

## Ekosystemaspekter på älgförvaltning med stora rovdjur

*Henrik Andrén, Håkan Sand, Johan Månsson, Lars Edenius och Petter Kjellander*



# Inne- hålls- förteckning

- 1. Introduktion – älgförvaltning i ett större perspektiv ▪ 2
- 2. Ekosystem, näringsvävar och interaktioner mellan arter ▪ 3
  - 3. Störning av ett ekosystem ▪ 8
  - 4. Dynamiken rovdjur – bytesdjur – växter ▪ 9
- 5. Stora rovdjur och deras påverkan på andra arter ▪ 12
  - 6. Älgen i Skandinavien ▪ 24
  - 7. Slutsatser ▪ 33
- 8. Litteraturlista ▪ 34

Ekosystemaspekter på älgförvaltning med stora rovdjur  
Henrik Andrén, Håkan Sand, Johan Månsson, Lars Edenius och Petter Kjellander  
Version 1.1

Dnr SLU ua.Fe.2011.1.5-711  
Produktion SLU, 2011, uppdaterad 2019  
Projektledare produktion fackredaktör David Stephansson  
Grafisk form Mikaela Tobar & Viktor Wrangle, AD  
Omslag Henrik Andrén  
Upplaga PDF för egen utskrift  
Version 1.0 (december 2011)

## 1. Introduktion – älgförvaltning i ett större perspektiv

Älgen ingår som en av många andra arter i ett ekosystem, där den som alla andra arter påverkas av t.ex. både födotillgång och predation. Födotillgången påverkas i sin tur av människans markanvändning, t.ex. skogsbruk, och mängden av andra växtätare. Älgen påverkar inte bara sina födoväxter utan kan även påverka andra växtarter, andra växtätare och rovdjuren. Rovdjur som är beroende av älg påverkar i sin tur andra rovdjur och andra bytesdjur. När man förvaltar älgen, t.ex. genom jakt, påverkar man därför betydligt mer än bara älgpopulationen.

Inom modern förvaltning av naturresurser pratar man om ekosystemförvaltning. Ekosystemförvaltning innebär bland annat att förvaltningen ska främja biologisk mångfald och att naturresurserna ska utnyttjas på ett hållbart sätt. Ekosystemförvaltning innebär också att man ska bevara ekosystemets struktur och funktion för att upprätthålla ekosystemtjänster. Några uppenbara ekosystemtjänster som älgen erbjuder eller påverkar är produktionen av älg (kött), skog (genom bete på ekonomiskt värdefulla träd) och bär (genom bete på blåbärsris och lingonris). Samtidigt påverkar skogsbruket såväl trädslags-

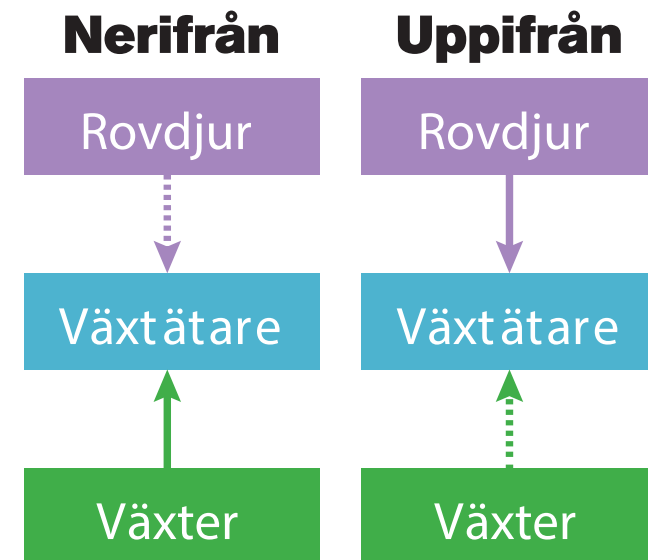
sammansättningen som förekomsten av bärris. Skogsbruket påverkar därmed tillgången på foder för älgen, samtidigt som älgen påverkar skogsproduktionen. Människan har under hela 1900-talet styrt älgpopulationen genom jakt och hållit älgpopulationen på en nivå långt under den biologiska bärförmågan där dödlighet och reproduktion är lika stora. Sedan början av 1990-talet har predation från varg och björn ökat i omfattning och påverkar älgpopulationens tillväxttakt. De stora rovdjuren kan påverka inte bara älgpopulationen utan de kan också ha indirekta effekter på många andra arter i ekosystemet, s.k. *kaskadeffekter*.

Den här rapporten inleds med en generell beskrivning av ekosystem, dess komponenter på olika nivåer i näringskedjan (trofinivåer) och sambanden dem emellan (näringsvävar) samt de processer som styr relationen mellan rovdjur, växtätare och växter. Därefter följer några exempel på hur stora rovdjur kan påverka andra arter. Slutligen beskriver vi hur älgen i Skandinavien har påverkats av både rovdjur och fodertillgång och hur älgen påverkar den biologiska mångfalden, samt vad detta innebär för älgförvaltningen.

## 2. Ekosystem, näringsvävar och interaktioner mellan arter

Ett ekosystem kan beskrivas som ett områdes "ekologiska samhälle" med de olika unika kemiska och fysikaliska processer som karakteriserar detta område. Det ekologiska samhället består av de olika levande populationer av djur, växter, svampar och bakterier som lever i området. En vanlig, men mycket 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 processerna (t.ex. 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 (figur 1), och dynamiken i detta ekosystem beror på hur mycket de olika trofinivåerna påverkar varandra. Ett ekosystem kan i huvudsak styras på två sätt, antingen nerifrån (producenterna styr) eller uppifrån (rovdjuren styr; figur 1).



Figur 1. Förenklade ekosystem med tre trofinivåer (rovdjur – växtätare/bytesdjur – växter). I nerifrånstyrda system (till vänster) styrs växtätarna/bytesdjuren av mängden växter. I uppifrånstyrda system (till höger) är det i stället rovdjuren som reglerar växtätarna/bytesdjuren.

## 2.1 Nerifrånstyrda system

I ett ekosystem där rovdjuren framförallt dödar gamla eller sjuka bytesdjur kommer växtätarnas dynamik främst att bestämmas av tillgången på föda eller på någon annan resurs som finns i begränsad mängd. Därför kommer antalet växtätare att regleras av täthetsberoende faktorer (ökande dödlighet och minskad reproduktion då tätheten av växtätare ökar). Växtätare kan förr eller senare nå den biologiska bärformåga som styrs av områdets naturgivna födoproduktion. I ett sådant system följer antalet rovdjur passivt med antalet bytesdjur, men rovdjuren har förhållandevis liten påverkan på antalet bytesdjur. Detta system styrs av processer som verkar nerifrån. Om rovdjuren försvinner i ett nerifrånstyrt system så blir det inga större förändringar i ekosystemets dynamik. Stöd för att ett system är nerifrånstyrt är att 1) ålder för könsmognad, reproduktionsframgång och dödlighet hos växtätarna är täthetsberoende och oftast orsakad av födobrist, att 2) växtätarnas tillväxttakt är täthetsberoende samt att 3) växtätarpopulationen inte påverkas om rovdjuren försvinner.

## 2.2 Täthetsberoende

Täthetsberoende processer gör att dödligheten ökar medan reproduktionen minskar då tätheten av individer i populationen ökar, vilket leder till att den relativa tillväxttakten minskar då tätheten ökar. Täthetsberoende processer är förvånansvärt dåligt uppmärksammade inom förvaltningen, trots att de kan ha stor betydelse

för det möjliga jaktuttaget. Om målet med förvaltningen är att stabilisera populations-tätheten vid en viss nivå måste uttaget anpassas till den aktuella tätheten och till tillväxttakten. Den absoluta tillväxttakten (ökning i antal individer) är som högst vid intermediär täthet. 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 då är hög. Vid riktigt höga tätheter kan s.k. årsklasseffekter eller kohorteffekter uppstå, vilket försvårar förvaltningen. Det handlar helt enkelt om årskullar som växer upp under så dåliga födobetingelser att de döms till att förbli lågproducerande djur under hela sitt liv, även om omvärldsförhållandena skulle förbättras avsevärt. Dessa djurs betydelse för tillväxttakten försvinner successivt med åren och i takt med att dessa årsklasser ersätts av nya årsklasser som vuxit upp under bättre förhållanden. Sammanfattningsvis kan man därför säga att även om det är väl dokumenterat att växtätare påverkas av täthetsberoende processer är dessa inte alldeles enkla att integrera i förvaltningen.

Täthetsberoende processer kan även ha sitt ursprung i tätheten av andra arter än den man är specifikt intresserad av. Detta fenomen uppstår t.ex. när de båda arterna konkurrerar om samma föda, s.k. mellanartskonkurrens. Om detta finns det dock betydligt mindre kunskap än om konkurrens inom enskilda arter. Det är dock uppenbart att om två arter till stor del utnyttjar samma föda så kommer ökade tätheter att leda till samma täthets-

beroende fenomen som när tätheten ökar inom en enskild art. En skillnad är dock att en av arterna i tvåartssystemet kan vara konkurrenssvagare och den kommer då att ha väldigt små möjligheter att uppnå höga tätheter så länge den konkurrerande arten är talrik.

## 2.3 Uppifrånstyrda system

Om rovdjuren däremot har så stor inverkan på bytesdjuren att predation är den främsta dödsorsaken bland bytesdjuren, kan rovdjuren hålla bytesdjuren på en nivå som ligger under den biologiska

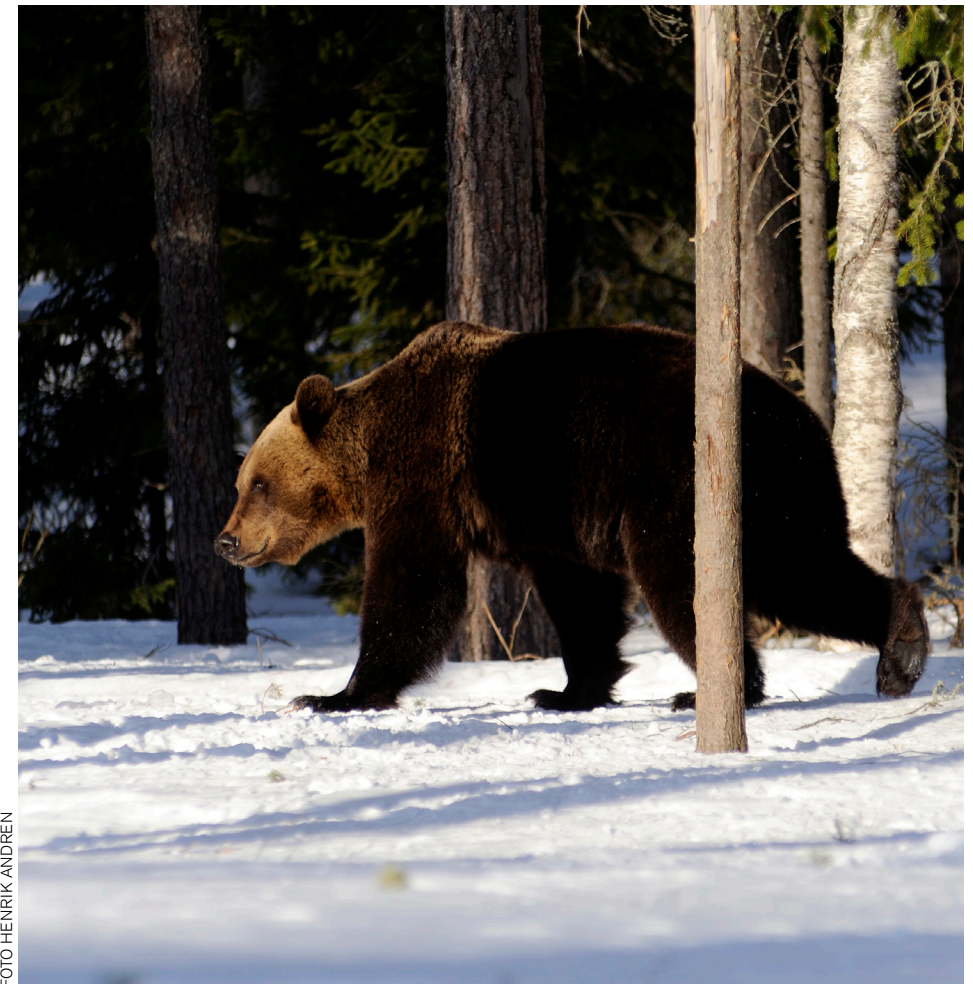


FOTO HENRIK ANDRÉN

bärförmågan för växtätarna. Växtätarnas födotillgång är i detta system inte begränsande, utan föda finns i överflöd. Tillgången på födoväxter påverkas alltså inte av betetrycket i detta fall, utan styrs av tillgången på de resurser (näringsämnen, ljus och vatten) som är nödvändiga för växternas tillväxt. Detta system styrs därför av processer som verkar uppifrån. Om rovdjuren försvinner i ett uppifrånstyrkt system förändras relationen mellan växtätare och växter, vilket gör att växtätarna återigen kommer att styras av processer som verkar nerifrån. Förändringar på en trofinivå (rovdjur) har alltså effekter inte bara på nästa trofinivå (växtätare) utan även på ytterligare en lägre trofinivå (växterna). Stöd för att ett system är uppifrånstyrkt är att 1) växtätarpopulationen väsentligen ökar om rovdjuren försvinner, att 2) dödligheten hos växtätare främst beror på predation och att 3) växterna påverkas negativt om rovdjuren försvinner. De indirekta effekterna av rovdjur på växter (via växtätare) är ett exempel på kaskadeffekter.

## 2.4 Trofinivåer och näringsvävar

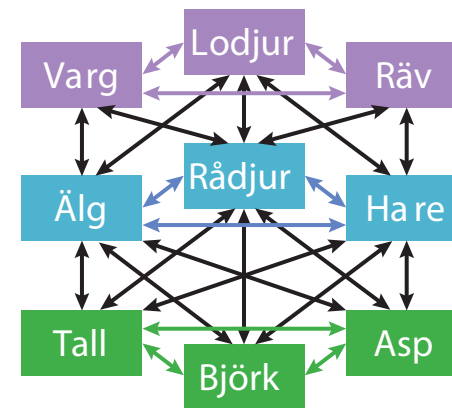
Denna beskrivning av ett ekosystem med tre linjärt ordnade trofinivåer är givetvis en mycket stark förenkling av naturliga ekosystem, men den ger trots allt en bild av hur dessa olika nivåer kan påverka varandra både direkt och indirekt. I studier av stora däggdjur har man funnit att

ekosystem kan styras på olika sätt. Några ekosystem styrs framförallt av processer som verkar nerifrån, medan andra ekosystem framförallt styrs av processer som verkar uppifrån. Man har också funnit system där båda processerna är verk-samma samtidigt, men att processernas styrka varierar över tiden. I ett nerifrånstyrkt system är predationen huvudsakligen kompensatorisk, dvs. predationen ersätter bara annan dödlighet som svält och sjukdomar. I ett uppifrånstyrkt system är predationen i stället huvudsakligen additiv, dvs. den läggs ovanpå annan dödlighet.

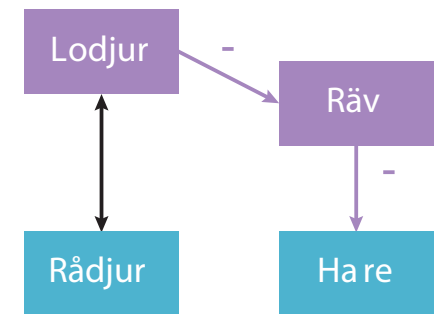
En mer komplex beskrivning av ett ekosystem är att arter är ordnade i ett nätverk av interaktioner både mellan och inom trofiska nivåer, s.k. *näringsvävar* (figur 2). I en näringsväv kan det alltså förekomma interaktioner inom samma trofinivå, t.ex. att olika arter av rovdjur påverkar varandra. Interaktioner inom trofinivåer handlar framförallt om konkurrens om resurser. Det förekommer födokonkurrens både mellan rovdjur och mellan växtätare, samt konkurrens mellan växter. En speciell interaktion förekommer mellan rovdjur, då de har kapacitet att döda varandra. Predation från stora rovdjur på mindre rovdjur kan ha stora ekosystemeffekter. Om de stora rovdjuren försvinner kan följden bli att antalet mindre rovdjur ökar och att deras bytesdjur i sin tur minskar i antal. Detta är ett annat exempel på kaskadeffekter, då förändringar i antalet stora rovdjur har en indirekt effekt även på de bytesdjur som inte är de stora rovdjurens huvudsakliga byten (figur 3).

Predation kan också påverka konkurrensförhållandet mellan bytesarter. Om ett rovdjur föredrar en viss bytesart som samtidigt är stark i konkurrensen om födoväxter, kan en konkurrenssvag växtätare gynnas i närvaro av rovdjur. Den konkurrenssvaga arten kan då minska om antalet rovdjur minskar, eftersom detta innebär ett minskat predationstryck på den konkurrensstarka arten. På samma sätt kan växtätare påverka konkurrensförhållandet

mellan växter. Konkurrensstarka växter kan ta över då betetrycket minskar, medan beteståliga växter tar över då betetrycket ökar. Växtätarnas påverkan på växtsamhället tyder på att man har högst artdiversitet vid ett intermediärt betetryck. Stora växtätare påverkar sin miljö inte bara genom sitt bete. De kan också påverka miljön genom sin spridning av växter, spillning, urin, tramp, trädfällning och grävning.



Figur 2. En näringsväv med interaktioner både inom och mellan olika trofinivåer. Ett exempel på interaktioner är att älgen påverkas både av tillgången på olika betesväxter och 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.



Figur 3. Exempel på hur predation mellan rovdjur indirekt kan påverka bytesdjur, en s.k. kaskadeffekt. Förekomst av lodjur har en negativ effekt på räv. Inom områden utan lodjur har förekomst av räv en negativ effekt på hare. Då lodjur etablerar sig i ett område kan det indirekt leda till att harpopulationen ökar, eftersom lodjurens predation på räv minskar tätheten av räv.

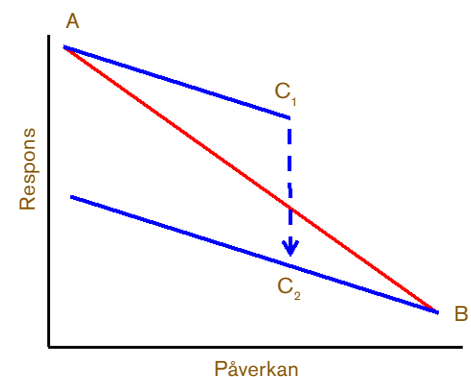
### 3 Störning av ett ekosystem

Arter som har stor effekt på ekosystemet, men som endast utgör en liten andel av ekosystemets individer kallas nyckelarter. Stora rovdjur kan vara nyckelarter om de har stor påverkan på bytesdjur som i sin tur påverkar växterna, eller om de har stor påverkan på mindre rovdjur som i tur påverkar sina bytesdjur. När ett stort rovdjur är en nyckelart i ett ekosystem styrs detta alltså av processer som verkar uppifrån, och förändringar i antalet rovdjur orsakar kaskadeffekter ner genom ekosystemet. Men ett stort rovdjur behöver inte nödvändigtvis vara en nyckelart.

Ett ekosystems svar på en yttre påverkan kan vara väldigt olika, beroende på hur stark denna påverkan är och på ekosystemets komplexitet och sammansättning (figur 4). Den enklaste formen av påverkan är när t.ex. ett växtsamhälles *sammansättning* inte förändras trots att ekosystemet påverkas mer och mer i takt med att växttätheten och betetrycket ökar. Om tätheten av växttätare sedan minskar sjunker även betetrycket på växterna. När tätheten av växttätare är tillbaka på

samma låga nivå som i utgångsläget, har även växtsamhället återfått sin ursprungliga sammansättning. Ekosystem där yttre påverkan har sådana kontinuerliga effekter är relativt enkla att restaurera, eftersom de återgår till ursprunget då påverkan försvinner.

En annan typ av påverkan kan leda till att tillståndet förändras och därför inte återgår till det ursprungliga även om påverkan gör det. Så blir fallet om t.ex. en ökad täthet av växttätare inte bara leder till ett ökat betetryck, utan också till att växtsamhällets sammansättning förändras. Vissa begärliga och hårt betade växter kan då försvinna och ersätts sedan av nya växtarter. Då tätheten av växttätare minskar sjunker betetrycket, men växtsamhället återfår inte sin ursprungliga sammansättning utan ett annat alternativt tillstånd i växtsamhället har uppstått. Ekosystem där olika alternativa tillstånd kan utvecklas är betydligt svårare att restaurera, då det inte räcker med att ta bort en viss typ av påverkan på systemet för att återfå det ursprungliga tillståndet.



Figur 4. Påverkan på två olika ekosystem med olika respons. Då en viss typ av påverkan ökar från A till B kommer ett ekosystem (röd linje) att förändras kontinuerligt, och om denna påverkan försvinner kommer ekosystemet att återgå sitt ursprungliga tillstånd (A). I ett annat ekosystem (blåa linjer) sker det också en kontinuerlig förändring, men bara fram till en punkt (C1) då ekosystemet hoppar till ett annat tillstånd (C2). Då påverkansfaktorn avtar kommer ekosystemet att följa en annan responslinje. Detta ekosystem har alltså två olika alternativa tillstånd (den övre och den undre blåa linjen) och det är inte säkert att man kan komma tillbaka till det ursprungliga tillståndet även om påverkan försvinner.



## 4 Dynamiken rovdjur – bytesdjur – växter

Rovdjurens påverkan på sina bytesdjur beror i princip på fyra faktorer: 1) antal rovdjur, 2) antal bytesdjur tagna per rovdjur och tidsenhet, 3) antal bytesdjur samt 4) bytesdjurens produktivitet.

Relationen mellan antalet rovdjur och bytesdjur kallas ofta rovdjurens *numeriska respons*. Det är ganska uppenbart att antalet rovdjur ofta kan bli fler när bytestillgången ökar, och färre när bytestillgången minskar. En alternativ beskrivning av numerisk respons är hur rovdjurspopulationens tillväxttakt är relaterad till tätheten av bytesdjur. Då det blir glesare mellan bytesdjuren ökar konkurrensen mellan rovdjuren, vilket kan leda till att både överlevnad och reproduktion minskar hos rovdjuren.

Med *funktionell respons* menas hur många bytesdjur en rovdjursindivid dödar per tidsenhet, t.ex. antal älgar dödade av en varg under en månad. Detta beskrivs ofta som rovdjurets predationstakt. Predationstakten kan också beskrivas som tidsintervall mellan två slagna byten. Här uttrycker vi det som antal slagna byten per tidsenhet och rovdjursindivid. Predationstakten ökar ofta med ökande täthet av byten, men ofta ökar den bara upp till en viss gräns för att sedan plana ut på en nivå där det inte längre är nödvändigt (eller ens möjligt) för rovdjuret att hinna ta fler byten per tidsenhet, den s.k. mättnadsnivån. För ett rovdjur som är specialist på ett byte ökar predationstakten snabbt med tätheten

av bytesdjuret och man når en mättnadsnivå redan vid låga bytestätheter. Det leder till att predationstakten är relativt konstant över ett stort intervall av bytestätheter.

Predationstakten på en bytesart kan också påverkas av tillgången på alternativa bytesarter. Relationen mellan predationstakt och tätheten av en viss bytesart blir då komplexare. Predationstakten blir då beroende av tätheten av de olika arterna, och rovdjuren kan skifta mellan arter beroende på deras relativa täthet.

Genom att kombinera rovdjurens numeriska och funktionella respons får man det totala antalet slagna bytesdjur per tidsenhet (totala responsen). Den totala responsen är produkten av predationstakten och antalet rovdjur vid varje given täthet av bytesdjur. Om man sätter det totala antalet slagna byten som procent av bytesdjurspopulationens storlek får man det s.k. predationsstrycket. Predationsstrycket anger hur stor andel av bytespopulationen som tas, t.ex. per år. Denna kunskap räcker dock inte för att förstå vilken effekt predationen har på bytespopulationen i ett längre perspektiv. För att få en uppfattning om hur bytespopulationen kommer att utvecklas framöver måste man sätta predationsstrycket i relation till bytespopulationens tillväxttakt. Om predationsstrycket är lägre än bytespopulationens tillväxttakt fortsätter bytespopulationen att växa, men om den är högre blir resultatet att bytespopulationen minskar.



Betande kron- och dovvilt i Skåne.

FOTO ANDERS JÄRNEBO

Hur stor inverkan rovdjuren har på bytespopulationen beror alltså bland annat på den senares tillväxttakt, vilken i sin tur beror på födotillgången. Om man ökar tillgången på föda för växtäternas påverkas även relationen mellan dessa och rovdjuren. Genom att kombinera data om rovdjurens funktionella och numeriska respons med data om bytesdjurens tillväxttakt i relation till fodermängden kan man bättre beskriva dynamiken mellan rovdjur, bytesdjur och växter. Sådana beräkningsmodeller kan ge en mängd olika utfall, allt från stabila jämviktslägen till cykliska förhållanden eller oregelbundna fluktuationer. Vilket utfall det blir beror bland annat på den biologiska bärkraften samt rovdjurens respektive bytesdjurens tillväxttakter och artsammansättning. En viktig slutsats från dessa dynamiska modeller är dock att nerifrånstyrda processer kan vara viktiga i vissa lägen, medan uppifrånstyrda processer kan vara viktiga i andra lägen. Om antalet rovdjur och bytesdjur fluktuerar, kan nerifrånstyrda processer dominera systemet då antalet rovdjur är lågt medan antalet bytesdjur är högt. Då antalet rovdjur ökar i relation till bytes-

djuren, ökar betydelsen av uppifrånstyrda processer och så småningom nås en nivå då rovdjuren har så stor effekt att bytesdjuren minskar i antal.

Vilken inverkan rovdjuren har på bytesdjuren påverkas mycket av deras respektive tillväxttakt. Om bytesdjuren har betydligt högre tillväxttakt än rovdjuren 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. I sådana enkla två-artsystem är det därmed möjligt för rovdjuren att reglera populationerna av sina respektive bytesdjur.

Möjligheterna för rovdjuren att reglera bytesdjuren beror också på 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 rovdjuren minskar rovdjurens möjligheter att reglera bytesdjuren.

## 5 Stora rovdjur och deras påverkan på andra arter

Vi har valt några exempel som visar hur stora rovdjur kan påverka andra arter (andra rovdjur, bytesdjur, växter). Efter som exempler ska vara av intresse för älgförvaltningen i Sverige har vi begränsat oss till stora däggdjur på nordliga breddgrader främst i boreal miljö.

### 5.1 Återinplantering av varg i Yellowstone, USA

Det första exemplet kommer från Yellowstones nationalpark i Wyoming i USA, som inrättades 1872. Ett av förvaltningsmålen då nationalparken bildades var att begränsa antalet rovdjur och 1926 var vargen utrotad. I frånvaro av varg ökade populationen av wapitihjort ("elk") till följd av minskat predationstryck. Det höga betestrycket på vide från wapiti gjorde att bävrarna så småningom försvann och 20–30 år efter att bävrarna hade försvunnit, försvann även bäverdammarna. Då bäverdammarna hade försvunnit ökade erosionen längs vattendragens stränder och grundvattennivån sjönk.

Den sänkta grundvattennivån ledde till att videts tolerans mot bete försämrades. En förändring av förvaltningsmålen för Yellowstones nationalpark ledde till att man 1995–1996 återintroducerade varg i nationalparken. Vargpopulationen

har sedan dess vuxit och vargens viktigaste bytesdjur, wapitin, har gått tillbaka medan mängden vide har ökat.

Inför vargintroduktionen gjordes prognoser för hur populationerna av varg och wapiti skulle komma att utvecklas. De populationsmodeller som användes förutspådde att wapitipopulationen skulle minska med 40 procent under en tioårsperiod, samtidigt som vargpopulationen snabbt skulle öka. Modellerna har visat sig ge en relativt bra beskrivning av utvecklingen av varg- och wapitipopulationerna. I dessa modeller antog man att predationen var additiv till annan dödlighet.

Samtidigt som man återintroducerade varg ökade jakttrycket på wapiti utanför nationalparken och detta sammanföll dessutom med några torra somrar och några hårda vintrar, vilket påverkade wapitipopulationen negativt. Minskningen i wapitipopulationen mellan 1995 och 2004 kan därför till stor del förklaras av ett ökat jakttryck och ogynnsam väderlek, medan vargens predation i huvudsak var kompensatorisk, dvs. predationen ersatte annan dödlighet såsom svält. Vargpredationen på wapiti var också relativt låg under åren direkt efter återintroduktionen och den var framförallt riktad mot kalvar och äldre individer. Jakttrycket på wapiti var betydligt större än vargpredationen, och jakten var dessutom riktad även mot



Bisonoxar i Yellowstones nationalpark.

FOTO HENRIK ANDRÉN

högreproduktiva individer. Jakten på wapiti skedde visserligen utanför nationalparken, men stora delar av wapitipopulationen i Yellowstone finns periodvis utanför parken och kan påverkas av jakten där. Trots ett relativt enkelt system och bra data på både rovdjur och bytesdjur är det alltså inte helt klart vad som var huvudorsaken (vargarna, jakten eller vädret) till nedgången hos wapiti. Skillnaderna mellan analyserna av data (wapitipopulationen i relation till väder och jakttryck) och prognoserna från populationsmodellerna (varg-wapiti-relationen) beror antagligen främst på hur stor andel av predationen som är additiv respektive kompensatorisk.

Den kraftigt sänkta tätheten av wapiti har lett till ett betydligt lägre betestryck på strandvegetationen (främst vide och asp), som därmed har kunnat återhämta sig. Detta har också lett till att tätheten av småfåglar (tättingar) som häckar i strandvegetationen har ökat. Det sänkta betestrycket på vide och asp har förklarats av både en direkt minskning av wapitipopulationen och av beteendeförändringar hos djuret, som i närvaro av varg undviker områden där risken för vargpredation är hög (strandnära områden).

Ett sänkt betestryck på vide efter wapitipopulationens nedgång under senare delen av 1990-talet har gjort att vide-





FOTO HENRIK ANDRÉN

Wapiti i Yellowstone.

bestånden i viss mån har återhämtat sig, men videt har fortfarande en begränsad utbredning och det tål bete sämre än tidigare då grundvattennivån är lägre. Ekosystemet har därmed gått från ett tillstånd med talrika bäverdammar och betydande videsnår i dalarna till ett alternativt tillstånd med få eller inga bäverdammar och en begränsad utbredning av vide.

Sedan vargen introducerades 1995 har populationen av prärievarg gått tillbaka kraftigt genom direkt predation från varg, trots att tillgången på kadaver har förbättrats för asätare sedan vargen återintroducerades. Den totala mängden kadaver under ett år har inte ökat, men tillgången är jämnare fördelad under året. Under perioden utan varg fanns det framförallt kadaver under senvintern då svältriskan är som störst för växtätare. Med varg finns det i stället kadaver under hela året, vilket gynnar asätare. Men för prärievargen innebär vargens närvaro samtidigt en risk att bli dödad av varg. Den negativa inver-

kan av ökad predation är tydligen större än fördelen med ökad kadavertillgång, eftersom populationen av prärievarg har minskat kraftigt.

Återintroduktionen av varg till Yellowstone tas ofta fram som ett tydligt exempel på hur stora rovdjur som vargen påverkar hela ekosystemet och att ekologiska processer restaureras. Det har skett stora förändringar i ekosystemet sedan varg återintroducerades 1995, men alla förändringar beror troligen inte på vargen. Till och med den kanske viktigaste förändringen, minskningen av wapitipopulationen, kan till största delen ha orsakats av ett högre jakttryck och av väderförhållanden och inte av varg. Vide och asp har återhämtat sig, men har sämre tolerans för bete. Vissa ekologiska processer som styr grundvattennivån, har inte restaurerats utan man har fått ett alternativt tillstånd som det kommer att ta väldigt lång tid att återställa. Bävern har dock ökat under senare år.

## 5.2 Älg – varg på Isle Royale

Ett annat välstuderat exempel på växelverkan mellan stora rovdjur och bytesdjur kommer från ön Isle Royale i Lake Superior (Övre sjön) i USA. Här har man följt både varg- och älgpopulationerna sedan slutet av 1950-talet. Under de första 20 åren växte först älgpopulationen, varefter vargpopulationen ökade och pressade ner älgpopulationen (uppifrånstyrda processer). Ökningstakten i vargpopulationen var som störst ett antal år efter toppen i älgtäthet. Detta berodde främst på åldersstrukturen i älgpopulationen, eftersom vargarna föredrar unga och äldre älgar. Några år efter toppen i älgtäthet fanns det fler äldre älgar som var tillgäng-

liga för vargarna, dvs. bytestillgången för vargarna var inte bara relaterad till älgtätheten utan också till åldersstrukturen i älgpopulationen. Även under nästa 20-årsperiod växte älgpopulationen, men denna gång följde inte vargpopulationen efter. Sedan kraschade älgpopulationen, mycket beroende på överbetning (nerifrånstyrda processer). Även i detta relativt enkla system (ett stort rovdjur med ett huvudsakligt bytesdjur) är alltså effekten av uppifrånstyrda och nerifrånstyrda processer olika under olika perioder. Med fler arter i systemet ökar också antalet interaktioner mellan arter och förändringarna i djurpopulationen kommer att



Svensk bäver.

FOTO HENRIK ANDRÉN

### 5.3 Stora rovdjur – klövvilt i Bialowieza

I östra Polen ligger Bialowieza nationalpark. I parken finns varg och lodjur, samt visent, älg, kronhjort, rådjur och vildsvin. Kronhjort är det viktigaste bytesdjuret för varg, medan rådjur är viktigast för lodjur. Effekterna av varg och lodjur är olika för dessa bytesdjur. Populationerna av varg och lodjur samt deras bytesdjur har varierat mycket i storlek under 1900-talet. Bytesdjuren jagades hårt under båda världskrigen och minskade då, medan varg och lodjur ökade under samma perioder.

För samtliga bytesdjur var tillväxttakten täthetsberoende, dvs. tillväxttakten minskade med ökande täthet hos arten. Tillväxttakten för visent och älg (de största

arterna) påverkades dessutom av tätheten av de andra arterna, dvs. det förekom en viss mellanartskonkurrens. Tillväxttakten hos vildsvin påverkas förutom av vildsvinstätheten också av tillgången på ekologin. Men påverkan från varg och lodjur på tillväxttakten för visent, älg och vildsvin var relativt liten. För de föredragna bytesdjuren (kronhjort för varg och rådjur för lodjur) påverkades tillväxttakten däremot framförallt av förekomsten av varg respektive lodjur och i viss mån av tätheten hos arten, medan årsmedeltemperatur hade betydligt mindre effekt. Betydelsen av uppifrån- respektive nerifrånstyrda processer i ett och samma ekosystem kan variera beroende på bytesdjurens kroppstorlek och tillväxttakt.



Kronhind i Bialowieza.

FOTO ANDERS JARNEMO

### 5.4 Lodjur – rådjur i Skandinavien

I de centrala och södra delarna av Skandinavien är rådjuret det viktigaste bytesdjuret för lodjur. Lodjurets födoval är typiskt för en specialist, predationstakten ökar snabbt redan vid låga rådjurstätheter och når en konstant nivå mycket snabbt, då predationstakten inte längre ökar med rådjurstätheten.

Lodjuret påverkas av rådjurstäthet på många sätt; när rådjuren blir fler, blir lodjuren tyngre och får fler ungar och de minskar också storleken på sina hemområden. Lodjuret är ett effektivt rovdjur som enkelt dödar kapitala råböcker och högproduktiva rågetter. Lodjurspredationen är därför till största delen additiv till annan dödlighet och samspelet mellan lodjur och rådjur styrs till stor del av uppifrånstyrda processer. Rådjurspopulationer kan därför påverkas starkt av lodjur. I Norge var minskningen i rådjurspopulationen snabbare i områden med lodjur och med ett kärmare klimat, framförallt längre vintrar.

Vid en jämförelse av rådjurstätheter över hela Europa fann man att tätheten styrdes både av växtlighetens produktivitet, klimat och förekomst av lodjur och varg. Den relativa effekten av rovdjur ökade med minskande produktivitet, dvs. rovdjuren sänkte tätheten av rådjur mer i områden med låg växtproduktion och hårda vintrar, och därmed påverkas rådjurspopulationer av både uppifrån- och nerifrånstyrda processer.



FOTO HENRIK ANDRÉN



FOTO JOHAN MÅNSSON

## 5.5 Varg och lodjur – räv i Skandinavien

Räv är en art som har en stor inverkan på sina bytesdjur, vilket märktes då rävskaabben härjade som värst och rävpopulationen minskade och lokalt försvann under 1970-talet och 1980-talet. Under denna period ökade tätheten av hare, skogshöns och rådjur. Normalt påverkas rävpopulationens storlek av tillgången på sork och därmed påverkas även rådjurens tillväxttakt indirekt av sorktillgången, via rävens predation på nyfödda kid. När det är gott om sork minskar predation på kid eftersom räven helt fokuserar på sorkar. När sorkpopulationer kraschar drabbas rådjuren extra hårt, eftersom de många överlevande rävarna då måste söka alternativa bytesdjur, som rådjurskid. Av samma orsak ökar rävens predation på hare och skogshöns när det är ont om sork, vilket leder till minskade tätheter av dessa bytesdjur under sådana år.

Räven kan påverkas av både varg och lodjur. Det innebär att varg och lodjur via sin effekt på räv kan ha en indirekt påverkan på rävens bytesdjur, i synnerhet de mindre bytesdjuren som inte är så betydelsefulla för varg och lodjur (kaskadeffekter). Till exempel så kan lodjur döda räv, ibland för att äta den, men ibland lämnas räven orörd vilket kan tyda på att lodjuret ser räven som en konkurrent som den vill bli av med. Räven skulle alltså kunna påverkas negativt av förekomst av stora rovdjur och det kan i sin tur påverka rävens bytesdjur.

Under hela 1800-talet och i början av 1900-talet minskade både varg och lodjur, samtligt som antalet rävar ökade. Denna ökning i rävpopulationen kan delvis tillskrivas minskade populationer av varg och lodjur. Men hur starkt räven



FOTO HÅKAN SAND



FOTO JOHAN MÅNSSON

påverkades av de stora rovdjuren berodde även på produktiviteten i landskapet. Relationen mellan ökningen i rävpopulationen och minskningarna i varg- och lodjurspopulationerna var starkare i södra Sverige och relationen var betydligt svagare i norra Sverige. En möjlig förklaring är att rävpopulationen i norra Sverige är kraftigt födobegränsad under sorkcykelns bottenår. Dessutom är rävens födotillgång generellt sett lägre i norr än i syd, vilket bör ha inneburit att räven i norr blev födobegränsad vid lägre tätheter än i syd då varg- och lodjurspopulationerna minskade.

I Sverige har lodjuren återkoloniserat södra Svealand under 1990-talet och mellan 1996 och 2004 minskade rävpopulationen i norra Örebro län. Denna minskning kan förklaras av en ökad dödlighet hos räv orsakad av lodjur. Efter lodjurens återkolonisation har dock rävens konsumtion av rådjur ökat, troligen därför att

räven utnyttjar lodjursdödade rådjur. För räven står lodjurets närvaro alltså både för en risk, i form av en ökad dödlighet, och en ny födokälla i form av rådjurskadaver – men för rävpopulationens utveckling verkar den negativa effekten av ökad dödlighet vara större än den positiva.

I Finland finns lodjur huvudsakligen söder om renskötselområdet. Lodjurspopulationen är tätast i öster men det sker en expansion västerut (viltinventeringar från 1989–2005). Populationerna av räv och hare påverkades på olika sätt beroende på hur tät lodjurspopulationen var. I östra Finland, med en tät lodjurspopulation, ökade tätheten av både lodjur och hare med landskapets produktivitet, medan tätheten av räv inte påverkades – vilket tyder på att rävpopulationen regleras av lodjur på en nivå under den man skulle förvänta sig utifrån resurstillgången. I sydvästra Finland där lodjurstätheten var relativt låg ökade däremot tätheten av räv



FOTO JOHAN MÅNSSON

med landskapets produktivitet, medan hare inte påverkades och förmodligen reglerades på en låg nivå av rävpredation. Relationerna mellan lodjur, räv och hare tycks alltså styras av processer som verkar både uppifrån och nerifrån.

Räv är den vanligaste besökaren vid vargdödade älgar och älgkadaver kan vara en betydelsefull resurs för rävarna. Snöspårningar i och utanför vargrevir visade dock inte på någon skillnad i tätheten av räv.

Rävtätheten tycks alltså påverkas av många faktorer, både uppifrån- och nerifrånstyrda processer, och förekomst av stora rovdjur har inte nödvändigtvis negativa effekter på rävpopulationen. Stora rovdjur kan också gynna räven genom att erbjuda en jämn tillgång på föda i form av kadaver. Men det finns också en risk med att besöka ett kadaver. För en räv verkar risken att dödas vara större vid ett lodjursdödat rådjur än vid en vargdödad älg.

## 5.6 Lodjur och järv inom renskötselområdet

Lodjur och järv samexisterar inom renskötselområdet och samspelet mellan dem påverkar deras predation på ren. Lodjuret är ett utpräglat rovdjur medan järven både är en opportunistisk jägare och en asätare. För lodjur är renen det huvudsakliga bytesdjuret och lodjurens predationstakt påverkas av tillgången på ren. Även för järv är renar den viktigaste födokällan och lodjursdödade renar är viktiga för järvarna.

I ett område med relativt hög täthet av både lodjur och järv (Jokkmokksfjällen) var den tillgängliga biomassan i form av lodjursdödade renar (när lodjuret ätit klart) ungefär dubbelt så stor som järvar-

nas födobehov. Lodjuren påverkas dock relativt lite av att järvarna utnyttjar deras kadaver. Troligtvis har även andra asätare, som korp och kungsörn, stor betydelse för hur snabbt ett renkadaver försvinner. Men lodjuren kan ha stor betydelse för järven, då födotillgången (i form av mängden kadaver) påverkar reproduktionsframgången hos järv. Det finns inte heller några tecken på att lodjur eller järvar skulle döda varandra, utan lodjur och järv tycks alltså kunna samexistera inom renskötselområdet utan att påverka varandra negativt. Det är snarare så att järven påverkas positivt av förekomst av lodjur.



FOTO PETER SEGERSTRÖM

## 5.7 Varg och lodjur i Sverige

Vargen återkoloniserade Svealand under 1990-talet. Då fanns lodjur redan i norra Svealand och lodjuren återkoloniserade södra Svealand före vargen. Vargen skulle kunna ha en negativ påverkan på lodjur, både via födokonkurrens och via predation på lodjur. Älg är det viktigaste bytet för vargen, men den dödar även rådjur och skulle därmed kunna sänka tätheten av rådjur utan att påverkas själv. Däremot skulle en minskad rådjurstillgång kunna påverka lodjuren. Men den geografiska fördelningen av lodjursfamiljegrupper (hona med ungar) påverkades dock inte av etableringen av vargrevir. Man har inte heller hittat något lodjur som har dödats av varg. Inte heller fanns det någon skillnad i lodjursungarnas överlevnad innan-

för och utanför vargrevir. Lodjurshonor som upplevde en etablering av vargrevir inom sina hemområden påverkades inte heller av detta, utan de behöll samma hemområden.

Varg och lodjur tycks alltså kunna leva i samma områden utan att den större och dominerande arten (varg) har någon tydlig negativ inverkan på den mindre artens (lodjur) utbredning och överlevnad. Frånvaron av negativa interaktioner mellan lodjur och varg beror sannolikt på att det i vargens huvudsakliga utbredningsområde fortfarande är relativt gott om bytesdjur samt att det dominerande bytesdjuret för varg utgörs av älg medan lodjuren är specialiserade på rådjur.



Kadaver av älgkalv



FOTO HENRIK ANDRÉN

## 5.8 Varg – älg i Skandinavien

Älgen är det viktigaste bytesdjuret för varg i Skandinavien idag. Mer än 95 procent av vargens födobehov täcks av älg. Av de vargdödade älgarna under vintern (oktober–maj) var 74 procent kalv, 12 procent ettåringar, 7 procent 2–10 år och 7 procent äldre än 11 år. Under sommaren (juni–september) var 90 procent årskalvar och resterande 10 procent ettåringar. Predationstakten är högre under sommaren, eftersom en årskalv erbjuder mindre mängd biomassa. Sammantaget dödar en vargflock ungefär 120 ( $\pm 20$ ) älgar per år och det finns ingen relation mellan predationstakt och flockstorlek. Däremot utnyttjar stora vargflockar mer av de dödade älgarna och lämnar därmed mindre biomassa till asätare.

En del av vargens predation är kompensatorisk eftersom ca 10 procent av älgar som dödas under vintern troligen skulle ha dött av svält. Vargarnas påverkan på älgpopulationen beror på både älgtätheten

och vargtätheten. Vargtätheten kan också omvänt beskrivas med revirstorlek och effekterna av vargens predation blir betydligt större i ett litet revir vid en given predationstakt och älgtäthet.

## 5.9 Björn – älg i Skandinavien

Björnen är en allätare, men älgkalvar är en viktig födoresurs under våren och försommaren. De flesta älgkalvarna dödas innan kalvarna är två månader gamla. Vuxna älgar dödas ibland av björnar, men detta är mindre vanligt än att kalvar dödas. Studier från Dalarna visar att en vuxen björn dödar ungefär 6–7 älgkalvar per år. Inom detta studieområde dödades totalt 26 procent av alla älgkalvar av björn, men delar av björnens predation på älgkalvar kompenseras eftersom älgkor som tidigt förlorat sin kalv i större utsträckning fick tvillingar året efter.

## 6 Älgen i Skandinavien

### 6.1 Utrotningshotad till talrik

Den svenska älgpopulationen ökade från väldigt låga nivåer i början av 1900-talet till höga nivåer i början av 1980-talet. Ökningstakten var som störst under 1970-talet. De stora skillnaderna i älgtäthet under 1900-talet kan sättas in i ett populationsdynamiskt perspektiv. Då tätheten ökar förväntar man sig att överlevnad och reproduktion ska sjunka eftersom konkurrensen om resurser ökar, s.k. täthetsberoende, om inte mängden resurser har förändrats. Om däremot mängden resurser ökar i samma takt

som tätheten ska man inte förvänta sig någon effekt av täthet på överlevnad och reproduktion. Det är ett exempel på nerifrånstyrda processer, vilket man bör förvänta sig för älg under 1900-talet då de stora rovdjuren saknades funktionellt; rovdjurens täthet var alltså så låg att de hade väldigt liten inverkan på bytesdjuren, samtidigt som hyggesbruket ökade födotillgången och konkurrensen om födan minskade genom att skogsbetet av tamdjur som kor, får och hästar successivt upphörde.



FOTO JOHAN MÅNSSON

### 6.2 Födobegränsning och täthetsberoende

I fyra olika områden i Sverige ökade älgtätheten från ungefär 5 älgar/1000 hektar under 1960-talet till mer än 20 älgar/1000 hektar vid toppen runt 1982–1984, för att sedan sjunka till drygt 10 älgar/1000 hektar under senare delen 1980-talet och början av 1990-talet. Generellt minskade älgarnas kroppsvikter med tätheten i dessa fyra områden. Från ett av områdena hade man även tillgång till reproduktionsdata. Sannolikheten att föda tvillingkalvar ökade med älgkons kroppsvikt, men den påverkades också negativt av älgtätheten. I relation till skillnaderna i älgtäthet var förändringarna i kroppsvikt och reproduktion relativt små. En förklaring till de svaga täthetseffekterna kan vara att mängden resurser (t.ex. unga tallar) ökade i ungefär samma utsträckning som älgpopulationen. Det innebär att mängden resurser per individ inte förändrades nämnvärt trots att älgtätheten ökade.

Andra studier från Skandinavien visar också på täthetsberoende effekter. I ett experiment i Västergötland sänkte man älgtätheten i några områden medan andra områden fungerade som kontrollområden med oförändrad hög täthet som jämförelse. Kroppsvikten hos unga älgar (kalvar och fjolingar) samt reproduktionen hos ungar älgkor ökade då i de områden där tätheten sänktes. Reproduktionsökningen var i dessa områden en direkt effekt av de ökande kroppsvikterna. Förändringar i betesmönstret hos älgarna tydde också på



FOTO JOHAN MÅNSSON

att täthetsberoendet berodde på födobegränsning. En långtidsstudie av älgar i Norge visade att både kroppsvikten hos unga älgar (kalvar och fjolingar) och reproduktionen påverkades av tätheten, men också att väderbetingelser under både sommar och vinter till viss del påverkade kroppsvikt och reproduktion.

Förändringar i älgtäthet påverkar betetrycket, men även andra faktorer kan påverka betetrycket. En långtidsstudie visade att älgens betetryck på tall också berodde på mängden tallfoder i landskapet. Studien visade även att snödjupet har betydelse; när det var mycket snö utnyttjade älgarna ungskog mer, medan äldre skog och myrmarker utnyttjades mindre. I ungskog finns foder för älgar främst på de yngre träden, medan fodret

i äldre skog och på myrmark främst finns i fältskiktet i form av bärris och ljung. Även i experimentet i Västergötland, där man sänkte älgtätheten i några områden, var betestrycket relaterat till både älgtäthet och fodermängd.

### 6.3 Älgens inverkan på växtsamhället

Älgens bete kan påverka den biologiska mångfalden både positivt och negativt. Betet kan ses som en form av störning som kan förändra förutsättningarna drastiskt för enskilda plantor, men även för hela växtsamhällen. Det kan ske direkt genom att betningen dödar utsatta växter eller indirekt genom att betade växter missgynnas i konkurrensen med andra, obetade växter. Ett högt betestryck på björk i kärva klimatlägen kan leda till att tall ersätter gran, då granen behöver skydd av björk vid etableringen. Bet-

ningen kan skapa utrymme för konkurranssvaga växter, men den kan också, vid för hårt betestryck, ta kål på beteskänsliga växter. Således beror utgången av betet på hur hårt betestrycket är. I teorin utgör ett ”lagom hårt” betestryck den bästa förutsättningen för hög biologisk mångfald, eftersom det då skapas utrymme för konkurranssvaga växter medan de betade växterna fortfarande finns kvar. I en experimentell studie kunde man visa att antalet kärlväxter var högst vid ett måttligt älgbete, vilket är ett stöd för idén om högst biologisk mångfald vid intermediär störning. Betet kan dessutom förändra strukturen (arter och växtsätt) i växtsamhället, vilket kan vara både positivt och negativt för den biologiska mångfalden. Ett lagom hårt bete skapar fler olika livsmiljöer eftersom det då finns både konkurranssvaga växter samt betade och obetade träd i systemet.

I det ovan nämnda experimentet visade man även att produktionen av förna

minskade med ökad älgtäthet, vilket i sin tur påverkade vissa insekter. Ett högt betestryck kan även förändra strukturen eller växtsättet hos de betade växterna eller hämma växternas höjdtillväxt. Det har i småskaliga experiment visats att blomningen, och därmed föryngring genom blomning, hos vissa växter kan hämmas till följd av bete, samtidigt som andra växters blomning kan öka till följd av bete. Älgbete kan alltså direkt påverka växterna, men även andra arter som utnyttjar växterna.

Asp är ett betydelsefullt träd för många organismer, t.ex. insekter och lavar, och då särskilt de äldre, långsamväxande asparna. Samtidigt är asp en mycket begärlig betesväxt för älg och andra stora växtätare. Intensiv betning av älg på asp skulle alltså kunna påverka både förekomst och föryngring hos asp. Studier visar att inväxningen av äldre aspträd kan fördröjas tre till åtta år till följd av betning. Rekryteringen av nya aspar beror till stor del på överlevnaden bland småträd, men överlevnaden påverkas endast i liten utsträckning av betningen. Storskaliga förändringar i mängden asp och andra betesbegärliga trädslag i skogslandskapet är resultatet av komplexa interaktioner mellan förändrade störningsmönster – främst utebliven brandstörning, minskad hävd, intensifierat skogsbruk och ökande klövviltpopulationer. Det gör att betestrycket inte ska studeras isolerat från annan påverkan. Förutom betningen påverkas växtsamhällena av djurens spridning av växtfröer, tramp, urin och spillning samt fejning av horn.



FOTO JOHAN MÅNSSON



Stambrott på björk.

FOTO JOHAN MÅNSSON

## 6.4 Jakten styr populationen

Under 1900-talet har älgpopulationen varit i konstant god tillväxt. Reproduktionen, och därmed tillväxttakten, har i viss mån varit täthetsberoende. Men jakten har varit den helt dominerande dödsorsaken och den har styrt älgtätheten i stort. Älgpopulationens tillbakagång efter toppåren 1982–1984 berodde på den ökade jakt som då var ett klart uttalat förvaltningsmål. Jakten har i stora drag anpassats till älgpopulationens storlek, men det har ibland skett med en viss tidsfördröjning. Denna tidsfördröjning i kombination med ofullständig kunskap om populationens storlek kan leda till oönskade ökning eller minskningar. Människan har genom sin jakt styrt älgpopulationen och förhindrat att älgpopulationen har nått sin biologiska bärförmåga, där dödlighet och reproduktion är lika stora och populationen inte längre fortsätter att öka. Människan har alltså hållit älgpopulationen på nivåer som möjliggjort en relativt hög tillväxttakt (älgpopulationen har legat långt under sin biologiska bärförmåga) och man har mer eller mindre konsekvent skjutit den årliga nettoproduktionen. Människan har alltså styrt ekosystemet både uppifrån, genom älgjakt, och nerifrån, genom ett skogsbruk som påverkar fodermängden.



FOTO JONAS MALMSTEN



Bergslagskog.

FOTO HENRIK ANDRÉN

## 6.5 Rovdjuren tar plats

Sedan början av 1990-talet har vargpopulationen ökat och vargens predation på älg ökar därmed i omfattning. Man undrar givetvis vad som händer med älgpopulationen med växande populationer av både varg och björn. Den skandinaviska älgpopulationen skiljer sig på många sätt från de älg-, kronhjorts- och wapiti-populationer som beskrivits tidigare, då människan i Skandinavien har haft och fortsatt har mycket stor påverkan både på

fodermängden genom skogsbruket och på älgpopulationen genom jakten.

Älg utgör det viktigaste bytesdjuret för varg i Skandinavien. Vargarnas predation i vargreviren är omfattande och skulle kunna leda till en minskande älgpopulation. En avgörande faktor är hur jakten på älg anpassas då vargar etablerar sig i ett område. Genom att studera jaktuttaget i områden där vargar hade etablerat sig



kunde man jämföra jaktuttaget under en femårsperiod före vargetableringen med femårsperioden efter vargetableringen. Avskjutningen blev betydligt lägre under perioden efter vargens ankomst. Minskningen i avskjutning var till och med något större än den beräknade effekten av vargens predation. Dessutom minskade jakttrycket på älgkor efter vargetableringen, vilket ledde till en ökad produktion i älgpopulationen. Förändringen i jakttrycket skedde samma år som vargetableringen; man hade alltså ingen tidsfördröjning i det förändrade jaktuttaget, sannolikt för att man hade god kunskap om när vargetableringen skedde. I motsats till detta förekommer det ofta en tidsfördröjning i jaktuttaget då en älgpopulation ökar eller minskar i områden utan varg, sannolikt för att man inte har den direkta kunskapen om den lokala älgpopulationen. I områden där vargar etablerade sig kompenseras predation från varg genom ett minskat jakttryck. Man kan säga att jägarna därmed reagerade funktionellt på att ytterligare ett rovdjur började beskatta den lokala älgpopulationen.

## 6.6 Rovdjur och kadaver

Efter etablering av varg i ett område kommer mängden kadaver i området öka, men samtidigt minskar mängden slaktrester från älgjakten och antalet självdöda älgar. I områden utan varg når asätarnas tillgång på biomassa en tydlig topp i oktober och november, under älgjakten.

Denna topp finns kvar även i områden med varg, men den är lägre. Den stora skillnaden är att tillgången på kadaver är betydligt jämnare fördelad över året i områden med varg. Mängden biomassa för asätare under vår och försommar, då den är som lägst, beräknades vara dubbelt så stor i områden med varg. Järven, som ofta utnyttjar kadaver, kan påverkas av förekomst av varg och i centrala Norge dominerade älgjävrens födointag i områden med varg, medan ren var viktigare i andra områden. Vargen kan alltså förbättra födosituationen för järv och därmed öka detta djurs möjlighet att kolonisera nya områden. Detta kan vara en bidragande orsak till att järven under de senaste åren har koloniserat skogsområden i Mellansverige, som i stort sammanfaller med vargens utbredning.

## 6.7 Björnens predation på älg

Under våren är älgkalvar en viktig födokälla för björn, och i områden med en tät björnpopulation dödas relativt många älgkalvar. Men en studie från Dalarna visade att björnens predation på älgkalv ledde till att man minskade jakttrycket på älgkalv under hösten. Älgjakten anpassades därmed till viss del till predationen från björn. En annan effekt var att älgkor som tidigt förlorat sin kalv genom björnpredation i större utsträckning fick tvillingar året efter. Delar av björnens predation på älgkalvar kompenseras alltså av en något högre reproduktion.



## 6.8 Älgtäthet, betestryck och kaskadeffekter

Älgtätheten påverkar betestrycket på foderväxterna, men även mängden foder har betydelse för betestrycket. Hur påverkas då älgpopulationen och älgens effekter på den biologiska mångfalden av att vargen har återkoloniserat Skandinavien och att björnpopulationen har vuxit i Sverige? Älgpopulationen har inte minskat i storlek trots att dessa stora rovdjur har stor påverkan på tillväxten i älgpopulationen. Detta beror på att jakten har anpassats (minskat) till ett ökat uttag från stora rovdjur i områden med varg och björn. Älgtätheten i ett område styrs alltså fortfarande till största delen av jaktuttaget, även om det finns varg och björn i området. Eftersom älgtätheten generellt inte uppvisar några större förändringar i områden med förekomst av varg och björn (undantaget lokalt i vissa områden), ska man heller inte förvänta sig att få se de stora kaskadeffekter som man funnit i andra delar av världen då stora rovdjur har

återkoloniserat ett område. En tydlig effekt av de stora rovdjuren är dock att mängden biomassa för asätare är jämnare fördelad mellan olika årstider. I områden där man funnit kaskadeffekter av återkolonisation av stora rovdjur är det ofta flera faktorer vid sidan av de stora rovdjuren som bidrar till förändringarna i ekosystemet.

Fram till idag finns varg främst i Svealand och det viktigast bytesdjuret är älg. Om vargen skulle etablera sig i södra Sverige, där det finns relativt höga tätheter av andra bytesdjur (kronhjort, dovhjort, rådjur och vildsvin) som vargen utnyttjar, blir vargarnas påverkan på älgpopulationen mindre än i områden där älgen är det helt dominerande bytesdjuret. Vilken bytesart som kommer att dominera vargens bytesval och hur stor inverkan vargpredationen kommer att ha på dessa bytespopulationer kommer att bestämmas av lokala förutsättningar och tätheter av de olika bytesarterna.



Vildsvinssugga

## 7 Slutsatser

- Älgpopulationen i det svenska skogslandskapet är starkt påverkad av människan, både genom att markanvändningen, främst skogsbruket, påverkar fodermängden och genom att älgjakten så gott som helt styr älgpopulationens storlek.
- Etableringen av varg och en ökad björnpopulation minskar tillväxttakten i älgpopulationen, men jaktuttaget i områden med varg och björn anpassas (sänks) ofta till den förändrade tillväxttakten, så att tätheten av älg i dessa områden i stort sett inte förändras. Även i områden med varg och björn är det alltså fortfarande älgjakten som har störst betydelse för älgtätheten.
- I ett älgförvaltningssystem som anpassat sig till förekomst av varg och björn, så att älgtätheten egentligen inte påverkas av förekomst av varg och björn, ska man inte förvänta sig några större kaskadeffekter i form av ett lägre betestryck och därmed inte heller en ökad biologisk mångfald bland växter, fåglar och insekter likt det man sett i andra områden med betydligt mindre mänsklig påverkan (t.ex. Yellowstone).
- Även om älgtätheten primärt inte sänks då det finns varg och björn i ett område, kan rovdjuren ändå påverka älgens betesmönster. Älgen kan till exempel komma att undvika områden med högre predationsrisk. Kunskaperna om hur älgens betesmönster och habitatval påverkas i närvaro av rovdjur är idag dock väldigt dåliga.
- Älgens effekter på biologisk mångfald styrs främst av tätheten, som i sin tur främst styrs av jakten. Genom jakt kan man alltså påverka älgens effekter på biologisk mångfald. Jakten måste dock ta hänsyn till förekomst av varg och björn såvida inte avsikten är att sänka tätheten av älg. För närvarande är dock älgens inverkan på den biologiska mångfalden betydligt mindre än skogsbrukets.
- En tänkbar ekosystemeffekt av vargetablering är att den under året jämnare tillgången på kadaver skulle göra det lättare för järven att expandera och etablera sig i vargområden. Däremot är det mera oklart hur andra arter, som t.ex. räv, påverkas av vargetablering.
- Vargens effekter på älgpopulationen blir mindre om vargen etablerar sig i södra Sverige, med dess täta populationer av kronhjort, dovhjort, rådjur och vildsvin.

## 8 Litteraturlista

- Austrheim, G., Solberg, E.J. & Myrsterud, A. 2011. Spatio-temporal variation in large herbivore pressure in Norway during 1949–1999: has decreased grazing by livestock been countered by increased browsing by cervids? *Wildlife Biology* 17: 286–298.
- Bilyeu, D.M., Cooper, D.J. & Hobbs, N.T. 2008. Water tables constrain height recovery of willow on Yellowstone's northern range. *Ecological Applications* 18: 80–92.
- Boyce, M.S. & Anderson, E.M. 1999. Evaluating the role of carnivores in the greater Yellowstone ecosystem. I: Clark, T.W., Curlee, A.P., Minta, S.C. & Kareiva, P.M. (red.). *Carnivores in ecosystem – the Yellowstone experience*. Yale University Press. Sid. 265–283.
- Broman, E. 2003. Environment and moose population dynamics. Doktorsavhandling. Department of Environmental Science and Conservation, Faculty of Science, Göteborg University.
- Creel, S., Winnie, J.Jr., Maxwell, B., Hamlin, K. & Creel, M. 2005. Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology* 86: 3387–3397.
- Creel, S. & Christianson, D. 2009. Wolf presence and increased willow consumption by Yellowstone elk: implications for trophic cascades. *Ecology* 90: 2454–2466.
- Danell, K., Bergström, R., Duncan, P. & Pastor, J. 2006. Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation. *Conservation biology* 11. Cambridge university press.
- Edenius, L., Ericsson, G., Kempe, G., Bergström, R. & Danell, K. 2011. The effect of changing land use and browsing on aspen abundance and regeneration: a 50-year perspective from Sweden. *Journal of Applied Ecology* 48: 301–309.
- 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.
- Engelmark, O. 1993. Early post-fire tree regeneration in a Picea-Vaccinium forest in northern Sweden. *Journal of Vegetation Science* 4: 791–794.
- Fortin, D., Beyer, H.L., Boyce, M.S., Smith, D.S., Duchesne, T. & Mao, J.S. 2005. Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology* 86: 1320–1330.
- 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.
- Helldin, J.-O. & Danielsson, A. 2007. Changes in red fox *Vulpes vulpes* diet due to colonisation by lynx *Lynx lynx*. *Wildlife Biology* 13: 475–480.
- Herfindal, I., Linnell, J.D.C., Odden, J., Nilsen, E.B. & Andersen, R. 2005. Prey density, environmental productivity and home range size in the Eurasian lynx (*Lynx lynx*). *Journal of Zoology* 265: 63–71.
- Hester, A.J., Bergman, M., Iason, G. & Moen, J. 2006. Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. I: Danell, K., Bergström, R., Duncan, P. & Pastor, J. (red.). *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*. Conservation biology 11. Cambridge university press. Sid. 97–141.
- Johnston, D.B., Cooper, D.J. & Hobbs, N.T. 2011. Relationship between groundwater use, water table and recovery of willow on Yellowstone's northern range. *Ecosphere* 2 article 20.
- Jedrzejska, B. & Jedrzejski, W. 1998. Predation in vertebrate communities. The Białowieża primeval forest as a case study. *Ecological studies* 135. Springer-Verlag, Berlin.
- Kjellander, P. & Nordström, J., 2003. Cyclic voles, prey switching in red fox, and roe deer dynamics – a test of the alternative prey hypothesis. *Oikos* 101: 338–344.
- 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.
- Mao, J.S., Boyce, M.S., Smith, D.S., 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.
- Mattisson, J., Andrén, H., Persson, J. & Segerström, P. 2011. The influence of intraguild interactions on resource use by wolverine and Eurasian lynx. *Journal of Mammalogy*. 92: 1321-1330.
- McLaren, B.E. & Peterson, R. 1994. Wolves, moose and tree-rings on Isle Royale. *Science* 266: 1555–1558.
- Melis, C., Jedrzejska, B., Apollonio, M., Barton, K. A., Jedrzejski, W., Linnell, J. D. C., Kojola, I., Kusak, J., Adamic, M., Ciuti, S., Delehan, I., Dykyy, I., Krapinec, K., Mattioli, L., Sagaydak, A., Samchuk, N., Schmidt, K., Shkvryra, 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, G.-M., Högda, 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.
- Månsson, J. 2009. Environmental variation and moose *Alces alces* density as determinants of spatial-temporal heterogeneity in browsing. *Ecography* 32: 601–612.
- Nilsen, E.B., Linnell, J.D.C., Odden, J. & Andersen, R. 2009. Climate, season, and social status modulate the functional response of an efficient stalking predator: the Eurasian lynx. *Journal of Animal Ecology* 78: 741–751.
- Palomares, F. & Caro, T.M. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *American Naturalist* 153: 492–508.
- Persson, J. 2005. Female wolverine (*Gulo gulo*) reproduction: reproductive costs and winter food availability. *Canadian Journal of Zoology* 83: 1453–1459.
- 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. Wolves and the ecology of fear: can predation risk structure ecosystems? *BioScience* 54: 755–766.
- 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., Wabakken, P., Zimmerman, B., Johansson, Ö., 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., Wikenros, C., Wabakken, P. & Liberg, O. 2006a. Cross-continental differences in patterns of predation: will naive moose in Scandinavia ever learn? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 1421–1427.
- Sand, H., Wikenros, C., Wabakken, P. & Liberg, O. 2006b. Effects of hunting group size, snow depth and age on the success of wolves hunting moose. *Animal Behaviour* 72: 781–789.
- Sinclair, A.R.E., Metzger, K., Brashares, J.S., Nkwabi, A., Sharam, G. & Fryxell, J.M. 2010. Trophic cascades in African savannas: Serengeti as a case study. I: Terborgh, J. & Estes,

- J.A. (red.). Trophic cascades. Predators, prey and the changing dynamics of nature. Island press, Washington, USA. Sid. 255–274.
- Smith, D.W., Peterson, R. & Houston, D.B. 2003. Yellowstone after wolves. *BioScience* 53: 330–340.
- Solberg, E.J., Saether, B.-E. Strand, O. & Loison A. 1999. Dynamics of a harvested moose population in a variable environment. *Journal of Animal Ecology* 68: 186–204.
- Soulé, M.E., Estes, J., Miller, B. & Honnold, D.L. 2005. Strongly interacting species: conservation policy, management and ethics. *BioScience* 55: 168–176.
- Suominen, O., Persson, I.-L., Danell, K., Bergström, R. & Pastor, J. 2008. Impact of simulated moose densities on abundance and richness of vegetation, herbivorous and predatory arthropods along a productivity gradient. *Eco-geography* 31: 636–645.
- Swensson, J.E., Dahle, B., Busk, H., Opseth, O., Johansen, T., Söderberg, A., Wallin, K. & Cederlund, G. 2007. Predation on moose calves by European brown bears. *Journal of Wildlife Management* 71: 1993–1997.
- Terborgh, J. & Estes, J.A. 2010. Trophic cascades. Predators, prey and the changing dynamics of nature. Island press, Washington, USA.
- Wallin, K., Bergström, R. & Vikberg, M. 1995. Population density and inbreeding effect on moose *Alces alces* reproduction. *Wildlife Biology* 1: 225–231.
- 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.
- van Dijk, J., Andersen, T., May, R., Andersen, R., Andersen, R. & Landa, A. 2008. Foraging strategies of wolverines within a predator guild. *Canadian Journal of Zoology* 86: 966–975.
- Vucetich, J.A., Smith, D.S. & Stahler, D.R. 2005. Influence of harvest, climate and wolf predation on Yellowstone elk, 1961–2004. *Oikos* 111: 259–270.
- Vucetich, J.A. & Peterson, R. 2004. The influence of top-down, bottom-up and abiotic factors on the moose (*Alces alces*) population of Isle Royale. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 271: 183–189.
- Vucetich, J.A., Peterson, R. & Schaefer, C.L. 2002. The effect of prey and predator densities on wolf predation. *Ecology* 83: 3003–3013.
- Wikenros, C., Sand, H., Liberg, O. & Andrén, H. 2010a. Competition between recolonizing wolves and resident lynx in Sweden. *Canadian Journal of Zoology* 88: 271–279.
- Wikenros, C., Liberg, O., Sand, H. och Andrén, H. 2010b. Lodjur och varg – som katt och hund eller...? Fakta Skog, Nr 3, 2010. Sveriges lantbruksuniversitet.
- Wikenros, C. 2011. The return of the wolf. Effects on prey, competitors and scavengers. *Acta Universitatis agriculturae Sueciae* 2011: 85. Sveriges lantbruksuniversitet.
- Wilmers, C.C., Crabtree, R.L., Smith, D.S., Murphy, K.M. & Getz, W.M. 2003. Trophic facilitation by introduced top predators: grey wolf subsidies to scavengers in Yellowstone National Park. *Journal of Animal Ecology* 72: 909–916.
- Wilmers, C.C. & Getz, W.M. 2005. Gray wolves as climate change buffers in Yellowstone. *Plos Biology* 3: 571–576.
- Wolf, E.C., Cooper, D.J. & Hobbs, N.T. 2007. Hydrologic regime and herbivory stabilize an alternative state in Yellowstone National Park. *Ecological Application* 17: 1572–1587.
- 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.

## Författare

Henrik Andrén, professor,  
institutionen för ekologi, Grimsö forskningsstation, SLU.  
henrik.andren@slu.se

▪

Håkan Sand, forskare,  
institutionen för ekologi, Grimsö forskningsstation, SLU.  
hakan.sand@slu.se

▪

Johan Månsson, forskare,  
institutionen för ekologi, Grimsö forskningsstation, SLU.  
johan.mansson@slu.se

▪

Lars Edenius, senior adviser,  
institutionen för vilt, fisk och miljö, SLU, Umeå.  
lars.edenius@slu.se

▪

Petter Kjellander, professor,  
institutionen för ekologi, Grimsö forskningsstation, SLU.  
petter.kjellander@slu.se