.A., White, P.J. & Cunningham, J.A. 2009. Contrasting wolf-ungulate interactions in the greater Yellowstone ecosystem. – I: Garrott, R.A., White, P.J. & Watson, F.G.R. (Red.). The ecology of large mammals in central Yellowstone: sixteen years of integrated field studies. Academic Press, Terrestrial Ecology Series Volume 3. Sid. 541–577.
- Haukioja, E. & Salovaara, R. 1978. Summer weight of reindeer (*Rangifer tarandus*) calves and its importance for their future survival. – Reports from Kevo Subarctic Research Station 14: 14.
- Hebblewhite, M. & Pletscher, D. H. 2002. Effects of elk group size on predation by wolves. – Canadian Journal of Zoology 80: 800–809.
- Hebblewhite, M., White, C.A., Nietvelt, C.G., McKenzie, J.A., 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.
- Helldin, J.-O. 2004. Lynx predation on red fox and its secondary effect on prey populations. – Report, Swedish University of Agricultural Sciences, Riddarhyttan.
- Helldin, J.-O., Liberg, O. & Glöersen, G. 2006. Lynx (*Lynx lynx*) killing red foxes (*Vulpes vulpes*) in boreal Sweden – frequency and population effects. – Journal of Zoology 270: 657–633.
- Hernández, L. & Laundré, J.W. 2005. Foraging in the ‘landscape of fear’ and its implications for habitat use and diet quality of elk *Cervus elaphus* and bison *Bison bison*. – Wildlife Biology 11: 215–220.
- Heurich, M., Möst, L., Schauburger, G., Reulen, H., Sustr, P. & Hothorn, T. 2012. Survival and causes of death of European roe deer before and after Eurasian lynx reintroduction in the Bavarian forest national park. – European Journal of Wildlife Research 58: 567–578.
- Heurich, M., Zeis, K., Küchenhoff, H., Müller, J., Belotti, E., Bufka, L. & Woelfing B. 2016. Selective predation of a stalking predator on ungulate prey. – PLoS ONE 11(8): e0158449.
- Hobbs N.T., Andrén H., Persson J., Aronsson M., & Chapron G. 2012. Native predators reduce harvest of reindeer by Sami pastoralists. – Ecological Applications 22: 1640–1654.
- Inman R. 2007. Greater Yellowstone Wolverine Program Report. – Wildlife Conservation Society. 128 sidor.
- Jarnemo, A. & Liberg, O. 2005. Red fox removal and roe deer fawn survival – a 14-year study. – Journal of Wildlife Management 69: 1090–1098.
- Jedrzejewski, W.B., Jedrzejewska, B., Okarma, H. & Ruprecht AL. 1992. Wolf predation and snow cover as mortality factors in the ungulate community of the Bialoweiza National Park, Poland. – Oecologia 90:27–36.

- Jedrzejewski, W., Schmidt K., Miłkowski L., Jedrzejewska B. & Okarma H. 1993. Foraging by lynx and its role in ungulate mortality: the local (Białowieża Forest) and the Palaearctic viewpoints. – *Acta Theriologica* 38: 385–403.
- Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B., Okarma, H., Schmidt, K., Zub, K. & Musiani, M. 2000. Prey selection and predation by wolves in Białowieża Primeval Forest, Poland. – *Journal of Mammalogy* 81:186–202.
- 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.
- Jenkins, K.J. & Barten N.L. 2005. Demography and decline of the Mentasta caribou herd in Alaska. – *Canadian Journal of Zoology* 83: 1174–1188.
- Jobin, A., Molinari, P. & Breitenmoser, U. 2000. Prey spectrum, prey preference and consumption rates of Eurasian lynx in the Swiss Jura Mountains. – *Acta Theriologica* 45: 243–252.
- Jonsson, S. 1977. 70 mil i lodjurens spår. *Svensk Jakt* 115: 354–358.
- Jonsson, S. 1983. *Lodjur. Natur och Kultur*, Stockholm.
- Jonzén, N., Sand, H., Wabakken, P., Swenson, J.E., Kindberg, J., Liberg, O., Chapron, G. 2013. Sharing the bounty – Adjusting harvest to predator return in the Scandinavian human–wolf–bear–moose system. – *Ecological Modelling* 265: 140–148.
- Karlsson, J., Støen, O.-G., Segerström, P., Stokke, R., Persson, L.-T., Stokke, L.-H., Persson, S., Stokke, N.A., Persson, A., Segerström, E., Rauset, G.-R., Kindberg, J., Bischof, R., Ramberg-Sivertsen, T., Skarin, A., Åhman, B., Ängsteg, I. & Swenson, J. 2012. Björnpredation på ren och potentiella effekter av tre förebyggande åtgärder. – Rapport från Viltskadecenter 2012:6, ISBN: 978-91-86331-50-4.
- Kauffman, M.J., Brodie, J.F., & Jules, E.S. 2010. Are wolves saving Yellowstone's aspen? A landscape-level test of a behaviorally mediated trophic cascade. – *Ecology* 91: 2742–2755.
- Kindberg, J., Støen, O.G., Rauset, G.-R. & Karlsson, J. 2012. Brunbjörnars predation på älgkalvar i Norrbottens län. – Rapport utarbetad på uppdrag av regeringen (L2011/1478), Institutionen för Vilt, Fisk och Miljö, SLU Umeå.
- Kjellander, P., Gaillard, J.-M. & Hewison, M. 2005. Density-dependent responses of fawn cohort body mass in two contrasting roe deer populations. – *Oecologia* 146:521–530.
- Kojola, I., Huitu, O., Toppinen, K., Heikura, K., Heikkinen, S. & Ronkainen, S. 2004. Predation on European wild forest reindeer (*Rangifer tarandus*) by wolves (*Canis lupus*) in Finland. – *Journal of Zoology* 263: 229–235.

- Kojola, I., Tuomivaara, J., Heikkinen, S., Kilpeläinen, K., Keränen, J., Paasivaara, A. & Ruusila, V. 2009. European wild forest reindeer and wolves: endangered prey and predators. – *Annales Zoologici Fennici* 46: 416–422.
- Kortello, S.D., Hurd, T.E. & Murray, D.L. 2007. Interactions between cougars (*Puma concolor*) and gray wolves (*Canis lupus*) in Banff National Park, Alberta. – *Ecoscience* 14: 214–222.
- Koskela, A., Kaartinen, S., Aspi, J., Kojola, I., Helle, P. & Rytönen, S. 2013. Does grey wolf presence affect habitat selection of wolverines? – *Annales Zoologici Fennici* 50: 216–224.
- Krebs, J., Lofroth, E.C. & Parfitt, I. 2007. Multiscale habitat use by wolverines in British Columbia, Canada. – *Journal of Wildlife Management* 71: 2180–2192.
- Krofel, M., Jerina, K., Kljun, F., Kos, I., Potocnik, H., Ražen, N., Zor, P. & Žagar, A. 2014. Comparing patterns of human harvest and predation by Eurasian lynx *Lynx lynx* on European roe deer *Capreolus capreolus* in a temperate forest. – *European Journal of Wildlife Research* 60: 11–21.
- Kuhmunen, N. 2000. Renskötsel i Sverige förr och nu. Svenska samernas riksförbund.
- Kuijper, D.P.J., de Kleine, C., Churski, M., van Hooft, P., Bubnicki, J. & Jedrzejewska, B. 2013. Landscape of fear in Europe: wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża primeval forest, Poland. – *Ecography* 36: 1263–1275.
- Kuijper, D.P.J., Verwijmeren, M., Churski, M., Zbyryt, A., Schmidt, K., Jedrzejewska, B. & Smit, C. 2014. What cues do ungulates use to assess predation risk in dense temperate forests? – *PLoS ONE* 9: e84607.
- Kuijper, D.P.J., Sahlén, E., Elmhagen, B., Chamaillé-Jammes, S., Sand, H., Lone, K., Cromsigt, J.P.G.M. 2016. Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. – *Proceedings of the Royal Society B* 283: 20161625.
- Kunkel, K.E. & Pletscher, D.H. 2000. Habitat factors affecting vulnerability of moose to predation by wolves in southeastern British Columbia. – *Canadian Journal of Zoology* 78: 150–157.
- Landa, A., Andersen, R., Halunet, I., Henaug, C., Mathisen, J.H., Valnes, F., Fox, J.L., Holand, Ö. & Tveraa, T. 2001. Tapsrelaterte problemstillinger hos tamrein i Troms. – *NINA Fagrapport* 50: 1–44.
- Laundré, J.W., Hernández, L., & Altendorf, K.B. 2001. Wolves, elk, and bison: Reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, U.S.A. – *Canadian Journal of Zoology* 79: 1401–1409.

- Lenvik, D. & Aune, I. 1988. Selection strategy in domestic reindeer 4. Early mortality in reindeer calves related to maternal body weight. – AGRIS.
- Liberg, O., Bergström, R., Kindberg, J. & von Essen, H. 2010. Ungulates and their management in Sweden. – In: Apolloni, M, Andersen, R. and Putman R. (Red.). European ungulates and their management in the 21th century. – Cambridge university press.
- Liberg, O., Chapron, G., Wabakken, P., Pedersen, H.C., Hobbs, N.T., & Sand, H. 2012. Shoot, shovel and shut up: cryptic poaching slows restoration of a large carnivore in Europe. – Proceedings of the Royal Society B 279: 910–915.
- Liley, S. & Creel, S. 2008. What best explains vigilance in elk: characteristics of prey, predators, or the environment? – Behavioral Ecology 19: 245–254.
- 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., Støen, O.G., Odden, J., Ness, E., Gangås, L., Karlsen, J., Eide, N. & Andersen, R. 1996. Gaupe og rådyr i østre deler av Hedmark. – Norwegian Institute for Nature Research Oppdragsmelding 414: 1–38.
- Lone, K., Loe, L.E., Gobakken, T., Linnell, J.D.C., Odden, J., Remmen, J. & Mysterud, A. 2014 Living and dying in a multi-predator landscape of fear: roe deer are squeezed by contrasting pattern of predation risk imposed by lynx and humans. – Oikos 123: 641–651.
- Lopez-Bao, J.V., Mattisson, J., Persson, J., Aronsson, M. & Andrén, H. 2016. Tracking neighbours promotes the coexistence large carnivores. – Scientific Report 6: 23198 (9 sidor).
- Ludwig, G. 2007 Mechanisms of population declines in boreal forest grouse. – PhD-thesis, University of Jyväskylä, Jyväskylä Studies in Biological and Environmental Science 176, ISBN 978-951-39-2825-4.
- Månsson, J., Hauser, C.E., Andrén, H. & Possingham, H.P. 2011. Survey method choice for wildlife management: the case of moose *Alces alces* in Sweden. – Wildlife Biology 17: 176–190.
- Månsson, J., Prima, M.-C., Nicholson, K.L. Wikenros, C. & Sand, H. 2017. Group or ungroup – moose behavioural response to recolonization of wolves. – Frontiers in Zoology 14:10.
- 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. – Journal of Wildlife Management 69: 1691–1707.

- Mathisen, J.H. Landa, A., Andersen, R. and Fox, J.L. 2003. Sex-specific differences in reindeer calf behavior and predation vulnerability. – Behavioral Ecology 14: 10–15.
- Mattioli, L., Capitani, C., Gazzola, A., Scandura, M., Apollonio, M. 2011. Prey selection and dietary response by wolves in a high-density multi-species ungulate community. – European Journal of Wildlife Research 57: 909–922.
- Mattisson, J., Odden, J., Nilsen, E.B., Linnell, J.D.C., Persson, J. & Andrén, H. 2011a. Factors affecting Eurasian lynx kill rates and semi-domestic reindeer in northern Scandinavia: can ecological research contribute to the development of a fair compensation system? – Biological Conservation 144: 3009–3017.
- Mattisson, J., Andrén, H., Persson, J. & Segerström, P. 2011b. Influence of intraguild interactions on resource use by wolverines and Eurasian lynx. – Journal of Mammalogy 92: 1321–1330.
- Mattisson, J., Persson, J., Andrén, H. & Segerström, P. 2011c. Temporal and spatial interactions between an obligate predator, the Eurasian lynx, and a facultative scavenger, the wolverine. – Canadian Journal of Zoology 89: 79–89.
- Mattisson, J., Arntsen, G.B., Nilsen, E.B., Loe, L.E., Linnell, J.D.C., Odden, J., Persson, J. & Andrén, H. 2014. Does age and sex matter? Lynx predation on semi-domestic reindeer. – Journal of Zoology 292: 56–63.
- Mattisson, J., Rauset, G.R., Odden, J., Linnell, J.D.C., Andrén H. & Persson, J. 2016. Predation or scavenging? Prey body condition influences decision-making in a facultative predator, the wolverine. – Ecosphere 7(8):e01407.
- Mayer, K., Belotti, E., Bufka, L. & Heurich, M. 2012. Dietary patterns of the Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in the Bohemian Forest. – Säugetierkundliche Informationen 8: 447–453.
- McLaren, B.E. & Peterson, R.O. 1994. Wolves, moose, and tree rings on Isle Royale. – Science 266: 1555–1558.
- Mech, L.D. 1966. The wolves of Isle Royale. – In: Fauna of the National Parks of the US. Fauna series no. 7. Washington, DC: US Government Printing Office.
- Mech, L.D. 1970. The wolf: the ecology and behaviour of an endangered species. – Natural History Press. New York, NY.
- Mech, L.D. 2012. Is science in danger of sanctifying the wolf? – Biological Conservation 150: 143–149.
- Mejlgård, T., Loe, L.E., Odden, J., Linnell, J.D.C. & Nilsen, E.B. 2012. Lynx prey selection for age and sex classes of roe deer varies with season. – Journal of Zoology 289: 222–228.

- Melis, C., Jedrzejewska, B., Apollonio, M., Bartoń, K.A., Jedrzejewski, W., Linnell, J.D.C., Kojola, I., Kusak, J., Adamic, M., Ciuti, S., Delehan, I., Dykyy, I., Krapinec, K., Mattioli, L., Sgaydak, A., Samchuk, N., Schmidt, K., Shkvyrya, m., Sidorovich, V.E., Zawadzka, B. & Zhyla, S. 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.
- Melis, C., Basille, M., Herfindal, I., Linnell, J.D.C., Odden, J., Gaillard, J.-M., Høgda, K.-A. & Andersen, R. 2010. Roe deer population growth and lynx predation along a gradient of environmental productivity and climate in Norway. – *Ecoscience*, 17: 166–174.
- Messier, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with the North American moose. – *Ecology* 75: 478–488.
- Middleton, A.D, Kauffman, M.J., McWhirter, D.E., Jimenez, M.D., Cook, R.C., Cook, J.G., Albeke, S.E., Sawyer, H. & White, P.J. 2013. Linking anti-predator behaviour to prey demography reveals limited risk effects of an actively hunting large carnivore. – *Ecology Letters* 16: 1023–1030.
- Milanesi, P., Meriggi, A. & Merli, E. 2012. Selection of wild ungulates by wolves *Canis lupus* (L. 1758) in an area of the Northern Apennines (North Italy). – *Ethology Ecology & Evolution* 24: 81–96.
- Milleret, C. 2016. Spatial ecology of wolves in Scandinavia – From spatio-temporal dynamics of wolf pairs to wolf population dynamics. – PhD thesis, Faculty of Applied Ecology and Agricultural Sciences, Høgskolan i Hedmark.
- 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 *Lynx lynx*. – *Wildlife Biology* 12: 63–70.
- Moen J. & Danell Ö. 2003. Reindeer in the Swedish mountains: an assessment of grazing impacts. – *Ambio* 32: 397–402.
- 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., Molinari, P., Loison, A., Gaillard, J.-M., & Breitenmoser, U. 2004. Life cycle period and activity of prey influence their susceptibility to predators. – *Ecography* 27: 323–329.
- Molinari-Jobin, A., Zimmermann, F., Ryser, A., Molinari, P., Haller, H., Breitenmoser-Würsten, C., Capt, S., 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.

National Research Council 1997. Wolves, bears, and their prey in Alaska: biological and social challenges in wildlife management. – National Research Council, Washington D.C., USA.

Naturvårdsverket, 2013. Förvaltningsverktyg för förekomst av stora rovdjur baserat på en toleransnivå för rennärning. Redovisning av ett regeringsuppdrag. – Naturvårdsverket Rapport 6555.

Naturvårdsverket, 2014. Begäran om förslag till miniminivåer för björn, varg, järv och lodjur för rovdjursförvaltningsområden och län. – Naturvårdsverket Ärende NV-00552-14.

Nicholson K.L., Milleret, C., Månsson, J. & Sand, H. 2014. Testing the risk of predation hypothesis: the influence of recolonizing wolves on habitat use by moose. – *Oecologia* 176: 69–80.

Nieminen, M. 2010. The impact of large carnivores on the mortality of semi-domesticated reindeer (*Rangifer tarandus tarandus* L.) calves in Kainuu, southeastern reindeer-herding region of Finland. – *Rangifer* 30: 79–88.

Nieminen, M., Norberg, H. & Maijala, V. 2011. Mortality and survival of semi-domesticated reindeer (*Rangifer tarandus*) calves in northern Finland. – *Rangifer* 31: 71–84.

Nieminen, M., Norberg, H. & Maijala, V. 2013. Calf mortality of semi-domesticated reindeer. – *Rangifer* 33: 79–90.

Nilsen, E.B., Linnell, J.D.C., Odden, J. & Andersen, R. 2009a. Climate, season, and social status modulate the functional response of an efficient stalking predator: the Eurasian lynx. – *Journal of Animal Ecology* 78: 741–751.

Nilsen, E.B., Gaillard, J.-M., Andersen, R., Odden, J., Delorme, D., van Larere, G. & Linnell, J.D.C. 2009b. 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.

Norberg, H., Nieminen, M., Kumpula, J., Kojola, I. & Maijala, V. 2005. Cause-specific mortality of radio-collared reindeer calves: a summary report of calf mortality studies in the Finnish reindeer herding area 1997–2004. [In Finnish with an English summary] – *Kalaja riistaraportteja* 355: 1–65.

Norberg, H., Kojola, I., Aikio, P. & Nylund, M. 2006. Predation by golden eagle *Aquila chrysaetos* on semi-domesticated reindeer *Rangifer tarandus* calves in northeastern Finnish Lapland. – *Wildlife Biology* 12: 393–402.

Nordli, K. & Rogstad, M. 2016. Be aware of the big bad wolf: Intraguild interactions influence wolverine behavior at wolf kills. – Bachelor thesis, Faculty of Applied Ecology and Agricultural Sciences, Høgskolen i Hedmark.

- Norum, J.K., Lone, K., Linnell, J.D.C., Odden, J., Loe, L.E. & Mysterud, A. 2015. Landscape of risk to roe deer imposed by lynx and different human hunting tactics. – *European Journal of Wildlife Research* 61: 831–840.
- Nowak, S., Myslajek, R.W., Klosinska, A. & Gabrys, G. 2005. Patterns of wolf *Canis lupus* predation on wild and domestic ungulates in the Western Carpathian Mountains (S Poland). – *Acta Theriologica* 50: 263–276.
- Nowak, S., Myslajek, R.W., Klosinska, A. & Gabrys, G. 2011. Diet and prey selection of wolves (*Canis lupus*) recolonising Western and Central Poland. – *Mammalian Biology* 76: 709–715.
- Nybakk, K., Kjelvik, O. & Kvam, T. 1999. Golden eagle predation on semi-domestic reindeer. – *Wildlife Society Bulletin* 27: 1038–1042.
- Nybakk, K., Kjelvik, O., Kvam, T., Overskaug, K. & Sunde, P. 2002. Mortality of semi-domestic reindeer *Rangifer tarandus* in central Norway. – *Wildlife Biology* 8: 63–68.
- 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.
- Odden, J., Nilsen, E.B., & Linnell, J.D.C. 2013. Density of wild prey modulates lynx kill rates on free-ranging domestic sheep. – *PLoS ONE* 8(11), e79261.
- 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., Fretwell, S.D., Arruda, J. & Niemelä, P. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. – *American Naturalist* 118: 240–261.
- Oriol-Cotteril, A. Valeix, M., Frank, L.G. Riginos, C. & Macdonald, D.W. 2015. Landscapes of coexistence for terrestrial carnivores: the ecological consequences of being downgraded from ultimate to penultimate predator by humans. – *Oikos* 124: 1263–1273.
- Ordiz, A., Milleret, C., Kindberg, J., Månsson, J., Wabakken, P., Swenson, J.E. & Sand, H. 2015. Wolves, people, and brown bears influence the expansion of the recolonizing wolf population in Scandinavia. – *Ecosphere* 6(12): 284.
- Palomares, F. & Caro, T.M. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. – *American Naturalist* 153: 492–508.
- Pape R. & Löffler J. 2012. Climate change, land use conflicts, predation and ecological degradation as challenges for reindeer husbandry in northern Europe: What do we really know after half a century of research? – *Ambio* 41: 421–434.

- Pasanen-Mortensen, M. & Elmhagen, B. 2015. Land cover effects on meso-predator abundance in the presence and absence of apex predators. – *Acta Oecologica* 67: 40–48.
- Pasanen-Mortensen, M., Pyykönen, M. & Elmhagen, B., 2013. Where lynx prevail, foxes will fail – limitation of a mesopredator in Eurasia. – *Global Ecology and Biogeography* 22: 868–877.
- Pedersen, H.C., Wabakken, P., Arnemo, J.M., Brainerd, S. M., Brøseth, H., Hjeljord, O., Liberg, O., Sand H., Solberg, E., Zimmermann, B. & Wam, H.K. 2005. Rovvilt og Samfunn (RoSa). Det skandinaviske ulveprosjektet SKANDULV. Oversikt over gjennomførte aktiviteter i 2000–2004. – NINA Rapport 117, 78 pp.
- Pedersen, V.A., Linnell, J.D.C., Andersen, R., Andrén, H., Lindén, M. & Segerström, P. 1999. Winter lynx *Lynx lynx* predation on semi-domestic reindeer *Rangifer tarandus* in northern Sweden. – *Wildlife Biology* 5: 203–211.
- Persson, I.-L., Wikan, S., Swenson, J.E. & Mysterud, I. 2001. The diet of the brown bear *Ursus arctos* in the Pasvik Valley, northeastern Norway. – *Wildlife Biology* 7: 27–37.
- Persson, J. 2005. Female wolverine (*Gulo gulo*) reproduction: reproductive costs and winter food availability. – *Canadian Journal of Zoology* 83: 1453–1459.
- Persson, J. & Brøseth, H. 2011. Järv i Skandinavien – status och utbredning 1996–2010. – NINA Rapport 732. 39 s.
- Persson, J., Ericsson, G. & Segerström, P. 2009. Human caused mortality in the endangered Scandinavian wolverine population. – *Biological Conservation* 142: 325–331.
- Persson, J., Wedholm, P. & Segerström, P. 2010. Space use and territoriality of wolverines (*Gulo gulo*) in northern Scandinavia. – *European Journal of Wildlife Research* 56: 49–57.
- Peterson, R.O., Thomas, N.J., Thurber, J.M., Vucetich, J.A. & Waite, T.A. 1998. Population limitation and the wolves of Isle Royale. – *Journal of Mammalogy* 79: 828–41.
- Peterson, R.O., Vucetich, J.A., Bump, J.M. & Smith, D.W. 2014. Trophic cascades in a multicausal world: Isle Royale and Yellowstone. – *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 45: 325–45.
- Pulliaainen, E. 1981. Winter diet of *Felis lynx* L. in SW Finland as compared with the nutrition of other northern lynxes. – *Zeitschrift für Säugetierkunde* 46: 249–259.

- Pulliaainen, E., Lindgren, E. & Tunkkari, P.S. 1995. Influence of food availability and reproductive status on the diet and body condition of the European lynx in Finland. – *Acta Theriologica* 40: 181–196.
- Putman, R.J. & Staines B.W. 2004. Supplementary winter feeding of wild red deer *Cervus elaphus* in Europe and North America: justifications, feeding practice and effectiveness. – *Mammal Review* 34: 285–306.
- Putman, R.J., Apollonio, M. & Andersen, R. 2011. Ungulate management in Europe: problems and practices. – Cambridge University Press, Cambridge.
- Ratikainen, I.I., Panzacchi, M., Mysterud, A., Odden, J., Linnell, J.D.C. & Andersen, R. 2007. Use of winter habitat by roe deer at a northern latitude where Eurasian lynx are present. – *Journal of Zoology* 273: 192–199.
- Rauset, G.R., Kindberg, J. & Swenson, J.E. 2012. Modeling female brown bear kill rates on moose calves using global positioning satellite data. – *Journal of Wildlife Management* 76: 1597–1606.
- Rauset, G.R., Mattisson, J., Andrén, H., Charpon, G. & Persson, J. 2013. When species' ranges meet: assessing differences in habitat selection between sympatric large carnivores. – *Oecologia* 172: 701–711.
- Rauset, G.-R., Low, M., & Persson, J. 2015. Reproductive patterns result from age-related sensitivity to resources and reproductive costs in a mammalian carnivore – *Ecology* 96: 3153–3164.
- Rauset, G.R., Andrén, H., Swenson, J.E., Samelius, G., Segerström, P., Zedrosser, A., & Persson, J. 2016. National parks in northern Sweden as refuges for illegal killing of large carnivores. – *Conservation Letters* 9: 334–341.
- Ray, J.C., Redford, K.H., Steneck, R.S. & Berger, J. 2005. Large carnivores and the conservation of biodiversity. – Island Press, Washington D.C.
- Ripple, W.J. & Beschta, R.L. 2007. Restoring Yellowstone's aspen with wolves. – *Biological Conservation* 138: 514–519.
- Ripple, W.J. & Beschta, R.L. 2012. Trophic cascades in Yellowstone: the first 15 years after wolf reintroduction. – *Biological Conservation* 145: 205–213.
- 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., Fortin, J.K. & Robbins, C.T. 2013. Trophic cascades from wolves to grizzly bears in Yellowstone. – *Journal of Animal Ecology* 83: 223–233.

- Ripple, W.J., Estes, J.A., Beschta, R.L., Wilmers, C.C., Ritchie, E.G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M.P., Schmitz, O.J., Smith, D.W., Wallach, A.D. & Wirsing, A.J. 2014. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. – *Science* 343: 1241484.
- Ryd, Y. 2007 Ren och varg: samer berättar. – Natur & Kultur Allmänlitteratur, Stockholm. ISBN 978-91-27026-85-8.
- Sahlén, E. 2016. Indirect Effects of Predation in Human-Modified Landscapes. Doctoral Thesis, Faculty of Forest Sciences Department of Wildlife, Fish and Environmental Sciences, Swedish University of Agricultural Sciences. Umeå.
- Samelius, G., Andrén, H., Kjellander, P. and Liberg, O. 2013. Habitat selection and risk of predation: re-colonization by lynx had limited impact on habitat selection by roe deer. – *PLoS ONE* 8(9): e75469 (8 pages).
- Sand H. & Wikenros C. 2015. Hur påverkas avskjutningen av älg vid etablering av varg? – Fakta Skog 8. SLU. 4 s.
- Sand, H., Bergström, R., Cederlund, G., Östergren, M. & Stålfelt, F. 1996. Density-dependent variation in reproduction and body mass in female moose *Alces alces*. – *Wildlife Biology* 2: 233–245.
- Sand, H., Wikenros, C., Wabakken, P., & Liberg, O. 2006. Cross continental differences in patterns of predation: Will naïve moose in Scandinavia ever learn ? – *Proceedings of the Royal Society B* 273: 1421–1427.
- Sand, H., Wabakken, P., Zimmermann, B., Johansson, O., 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.
- Sand, H., Jonzén, N., Andrén, H. & Månsson, J. 2011. Adaptiv älgförvaltning nr 15: Strategier för beskattning av älg. – Fakta Skog Nr 24, 2011.
- Sand, H., Wikenros, C., Ahlqvist, P., Strømseth, T.H. & Wabakken, P. 2012a. Comparing body condition of moose (*Alces alces*) selected by wolves (*Canis lupus*) and human hunter's: consequences for the extent of compensatory mortality. – *Canadian Journal of Zoology* 90: 403–412.
- Sand, H., Vucetich, J.A., Zimmermann, B., Wabakken, P., Wikenros, C., Pedersen, H.C., Peterson, R.O. & Liberg, O. 2012b. Assessing the influence of prey-predator ratio, prey age structure and packs size on wolf kill rates. – *Oikos* 121: 1454–1463.
- Sand, H., Liberg, O., Flagstad, Ø., Wabakken, P., Åkesson, M., Karlsson, J., & Ahlqvist P. 2014. Den skandinaviska vargen – en sammanställning av kunskapsläget från det skandinaviska vargforskningsprojektet SKANDULV 1998–2014. – Rapport till Miljødirektoratet, Trondheim. 118 s.

- Sand, H., Eklund, A., Zimmermann, B., Wikenros, C. & Wabakken, P. 2016. Prey selection of Scandinavian wolves: single large or several small? – PlosONE 11(12): e0168062.
- Sandström, P., Cory, N., Svensson, J., Hedenås, H., Jougda, I. & Borchert, N. 2016. On the decline of ground lichen forests in the Swedish boreal landscape: Implications for reindeer husbandry and sustainable forest management. – Ambio 45: 415–429.
- Schmidt, K. & Kuijper, D.P.J. 2015. A “death trap” in the landscape of fear. – Mammal Research 60: 275–284.
- Schmidt, K., Jedrzejewski, W., Okarma, H. & Kowalczyk, R. 2009. Spatial interactions between grey wolves and Eurasian lynx in Białowieża Primeval Forest, Poland. – Ecological Research 24: 207–214.
- Schneider, M. 2008. Bulmarksvargen. Perioden september 2006-mars 2008. – Länsstyrelsen Västerbotten.
- Serrouya, R., McLellan, B.N. & Boutin, S. 2015. Testing predator-prey theory using broad-scale manipulations and independent validation. – Journal of Animal Ecology 84:1600–1609.
- Sidorovich, V.E. 2005. Relationship between prey availability and population dynamics of the Eurasian lynx and its diet in northern Belarus. – Acta Theriologica 51: 265–274.
- Sih, A. 1980 Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? – Science 210: 1041–1043.
- Sikku, O.J. & Torp, E. 2004. Vargen är värst: traditionell samisk kunskap om rovdjur. Jämtli förlag, Uddevalla, Sweden.
- Silvertown, J. 2015. Have ecosystem services been oversold? – Trends in Ecology and Evolution 30: 641–648.
- Sinclair, A.R.E. 1989. Population regulation in animals. – In: Cherrett, J.M. (red.). Ecological concepts. The contribution of ecology to an understanding of the natural world. Blackwell Scientific Publications, London. pp 197–241.
- Sinclair, A.R.E., Mduma, S. & Brashares, J.S. 2003. Patterns of predation in a diverse predator–prey system. – Nature 425: 288–290.
- Sinclair, A.R.E., Fryxell, J.M. & Caughley, G. 2006. Wildlife ecology, conservation and management. Second edition. – Blackwell Publishing.
- Sivertsen, T.R. 2017. Risk of brown bear predation on semi-domestic reindeer calves. Predation patterns, brown bear – reindeer interactions and landscape heterogeneity. – Doctoral thesis number 2017:50, Faculty of Veterinary Medicine and Animal Science, Swedish University of Agricultural Sciences.

- Sivertsen, T.R., Mysterud, A. & Gundersen, H. 2012. Moose (*Alces alces*) calf survival rates in the presence of wolves (*Canis lupus*) in southeast Norway. – *European Journal of Wildlife Research* 58: 863–868.
- Smietana W 2005. Selectivity of wolf predation on red deer in the Bieszczady Mountains, Poland. – *Acta Theriologica* 50: 277–288.
- Smith, D.W., Peterson, R.O. & Houston, D.B. 2003. Yellowstone after wolves. – *Bioscience* 53: 330–340.
- Solberg, E.J., Sand, H., Linnell, J.D.C., Brainerd, S.M., Andersen, R., Odden, J., Brøseth, H., Swenson, J.E., Strand, O., & Wabakken, P. 2003. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding: Store rovdyrers innvirkning på hjorteviltet i Norge: Økologiske prosesser og konsekvenser for jaktuttak og jaktutøvelse. – NINA Fagrapport 63.
- Stenset, N.E., Lutnæs, P.N., Bjarnadóttir, V., Dahle, B., Fossum, K.H., Jigsved, P., Johansen, T., Neumann, W., Opseth, O., Rønning, O., Steyaert, S.M.J.G., Zedrosser, A., Brunberg, S. & Swenson, J.E. 2016. Seasonal and annual variation in the diet of brown bears *Ursus arctos* in the boreal forest of south-central Sweden. – *Wildlife Biology* 22: 107–116.
- Stien, A. & Tveraa, T. 2014. Female mortality and herd collapse in reindeer – no firm evidence for the role of predation – *PLoS ONE* 9(10): e111509. – Comments.
- Støen, O.G., Zedrosser, A., Saebo, S. & Swenson, J.E. 2006. Inversely density-dependent natal dispersal in brown bears *Ursus arctos*. – *Oecologia* 148:356–364.
- Sunde, P. & Kvam, T. 1997. Diet patterns of Eurasian lynx *Lynx lynx*: what causes sexually determined prey size segregation? – *Acta Theriologica* 42: 189–201.
- Sunde, P., Overskaug, K. & Kvam, T. 1999. Intraguild predation of lynxes on foxes: evidence of interference competition? – *Ecography* 22: 521–523.
- Sunde, P., Kvam, T., Bolstad, J.P. & Bronndal, M. 2000. Foraging of lynxes in a managed boreal-alpine environment. – *Ecography* 23: 291–298.
- Svensk Naturförvaltning AB. 2011. Flyginventering av älg i Norrbotten Vintern 2010–2011 – Resultatblad 01-2011.
- Swenson, J.E., Dahle, B., Busk, H., Opseth, O., Johansen, T., Södernegr, A., Wallin, K. & Cederlund, G. 2007. Predation on moose calves by European brown bears. – *Journal of Wildlife Management* 71: 1993–1997.
- Tallian, A., Ordiz, A., Metz, M.C., Milleret, C., Wikenros, C., Smith, D.W., Stahler, D.R., Kindberg, J., MacNulty, D.R., Wabakken, P., Swenson, J.E. & Sand, H. 2017. Competition between apex predators? Brown bears decrease wolf kill rate on two continents. – *Proceedings of the Royal Society B* 284: 20162368.

- Tanner, J.T. 1975. The stability and the intrinsic growth rates of prey and predator populations. – *Ecology* 56: 855–867.
- Tovmo, M., Zetterberg, A., Brøseth, H. & Andrén, H. 2016. Bestandsovervåking av gaupe i 2016. Inventering av lodjur 2016. Bestandsstatus for store rovdyr i Skandinavia. – Bestandsstatus för stora rovdjur i Skandinavien. Nr 2 2016. 36 s.
- Tveraa, T., Fauchald, P., Henaug, C. & Yoccoz, N.G. 2003. An examination of a compensatory relationship between food limitation and predation in semi-domestic reindeer. – *Oecologia* 137: 370–376.
- Tveraa, T., Fauchald, P., Yoccoz, N.G., Ims, R.A., Aanes, R. & Högda, K.A. 2007. What regulate and limit reindeer populations in Norway? – *Oikos*, 116, 706–715.
- Tveraa, T., Stien, A., Bårdsen, B.-J., & Fauchald, P. 2013. Population densities, vegetation green-up, and plant productivity: Impacts on reproductive success and juvenile body mass in reindeer. – *PLoS ONE* 8(2): e56450.
- Tveraa, T., Stien, A., Brøseth, H. & Yoccoz, N.G. 2014. The role of predation and food limitation on claims for compensation, reindeer demography and population dynamics. – *Journal of Applied Ecology* 51: 1264–1272.
- Uboni A., Horstkotte T., Kaarlejärvi E., Sévêque A., Stammer F., Olofsson J., Forbes B. C. & Moen J. 2016. Long-term trends and role of climate in the population dynamics of Eurasian reindeer. – *PLoS ONE* 11: e0158359.
- Van Ballenberge, V. 1987. Effects of predation on moose numbers: A review of recent North American studies. – *Swedish Wildlife Research, Supplement* 1: 431–460.
- van Dijk, J., Gustavsen, L., Mysterud, A., May, R., Flagstad, Ø., Brøseth, H., Andersen, R., Andersen, R., Steen, H. & Landa, A., 2008. Diet shift of a facultative scavenger, the wolverine, following recolonization of wolves. – *Journal of Animal Ecology* 77: 1183–1190.
- Veisetaune, T. 2003. Moose *Alces alces* calf mortality in summer and subsequent responses in fecundity of the cow along a north-south gradient in Norway. – Master's thesis. Norwegian University of Life Sciences, Department of Ecology & Natural Resource Management, Ås, Norway.
- Vucetich, J. A. & Peterson, R. O. 2004a. The influence of prey consumption and demographic stochasticity on population growth rate of Isle Royale wolves, *Canis lupus*. – *Oikos* 107: 309–320.
- Vucetich, J.A. & Peterson, R.O. 2004b. The influence of top-down, bottom-up, and abiotic factors on the moose (*Alces alces*) population of Isle Royale. – *Proceedings of the Royal Society B* 271: 183–189.

- Vucetich, J.A., Peterson, R. & Schaefer, C.L. 2002. The effect of prey and predator densities on wolf predation. – *Ecology* 83: 3003–3013.
- Vucetich, J.A., Smith, D.W. & Stahler, D.R. 2005. Influence of harvest, climate, and wolf predation on Yellowstone elk, 1961–2004. – *Oikos* 111: 259–70.
- Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O. & Bjärvall, A. 2001. The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978–1998. – *Canadian Journal of Zoology* 79: 710–725.
- Wagner, C., Holzapfel, M., Kluth, G., Reinhardt, I. & Ansorge, H. 2012. Wolf (*Canis lupus*) feeding habits during the first eight years of its occurrence in Germany. – *Mammalian Biology* 77: 196–203.
- Weber, J.M. & Weissbrodt, M. 1999. Feeding habits of the Eurasian lynx in the Swiss Jura Mountains determined by faecal analysis. – *Acta Theriologica* 44: 333–336.
- White, P.J., Garrott, R.A., Hamlin, K.L., Cook, R.C., Cook, J.G. & Cunningham, J.A. 2011. Body condition and pregnancy in northern Yellowstone elk: evidence for predation risk effects? – *Ecological Applications* 21: 3–8.
- Whitten, K.R., Garner, G.W., Mauer, F.J. & Harris, R.B. 1992. Productivity and early calf survival in the Porcupine caribou herd. – *Journal of Wildlife Management* 56: 201–212.
- 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.
- Wikenros, C., Sand, H., Ahlqvist, P. & Liberg, O. 2013. Biomass flow and scavengers use of carcasses after re-colonization of an apex predator. – *PLoS ONE* 8(10): e77373.
- Wikenros, C., Sand, H., Bergström, R., Liberg, O., & Chapron G. 2015a. Response of moose hunters to predation following wolf return in Sweden. – *PLoS ONE* 10(4): e0119957.
- Wikenros, C., Kuijper, D.P.J., Behnke, R., & Schmidt, K. 2015b. Behavioural responses of ungulates to indirect cues of an ambush predator. – *Behaviour* 152: 1019–1040.
- Wikenros, C., Balogh, G., Sand, H., Nicholson, K.L. & Månsson, J. 2016. Mobility of moose – comparing the effects of wolf predation risk, reproductive status and seasonality. – *Ecology and Evolution* 2016: 1–11.
- Wikenros, C., Aronsson, M., Liberg, O., Jarnemo, A., Hansson, J., Wallgren, M., Sand H. & Bergström, R. 2017a. Fear or food – abundance of red fox in relation to occurrence of lynx and wolves. – *Scientific Reports* 7:9059.

Wikenros, C., Jarnemo, A., Frisé, M., Kuijper, D.P.J. & Schmidt, K. 2017b. Mesopredator behavioral response to olfactory signals of an apex predator. – *Journal of Ethology* 35: 161–168.

Wilmers, C.C., Stahler, D.R., Crabtree, R.L., Smith, D.W. & Getz, W.M. 2003. Resource dispersion and consumer dominance: scavenging at wolf- and hunter-killed carcasses in Greater Yellowstone, USA. – *Ecology Letters* 6: 996–1003.

Winnie, J., & Creel, S. 2007. Sex-specific behavioral responses of elk to spatial and temporal variation in the threat of wolf predation. – *Animal Behavior* 73: 215–225.

Winnie, J.A. 2012. Predation risk, elk, and aspen: tests of a behaviorally mediated trophic cascade in the Greater Yellowstone Ecosystem. – *Ecology* 93: 2600–2014.

Yom-Tov, Y., Kjellander, P., Yom-Tov, S., Mortensen, P. & Andrén, H. 2010. Body size in the Eurasian lynx in Sweden: dependence on prey availability. – *Polar Ecology* 33: 505–513.

Zedrosser, A., Lukkari-Arnesen, M., Steyaert, S.M.J.G., Kindberg, J., Persson, J., Aronsson, M. & Swenson, J.E. 2014. Use of experimental bait sites by wolverines in Dalarna, Gävleborg and Västerbotten counties, 2010–2012. – Report number 2014:3 from the Scandinavian Brown bear Research project and the Swedish wolverine Project. 29 sidor.

Zimmermann, B. 2014. Predatory behavior of wolves in Scandinavia. – PhD-thesis, Applied Ecology. Hedmark University College, Norway.

Zimmermann, B., Sand, H., Wabakken, P., Liberg, O. & Andreassen, H. 2015. Predator-dependent functional response in wolves: From food limitation to surplus killing. – *Journal of Animal Ecology* 84: 102–112.

Åhman B., Svensson K., & Rönnegård L. 2014a. High female mortality resulting in herd collapse in free-ranging domesticated reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) in Sweden. – *PLoS ONE* 9(10): e111509.

Åhman B., Svensson K., & Rönnegård L. 2014b. Reply – Female mortality and herd collapse in reindeer – no firm evidence for the role of predation – *PLoS ONE* 9(10): e111509. – Reply on Stien & Tveraa.

Bilaga 1

Data på predationstakt från olika studier av lodjur i Europa.

Studie	Område	Antal radiomärkta lodjur	Lo kategori	Bytesart	Predationstakt klövvilt/ 100 dagar	Täthet lodjur/100 km ²	Täthet rådjur/100 km ²
Breitenmoser & Haller 1993	Bern/Schweiz Valais/Schweiz	2 2	Alla Alla	rådjur+gems - -	20 19,6		
Jobin m.fl. 2000. Molinari-Jobin m.fl. 2002	Jura-bergen V. Schweiz	29	Hanar Honor	rådjur+gems - -	16,9 19,2	0,94-1,1	
Okarma m.fl. 1997	Bialowieza Ö Polen	11	Hanar Ensamhonor Hona+1 unge Hona+2 ungar Hona+3 ungar	rådjur+kronhjort - - - - - - - -	21,3 12,0 19,2 32,3 52,6	2,9	490
Belotti m.fl. 2014, 2015	Böhmen Tyskland/Tjeckien	10	Ad hane Ad hona Subadult hona Familjegrupp	rådjur - - - - - -	12,6 13,7 15,1 20,5	0,4-0,9	ca 300
Krofel m.fl. 2014	Dinaric mountains Slovenien	8	Ad hane Ad hona Subadult hona Familjegrupp	kronhjort - - - - - -	2,6 0,7 0,4 0,4		273
Gervasi m.fl. 2014 (vinter)	Södra Norge		Hanar Ensamhonor Familjegrupp	rådjur - - - -	9,0 8,9 10,8	0,24-0,28	
Nilsen m.fl. 2009a Asymptot för Typ II funktionell respons	SÖ Norge		Hanar Ensamhonor Familjegrupp	kronhjort - - - -	3,1 1,0 0,4		50-1000
Andrén & Liberg 2015	Bergslagen	17	Solitära Familjegrupp	rådjur - -	10 19	0,3-0,4	200-1000
			Hanar Ensamhonor Familjegrupp	rådjur - - - -	16,2 9,0 20,8	1,1	200-1000

Bilaga 2

Data på dödlighet hos renkalv från studier i Sverige, Norge och Finland, samt fördelningen på olika dödsorsaker.

Total dödlighet	Predation	Lodjur	Järv	Björn	Kungsörn	Varg	Rödräv	Okänt rovdjur	Annan/okänd dödlighet	Antal renar	Period	Område /Land	Referens
31,0 %	23,3 %	15,6 %		0 %		0 %	0 %	2,9 %	7,7 %	323	6 aug–15 april	Nord-Trøndelag / Norge	Nybakk m.fl. 1999, 2002
18,7 %				0 %	1,3 %	0 %	0 %			564	1 aug–20 dec	Nord-Trøndelag / Norge	Nybakk m.fl. 1999
20,9 %	16,0 %	8,8 %	1,3 %		0,6 %	0 %	0 %	5,2 %	5,2 %	252	jun–maj	Troms / Norge	Landa m.fl. 2001
13,1 %	8,6 %	3,4 %	4,7 %	0 %	0,3 %	0 %	0 %		3,3 %	796	jun/jul–april	Jåkhågassa / Sverige	Björvall m.fl. 1990
13,5 %	10,1 %	4,2 %	4,9 %		1,2 %	0 %	0 %		3,4 %	819	jun/jul–april	Umbyn / Sverige	Björvall m.fl. 1990
6,8 %	2,9 %	0 %	0 %	0,5 %	2,1 %	0 %	0,2 %		3,9 %	806	maj–oktober	Ivalo / Finland	Nieminen m.fl. 2013; Nieminen m.fl. 2011
8,0 %	3,6 %	0 %	0,5 %	0 %	3,0 %	0 %	0 %		8,3 %	919	maj–oktober	Käsvärsi / Finland	Nieminen m.fl. 2013; Nieminen m.fl. 2011
5,7 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	5,7 %	404	maj–oktober	Poikajärvi / Finland	Nieminen m.fl. 2013
9,7 %				2,0 %	0 %		0 %			580	maj–oktober	Oivanki / Finland	Nieminen m.fl. 2013
31,0 %	21,0 %		0 %			18,0 %	0 %	0 %	10,0 %	587	maj–oktober	Kalliluoma / Finland	Nieminen m.fl. 2013
8,5 %	4,5 %	0,6 %	0 %	0,4 %	3,4 %	0 %	0,2 %		4,0 %	621	22 juni/ 2 juli–31 januari	Lappi / Finland	Norberg al. 2006
30,7 %	21,5 %	2,8 %	0,7 %	6,2 %	0 %	11,8 %	0 %		9,2 %	546	maj–oktober	Halla / Finland	Nieminen m.fl. 2013; Nieminen 2010
34,6 %	24,2 %	3,1 %	0,8 %	7,0 %	0 %	13,3 %	0 %		10,3 %	546	maj–januari	Halla / Finland	Nieminen 2010

De stora rovdjurens effekter på annat vilt och tamren

RAPPORT 6792

NATURVÅRDSVERKET
ISBN 978-91-620-6792-2
ISSN 0282-7298

De stora rovdjurens effekter på annat vilt och tamren diskuteras ofta och det finns olika åsikter. Detta är en populärvetenskaplig kunskapssammanställning som främst fokuserar på björn, järv, lodjur, varg, rödräv och kungsörn, och deras bytesdjur. Den ger en översikt över vilka effekter som kan förväntas från vetenskaplig teori och vad undersökningar visat som studerat effekterna i fält. Kopplat till slutsatserna anges även vilka effekter som har starkt vetenskapligt stöd respektive var det vetenskapliga stödet är svagare eller saknas helt.

Rapportas čeahkkáigeassu ja loahppajurdagat leat jorgaluvvon davvisámegillii. Stuorra meahccealibiid váikkuhusat iežá luoduelliide ja bohccuide lea juoga mii ságastallo dávjá ja gávdnojit sierra oaivilat. Dát lea populearadiedalaš diehtooktiibidjan mii erenoamážit fokusere birdnii, geatkái, albasii, návdaí, riebanii ja goaskimii, ja daid bivddáhasaide. Dat addá oppalaš oainnu makkár váikkuhusaid sáhttá vuordit diedalaš teorijas ja maid guorahallamat vuosehit go leat iskan váikkuhusaid giettis. Čadnon loahppajurdagiidda diedihuvvo maid makkár váikkuhusain leat nanu diedalaš doarjja ja maid gos dat diedalaš doarjja lea heajut dahje ollát váilu.

