

Effekten av en systematisk bekämpning av invasiva rovdjur på
ejderns *Somateria mollissima* överlevnad och häckning



Anton Lehtinen

Pro gradu-avhandling

Miljö- och marinbiologi

Fakulteten för naturvetenskaper och teknik

Åbo Akademi

Maj 2021

Åbo Akademi

Miljö- och marinbiologi

Anton Lehtinen, 2021

Effekten av en systematisk bekämpning av invasiva rovdjur på ejderns *Somateria mollissima* överlevnad och häckning

Pro gradu-avhandling, 45 s

Nyckelord: Invasiva arter, invasiva rovdjur, rovdjursbekämpning, häckningsframgång, häckningssannolikhet, bopredation, predationsrisk, *Somateria mollissima*, *Neovison vison*, *Nyctereutes procyonoides*

Abstrakt

Invasiva arter rubbar balansen av artsamhällen och ekosystem och utgör idag ett av de starkaste hoten mot den globala biodiversiteten. Däggdjurspredatorer hör till de mest destruktiva och mest studerade invasiva arterna. Trots att man länge känt till att invasiva däggdjurspredatorer starkt kan påverka artsamhällen, kvarstår fortfarande flera kunskapsluckor. Försök att redogöra för hur effektivt bekämpningen av invasiva rovdjur gynnar utsatta artsamhällen har gjorts, utan att någon enhetlig slutsats nåtts. Man känner även dåligt till bytesdjurs beteendekologiska responser på invasiva rovdjur och hur dessa påverkar utfallet av bekämpningsåtgärderna. För att bidra till att besvara dessa frågor, har jag utfört ett avlägsningsexperiment som redogör för hur bekämpningen av de två invasiva däggdjurspredatorerna, minken (*Neovison vison*) och mårddhunden (*Nyctereutes procyonoides*), påverkar ejderns (*Somateria mollissima*) överlevnad, häckningsframgång och häckningssannolikhet. Ejdern är idag utsatt för ett mycket starkt predationstryck av dess huvudsakliga infödda predator, havsörnen (*Haliaeetus albicilla*) som under de senaste decennierna genomgått en kraftig återhämtning. Detta bidrar till ett intressant utgångsläge för studien eftersom det kan ifrågasättas ifall de invasiva rovdjurens effekter överhuvudtaget är skönjbara i ett sådant predationslandskap. Data för studien har erhållits i samband med en långtidsuppföljning av en ejderpopulation i Tvärminne, Sydvästra Finland samt ett pågående bekämpningsarbete av de invasiva rovdjuren i samma område. Allt data som behandlas är samlat under åren 2011 – 2019. Ejderhonnas mortalitet och häckningsframgång har bestämts i samband med årliga boinventeringar. För att redogöra för ifall en hona häckat eller inte har även en uppföljning av honorna genom hela häckningssäsongen utförts. Resultaten visar att den kontinuerliga rovdjursbekämpningen haft en positiv inverkan på häckande honornas överlevnad, häckningsframgång och på sannolikheten för en individ att häcka. Detta tyder på att långsiktiga och välplanerade bekämpningsåtgärder är ett effektivt verktyg när det kommer till att underlätta utsatta arters återhämtning, även i förhållanden där det naturliga predationstrycket är högt. För att på bästa sätt bevara livskraftiga stammar av markhäckande sjöfåglar i Östersjön, uppmanar jag till långsiktig och omfattande bekämpning av invasiva arter inom hela Östersjöregionen.

Åbo Akademi

Environmental- and marine biology

Anton Lehtinen, 2021

The effects of a systematic mitigation of invasive predators on the survival and breeding of the common eider *Somateria mollissima*

M.Sc. Thesis, 45 pp.

Abstract

Invasive species are known to cause disturbances in native populations as well as ecosystems and are considered among the foremost drivers of the global loss of biodiversity. Mammalian predators constitute one of the most destructive groups of invasive species and have as such been the subject of extensive research. Although the negative ecological impacts of invasive predators are well documented, knowledge of many subjects related to invasive species management is still lacking. The behavioural responses of prey animals to invasive species removal have hardly been studied as well as the efficacy of invasive predator removal aiming to alleviate predation pressures exerted on native species. To address these open questions, I decided to examine how the removal of two invasive mammalian predators, the American mink (*Neovison vison*) and the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*), has affected the mortality and breeding of the ground-nesting common eider (*Somateria mollissima*). The common eider is currently exposed to extreme predation pressure as a result of the exceptional recovery of its primary predator, the white-tailed eagle (*Haliaeetus albicilla*). In such a landscape of high natural predation it can be argued whether the removal of invasive predators will result in any noticeable effect. In this thesis I investigate how a systematic mitigation of two invasive predators has affected the mortality, nesting success and breeding propensity of a prey-species situated at a tipping point regarding future population stability. The data used in this thesis has been acquired from both an ongoing long-term study of the eider population in Tvärminne, SW Finland and an ongoing removal project of the invasive predators in the same area. All data was collected during 2011-2019. In order to determine nesting success and mortality annual visits to all nest sites within the study area were conducted. To determine breeding propensity, females were marked and later monitored at sea in order to assess breeding status. Here, I show that the removal of invasive predators increases the nesting females' survival, nesting success and likelihood of breeding. The results demonstrate that well-executed management programs provide invaluable aid in conserving an endangered species, even under conditions with high levels of natural predation. I encourage policymakers to implement continuous, large-scale invasive species mitigation efforts in order to conserve biodiversity and maintain ecosystem functioning in the Baltic Sea-area.

Innehållsförteckning

1 Bakgrund.....	1
1.1 Målsättning	2
1.2 Invasiva rovdjur och ölevande arters sårbarhet	3
1.3 Invasiva däggdjurspredatorer i Östersjöområdet	4
1.4 Ölevande markhäckande fåglar	6
1.5 Markhäckande fåglars sårbarhet och försvarsmekanismer	7
1.5.1 Markhäckande sjöfåglars antipredatoranpassningar	7
1.5.1.2 Boplatsval och häckningsförflyttning	7
1.5.1.3 Kolonibildning	8
1.5.1.4 Beslutet att häcka eller avstå från häckning.....	9
1.5.2 Bopredation	10
1.6 Ejderns ekologi	10
1.6.1 Häckningsbeteende och ungomvårdnad	11
1.6.2 Populationsutveckling	12
1.6.3 Huvudsakliga predatorer	13
1.7 Minken och mårddunden	13
1.8 Utmaningar vid bekämpning av invasiva predatorer	14
2 Material och metoder	16
2.1 Studieområdet	16
2.2 Fältarbetet	17
2.3 Bekämpningen av mink och mårddhund	18
2.4 Studerade variabler	19
2.4.1 Häckningsutfall	19
2.4.2 Häckningsbeslut	20
2.4.3 Predationsrisk	20
2.4.4 Index för havsörnsförekomst	21
2.4.5 Proportionen av ådor fångade på boet	22
2.5 Statistisk analys	22
2.5.1 Ådornas dödlighet	23
2.5.2 Öspecifik häckningsframgång	23
2.5.3 Häckningssannolikhet	24

3 Resultat	25
3.1 Ådornas dödlighet	25
3.2 Öspecifik häckningsframgång	25
3.3 Häckningssannolikhet	27
4 Diskussion	30
Tillkännagivanden	35
Referenslista	36

1 BAKGRUND

Människan har i hundratals år bidragit till spridningen av organismer utanför deras naturliga utbredningsområden. Sådana introduktioner av främmande arter till nya ekosystem, har i vissa fall varit avsiktliga medan de i andra fall skett omedvetet eller av misstag. Introduktioner av arter bortom deras naturliga utbredningsområden har lett till alvarliga skador i de ekosystem där de introducerats. Trots att man länge känt till de ekologiska och ekonomiska skadorna som sådana introduktioner kan orsaka, har man först under de senaste decennierna börjat beakta dessa skadliga introduktioner, invasioner, som en av de främsta orsakerna till den utarmning av biologisk mångfald och globala homogenisering av naturen som tagit fart under det senaste århundradet (Pysek & Richardson, 2010).

Som invasiva arter klassificeras arter som efter att ha introducerats till ett nytt område lyckas etablera stabila populationer och vars levnadssätt och/eller beteende på ett eller annat sätt leder till ekologisk eller ekonomisk skada inom ekosystemet där de introducerats. En invasiv art kan efter dess etablering orsaka omedelbara rubbningar i de främmande ekosystemen bland annat genom att döda, utkonkurrera, hybridisera sig med och sprida sjukdomar och parasiter bland de infödda arterna (Huxel, 1999; Crowl et al., 2008). Främmande arter kan även påverka ekosystemens abiotiska egenskaper, genom rubbningar av exempelvis vattenkvalitet, hydrologiska mönster eller näringskretslopp (Walsh et al., 2016). Förutom skador på art- och ekosystemnivå orsakar invasiva arter även enorm ekonomisk skada. Det har uppskattats att kostnader kopplade till invasiva arter och relaterade bekämpningsåtgärder vid millennieskiftet låg kring 1,4 biljoner USD årligen globalt, vilket då utgjorde 5 % av den globala bruttoproduktionen för år 2000 (Pimentel et al., 2001).

De allra flesta introduktioner av främmande arter resulterar i att den introducerade arten inom kort dör ut utan att en livskraftig population etableras. Även av de arter som övervinna de med etableringen associerade hindren är det endast en bråkdel vars närvaro resulterar i skada för infödda arter. Den så kallade 10 % -regeln (eng. "10's rule") beskriver detta fenomen: av alla introduktioner resulterar ca 10 % i etablering av populationer och av de etablerade arterna är ca 10 % skadliga för ekosystemet, alltså invasiva (Williamson, 1996). Detta är ändå en generell tumregel och de egentliga siffrorna för enskilda taxonomiska klasser är mycket varierande. Det har rapporterats att upp till 40 % av alla däggdjursintroduktioner (klass Mammalia) orsakat någon sorts rubbningar av infödda artsamhällen eller ekosystem medan motsvarande siffra för exempelvis fåglar (klass Aves) ligger på 5 % (Courchamp et al., 2002). Av invasiva

ryggradsdjur är det alltså kosmopolitiska däggdjur som orsakar den största skadan (Lever, 1994). Introduktioner av generalistiska rovdjur och omnivorer, exempelvis huskatten (*Felis catus*) respektive råttan (*Rattus* sp.) har i samband med koloniseringen av kontinenterna, lett till de historiskt sett alvarligaste skadorna (Ruffino et al., 2009). Även introduktioner av andra däggdjur tillhörande familjer som getter, mårddjur och kaniner har haft katastrofala konsekvenser så gott som världen över (Courchamp et al., 2002; McCreless et al., 2016).

Två trender som varit återkommande bland de mest ödesdigra invasionerna är att de skett i isolerade habitat (i huvudsak på oceaniska öar) och att den invaderande arten varit en däggdjurspredator. En uppfattning om varför däggdjur och mer specifikt däggdjurspredatorer ofta vållar oproportionerligt stor skada i isolerade habitat kan fås då man beaktar hur isolerade, ölevande arters generella levnadsvanor och -förhållanden skiljer sig från motsvarande bytesdjur som lever i mer sammankopplade ekosystem på större fastlandsområden. Trots att litteraturen är enig om att rovdjursinvasioner har haft katastrofala följder för flera infödda arter, återstår flera obesvarade frågor. Till de sparsamt studerade delområdena hör exempelvis hur långvariga rovdjursinvasioner förändrar den nativa faunans beteendemönster samt hur bytesdjurens beteende påverkar deras känslighet för invasiva rovdjur. I litteraturen har bytesdjurs varierande förmåga att anpassa sig till invasiva predatorers närvaro ofta hänförs till skillnader i levnadsmiljöer och till vilken grad den introducerade predatorm utseende- och beteendemässigt liknar existerande medfödda predatorer (eng. "*predator similarity hypothesis*") (Blumstein & Daniel, 2005). Ifall det introducerade rovdjuret har liknande fysiologi och beteende som ett preexisterande medfött rovdjur är även bytesdjuren mer benägna att identifiera den som ett hot och kan i bästa fall uttrycka lämpliga försvarsbeteenden för att undgå dem. Graden av beteenderespons influerar till vilken grad bytesdjurspopulationen påverkas av en främmande predators närvaro. Redan det faktum att bytet upplever närvaron av en predator kan öka på bytets stress så kraftigt att det inverkar på dess kroppskondition och beslutsfattande (Sih et al., 2010).

1.1 Målsättning

Målsättningen med min avhandling är att fylla de kunskapsluckor som finns om invasiva rovdjurs effekter på bytesdjurs överlevnad, reproduktion och beteende med hjälp av ett långtidsexperiment där invasiva rovdjur systematiskt avlägsnats. Till skillnad från flera tidigare

studier som fokuserat på att undersöka invasiva predatorers påverkan på exempelvis mortalitet, bopredation eller häckningsframgång kommer jag här att även redogöra för hur bekämpning av invasiva rovdjur påverkar bytets beteendemässiga beslutsfattande. Trots att denna aspekt sällan studerats är kunskap om bytets beteenderesponser av hög vikt då bekämpningsåtgärder utvecklas och planeras. Som modellorganismer i denna avhandling fungerar ejdern (*Somateria mollissima*), som utgör ett populärt byte för de två invasiva rovdjuren mink (*Neovison vison*) och mårddhund (*Nyctereutes procyonoides*).

Syftet med denna avhandling är att redovisa för hur en systematisk bekämpning av mink och mårddhund påverkar ejderhonors, hädanefter ådors, överlevnad, häckningsframgång och beslut att häcka eller avstå häckning samt hur predationen av de invasiva rovdjuren samverkar med predationen av den huvudsakliga medfödda predatorn, havsörnen (*Haliaeetus albicilla*), när det gäller ejderns överlevnad, häckningsframgång och -beslut.

I denna avhandling ämnar jag besvara hur en systematisk eliminering av de invasiva rovdjuren påverkar antalet häckande ådor som dödas av invasiva rovdjur, ådornas häckningsframgång och sannolikheten för en åda att avstå häckning. Jag ställer hypoteserna att en systematisk bekämpning av invasiva rovdjur leder till ett lägre antal ådor som dödas av invasiva rovdjur, en ökad häckningsframgång och en ökad sannolikhet för ådan att välja att inleda ett häckningsförsök.

1.2 Invasiva rovdjur och ölevande arters sårbarhet

Öhabitat utgör endast en bråkdel av alla landområden globalt samtidigt som de är bland de mest värdefulla hotspots för den globala biodiversiteten. Det uppskattas att ca 36 % av de arter som av IUCN klassificeras som akut hotade är strikt ölevande (bl.a. Tershy et al., 2015; Holmes et al., 2019) och att antalet hotade och akut hotade arter (beräknat som antal arter/km²) är 30 respektive 14 gånger högre på öar än på fastland (Tershy et al., 2015).

Öar hyser i regel en större andel endemiska arter, har i allmänhet förenklade födovävar och mindre mångformiga rovdjurssamhällen bestående av färre individer än motsvarande fastlandsområden (MacArthur & Wilson 1967; Courchamp et al., 2002). Ölevande arter är således anpassade till ett liv med färre närvarande predatorer och utsatta för i allmänhet ett lägre, mindre diversifierat predationstryck än arter på fastland (bl.a. Doherty et al., 2016).

Då främmande predatorer introduceras i dessa habitat leder det ofta till enorma skador vilket kan vara direkt resultat av bytesdjurens naivitet gentemot den nyintroducerade predatorn. Arter som under evolutionens gång levt opåverkade av en viss typs rovdjur har inte heller upplevt ett selektionstryck för att utveckla kostsamma antipredatoregenskaper och -beteenden som skulle krävas för att handskas med hotet som rovdjur utgör. Detta leder till att arter helt kan sakna sådana egenskaper, alltså är de naiva, och kan därför vara exceptionellt utsatta, lätta byten för invasiva rovdjur (Cox & Lima, 2006; Salo et al., 2007). Att just ölevande arter ofta uttrycker en sådan naivitet har att göra med att de under sin evolution levt isolerade och således opåverkade av de flesta predatorer och andra skadedjur.

Förutom bytesdjurens naivitet kan även andra faktorer bidra till invasiva rovdjursarters framgång. Till dessa hör exempelvis arternas snabba reproduktion, välutvecklade luktsinne, i allmänhet korta generationstider, en generalistisk diet som möjliggör byte av bytesdjur (eng. *“prey switching”*) och en liten kroppsstorlek vilket gör arten svårupptäckt (Pitt & Witmer, 2006). Allt detta resulterar i att introducerade predatorer ofta vållar oproportionerligt stor skada på ölevande bytesdjursarter (Berger et al., 2001; Blumstein & Daniel, 2005). Upp till 75 % av alla i modern tid registrerade utrotningar av terrestra ryggradsdjur uppskattas ha skett på öar, varav de flesta orsakats helt eller till dels som en följd av invasioner (McCreless et al. 2016).

Man känner till att rovdjursinvasioner som fått pågå utan mänskligt ingrepp har förintat hela bytesdjurspopulationer och i vissa fall lett till drastiska förändringar i ekosystemets sammansättning och funktion via olika tropiska kaskader (bl.a. Kimbro et al. 2009; Walsh et al. 2016). Det beräknas att invasiva rovdjursarter stått för minst 58 % av alla utrotningar av fågel, reptil- och däggdjursarter i modern tid (Doherty et al. 2016) och för 34 % av de uppskattningsvis 110 havslevande fågelarter som utrotats sedan 1600-talet (Groombridge, 1992).

1.3 Invasiva däggdjurspredatorer i Östersjöområdet

De flesta introducerade djurarter i Finland är akvatiska och har blivit introducerade i samband med sjötrafiken. Ett antal arter har ändå avsiktligt förts in i landet eller migrerat in efter att ha blivit avsiktligt introducerade i gränsande länder. De två däggdjurspredatorerna, minken och mårddhunden hör båda till denna kategori av avsiktligt introducerade arter. Bägge är numera utspridda över stora delar av fastlandeuropa (Bonesi & Palazon, 2007; Mulder, 2012) och har i

stadig takt fortsatt sprida sig till allt mer isolerade och svåråtkomliga habitat. De är skickliga simmare och kan således ta sig till samt röra sig mellan öar och skär som nativa terrestra predatorer sällan når. Dessa rovdjurs effekter på den nativa faunan har varit föremål för omfattande vetenskaplig forskning. Medan flera studier konstaterat att minkinvasioner negativt påverkat infödda bytesdjursarter (Bonesi & Palazon, 2007; Brezeziński et al., 2020), har andra inte kunnat framlägga bevis för dessa effekter (Nordström et al., 2003) eller enbart konstaterat effekter för vissa av ett flertal studerade arter (Banks et al., 2008). Någon definitiv konsensus om mårddhundens skadlighet har heller inte nåtts. Även om mårddunden misstänks vålla skada speciellt bland markhäckande fågelarter, har resultaten från tidigare studier som undersökt dess effekter på markhäckande fåglar visat sig vara delvis motstridiga (Kauhala & Auniola, 2001; Kauhala & Kowalczyk, 2011; Dahl & Åhlen, 2019; Nummi et al., 2019; Koshev et al., 2020).

En bidragande faktor till denna osäkerhet är att flera studier av detta slag utförts med artificiella bon som inte är direkt jämförbara med riktiga fågelbon (Guyn & Clark, 1997). Vid användningen av artificiella bon kan luftburna, visuella predatorer överrepresenteras eftersom äggen varken är övertäckta av växtlighet eller en ruvande individ och tydligt synliga ovanifrån. Däremot kan terrestra predatorer som förlitar sig på luktsinnet underrepresenteras eftersom starka lukter associerade med naturliga bon och häckningskolonier saknas (Holopainen 2020). Att artificiella bon utplaceras av människor resulterar också i ett betydligt sämre val av boplats än ifall en häckande fågel valt boets placering (Dahl & Åhlen, 2019). En annan möjlig svaghet är att studier undersökt de invasiva rovdjurens effekter inom alltför stora studieområden vilket eventuellt lett till att effekter förblir oupptäckta eller maskeras av andra orelaterade/naturliga fenomen (Nordström et al., 2003). Studier som utförs under naturliga förhållanden med riktiga fågelbon och på en tillämplig spatial nivå är därför nödvändiga för att erhålla en så komplett bild som möjligt av invasiva predatorers påverkan på markhäckande fåglars överlevnad och häckningsframgång.

Eftersom invasioner ofta upptäcks först efter att påtaglig skada redan orsakats i ekosystemet förhindrar det forskare från att studera den invasiva artens effekter då det sällan finns data om ekosystemets tillstånd före invasionen (Parker et al., 1999). Skärgårdar erbjuder ändå chansen att undersöka dessa effekter tack vare öarnas biotiska och abiotiska homogenitet och faktumet att den invasiva arten sällan etablerar populationer på samtliga öar samtidigt. Detta erbjuder möjligheten att jämföra invaderade och opåverkade öar för att få fram effekten av den invaderande arten (Courchamp et al. 2002).

1.4 Ölevande markhäckande fåglar

Till de mest utsatta arterna hör ölevande, markhäckande sjöfågelarter. Det här beror på att de långt förlitar sig på sin skyddsfärg, har lättupptäckta bon och på att de inte utsatts för betydande påverkningar varken av predatorer eller parasiter under evolutionen (Moore et al. 2003; Schüttler et al. 2009). Trots att predationsrisken alltid varierar i både tid och rum är häckningssäsongen den tid då flera fågelarter är mest utsatta för predation. För att minimera sin utsatthet har flera fågelarter anpassat sig till att häcka i isolerade skärgårdsområden vilka historiskt sett fungerat som säkra häckningsområden eftersom nativa terrestra predatorer i stort sett saknas (Nordström & Korpimäki 2004). I och med predatorinvasioner kan ändå detta säkra habitat på några år förvandlas till områden med exceptionellt hög mortalitet och låg rekryteringsframgång (Ekroos et al., 2012a).

Ejdern (*Somateria mollissima*) är ett välstuderat exempel på en markhäckande sjöfågelart som häckar i Östersjön. Ejdern som länge varit (och fortfarande är) den dominanta fågeln i den finska skärgården har sedan ca 1985 genomgått en stadig populationsminskning (Desholm et al., 2002; Ekroos et al., 2012b) och klassificeras numera som utrotningshotad i Europa (BirdLife International 2015). Ejdern är en art som anpassat sig för att undvika infödda fågelpredatorer som havsörn och berguv (*Bubo bubo*) medan den inte har ett lika utpräglat försvar mot terrestra predatorer. Försvar mot terrestra predatorer saknas eftersom hotet av sådana inte varit prevalent före några tiotals år tillbaka. Trots att infödda rovdjur som räv (*Vulpes vulpes*) och grävling (*Meles meles*) vid tillfälle kan döda häckande ådor och plundra bon, är deras förekomst ute i skärgården så sporadisk att de inte utgör ett konstant hot. Ökad utsatthet för de invasiva, boplundrande rovdjuren mink och mårhund under de senaste decennierna i kombination med ett ökat predationstryck från dess huvudsakliga naturligt förekommande predator, havsörnen (Öst et al. 2018), anses vara en bidragande orsak till att Östersjöns ejderpopulation idag befinner sig i ett kritiskt tillstånd.

Flera studier har undersökt invasiva predatorers påverkan på häckningsbeteendet hos ölevande, markhäckande fåglar. Invasiva predatorers påverkan på markhäckande fåglar är tvåfaldig; predatorerna förstör ägg vilket resulterar i att färre nya individer rekryteras till populationen och därtill dödar de häckande vuxna individer vilket reducerar deras framtida reproduktiva potential till noll. Detta bidrar till en populationsminskning som blir speciellt tydlig bland iteropara K-strateger som sprider ut sina livstida reproduktionsförsök över en period på tiotals år (Sæther & Bakke, 2000). Trots att det är ovanligt att invasiva predatorer i sig själva kunde

förinta hela sjöfågelpopulationer kan de minska på populationsstorleken och -produktiviteten till en så betydande grad att en naturlig återhämtning blir närapå omöjlig. Fastän bekämpningen av invasiva rovdjur kan ses som ett uppenbart sätt för att underlätta återhämtningen av drabbade bytesdjurspopulationer, känner man dåligt till hur effektiv sådan bekämpning verkligen är i syftet att skydda en bytesdjurspopulation.

1.5 Markhäckande fåglars sårbarhet och försvarsvarmekanismer

Alla bytesdjursarter har under sin evolution utvecklat diverse försvarsvarmekanismer och/eller beteenden i syftet att undvika predation. Dessa egenskaper har uppstått under miljontals år av samevolution med medfödda predatorer och är nödvändigtvis inte lämpliga för att motverka predationen av främmande predatorer. Markhäckande fågelarter som inte är kapabla att fysiskt försvara sig själva och sina bon mot rovdjur uttrycker ett antal beteenden för att undvika predation. De kan förlita sig på kamouflage för att skydda sig själva och sina bon, på att bygga boet på ett så icke-iögonfallande och/eller otillgängligt ställe som möjligt samt på att anpassa häckningsdensiteten (avståndet till övriga häckare och deras antal) (Caro, 20005) enligt det rådande predationstrycket. Ett väl övertäckt bo bidrar med skydd mot luftburna predatorer eftersom boet blir svårupptäckt ovanifrån samtidigt som det utsätter boet för terrestra predatorer vilka till skillnad från rovfåglar, ofta använder sig av luktsinnet för att hitta sitt byte. Vid anfall av terrestra predatorer kan ett sådant bo innebära en nackdel för den häckande individen eftersom växtligheten kan förhindra en tillräckligt snabb flykt (Öst & Steele, 2010). Som redan konstaterat förväntas alltså effekterna av främmande rovdjur vara starkare på arter som historiskt saknat predatorer (Sih et al., 2010) men även på arter vars medfödda predatorer är fysiologiskt och beteendemässigt olika de invasiva predatorerna (Ehlman et al., 2019).

1.5.1 Markhäckande sjöfåglars antipredatoranpassningar

1.5.1.1. Boplatsval och häckningsförflyttning

Boplatsvalet hos sjöfågelarter påverkas förutom av tillgången till revir och bomaterial även i lång utsträckning av predatorer eftersom häckningssäsongen är den tid då sjöfåglar är mest utsatta för predation. Det har visats att åtminstone vissa sjöfågelarter är kapabla av att anpassa sitt boplatsval snabbt och relativt effektivt som en respons på rovdjursinvasioner (Barros et al.,

2016). En studie baserad på data som samlats i det finska Skärgårdshavet mellan åren 1993 och 2007 redogjorde för sådana häckningsförflyttningars förekomst bland sjöfåglar i området (vilken studie? Referensen måste inkluderas här). Studien konstaterade att arternas häckning visserligen förskjutits mot mer isolerade ytterskärgårdsöar i samband med predatorinvasionen men kunde inte bevisa att detta var ett resultat av häckande individers aktiva boplatssval (Nordström & Korpimäki 2004). I skärgårdsförhållanden är det vanligt att öar som befinner sig närmare fastlandet har en högre densitet av predatorer enligt de dispersionsmönster som råder för öhabitat. Detta leder till att kolonier på dessa öar utsätts för en högre grad av predatorer och utplånas därav även snabbare än kolonier på de mer isolerade öarna. Eftersom graden av skogstäckning på öarna omvänt korrelerar med avståndet till fastlandet och för att havsörnen föredrar att jaga i öppna habitat där byten är lättupptäckta ovanifrån, kan de isolerade ytterskärgårdsöarna ha en förhöjd havsörnsprestation jämfört med öar i innerskärgården (Ekroos et al., 2012b; Öst et al., 2018). Detta kan i sin tur förväntas resultera i att sjöfåglar allt oftare förflyttar sin häckning mot fastlandet och mänsklig bebyggelse. Fåglar som häckar närmare bebyggelse kan undvika människoskygga predatorer genom att dra nytta av den så kallade fågelskräm-effekten (eng. “*scarecrow effect*”) (Leighton et al., 2010; Fox et al., 2016). Ett sådant beteende skulle innebära att märkhäckande fåglar i den finska skärgården blir tvungna att göra en avvägning (eng. “*trade-off*”) mellan att häcka i ytterskärgården och utsättas för en högre grad av havsörnsprestation eller att häcka i innerskärgården där prestationstrycket av terrestra predatorer kan förväntas vara högre (Kilpi et al., 2018). Den finska ejderpopulationens häckningsförflyttningar sker ändå över relativt korta sträckor, på en skala av några tiotals meter (medianförflyttning 21 m) och öbyten är sällsynta (Öst et al. 2011, Ekroos et al. 2012b). Denna begränsade häckningsförflyttning gör att vi kan spekulera om att denna anpassning inte är tillräcklig för att motverka skadorna orsakade av de invasiva rovdjuren.

1.5.1.2 Kolonibildning

Till de rovdjursinducerade adaptationer som observeras hos sjöfågelarter hör kolonibildning (Clode & MacDonald, 2002). En ökad grad av aggregering kan gynna de häckande fåglarna genom att prestationstrycket då späds ut över flera bon/individer vilket resulterar i ett lägre individspecifikt prestationstryck (Picman, 1988). Vid de Masuriska sjöarna i Polen har minkinvasionen lett till mer aggregerade häckningskolonier (eng. “*facultative colonial breeding*”) för skäggdopping (*Podiceps cristatus*) från och med 1980-talet (Brezinski, 2012).

Trots att sådana responser kan öka överlevnaden och tillfälligt leda till populationsökning, kan de även resultera i negativa effekter som patogenspridning, ökad konkurrens, fler revirtvister, boskador och ökad stress (Jovani & Grimm 2008). Minken påvisar likt de flesta karnivorerna ett beteende där den dödar fler byten än vad den är kapabel av att förtära (eng. “*surplus killing*”) (bl.a. Breault & Cheng, 1988; Short et al., 2002) vilket kan leda till att mindre kolonier förstörs helt ifall de upptäcks och anfalls av en mink. Tack vare minkens revirbeteende är det ändå osannolikt att flera obesläktade minkar skulle anfalla en och samma koloni. Således har fåglar i större kolonier högre överlevnadschanser och kolonibildning gynnas. Häckningsområdet (habitatets) yta har också kunnat kopplas till bopredationen så att en minskande area leder till ökad bopredation (Møller 1988). Ett motsvarande fenomen observeras också på öar, där graden av skogstäckets omvänt korrelerar med predationstrycket (Ekroos et al. 2012b).

1.5.1.3 Beslutet att häcka eller avstå från häckning

Långlivade arter, som under sina liv producerar flera kullar, förväntas prioritera sin egen överlevnad framom ett enskilt reproduktionsförsök (Stearns, 1992; Gaillard et al., 1998). Detta resulterar i att de aktivt kan välja att avstå från förökning ifall de upplever att rådande miljöförhållanden är ogynnsamma (Öst et al., 2018). Förhållanden som har bevisats påverka reproduktionsbeslutet är bl.a. födotillgång, väder och klimat (White, 2008). Predationstryck har också bevisats påverka häckningsbeslutet. För ejdern i Tvärminne sjönk den estimerade medelhäckningsbenägenheten från att ha varit 95,2 % år 2004 till 53,8 % år 2016 (Öst et al., 2018).

Förändringarna i kvaliteten av häckningshabitat, orsakade av exempelvis ökat lokalt predationstryck eller minskade födoresurser kan alltså leda till att en större andel av populationen avstår från häckning hos ortstrogna arter. Ortstrohet är en egenskap som är vanlig bland flera sjöfågelarter och speciellt vanlig bland andfågelhonor (Rohwer & Andersson, 1988). Denna egenskap har uppstått genom att fåglar som upplevt att de områden där de själva fötts eller där de tidigare haft ett lyckat häckningsförsök är trygga och de väljer därför att återvända till samma område eller koloni för sin årliga häckning (Ekroos et al., 2012b). Ett sådant beteende grundar sig i att ortstrogna arter under sin evolution levt i stabila förhållanden utan större fluktuationer i habitatets kvalitet (Jaatinen et al, 2011). Beslutet att avstå från häckningen kan hos ortstrogna arter fungera som en anpassning till den plötsliga ökningen i det lokala predationstrycket som uppstår i samband med exempelvis rovdjursinvasioner. Den

ökande trend bland ådorna i Tvärminne att välja att avstå från häckning kan ses som en respons på att förhållandena i häckningskolonin blivit alltför ogynnsamma och att individen upplever att det är säkrare att vänta på att häckningsförhållandena blir mer fördelaktiga än att satsa på ett häckningsförsök som med stor sannolikhet misslyckas eller i värsta fall leder till död (Ekroos et al., 2012b).

1.5.2 Bopredation

Bopredation är den vanligaste orsaken till misslyckad häckning hos fåglar (Ricklefs, 1969). Bopredation har visats vara högre då både infödda och främmande predatorer är närvarande än i områden där enbart infödda predatorer förekommer (Dahl & Åhlen, 2018). Samma studie visade även att medfödda rovdjurs bopredationsgrad inte påverkades av invasiva rovdjurs närvaro. Detta tyder på att invasiva predatorer kan ha en additiv- istället för en kompenserande effekt på den totala bopredationsgraden.

Utöver invasiva predatorerna är bon av markhäckande sjöfåglar i Finland även utsatta för predation av en skara nativa predatorer som kråkan (*Corvus cornix*) och större trutar (*Larinae* sp.) vilka vid tillfälle äter såväl ägg som ungar. Dessa opportunistiska predatorer har ändå, likt havsörnen, länge samexisterat med de markhäckande sjöfågeln som via naturligt urval utvecklat tillbörliga försvarsegenskaper och -beteenden.

1.6 Ejderns ekologi

Ejden är en relativt stor dykand tillhörande familjen andfåglar, *Anatidae*. Likt flera andfåglar är arten långlivad med en förväntad livslängd på 21 år (Coulson 1984). Östersjöns ejdrar övervintrar i regel i Danmark och i Vadehavet (Lehikoinen et al., 2008) därifrån de återvänder till sina häckningsområden i norra Östersjön i början av april (Alerstam et al., 1973; Lehikoinen et al., 2006). Den huvudsakliga födan för ejdern i Östersjön är blåmusslan (*Mytilus trossulus*) vilken som en följd av den låga saliniteten i Östersjön växer sig mindre och har ett tunnare skal än blåmusslor i världshaven. Detta resulterar i att Östersjöblåmusslans förhållande av kött till skal är högre än dess artfränder i fullt salina förhållanden och är således ett gynnsamt (och än så länge abundant) byte (Öst & Kilpi 1998).

1.6.1 Häckningsbeteende och ungomvårdnad

Ejdern når könsmognad i regel vid tre års ålder och en häckande åda lägger normalt 4 – 6 ägg (Kilpi & Lindström, 1997). Den markhäckande ådan är en s.k. ”blandad kapitalhäckare” (eng. ”*mixed capital breeder*”) vilket innebär att hon tillgodoser energibehovet för ruvningen och äggproduktionen med hjälp både av de kroppsreserver hon samlat under sin tid i övervintringsområdet och födointag i häckningsområdet. Till vilken grad vardera energikällan utnyttjas under ruvningen och i äggproduktionen varierar beroende på individens existerande kroppsreserver då häckningen inleds samt hur snabbt efter ankomst till häckningsområdet häckningen inleds (Jaatinen et al., 2016). Ådors aktiva ruvningstid har beräknats vara 99,5 % (Bolduc & Guillemette, 2003) i Danmark medan den motsvarande siffran för ejdern i Tvärminne har beräknats vara kring 97 % (Källberg, 2012). Denna strategi ämnar maximera ådans vaksamhetstid och minska predationsrisken eftersom frekvent rörelse i närheten av boet riskerar att både ådan och boet uppmärksammas av predatorer. Strategin är ändå mycket kostsam och ruvande ådor har beräknats förlora från 23 upp till 36 % av sin totala kroppsvikt under ruvningstiden (Bolduc & Guillemette, 2003). Denna ruvningsstrategi är anpassad för att minimera hotet av luftburna predatorer men behöver inte vara lika effektiv i syftet att undvika terrestra predatorer.

Medfödda terrestra predatorer som räven och grävlingen håller sig i regel till fastlandsområden och deras närvaro i ytterskärgården är mer ett undantag än en regel. Således har ejdern inte utsatts för ett selektionstryck att anpassa sin häckningsstrategi för att uttryckligen motverka predationen av terrestra rovdjur. I och med att ejdern som en respons på havsörnspredationen förväntas förflytta sin häckning allt längre inomskärs kan det antas att de medfödda däggdjurspredatorernas påverkningar kommer att förstärkas i den närmaste framtiden. Kombinationen av de invaderande predatorernas välutvecklade luktsinne och ejderns naivitet mot terrestra rovdjur har lett till att ruvningsstadiet blivit en period då ådorna löper en förhöjd risk att falla offer landlevande rovdjur (Ramula et al., 2018).

Häckningen sker vanligen i utspridda kolonier, men även solitära häckare förekommer. Det finns flera teorier om markhäckande fåglars val mellan att häcka solitärt eller som del av en koloni (se Serrano et al., 2004 och referenserna däri). Till faktorer som påverkar detta beslut hör det upplevda predationstrycket, tidigare häckningsframgång och tillgången till bo- och födoresurser. Efter att ungarna kläckts och ådan fört dem ut till havs, något som i allmänhet sker inom ett dygn efter kläckning (Öst & Bäck, 2003), väljer vissa ådor att slå sig samman för

att underlätta bördan av ungomvårdnaden. Dessa ungomvårdnadsgrupper kallas även koalitioner. Från två till fem ådor kan välja att slå sig samman i en sådan koalition som kan vara genom hela ungomvårdnadsperioden alternativt splittras efter några dagar (Jaatinen et al., 2011). Ådans benägenhet för koalitionsbildning och val av samarbetspartners är relaterat till samtliga parters kroppskondition och utspelar sig i form av ett komplext ”spel” där varje deltagare strävar till att erhålla en maximal nytta för sig själv och sin avkomma (Jaatinen & Öst, 2011). En högre upplevd predationsrisk under ruvningstiden leder till att ådorna går in i koalitioner med lägre tröskel och att koalitionernas medelstorlek ökar. En längre tidsperiod av högt predationstryck kan förväntas ha konsekvenser för hela populationens ungomvårdnadsstrategi, så att solitära ådor blir allt mer sällsynta (Jaatinen et al., 2011).

1.6.2 Populationsutveckling

Ejdern har länge varit den mest talrika fågeln i den finska skärgården men har sedan sent 1980-tal genomgått en stadig populationsminskning. Den finska ejderpopulationen uppskattades ha minskat från 165 000 individer år 1991 till 80 000 individer år 2009 (Ekroos et al. 2012b). Populationen uppskattas idag bestå till ca 65 % av hanar trots att den uppskattade könsfördelningen bland kläckta ungar lutar mot en större andel honor (52,8 %) (Ramula et al., 2018). En sådan skevhet inom sjöfågelpopulationer beror ofta på en skara av samverkande faktorer som exempelvis en ojämn könsfördelning bland kläckta ungar och könsskillnader i mortalitet i det juvenila stadiet. I den finska ejderns fall är den främsta orsaken ändå den oproportionerligt höga dödligheten bland de för populationsutvecklingen mest värdefulla individerna – de erfarna häckarna (>5 år). Dödligheten för vuxna ådor i Tvärminne har konstaterats vara högre än för någon annan studerad ejderpopulation (Ekroos et al., 2012a; Tjørnløv et al., 2020). Den ökade dödligheten kan i sin tur härledas från havsörnspopulationens kraftiga återhämtning i kombination med den till stor utsträckning oåtgärdade predationen av de invasiva rovdjuret (Ramula et al., 2018). En annan bidragande orsak till populationsminskningen kan vara att ådor inleder sin häckning allt senare (Hario & Rintala, 2009)

1.6.3 Huvudsakliga predatorer

Ejderns huvudsakliga predator, havsörnen, genomgick en drastisk populationsminskning under 1900-talet. Detta var en följd av kraftig jakt och bruket av skadliga pesticider inom jordbruksnäringen (Sulawa et al., 2009). Under denna tidsperiod var havsörnen så gott som helt frånvarande vilket i sin tur bidrog till att ejderpopulationen nådde sin maximala storlek under samma tidsintervall. Havsörnens återhämtning började 1973 då dessa kemikalier förbjöds och naturskyddsåtgärder, som exempelvis vintermatning, vidtogs. I dagens läge har havsörnen, liksom flera andra arter tillhörande havsörnssläktet (*Haliaeetus* sp.), återhämtat sig kraftigt (Hipfner et al., 2012). Det kan spekuleras i hur denna relativt långa avsaknad av den huvudsakliga predatorn påverkat ejderns förmåga att anpassa sig till både medfödda och invasiva predatorer. En teori lyder att den långa tidsperioden av naturligt lågt predationstryck, då havsörnen i praktiken var totalt frånvarande och före invasionerna fullt nått ut till skärgården, kan ha lett till att selektionstrycket för ejderpopulationen att uppehålla antipredatoregenskaper varit lågt (Ferrari et al. 2015). En annan faktor som inte kan förbises är skillnaderna i jaktteknik mellan de olika predatorerna: Där havsörnen är en dagaktiv, visuell predator som upptäcker sitt byte från luften är de invasiva predatorerna i huvudsak nattaktiva och utnyttjar förutom synen även sitt luktsinne för att lokalisera sitt byte. På basen av tidigare studier, samt de geografiska skillnaderna mellan havsörnens och de invasiva rovdjurens huvudsakliga jaktområden (inner- och ytterskärgård), är det rimligt att dessa två ”typer” av predation kunde ha en synergistisk additiv effekt när det kommer till det totala predationstrycket som upplevs av markhäckande fåglar i området (Dahl & Åhlen, 2019).

De faktorer som presenterats i detta avsnitt bidrar till att ejdern är en ypperlig modellorganism när det gäller att förstå minkens och mårddhundens inverkan, inte enbart på sjöfåglar, utan även på markhäckande sjöfågellarter i allmänhet.

1.7 Minken och mårddhunden

Minken är ett semi-akvatiskt, generalistiskt rovdjur tillhörande släktet mårddjur, Mustelidae. Den härstammar ursprungligen från Nordamerika därifrån den introducerats till Finland som pälsdjur under början av 1900-talet. Rymlingar har sedan dess spridit sig och etablerat livskraftiga populationer i så gott som hela landet samt i stora delar av resterande Europa. Liksom dess närmaste nativa motsvarighet, illern, *Mustela putoris*, har minken en långsmal svartbrun

kropp och korta ben. Till skillnad från de terrestra mårddjuren har minken simhud mellan tårna vilket möjliggör en semi-akvatisk livsstil och hög mobilitet även till sjöss. Minken parar sig promiskuöst och föder en kull med ca 5 – 8 ungar mellan slutet av vintern och våren (Moors, 1980). Ungarnas födobebehov ökar i och med deras tillväxt vilket kan leda till att bytesdjursindivider som häckar tidigare under våren är förhållandevis mindre utsatta för minkens predation än deras senare häckande artfränder (Nordström et al., 2003). Ungarna blir självständiga vid ca 3 månaders ålder. Minken är en opportunistisk predator som jagar byten enligt tillgänglighet och sårbarhet (Zschille et al. 2014). Fåglar utgör en betydlig del av minkens diet speciellt under vår och tidig sommar (Niemimaa & Pokki 1990). Under sjöfåglarnas häckningssäsong blir ägg, fågelungar och även de markhäckande honorna ett lätt och rikligt förekommande byte.

Mårddhunden är ett hunddjur, Canidae, med ursprung i östra Asien som till skillnad från minken introducerats avsiktligt i Sovjetunionen därifrån den spred sig till Finland kring mitten av 1900-talet (Helle & Kauhala, 1991). Förökningspotentialen hos mårddhunden anses vara högre än vad som är typiskt för ett hunddjur av dess storlek (Kauhala & Kowalczyk, 2011), vilket tillsammans med en generalistisk diet bidragit till dess framgång. Mårddhundens är en opportunistisk omnivor (Sutor et al. 2010) vars diet varierar beroende på vilka födoresurser som finns tillgängliga i levnadsområdet. Till de vanligaste födokällorna hör evertebrater, groddjur och reptiler samt frukter och bär (Sutor et al., 2010) men mårddhunden jagar och äter även fåglar och ägg (Elmeros et al., 2018). Den vetenskapliga konsensusen om mårddhundens påverkan på fåglar är splittrad. Medan vissa studier hittat klara samband mellan mårddhundens predation och minskningar av fågelpopulationer (bl.a. Dahl & Åhlen, 2019), har andra avfärdat detta samband och istället hävdade att mårddhundens effekter på fågelpopulationer är försumbara (Kauhala & Kowalczyk, 2011). En studie av Holopainen et al. (2020), som undersökte varierande habitattypers effekter på bopredation, konstaterade att mårddhunden var vanlig i samtliga studerade habitattyper (med undantag av kraftigt odlade marker) i jämförelse till de infödda predatorerna som var begränsade till ett eller ett fåtal olika habitat. Mårddhunden kan således konstateras vara en generalist inte enbart när det kommer till födoval men även valet av habitat.

1.8 Utmaningar vid bekämpning av invasiva predatorer

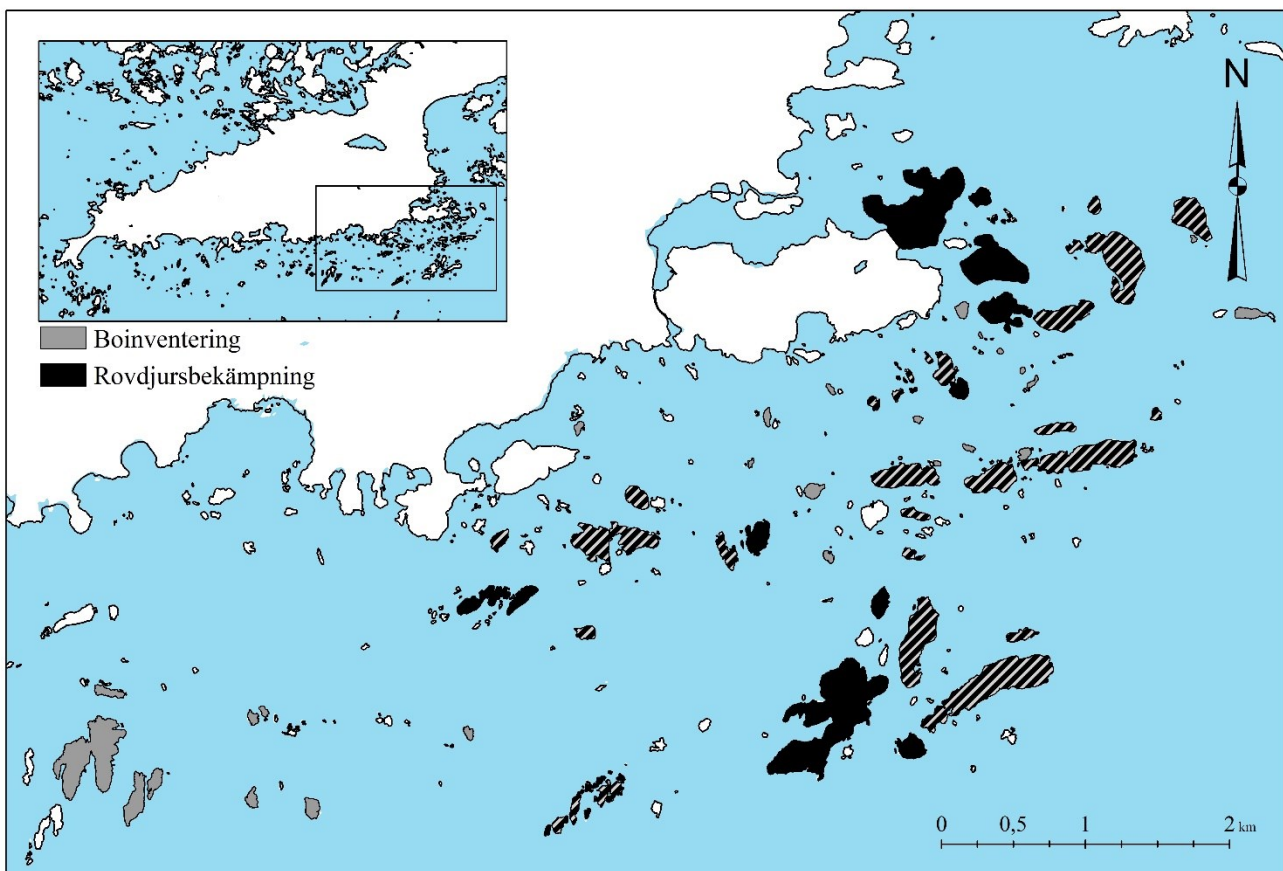
Ett potentiellt problem med bekämpningen av invasiva predatorer är den så kallade kompenserade immigrationen (eng. ”*compensatory immigration*”) som kan ske. Detta handlar

om att i och med att individer avlägsnas, frigörs deras revir så att nya individer från gränsande områden kan återinvadera området. I värsta fall kan ett flertal yngre individer eller individer som tidigare suttit lägre i rangordningen ersätta en avlägsnad adult. Dessa kan potentiellt orsaka flera gånger större skador jämfört med den ursprungligen avlägsnade individen (Doherty & Richie, 2016; Minnie et al., 2016). Ett relaterat fenomen är att en ökning av juvenila individers överlevnad har konstaterats i samband med avlägsnandet av fullvuxna individer (Bodey et al., 2011; Doherty & Richie, 2016). Ett annat argument som ofta lyfts fram är att användningen av begränsade naturskyddsresurser för att utföra suboptimala bekämpningsåtgärder är slösaktigt eftersom samma resurser kunde ha resulterat i större nytta ifall de använts för andra ändamål. De flesta problem av sådana slag går ändå att undvika genom grundlig planering och koordinering av bekämpningsåtgärder så att de bland annat sker inom en tidsram som minimerar sannolikheten att kompenserande immigration hinner ske. För att bekämpningsåtgärderna ska vara optimala krävs ändå pålitlig information erhållen ur empiriska studier. Debatten kring bekämpningen av invasiva arter sker alltid i en samhällelig och politisk kontext och frågor gällande själva etiken bakom bekämpning lyfts ofta fram.

2. MATERIAL OCH METODER

2.1 Studieområdet

Datansamlingen av ejderns häckningsparametrar, öspecifika populationstrender och predationstryck har skett årligen på ett standardiserat sätt i Tvärminne (59°50'N, 23°15'E), västra Finska Viken, sedan 1990 (Fig. 1). De data som analyserna i denna avhandling baseras på är från tidsperioden 2011 – 2019. De 31 öar som hör till forskningsområdet kan delas in i två kategorier enligt vegetation: små, trädlösa skär (medelareal \pm SD = 0.52 \pm 0.40 ha) och barrskogsbeklädda öar (medelareal \pm SD = 5.54 \pm 4.42 ha) (Öst et al. 2018). Därtill är öarna indelade i centrala studieöar där en intensivuppföljning av ejderpopulationen pågår (n = 17) och sekundära studieöar där en årlig boinventering utförs (n = 14). Bekämpning av de invasiva rovdjuren har skett i stort sett samma område där boinventeringarna utförts med tillägg av några områden (Fig. 1). Området bestod av 33 öar och skär samt en udde som är kopplad till fastlandet. De trädlösa skärens växtlighet består i huvudsak av enbuskar (*Juniperus communis*)



Figur 1. Karta över studieområdet i Tvärminne, Hangö, sydvästra Finland. På de svart-grårandiga öarna har både boinventeringar och bekämpning av invasiva rovdjur utförts.

medan de barrskogsbeklädda öarnas huvudsakliga trädart är tallen (*Pinus sylvestris*). Ötypen är av betydelse eftersom predationstrycket skiljer sig mellan de två habitaterna (Ekroos et al., 2012a; Öst et al., 2018). Predationstrycket mot ruvande ådor är i regel högre på de kala skären (Ekroos et al. 2012a) och samma skillnad föreligger i fråga om bopredationsrisk (Öst et al. 2018). Öarnas exponering varierar från inner- till ytterskärgårdsförhållanden.

2.2 Fältarbetet

Ådorna fångas på boet för att erhålla data till den pågående långtidsuppföljningen av ejderpopulationen i Tvärminne som pågått sedan 1990. I samband med att ådorna fångas mäts flera variabler, exempelvis ådans kroppskondition, relativa huvudstorlek (ett grovt index för kognitiv förmåga) och ruvningsstadium. Blodprov tas för att kunna bestämma mängden glukokortikoider i blodet, vilket fungerar som en indikator för upplevd stressnivå. På de centrala studieöarna ringmärks ådorna med stålring och färgringar med en individuell kod och dessutom görs individuella vingmärkningar (som varar upp till ruggningen) för att lättare kunna identifiera honan efter ruvningens slut (Jaatinen & Öst, 2011). Ådorna på de sekundära studieöarna ringmärks endast med vanlig stålring. Boens koordinater har noterats på de centrala studieöarna för att vid ett senare tillfälle kunna återvända och observera ifall boet blivit plundrat eller för att bestämma andelen ungar som kläckts. Ifall ungarna fortfarande är kvar i boet har även deras kondition (längd och vikt) uppmätts. Återbesöken är nödvändiga för att kunna bestämma häckningsutfallet och den årliga öspecifika häckningsframgången (se 2.4.1).

Boinventeringarna har utförts mot slutet av ruvningsperioden för att minimera risken att ådan ska överge boet. Det har visats att risken för ådan att överge boet ökar som en följd av mänsklig störning, och denna risk är störst i början av ruvningsperioden (Bolduc & Guillemette, 2003). Syftet har varit att fånga en så stor andel som möjligt av de ruvande ådorna för att kunna bestämma de undersökta variablerna. I regel fångas över hälften av alla häckande ådor. För åren 2011 – 2019 var andelen (medeltal \pm SD) $66,1 \pm 17,5$ %. Både aktiva och förstörda bons placering, har noterats och behandlats i GIS m. hj. a. programvaran ArcGIS. Öspecifika variabler så som exponeringsgrad och skogstäcke har också noterats. Ådorna har fångats och behandlats i enlighet med försöksdjurslagen (497/2013) samt förordningen (564/2013) om skydd av djur som används för vetenskapliga ändamål eller undervisningsändamål med vederbörliga försöksdjurstillstånd (HY-85-2003, ESLH-2009-02969/Ym-23, ESAVI/1697/04.10.03/2012, ESAVI/2831/04.10.07/2015, ESAVI/4053/2018.). För att fånga

ådoma har håvar tillverkade för detta syfte använts. Strävan har varit att minimera behandlingstiden för varje åda så att stressen orsakad hos djuret förblir så liten som möjligt. De enskilda öbesökens längd har därför också begränsats av en övre tidsgräns av 1,5 h.

2.3 Bekämpningen av mink och mårdhund

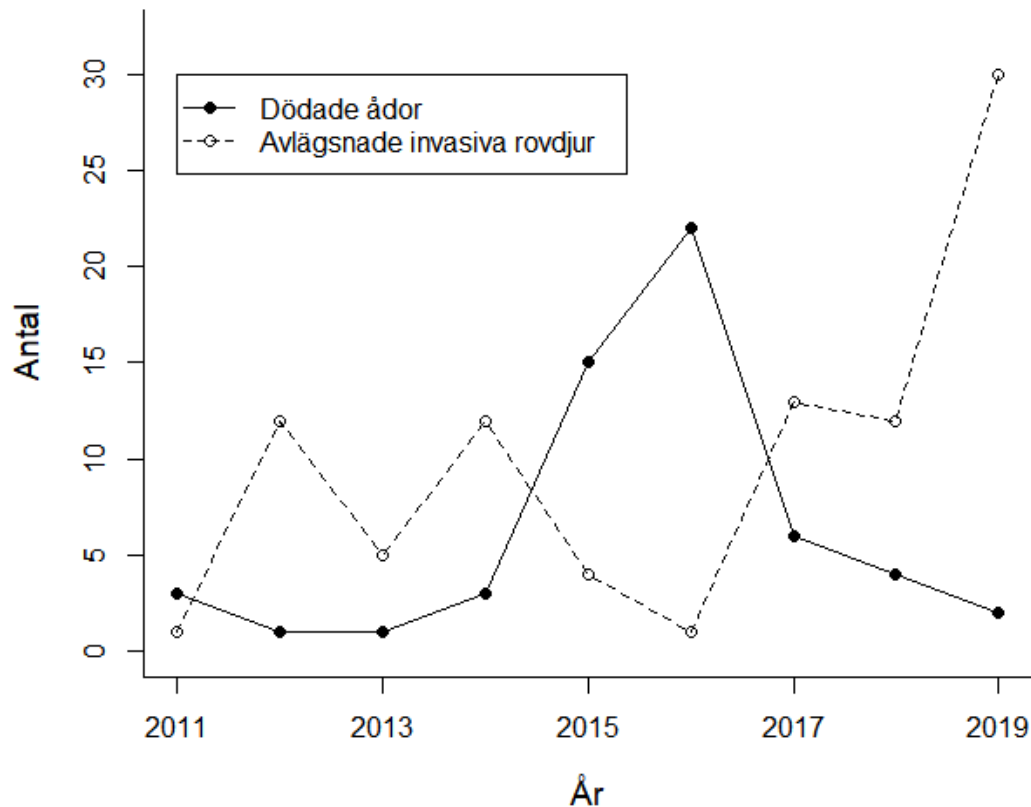
Avlägsnandet av mink och mårdhund från skärgårdsområden i Tvärminne är ett pågående samarbete mellan Åbo Akademis ejderteam, Natur- och viltvårdsstiftelsen samt Tvärminne zoologiska station. Den systematiska bekämpningen av mink och mårdhund har skett i Tvärminne skärgård sedan år 2011. Mellan 20 och 40 direktdödande fällor för mink har varit utplacerade i Tvärminne skärgård sedan 2011.

Tabell 1. Antalet ådor dödade av invasiva rovdjur sammanlagt under och specificerat enligt rovdjursart, samt antalet avlägsnade invasiva rovdjur i Tvärminne under samma period (2011 – 2019).

År	Ådor dödade av invasiva rovdjur	Ådor dödade av mink	Ådor dödade av mårdhund	Avlägsnade invasiva rovdjur
2011	3	3	0	1
2012	1	0	1	12
2013	1	0	1	5
2014	3	3	0	12
2015	15	15	0	4
2016	22	12	10	1
2017	6	4	2	13
2018	4	4	0	12
2019	2	2	0	30
Totalt	57	43	14	90

Fällorna har vittjats regelbundet utanför fåglarnas häckningssäsong (1.8 – 1.4). Ställande hund har använts för att jaga mårdhund under samma tidsperiod på samma öar, i huvudsak under tidig vår innan ejderns häckningssäsong inletts. Data om de

avlägsnade främmande rovdjurens antal, kön, ålder, datum för deras avlägsnande samt vilken ö de fångats på har insamlats sedan 2011. Mellan åren 2011 – 2019 avlägsnades sammanlagt 90 invasiva rovdjur från studieområdet medan 57 ådor dödades av dessa rovdjursarter under samma tidsperiod (Tabell 1). Den årliga variationen i antalen rovdjursdödade ådor och bekämpningsinsatsen illustreras i figur 2.



Figur 2. Det årliga antalet ådor som dödats av invasiva rovdjur samt antalet årligen avlägsnade invasiva rovdjur inom studieområdet under åren 2011 – 2019. Värt att notera är att det högsta antalet rovdjursdödade ådor observerades åren 2015 – 2016 vilket sammanfaller med ett lågt antal avlägsnade rovdjur under samma period.

2.4 Studerade variabler

2.4.1 Häckningsutfall

Häckningsutfallet är ett mått som beskriver ifall ett häckningsförsök resulterar i att minst en unge kläcks ur boet. Denna variabel bestämdes för bon på de centrala studieöarna, utgående från återbesök till bona (efter att ungarna kläckts). Ifall kläckta ungar hittades i boet i samband med den andra boinventeringen kunde det konstaterats att häckningsförsöket lyckats. Ifall inga ungar hittades i boet hade de antingen hunnit avlägsna sig eller blivit uppätta av rovdjur. För att skilja på dessa utfall observerades ifall äggmembranen var hela eller inte. Ägg som blivit

uppättna har söndriga membraner som fortfarande sitter fast i äggskalet, ofta med spår av blod (Öst & Steele, 2010; Jaatinen & Öst, 2013). Ifall minst ett helt äggmembran eller en levande unge hittades, beaktades häckningsförsöket som lyckat.

2.4.2 Häckningsbeslut

Ådans häckningsbeslut kan härledas tack vare den årliga inventeringen av häckande ådor på samtliga öar i studieområdet samt en intensiv uppföljning av ådornas rörelser till sjöss efter att ungarna kläckts. Uppföljningen sker genom att en grupp bestående av två till fem personer, försedda med tillbörliga tubkikare, dagligen strävar efter att observera alla märkta ådor inom studieområdet. Denna process repeteras dagligen från att den första kullen kläckts fram till att de sista ungarna nått självständighet (ca 30 dagar efter kläckning). Varje gång en märkt åda observeras, identifierades hon med hjälp av de individuellt unika vingmärkningarna och/eller färgringskombinationen. Det noteras ifall hon rör sig med ungar eller inte, hur många ungar hon rör sig med och ifall andra ådor rör sig i samma aggregation. Varje enskild individ observeras länge nog för att säkert kunna fastställa hennes häckningsstatus. Ådor som inte har en egen kull tillåts inte ta del av ungevårdsgrupperna och jagas genast iväg av ådor som har ungar (Öst et al. 2003), vilket underlättar statusbestämningen. Baserat på dessa observationer delas ådorna in i två grupper: de häckande som fångats på boet, observerats till sjöss med ungar eller som en del av en ungevårdsgrupp och de icke-häckande, som varken fångats på boet det året eller upptäckts tillsammans med ungar på sjön (Öst et al. 2018). Faktumen att icke-häckande ådor är närvarande inom häckningsområdet och till samma grad möjliga att upptäcka och identifiera som häckande individer är vad som möjliggör denna uppföljning. Bland flera andra fågelarter håller sig nämligen icke-häckande individer till områden utanför häckningsområdet vilket försvårar dylika uppföljningar eftersom det då är svårt eller omöjligt att skilja sannolikheten för att en individ är närvarande från sannolikheten att den upptäcks då den är närvarande (Öst et al., 2018).

2.4.3 Predationsrisk

I samband med boinventeringarna identifierades och lokaliserades alla rovdjursdödade ådor. I mån av möjlighet avgjordes också vilket rovdjur som dödat ådan. Detta går att göra på basen

av spår av klor, tänder och näbbar samt övriga kännetecken i kadavret. Dessa data används sedan för att bestämma sannolikheten att falla offer för predation. Under åren 2011 – 2019 hittades 368 ådor som dödats av predatorer (både infödda och invasiva). Av dessa dokumenterade fall av predation kunde predatormed säkerhet bestämmas i 222 av fallen (57,5 %).

Predationsrisken estimerades med två separata index som är avsedda att skilja mellan variation i predationsrisk i tid (årsspecifikt predationsindex) respektive rum (öspecifikt predationsindex). Det öspecifika, tidiga predationsindexet beräknas genom att dividera antalet aktiva bon med totalantalet häckningsförsök vid tidpunkten för den första boinventeringen och används för att beskriva den öspecifika häckningsframgången. Under studietiden 2011 – 2019 var medeltalet aktiva bon (medeltal \pm SD) $70,0 \pm 28,8$ % vid tidpunkten för den första boinventeringen. Trots att detta index inte beaktar de bon som blivit plundrade efter den första boinventeringen fungerar det som ett pålitligt närmevärde för det rådande bopredationstrycket. Detta index beräknas på samma sätt för både centrala och sekundära studieöar.

Ett årsspecifikt predationsindex, uträknas för att bestämma det slutliga predationstrycket på de centrala studieöarna. Detta index beräknas i samband med den andra boinventeringen och beaktar även bonas slutliga häckningsutfall (se 2.4.1). De bon som aktivt ruvades under den första boinventeringsomgången och vars koordinater noterades, återbesöktes vid den uppskattade tidpunkten för kläckningen för att mäta och väga ungarna. I samband med dessa återbesök bestämdes det slutliga häckningsutfallet för bona. Indexet kan alltså bestämmas först efter att alla häckningsförsök avslutats och det slutliga häckningsutfallet noterats i samband med att bona återbesöks. Den årsspecifika predationsrisken anges för de centrala studieöarna som det slutliga antalet plundrade bon per alla häckningsförsök, dvs. lyckade häckningar, plundrade bon, övergivna bon samt bon där ungarna redan lämnat boet (Öst et al. 2018). För åren 2011 – 2019 var årsmedeltalet för detta index (medeltal \pm SD) $9,2 \pm 4,7$ %.

2.4.4 Index för havsörnsförekomst

Indexet på havsörnsförekomst anger den årliga abundansen av havsörn vid Hangö fågelstation (HALIAS, 59°49'N, 22°54'E), ca 18 km västerut från studieområdet. Indexet ger ett pålitligt kvantitativt mått på havsörnspopulationens storlek i närheten av studieområdet och fungerar som en förklarande variabel då havsörnspredationens påverkan på ejderns överlevnad och

häckningsparametrar analyseras. Indexet utgörs av medelantalet havsörnar som observeras mellan den 1.4 och 15.6 (ejderns häckningssäsong). Havsörnar som tydligt var flyttande förbisågs då indexet beräknades. Mellan åren 2003 – 2016 påvisade havsörnsindexet en årlig ökning på 13,4 % (Öst et al. 2018). Eftersom havsörnen är den huvudsakliga predatorn av ejdrar (Öst et al. 2018) förväntas den även ha den starkaste effekten på ådornas överlevnad och häckningsframgång.

2.4.5 Proportionen av ådor fångade på boet

Denna variabel inkluderades för att korrigera för andelen ådor man lyckats fånga (eng. “*trapping success*”) per holme per år. Ifall man till exempel lyckats fånga alla häckande ådor på en viss holme ett visst år, kan man med hög sannolikhet konstatera att en åda som observeras utan ungar ute till havs de facto är en icke-häckare. Däremot, om andelen fångade ådor per holme är låg, och en åda observeras till havs utan ungar, blir uppskattningen av hennes häckningsstatus mycket osäkrare, eftersom det kan handla om en av individerna man inte lyckats fånga på boet som snabbt efter kläckningen förlorat hela sin kull. Att inkludera andelen ådor fångade på boet som en kovariat i analysen är ett sätt att korrigera för denna felkälla.

2.5 Statistisk analys

Samtliga dataanalyser i denna avhandling är baserade på de data som samlats från och med år 2011 till år 2019 under ejderpopulationens långtidsuppföljning i Tvärminne samt bekämpningsdata på mink och mårdhund som samlats mellan 2011 – 2019. De tre frågeställningarna: hur bekämpningen av de invasiva rovdjuren påverkar ejderns överlevnad, häckningsframgång och -benägenhet, testas genom att analysera data som samlats under åren 2011 – 2019. Analyserna har utförts med programvaran R 3.6.0. (R Core Team 2019) och består av en generaliserad linjär modell (GLM) (funkt.: `glm`) om ejderns överlevnad samt två generaliserade linjära blandmodeller (GLMM) (paket: `lme4`, funkt.: `glmer`) som redogör för häckningsframgången respektive - benägenheten. Blandmodeller möjliggör inkluderingen slumpmässiga effekter (eng. “*random effects*”) som används för att kontrollera för den pseudoreplikering som i andra fall uppstår då flera observationer av samma enheter (individer, häckningsholmar och år) ingår i en och samma analys. Det är viktigt att beakta

havsörnspredationen i blandmodellerna eftersom dess effekt är så stor att den i andra fall skulle maskera de invasiva rovdjurens predation.

2.5.1 Ådornas dödlighet

Avsikten med analysen var att reda ut ifall den systematiska bekämpningen av de invasiva predatorerna, minken och mårdhunden, har en signifikant påverkan på ådornas dödlighet inom studieområdet. För att analysera effekten av bekämpningen av invasiva rovdjur på ådornas dödlighet användes en GLM. En GLM lämpar sig för syftet att analysera dödligheten eftersom upprepade observationer inte kan förekomma då det gäller unika individer som dödats. Eftersom data är antalsdata användes en Poisson-fördelning med log-länkfunktion. Denna länkfunktion anpassar sig för fall där responsvariabeln reagerar icke-linjärt på förändringar i de oberoende variablerna. Rådata bestod av det årliga antalet ådor som med säkerhet dödats av invasiva rovdjur från år 2011 till år 2019 samt antalet invasiva rovdjur som avlägsnats årligen under samma tidsperiod (Tabell 1). Responsvariabeln var antalet ådor som med säkerhet dödats av de invasiva rovdjuren. Den förklarande variabeln var antalet invasiva rovdjur som avlägsnats mellan den 1 augusti och den 1 maj alltså efter häckningssäsongens slut då alla ungar beräknas ha nått självständighet och innan inledningen av nästa häckningssäsong.

2.5.2 Öspecifik häckningsframgång

En generaliserad linjär blandmodell (GLMM) med binomialfördelade fel och logit-länkfunktion användes för modelleringen av rovdjursbekämpningens och havsörnsförekomstens effekt på den öspecifika häckningsframgången. Den öspecifika häckningsframgången, alltså andelen aktiva bon per antalet häckningsförsök på en ö, fungerade som responsvariabel. En blandmodell med binomialfördelade fel och logit-länkfunktion användes. De fasta effekterna var antalet avlägsnade invasiva rovdjur och havsörnsindexet medan den slumpmässiga effekten var häckningsholmen. Modellen är baserad på 331 observationer av öspecifik häckningsframgång, alltså ett värde per häckningsholme per år, uträknat årligen för 31 enskilda öar under åren 2011 – 2019. I analysen inkluderades enbart öar på vilka minst ett häckningsförsök gjorts det året. Trots att estimeringen av effektstorlekar i blandmodeller är omdebatterat har jag valt att inkludera rapportering av R^2_m (marginell R^2) i

resultatdelen i enlighet metoden beskriven i Nakagawa & Schielzeth (2013). R^2_m uppskattar andelen av variationen som förklaras av de fasta effekterna i modellen. Samtliga variabler i analyserna testades även för multikollinearitet genom att beräkna för VIF (eng. "variance inflation factor") i R i samband med analysen. VIF för både de avlägsnade invasiva rovdjuren och havsörnsförekomsten var 4,51 vilket ligger under gränsvärdet $VIF < 10$ som framförs av Hair (1995).

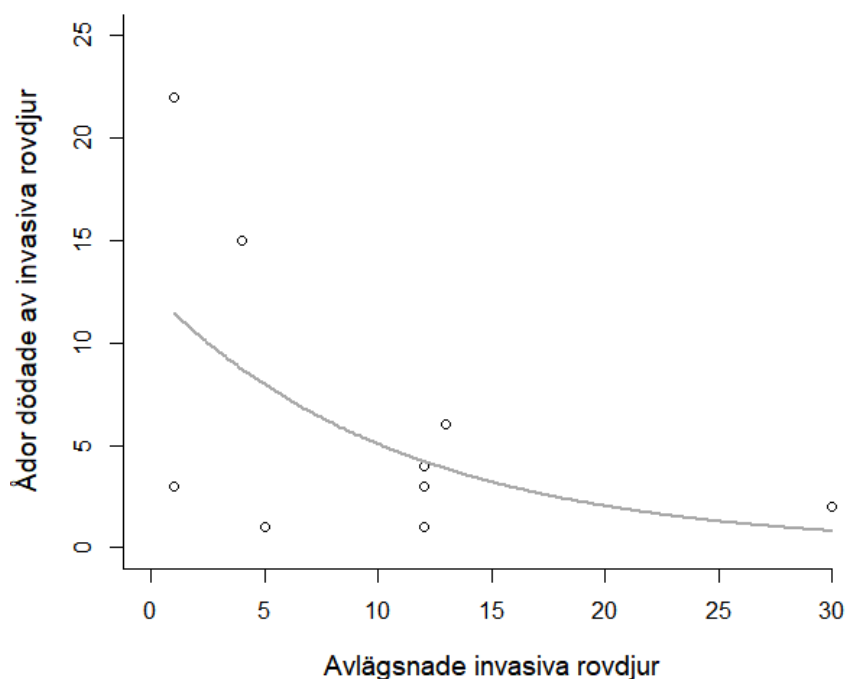
2.5.3 Häckningssannolikhet

Den generaliserade linjära blandmodellen för ådornas häckningssannolikhet använde häckningssannolikheten som responsvariabel och baserade sig på 1548 observationer av 643 unika individer gjorda under 2011 – 2019. De fyra fasta effekterna: antalet avlägsnade invasiva rovdjur, havsörnabundansen bestämd med hjälp av örnindexet, det slutliga årsepecifika predationsindexet och proportionen av ådor som fångats på boet fungerade som förklarande variabler. Eftersom analysens resultat var binärt, antingen häckar en åda eller så gör hon det inte, användes en modell med binomialfördelade fel och logit-länkfunktion, där modellens parameterskattning gjordes med den maximala sannolikhetssuppskattningsmetoden (eng. "maximum likelihood") med Laplace-approximering. GLMM användes eftersom data innefattade upprepade observationer av samma individer. I analysen fungerade ådans ID som den slumpmässiga faktorn. Testet för multikollinearitet gav VIF-värdet 6,71.

3. RESULTAT

3.1 Ådornas dödlighet

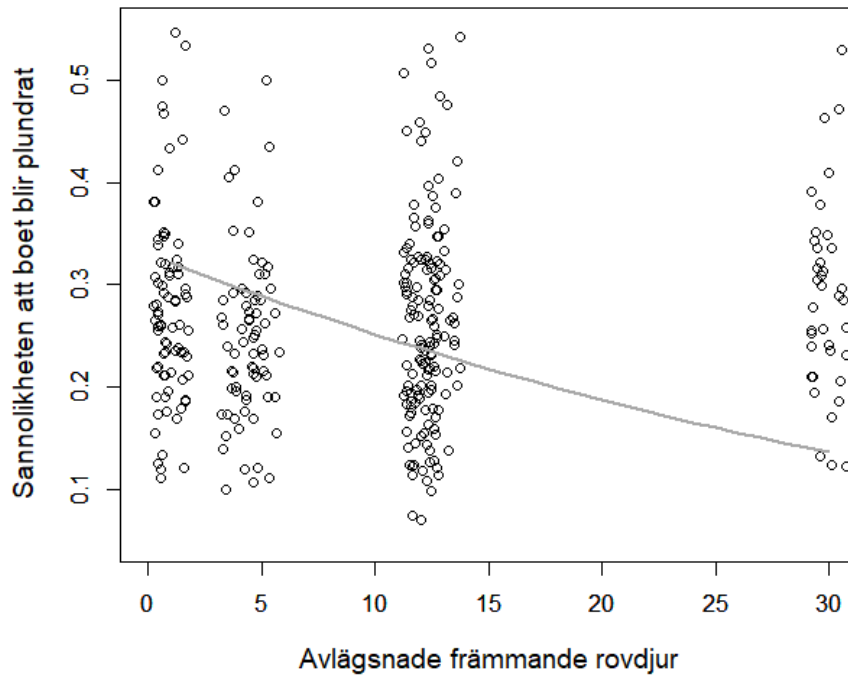
Bekämpningen av invasiva rovdjur inom studieområdet hade en signifikant positiv påverkan på ådornas överlevnad (Parameterestimat (b) = $-0,09 \pm 0,02$, $z = -3.79$, $p < 0,001$) (Fig. 3) och antalet avlägsnade rovdjur förklarade 32 % av variationen i antalet ådor dödade av invasiva rovdjur ($R^2 = 0,32$).



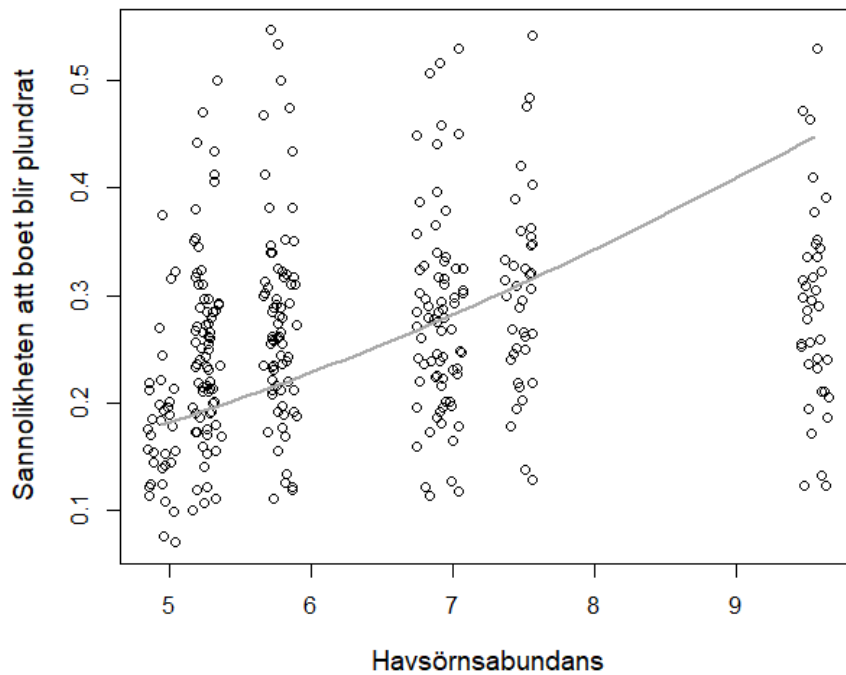
Figur 3. Antalet ådor dödade av invasiva rovdjur i Tvärminne åren 2011 – 2019 som en funktion av antalet avlägsnade rovdjur. Den estimerade regressionslinjen är baserad på en Poisson-fördelad GLM.

3.2 Öspecifik häckningsframgång

Resultaten av den generaliserade linjära blandmodellen visade att både rovdjursbekämpningen och förekomsten av havsörn signifikant påverkar ejderns häckningsframgång. Bekämpningen av invasiva rovdjur hade en positiv effekt på häckningsframgången ($b = 0,03 \pm 0,01$, $z = -3,92$, $p < 0,001$) (Fig. 4) medan den uppskattade havsörnsabundansen (baserat på örindexet) hade en negativ effekt på häckningsframgången ($b = -0,28 \pm 0,06$, $z = 4,71$, $p < 0,001$) (Fig. 5). De fasta effekterna förklarade ca 6 % av variationen ($R^2_m = 0,058$).



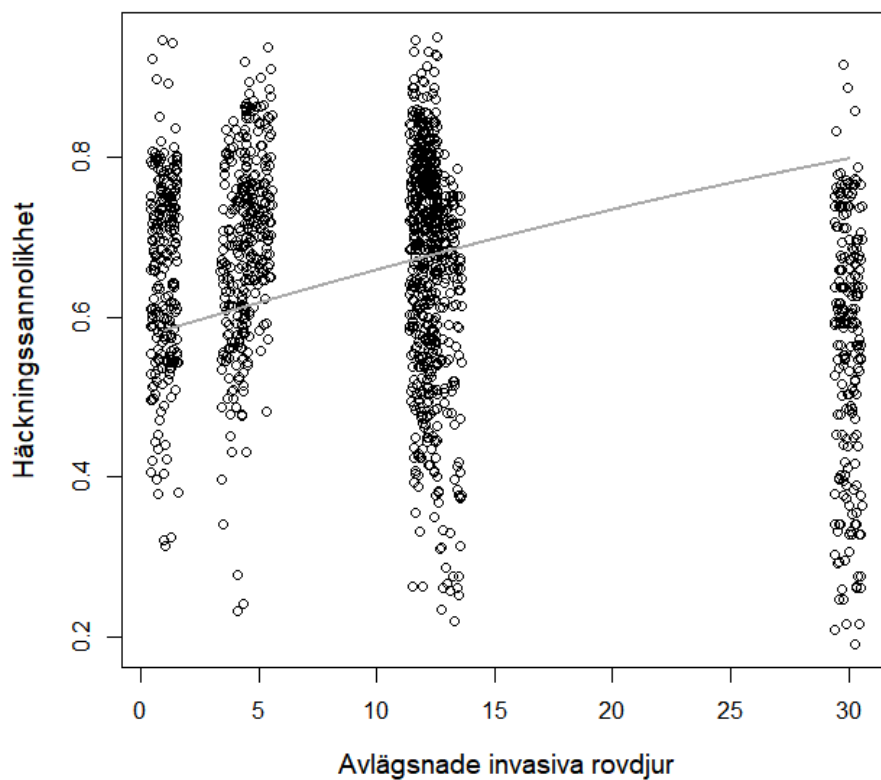
Figur 4. Sannolikheten att boet blir plundrat som en funktion av antalet avlägsnade invasiva rovdjur. Varje punkt på grafen ($n = 331$) illustrerar en års- och öspecifik proportion av plundrade bon vid den första karteringen av studieöarna i Tvärminne (tidig bopredation) åren 2011 – 2019 och den estimerade regressionslinjen är baserad på en GLMM av sambandet. Observera att punkterna är med avsikt utspridda på x-axeln för att bättre visualisera resultatet.



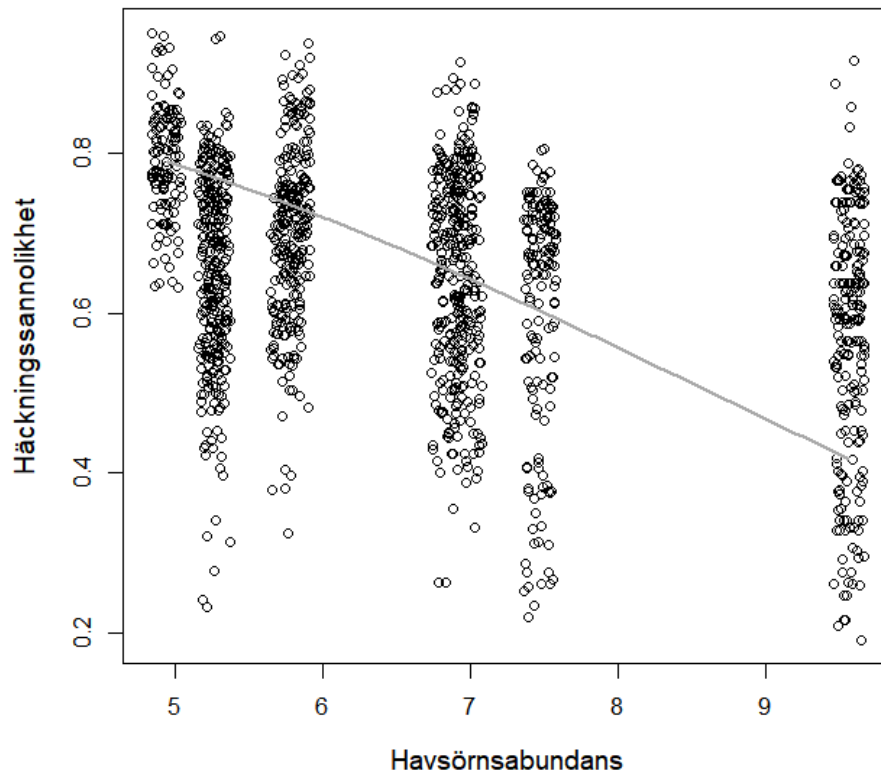
Figur 5. Sannolikheten att boet blir plundrat som en funktion av den uppskattade havsörnsabundansen. Varje punkt på grafen ($n = 331$) illustrerar en års- och öspecifik proportion av plundrade bon vid den första karteringen av studieöarna (tidig bopredation) åren 2011 – 2019 och den estimerade regressionslinjen är baserad på en GLMM av sambandet. Observera att punkterna är med avsikt utspridda på x-axeln för att bättre visualisera resultatet.

3.3 Häckningssannolikhet

Den generaliserade linjära blandmodellen för häckningssannolikhet visade att alla undersökta oberoende variabler hade signifikanta effekter på ådars beslut att häcka eller avstå från häckning. Bekämpningen av de invasiva rovdjuren hade en positiv effekt ($b = 0,036 \pm 0,017$, $z = 2,10$, $p = 0,04$) (Fig. 6), medan havsörnsabundansen hade en negativ effekt på häckningssannolikheten ($b = -0,36 \pm 0,11$, $z = -3,38$, $p < 0,001$) (Fig. 7). Även den slutliga årsspecifika predationsrisken hade en signifikant effekt på häckningsbeslutet ($b = -3,10 \pm 0,62$, $z = 5,01$, $p = < 0,001$). De fasta effekterna, alltså havsörnsabundansen, rovdjursbekämpningen, den årsspecifika predationsrisken och andelen fångade ådor förklarade sammanlagt 9,3 % av den totala variationen i modellen ($R^2_m = 0,09$).



Figur 6. Sannolikheten för en åda att häcka som en funktion av antalet avlägsnade invasiva rovdjur. Varje punkt på grafen ($n = 1548$) illustrerar en ådas ($n = 643$) häcknings sannolikhet i förhållande till antalet avlägsnade invasiva rovdjur för ett visst år under åren 2011 – 2019. Den estimerade regressionslinjen är baserad på en GLMM av sambandet. Punkterna är med avsikt utspridda på x-axeln för att bättre visualisera resultatet.



Figur 7. Sannolikheten för en åda att häcka som en funktion av den uppskattade havsörnsabundansen. Varje punkt på grafen ($n = 1548$) illustrerar en ådas ($n = 643$) häcknings sannolikhet i förhållande till havsörnsabundansen för ett visst år under åren 2011 – 2019. Den estimerade regressionslinjen är baserad på en GLMM av sambandet. Punkterna är med avsikt utspridda på x-axeln för att bättre visualisera resultatet.

4 DISKUSSION

Resultaten som erhållits visar att bekämpningen av invasiva rovdjur har en positiv påverkan på ejderns reproduktionsframgång och överlevnad. Därtill kan också en koppling mellan avlägsnandet av invasiva rovdjur och ändringar i bytets beteende konstateras. Resultaten visar nämligen att bekämpningen av de invasiva rovdjuren, minken och mårddunden, har en signifikant effekt på ejderns häckningsbeslut så att antalet avlägsnade invasiva rovdjur korrelerar med sannolikheten för en åda att inleda ett häckningsförsök. Sådana effekter har sällan studerats i samband med invasiva arters bekämpning. Trots att dessa resultat känns intuitiva, har tidigare studier i Östersjöregionen inte kunnat visa att avlägsnandet av invasiva predatorer skulle ha en signifikant effekt på sjöfåglares överlevnad eller häckningsframgång (Nordström et al., 2002) eller enbart funnit sådana effekter för vissa av ett flertal studerade bytesdjursarter (Brezeziński et al., 2020). Andra studier har däremot fört fram argumentet att bekämpningen av invasiva arter kunde ha en motsatt, alltså negativ effekt, på sjöfågelpopulationer genom att frigöra mer effektiva, nativa predatorer från konkurrens (Kauhala & Kowalczyk, 2011). Eftersom studieöarna här inte hyser medfödda rovdjurspopulationer till en betydelsefull grad och för att resultaten inte tyder på att sådana effekter skulle äga rum, kan jag med relativ säkerhet hävda att ett sådant fenomen inte förekommit i fallet av denna studie. En annan teori som framförts är att toppredatorer skulle dämpa effekterna som mesopredatorer har på bytesdjurspopulationer genom att negativt påverka mesopredatorers rörlighet och revirstorlek (Ritchie & Johnson, 2009). En studie utförd i Sydvästra Finlands skärgård har presenterat resultat som tyder på att ett sådant samband skulle existera för just havsörnen och minken (Salo et al., 2008). Studien fann att minkhonor rörde sig mindre mellan öar inom sitt revir då havsörnar var närvarande. Studien kunde däremot inte visa att havsörnens närvaro skulle ha påverkat hanminkars rörlighet. Resultaten i denna avhandling stöder inte teorin om att sådana interaktioner rovdjur emellan skulle resultera i ett lägre predationstryck för ejdern. Ifall havsörnen i Tvärminne har en dämpande effekt på de invasiva predatorernas rörlighet sker detta högst sannolikt till en så gott som försumbar grad.

Ett faktum som stöder resultatet om bekämpningens påverkan på ådornas dödlighet är att den framställda modellen är maximalt konservativt. Detta är en konsekvens av att enbart ådor som med säkerhet döddats av de invasiva rovdjuren inkluderades i analysen. Av de ådor som hittats döda kunde rovdjurets identitet med säkerhet bestämmas i 57,5 % av fallen. Det är således sannolikt att en del av ådorna som de facto döddats av invasiva rovdjur, inte har identifierats som sådana och således uteblivit från analysen.

Grafen över avlägsnade rovdjur och rovdjursdödade ådor (Fig. 2) illustrerar hur den låga bekämpningsinsatsen under häckningssäsongerna 2015 – 2016 (ett resultat av resursbrist) är kopplad med en ökning i antalet ådor som dödade av invasiva rovdjur under samma tidsperiod. Efter att bekämpningsinsatsen återupptogs med motsvarande intensitet som före år 2015 inför häckningssäsongen 2017, sjönk antalet ådor dödade av invasiva rovdjur till en nivå som motsvarade de värden som observerats före svackan i bekämpningsinsatsen. De klart framträdande konsekvenserna av denna svacka i bekämpningsinsatsen illustrerar väl den nytta som bekämpningsarbetet bidrar med samt vikten av att upprätthålla en stabil nivå av bekämpning och undvika abrupta avbrott.

Flera studier har kommit fram till från varandra avvikande slutsatser när det gäller betydelsen av mårddunden som en predator på inhemska sjöfåglar (Kauhala & Auniola, 2001; Sutor et al. 2010; Kauhala & Kowalczyk 2011). Däremot har det konstaterats att mårddunden aktivt skrämmer iväg ruvande individer för att komma åt deras ägg och att de kan återvända till samma bo efter att de en gång ätit sig mätta för att ta åt sig av resterande ägg (Dahl & Åhlen, 2019). Att vissa dietstudier av mårddhund funnit att äggskal endast sällan förekommer i mårddhundens avföring eller som en del av maginnehållet (Kauhala & Auniola, 2001; Kauhala & Kowalczyk, 2011) bör inte direkt tolkas som att fågelägg inte skulle utgöra en betydande del av mårddhundens diet under fåglars häckningssäsong. I större häckningskolonier, där ägg är talrika kan det antas att rovdjur gör ett födoval av att endast äta den mest näringsrika delen, dvs. innehållet av ägget, och lämna de svårsmälta skalerna och äggmembranerna oätta. Skalerna och membranerna är ändå de enda delarna av ägget som går att identifiera ur avföring eller i samband med visuella maginnehållsanalyser. På så sätt kan det antas att dietstudier baserade på visuell analys av avföring eller maginnehåll i regel underrepresenterar andelen fågelägg som ingår i mårddhundens diet. I skärgårdsförhållanden är reptiler, amfibier och mindre däggdjur som på fastlandet utgör en betydande del av mårddhundsdieten, relativt sällsynta. Därtill är mårddhundens mobilitet i skärgården begränsad och att simma till en annan ö är alltid en risk och en energisänka. Allt detta kan antas resultera i att mårddunden blir tvungen att förlita sig på det begränsade utbudet av födokällor som finns tillhanda på en ö och att den inte har skäl att lämna ön så länge födoresurser finns kvar.

En faktor som eventuellt kan ha lett till förvrängda resultat är att havsörnspopulationens storlek uppskattats på basen av observationer som gjorts ca 20 km västerut från själva studieområdet. Detta kan leda till att det egentliga antalet havsörn som regelbundet besökt och således jagat i studieområdet kan avvika en aning från de uppskattade observationerna vid HALIAS-

observatoriet. De index som beräknats för havsörnsförekomsten har i tidigare publikationer ändå konstaterats korrelera med ådornas dödlighet inom studieområdet till en grad som stöder indexets pålitlighet (se Öst et al., 2018).

Att minken och mårdhunden slogs samman under den gemensamma titeln ”invasiva rovdjur” kan försvåra jämförandet av resultaten här med resultat ur tidigare studier som enbart undersökt endera predatorn. Flera av dessa studier har utförts i områden där det rovdjur som inte varit forskningsmålet i stort sett saknas (bl.a. Dahl & Åhlen, 2019). Att slå samman dessa rovdjur var ett medvetet val med tanke på studiens syfte som var att redogöra för predatorbekämpningens (inte de enskilda rovdjurens) effekter på bytesdjursarten och ejderns respons på bekämpningen. Mårdhunden är också fläckvis förekommande inom studieområdet, dvs. den är inte alltid närvarande utan söker sig sporadiskt till öarna. Detta innebär att mårdhunden är frånvarande en del av tiden men då den är närvarande omöjliggör den i praktiken all häckning fram till att den lämnar ön. Ifall enbart endera predatorn skulle ha beaktats skulle resultaten antagligen ha förvrängts av den andre predatorns närvaro och predation. Minken och mårdhunden är också såpass lika när det kommer till jaktteknik att ådorna knappast differentierar mellan de två arterna till en grad där de skulle uttrycka olika försvarsresponsen mot vardera predatorn.

Multikollinearitet, d.v.s. en nära korrelation mellan de förklarande variablerna i en modell, kan potentiellt ha varit ett problem i analyserna. Högt korrelerade förklarande variabler resulterar i ett högt standardfel, vilket leder till mindre pålitliga uppskattningar av parameterestimaterna för variablerna. För att kontrollera för sådan multikollinearitet beräknades VIF-värdet i samband med analyserna. Denna funktion används för att beräkna variansens inflationsfaktorer för samtliga oberoende faktorer i en regressionsmodell, dvs. en hur stor del av en oberoende faktors inflytande på modellen som även förklaras av en annan oberoende faktor. För analysen om häckningssannolikheten låg VIF-värdet för både antalet avlägsnade invasiva rovdjur och den uppskattade havsörnspopulationen på 6,7. Dessa kan vid första ögonkastet verka som problematiska värden med tanke på att den övre gränsen acceptabla VIF-värden typiskt brukar dras vid värden ≤ 5 . Vissa publikationer har ändå hävdats att det är acceptabelt med värden upp till 10 (Hair, 1995). I detta fall var observationernas mängd relativt lågt och begränsat till ett fåtal år vilket antagligen har bidragit till förhöjda VIF-värden. En liknande modell med tio år till av observationer skulle sannolikt resultera i allmänt godkända gränsvärden och således även mer obestridliga resultat.

De lovande resultaten om nyttan av rovdjursbekämpningen förändrar inte faktumet att ejdern fortfarande befinner sig i ett mycket sårbart tillstånd. I dagens läge är ejderpopulationen i Tvärminne utsatt för predation av både medfödda och introducerade predatorer som samverkar för att skapa det högsta predationstrycket på årtionden. Den genomsnittliga överlevnaden för vuxna ådor i Tvärminne är i dagsläget betydligt lägre än i någon annan studerad ejderpopulation (Ekroos et al, 2012a; Tjørnløv et al, 2020). Andelen ådor som förflyttat- eller inlett sin häckning längre inomskärs har ökat som en respons på det ökade predationstrycket på kala ytterskärgårdsholmar som uppstått i samband med havsörnspopulationens återhämtning (Öst & Steele 2010). Trots att fenomenet av icke-häckning, som blivit allt vanligare, på kort sikt kan vara fördelaktigt genom att individen då undviker de risker som förknippas med ett häckningsförsök, leder en hög frekvens av beteendet på längre sikt till negativa konsekvenser på populationsnivån. Exempelvis har den ökande frekvensen av icke-häckning inom studieområdet i Tvärminne konstaterats ha en stark negativ korrelation med populationens produktivitet (Öst et al., 2018). Det höga predationstrycket kan i samband med den höga graden av beteendet att avstå häckning förväntas leda den sårbara Östersjöejdern in i en svår ekologisk fälla. Detta betyder att samtliga alternativ angående häckningsbeslutet och valet av häckningsområde är långt ifrån optimala, både för den enskilda individen och artens framtida populationsutveckling. Hur kraftiga konsekvenserna av detta kommer att bli är svårt att förutsäga men flera experter är eniga om att stora förändringar i populationens struktur är att förvänta och att det i värsta fall kan kulminera i en total decimering av populationen (Lehikoinen et al. 2008; Ekroos et al. 2012b; Ramula et al. 2018; Öst et al. 2018).

En av de mer drastiska åtgärderna som förts fram i den allmänna diskussionen angående ejderns framtid är en kontroll av havsörnspopulationen. Sådana åtgärder skulle ändå varken gå att motivera etiskt eller genomföra inom lagens ramar. Därtill skulle det förminska det långa arbete som gjorts för havsörnens återhämtning. Före havsörnens populationsminskning har ejdern och havsörnen samexisterade så att bägge art varit relativt abundant. Att återställa denna naturliga balans kan underlättas av att inverkan av de invasiva predatorerna minimeras så långt det går.

Ett ökande predationstryck av både infödda och invasiva rovdjur är ett fenomen som observerats i stora delar av Östersjöregionen och ejdern är inte den enda arten som känt verkningarna av denna ökning (Hipfner et al., 2012; Dahl & Åhlen, 2019; Brezeziński et al., 2020). Flera av de markhäckande sjö- och havsfågelarterna i regionen har en liknande häckningsekologi som ejdern och är således till samma grad utsatta för det ökande predationstrycket. Det bästa tillvägagångssättet för att återfå och uppehålla livskraftiga sjö- och

havsfågelstammar i Östersjön är således att implementera långsiktiga och ambitiösa bekämpningsåtgärder av invasiva rovdjur. För att i framtiden kunna maximera nyttan av bekämpningsinsatser krävs en grundlig förståelse av utsatta arters och även hela artsamhällets responser till rovdjursinvasioner. Trots att en fullständig utrotning av invasiva rovdjur kan vara ett svåruppnått mål, leder en kontinuerlig bekämpningsinsats, som denna avhandling visar, till positiva resultat redan efter relativt kort tid. Därtill kan en tidig upptäckt av arter vid deras invasionsfront i samband med omedelbara, långsiktiga bekämpningsåtgärder fördröja eller i bästa fall till och med förhindra den invaderande artens etablering. Med allt detta i åtanke uppmanar jag till vidtagandet av välplanerade, fortlöpande bekämpningsåtgärder av invasiva rovdjur i hela Östersjöregionen.

TILLKÄNNAGIVANDEN

Jag vill tacka mina handledare Markus Öst och Kim Jaatinen för deras stöd, råd och framför allt tålamod genom hela processen. Jag vill också tacka Bertille Mohring som varit till oersättlig hjälp med statistiken. Därtill vill jag tacka min studiekamrat Anni Rönnerberg som hjälpt till med framställningen av kartan samt arbetets layout.

Tack till Societas pro Flora et Fauna Fennica som bidragit med finansiering för avhandlingen.

REFERENSLISTA

- Alerstam T., Bauer C. & Roos G. 1974. Spring migration of eiders *Somateria mollissima* in Southern Scandinavia. *Ibis* 116: 194–210
- BirdLife International. 2015. European Red List of Birds. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities.
- Blumstein D. & Daniel J. 2005. The loss of anti-predator behaviour following isolation on islands. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272: 1663–1668
- Bodey T., Bearhop S. & McDonald R. 2011. Localised control of an introduced predator: creating problems for the future? *Biological Invasions* 13: 2817–2828
- Bolduc F. & Guillemette M. 2003. Human disturbance and nesting success of Common Eiders: interaction between visitors and gulls. *Biological Conservation* 110: 77–83
- Bonesi L. & Palazon S. 2007. The American mink in Europe: Status, impacts, and control. *Biological Conservation* 134: 470–483
- Brzeziński M., Żmihorski M., Nieoczym M., Wilniewicz P. & Zalewski A. 2020. The expansion wave of an invasive predator leaves declining waterbird populations behind. *Diversity and Distributions* 26: 138–150
- Clark C. 1994. Antipredator behavior and the asset-protection principle. *Behavioral Ecology* 5: 159–170
- Coulson J. C. 1984. The population dynamics of the Eider Duck *Somateria mollissima* and evidence of extensive non-breeding by adult ducks. *Ibis* 126: 525–543
- Courchamp F., Chapuis J. & Pascal M. 2002. Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews*. 78: 347–383
- Cox J. & Lima S. 2006. Naiveté and an aquatic–terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 674–680
- Crowl T., Crist T., Parmenter R., Belovsky G. & Lugo A. 2008. The spread of invasive species and infectious disease as drivers of ecosystem change. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 238–246
- Dahl F. & Åhlén PA. 2019. Nest predation by raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in the archipelago of northern Sweden. *Biological Invasions* 21: 753–755
- Doherty T. & Richie E. 2016. Stop jumping the gun: a call for evidence-based invasive predator management. *Conservation Letters* 10: 15–22
- Doherty T., Glen A., Nimmo D., Ritchie E. & Dickman C. 2016. Invasive predators and global biodiversity loss. *PNAS* 113: 11261–11265

- Ekroos J., Öst M., Karell P., Jaatinen K. & Kilpi M. 2012a. Philopatric predisposition to predation-induced ecological traps: habitat-dependent mortality of breeding eiders. *Oecologia* 170: 979–986
- Ekroos J., Fox A., Christensen T., Petersen I., Kilpi M., Jónsson J., Green M., Laursen K., Cervencel A., de Boer P., Nilsson L., Meissner W., Garthe S. & Öst M. 2012b. Declines amongst breeding Eider *Somateria mollissima* numbers in the Baltic/Wadden Sea flyway. *Ornis Fennica* 89: 81–90
- Elmeros M., Mikkelsen D., Nørgaard L., Pertoldi C. Jensen T. & Chriél M. 2018. The diet of feral raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) and native badger (*Meles meles*) and red fox (*Vulpes vulpes*) in Denmark. *Mammal Research* 63: 405–413
- Ferrari M., Crane A., Brown G. & Chivers D. 2015. Getting ready for invasions: can background level of risk predict the ability of naïve prey to survive novel predators? *Scientific Reports* 5: 8309
- Fox A., Jonsson J., Aarvak T., Bregnballe T., Christensen T., Kuhlmann C., Preben C., Lars D., Holm T., Pavon-Jordan D., Laursen K., Lehikoinen A., Lorents S., Moller A., Norström M., Öst M., Söderquist P. & Therkildsen O. 2015. Current and potential threats to Nordic duck populations - a horizon scanning exercise. *Annales Zoologici Fennici* 52: 193–220
- Groombridge B. 1992. *Global biodiversity: status of the earth's living resources / a report compiled by the World Conservation Monitoring Centre*. London. Chapman & Hall
- Guyn K. & Clark R. 1997. Cover characteristics and success of natural and artificial duck nests. *Journal of Field Ornithology* 68: 33–41
- Hair J. 1995. *Multivariate data analysis*. New Jersey. Prentice Hall
- Hario M. & Rintala J. 2009 Age of first breeding in the common eider *Somateria m. mollissima* population in the northern Baltic Sea. *Ornis Fennica* 86: 81–88
- Helle E. & Kauhala K. 1991. Distribution History and Present Status of the Raccoon Dog in Finland. *Holarctic Ecology* 14: 278–286
- Hipfner J., Blight L., Lowe R., Wilhelm S., Robertson G., Barrett R., Anker-Nilssen T. & Good T. 2012. Unintended consequences: how the recovery of sea eagle *Haliaeetus* spp. populations in the northern hemisphere is affecting seabirds. *Marine Ornithology* 40: 39–52
- Holmes N., Spatz D., Oppel S., Tershy B., Croll D., Keitt B., Genovesi P., Burfield I., Will D., Bond A., Wegmann A., Aguirre-Muñoz A., Raine A., (...) & Butchart S. 2019. Globally important islands where eradicating invasive mammals will benefit highly threatened vertebrates. *PLoS One* 14.3: e0212128.
- Holopainen S., Väänänen V. & Fox D. 2020. Landscape and habitat affect frequency of artificial duck nest predation by native species, but not by an alien predator. *Basic and Applied Ecology*. 48: 52–60

- Huxel G. 1999. Rapid displacement of native species by invasive species: effects of hybridization. *Biological Conservation* 89: 143–152
- Jaatinen K., Öst M. & Lehikoinen A. 2011. Adult predation risk drives shifts in parental care strategies: a long-term study. *Journal of Animal Ecology* 80: 49–56f
- Jaatinen K. & Öst M. 2013. Brood size matching: a novel perspective on predator dilution. *The American Naturalist* 181: 171–181
- Jaatinen K. & Öst M. 2016. Brain size-related breeding strategies in a seabird. *Behavioral Ecology* 180: 67–76
- Jaatinen K., Møller A. & Öst M. 2019. Annual variation in predation risk is related to the direction of selection for brain size in the wild. *Scientific Reports* 9: 11847
- Kauhala K. & Auniola M. 2001. Diet of raccoon dogs in summer in the Finnish archipelago. *Ecography* 24: 151–156
- Kilpi M. & Lindström K. 1997. Habitat-specific clutch size and cost of incubation in common eiders, *Somateria mollissima*. *Oecologia* 111: 297–301
- Kilpi M., Jaatinen K. & Öst M. 2018. Suomen haahkakannan kato – mitä oikein tapahtui? *Suomen Riista* 64: 7–20
- Kimbrow D., Grosholz E., Baukus A., Nesbitt N., Travis N., Attoe S. & Coleman-Hulbert C. 2009. Invasive species cause large-scale loss of native California oyster habitat by disrupting trophic cascades. *Oecologia* 160: 563–575
- Lehikoinen A., Kilpi M. & Öst M. 2006. Winter climate affects subsequent breeding success of common eiders. *Global Change Biology* 12: 1355–1365
- Lehikoinen A., Christensen T., Öst M., Kilpi M., Saurola P. & Vattulainen A. 2008. Large-scale change in the sex ratio of a declining eider population. *Wildlife Biology* 14: 288–301
- Lever C. 1994. *Naturalized animals: the ecology of successfully introduced species*. London. T & A D Poyser Ltd.
- McCreless E., Huff D., Croll D., Tershy B., Spatz D., Holmes N., Butchart S. & Wilcox C. 2016. Past and estimated future impact of invasive alien mammals on insular threatened vertebrate populations. *Nature Communications* 7: 12488
- Minnie L. Gaylard A. & Kerley G. 2016. Compensatory life-history responses of a mesopredator may undermine carnivore management efforts. *Journal of Applied Ecology* 53: 379–387
- Moore N., Roy S. & Helyar A. 2003. Mink (*Mustela vison*) eradication to protect ground-nesting birds in the Western Isles, Scotland, United Kingdom. *New Zealand Journal of Zoology* 30: 443–452

- Mulder J. 2012. A review of the ecology of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Europe. *Lutra* 55: 101–127
- Nakagawa S. & Schielzeth H. 2013. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effect models. *Methods in ecology and evolution* 4: 133–142
- Niemimaa J. & Pokki J. 1990. Food habits of the mink in the outer archipelago of the Gulf of Finland. – *Suomen Riista* 36: 18–30
- Nordström M. & Korpimäki E. 2004. Effects of island isolation and feral mink removal on bird communities on small islands in the Baltic Sea. *Journal of Animal Ecology* 73: 424–433
- Nummi P., Väänänen V., Pekkarinen A., Eronen V., Mikkola-Roos M., Nurmi J., Rautiainen A. & Rusanen P. 2019. Alien predation in wetlands – the raccoon dog and water birds breeding success. *Baltic Forestry* 25: 228–237
- Pimentel D., Lach L., Zuniga R. & Morrison D. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience* 50: 53–65
- Pitt W. & Witmer G. 2006. Invasive predators: a synthesis of the past, present, and future. USDA National Wildlife Research Center - Staff Publications. 436
- Pyšek P. & Richardsson D. 2010 Invasive species, environmental change and management, and health. *Annual Review of Environment and Resources* 35: 25–55
- Quinn J. & Cresswell W. 2005. Personality, anti-predation behaviour and behavioural plasticity in the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Behaviour* 142: 1377–1402
- Ramula S., Öst M., Lindén A., Karell P. & Kilpi M. 2018. Increased male bias in eider ducks can be explained by sex-specific survival of prime-age breeders. *PLoS One* 13: e0195415
- Ritchie E. & Johnson C. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters* 12: 982–998
- Ruffino L., Bourgeois K., Vidal E., Duhem C., Paracuellos M., Escribano F., Sposimo P., Baccetti N., Pascal M. & Oro D. 2009. Invasive rats and seabirds after 2,000 years of an unwanted coexistence on Mediterranean islands. *Biological Invasions* 11: 1631–1651
- Salo P., Korpimäki E., Banks P., Nordström M. & Dickman C. 2007. Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 1237–1243
- Salo P., Nordström M., Thomson R. & Korpimäki E. 2008. Risk induced by a native top predator reduces alien mink movements. *Journal of Animal Ecology* 77: 1092–1098
- Schüttler E., Klenke R., McGehee S., Rozzi R. & Jax K. 2009. Vulnerability of ground-nesting waterbirds to predation by invasive American mink in the Cape Horn Biosphere Reserve, Chile. *Biological Conservation* 142: 1450–1460

- Seltmann M., Öst M., Jaatinen K., Atkinson S., Mashburn K. & Hollmén T. 2012. Stress responsiveness, age and body condition interactively affect flight initiation distance in breeding female eiders. *Animal Behaviour* 84: 889–896
- Sih A., Bolnick D., Luttbeg B., Orrock J., Peacor S., Pintor L., Preisser E., Rehage J., Vonesh J. 2010. Predator-prey naivete, antipredator behavior, and the ecology of predator invasions. *Oikos* 119: 610–621
- Sulawa J., Robert A. & Köppen U. 2010. Recovery dynamics and viability of the white-tailed eagle (*Haliaeetus albicilla*) in Germany. *Biodiversity and Conservation* 19: 97–112
- Sutor A., Kauhala K. & Ansorge H. 2010. Diet of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* - a canid with an opportunistic foraging strategy. *Acta Theriologica* 55: 167–176
- Tershy B., Shen K., Newton K., Holmes N. & Croll D. 2015. The importance of islands for the protection of biological and linguistic diversity. *BioScience* 65: 592–597
- Tjørnløv R., Ens B., Öst M., Jaatinen K., Karell P., Larsson R., Christensen T. & Frederiksen M. 2020. Drivers of spatiotemporal variation in survival in a flyway population: a multi-colony study. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8: 566154
- Walsh J., Carpenter S. & Zanden M. 2016. Invasive species triggers a massive loss of ecosystem services through a trophic cascade. *PNAS* 113: 4081–4085
- Williamson M. & Fitter A. 1996. The varying success of invaders. *Ecology* 77: 1661–1666
- Wolf M., van Doorn G., Leimar O. & Weissing F. 2007. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* 447: 581–584
- Zschille J., Stier N., Roth M. & Mayer R. 2014. Feeding habits of invasive American mink (*Neovison vison*) in northern Germany—potential implications for fishery and waterfowl. *Acta Theriol* 59: 25–34
- Öst M., Ydenberg R., Kilpi M. & Lindström K. 2003. Condition and coalition formation by brood rearing common eider females. *Behavioural Ecology* 14: 311–317
- Öst M. & Steele B. 2010. Age-specific nest-site preference and success in eiders. *Oecologia* 162: 59–69
- Öst M. & Jaatinen K. 2015. Smart and safe? Antipredator behavior and breeding success are related to head size in a wild bird. *Behavioral Ecology* 26: 1371–1378
- Öst M., Linden A., Karell P., Ramula S. & Kilpi M. 2018. To breed or not to breed: drivers of intermittent breeding in a seabird under increasing predation risk and male bias. *Oecologia* 188: 129–138