

Ester Rut Unnsteinsdóttir

# Íslenski melrakkinn – annar hluti

## *Takmarkandi og stýrandi áhrifaþættir íslenska refastofnsins, fæða og tímgun*

Í **FYRSTA HLUTA** greinaflokksins um íslenska melrakkann var fjallað um stofnbreytingar, veiðar og verndun. Farið var yfir lagalega stöðu tegundarinnar hér á landi og sagt frá því hvernig vöktun íslenska refastofnsins fer fram. Sagt var frá því hvernig vöktun refastofnsins er byggð á samstarfi í veiðum og vísindum og hversu hagnýt þau langtímagögn sem hafa safnast á þeim vettvangi eru til rannsókna á tímum mikilla breytinga á norðurslóðum undanfarna áratugi. Í þessum hluta er fjallað um það hvaða áhrif fæðuframboð og breytingar í bráðarstofnum hafa haft á viðkomu og stofnbreytingar íslenskra refa undanfarna áratugi. Öfugt við það sem þekkt er erlendis er engan

breytileika að finna í frjósemi íslenskra refalæðna. Fjölgun í refastofninum er því ekki hægt að skýra með breytileika í frjósemi, heldur er það hlutfall kynproska einstaklinga sem tekur þátt í tímgun hverju sinni sem máli skiptir. Viðkoman hefur takmarkast af burðargetu landsins hverju sinni og er fyrst og fremst háð fæðuframboði, sem hefur tekið breytingum við hlýnandi veðurfar undanfarna áratugi. Íslenski melrakkinn hefur sérstöðu vegna einangrunar sinnar frá öðrum stofnum tegundarinnar en viðbrögð hans við breytingum í veðurfari og fæðuskilyrðum geta sagt til um afdrif tegundarinnar á öðrum búsvæðum norðurslóða á tímum hnattrænnar hlýnunar.

Refur kemur heim á greni í kvöldsólinni með spörfuglsunga í kjaffinum.  
– Father fox comes home to the den at sunset. Ljósmynd / Photo: Einar Guðmann.



Mórauðir yrðlingar við greni. – Arctic fox cubs of the blue morph at a den.  
Ljósmynd / Photo: Terry Wittaker.

## INNGANGUR

Vistkerfi norðurslóða einkennast af árstíðabundnum sveiflum í hitastigi, birtu og frumframleiðni, sem nær hámarki yfir sumartímann. Þessar sveiflur hafa áhrif á farhegðun dýra, aðallega fugla, sem halda sig á hlýrri og bjartari svæðum að vetrum en fljúga norður á bóginn til varpsvæða sinna á vorin. Staðbundin rándýr sem veiða þessa fugla sér til matar búa því við árstíðabundnar sveiflur í fæðuframbodði. Læmingjar og stúfmýs (*Lemmus*, *Myrcrotus* og *Myodes*-tegundir) eru útbreidd nagdýr um norður heimskautið og tímgastr allt árið um kring, jafnvel yfir háveturinn. Stofnar þessara nagdýra sveiflast því ekki árstíðabundið heldur ná þeir hámarki á nokkurra ára fresti en eru mjög litlir þess á milli. Getur munurinn verið meira en hundrafaldur.<sup>1,2</sup> Lífs-hættir rándýra norðurslóða, þar á meðal tófunnar (*Vulpes lagopus*), eru aðlöguð þessum sveiflum, sem hér eftir verður vísað til sem „læmingjasveiflna“. Dýrin bregðast einkum við með tvennum hætti, annars vegar með *atferlissvörun* (e. functional response) og hins vegar *stofnsvörun* (e. numerical response).<sup>2</sup> Munurinn felst í því hvort rándýrið er sérhæft eða tækifærissinnað í fæðuvali.

Dæmi um *atferlissvörun* má sjá hjá tækifærissinnuðum rándýrum þegar læmingjasveiflur eru í hámarki. Þá verða þessi litlu nagdýr aðalfæða flestra rándýra á svæðinu. Þegar læmingjar eru í lágmarki eru sérhæfð staðbundin rándýr treg að snúa sér að annarri bráð.<sup>2</sup> Stofnsvörun kemur aðallega fram hjá sérhæfðum af-ræningjum. Tímgunarárangur refa og hreysikatta (*Mustela erminea*) fer þannig eftir því hvort stofnar bráðarinnar eru í hámarki eða lágmarki.<sup>2</sup> Áhrifin koma einkum fram í breytilegri frjósemi. Til dæmis komast stór og mörg got á legg hjá refum á læmingjasvæðum þegar stofnar læmingja eru í hámarki en fáir yrðlingar komast hins vegar á legg þegar stofnar læmingja eru í lægð. Slíkt samband fæðu og tímgunar er vel þekkt hjá rándýrum norðurslóða og sýnt hefur verið fram á slíkar sveiflur í stofnum heimskautar-efa í Skandinavíu, í Alaska, á Grænlandi og á fredmýrum Kanada.<sup>3,4,2,5</sup> Á þessum svæðum getur frjósemi refalæðna verið afar mikil, allt upp í 18–20 yrðlingar í goti. Þegar lítið er af nagdýrum ná hins vegar fá eða engin refapör að tímgastr og afkoma yrðlinga verður léleg.<sup>1,4,6</sup> Áhrif fæðuframbods á stofnbreytingar refa virðast því fyrst og fremst koma fram

í líkamsástandi læðna á meðgöngu og getu þeirra til að næra yrðlinga fyrstu vikur ævinnar. Á Íslandi eru engir læmingjar og eina tegundin sem sveiflast með reglubundnum hætti er rjúpan (*Lagopus mutus*). Hún er staðbundinn fugl og nær stofn hennar hámarki á 12 ára fresti að jafnaði. Rjúpan er kjör-fæða fálka (*Falco rusticus*) og sýnir hann stofnsvörun við sveiflum rjúpunnar, sem lýsir sér í lífslíkum og varpárangri.<sup>7</sup> Þar sem íslenski refastofninn hefur bæði risið og hniðið undanfarin rúm 60 ár<sup>8,9</sup> er áhugavert að skoða hvort stofn íslenska melrakkans takmarkast eða stýrist af sambærilegum þáttum og læmingjatófur í öðrum löndum eða fálkinn á Íslandi. Í þessari grein verður fjallað um rannsóknir á fæðuvali íslenskra refa, mun á fæðugerðum eftir landsvæðum og samband breytinga á fæðuvali við fjölgun og fækkun í refastofninum. Þar sem stofnbreytingar refa á öðrum svæðum virðast að miklu leyti stýrast af breytileika í frjósemi verður fjallað sérstaklega um þátt frjósemi í viðkomu íslenskra refa og athugað hvort þar liggja skýringar á því hvaða þættir það eru sem helst geta haft áhrif á þær stofnbreytingar sem orðið hafa á undanföllum áratugum.



Hvítur refur að vorlagi með egg langvíu (*Uria aalge*) í kjaftinum. – Arctic fox of the white morph during early summer, with a guillemot (*Uria aalge*) egg in it's mouth. Ljósm./Photo: Phil Garcia.

## GÖGN

Eins og í fyrsta hluta þessa greinaflokks er efniviðurinn annars vegar gögn úr veiðiskýrslum og hins vegar niðurstöður mælinga á innsendum sýnum. Jafnframt er vísað til birtra og óbirtra rannsókna á gögnum og sýnum sem safnað hefur verið á öðrum vettvangi undanfarna áratugi. Um gögn og aðferðir er almennt vísað í fyrsta hluta þessa greinaflokks,<sup>9</sup> en greint frá aðferðum í umfjöllun hvers kafla fyrir sig og í þeim vísindagreinum sem vísað er til.

## FÆÐUVAL ÍSLENSKRA REFA

Nokkuð hefur verið fjallað um fæðuval íslenskra refa enda hefur samkeppni við manninn um fæðu lengst af verið meginhvati refaveiða á Íslandi. Refaskyttur hafa því líklega ávallt haft áhuga á fæðuvali þeirra dýra sem þeir fylgdust með og sumir þeirra hafa gert sér grein fyrir því hversu breytileg fæða íslenskra refa getur verið. Því var jafnvel haldið fram að hér á landi væri fleiri en ein gerð refa, sem væri hver um sig sérhæfð eftir því hvaða fæðu refirnir tileinkuðu sér. Í grein Jóns Guðmundssonar frá Ljárskógum í Búnaðarritinu árið 1922 lýsti hann nokkuð nákvæmlega þremur „af-

brigðum“ íslenskra refa sem hann kallaði *hrædýr*, *veiðidýr* og *bíti*. Í grein sinni fjallaði Jón um ólíkar leiðir þessara afbrigða til fæðuöflunar og hvaða fæðu þau tileinkuðu sér.<sup>10</sup> Að mati Jóns drepa *hrædýr* aldrei sauðfé. Þau éta aðallega úldin hræ og smáfugla, eru vesæl, smávaxin og með mjóar, beittar tennur. Hrædýr grenja sig gjarnan nálægt bæjum eða við sjó og yrdlingar þeirra virðast jafnan vannærðir og fara snemma að heiman. *Veiðidýrin* eru stærri og þyngri en hrædýrin. Þau hafa stórar og beittar vígtennur, eru í skörpum holdum og ævinlega velútlitandi. Veiðidýr halda sig aðallega til heiða og geta veitt stóra fugla, jafnvel álftrir. Jón varð þess aldrei var að veiðidýr dræpu sauðfé. Þriðja afbrigðið, *bítirinn* (seinna kallað *dýrbítur*), sagði Jón vera það sjaldséðasta, nefnilega refir sem leggjast á fé. Bítirinn er í góðum holdum, segir Jón, jafnvel á vorin þegar önnur dýr hafa gengið á fituförða sinn. En um þyngdina gat hann ekki sagt því um var að ræða svo sjaldgæft fyrirbæri að ekki væri til nógu stórt þýði til að hægt væri að reikna meðaltal. Hafði hann þó náð tveimur slíkum á 30 ára ferli sínum sem refaveiðimaður og voru það þyngstu dýr sem hann hafði veitt að vetri, full fimm kíló hvor. Jón

taldi ólíklegt að melrókkum væri eðlislægt að veiða sauðfé og væri slík hegðun frekar áunnin. Hann lýsti hugmyndum sínum um það hvernig sum dýr kæmust upp á lag með að bíta fé og taldi að það væri vel hægt að koma í veg fyrir slíka hegðun. Jón greindi frá dæmum þar sem refir og kindur gengu saman á eyjum frá því síðsumars og fram á hávetur um árabíl, án árekstra.<sup>10</sup>

Í bók sinni *Á refaslóðum* frá árinu 1955 lýsti Theodór Gunnlaugsson einnig breytileika í fæðuvali refa og vitnaði meðal annars í grein Jóns frá 1922 um *bíti*, *hrædýr* og *veiðidýr*. Auk þess getur Theodór um „geysimikinn aðstöðumun refa til lífsins þæginda“ og lýsir þar ólíkum staðarháttum hvað varðar möguleika refa til öflunar fæðu, skjóls og varna.<sup>11</sup> Þar er Theodór ekki einungis að lýsa mun á atferli og fæðuvistfræði refa heldur hefur hann einnig tekið eftir breytileika eftir búsvæðum hvað varðar fæðuframboð og aðstæður fyrir refi til að koma afkvæmum á legg.

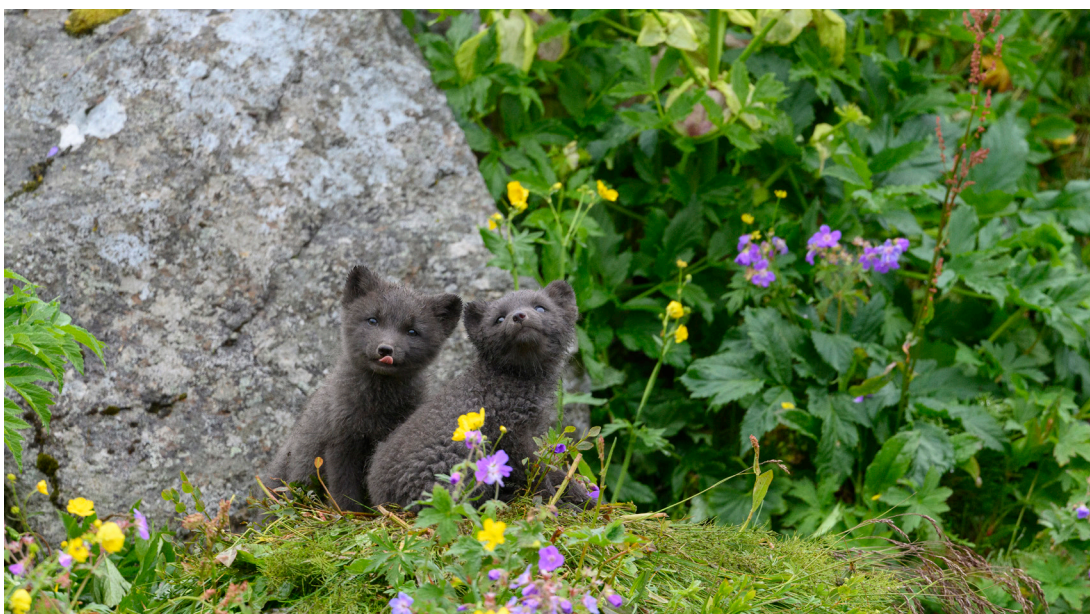
Athuganir Páls heitins Hersteinsonar á fæðuvenjum refa hérlandis, sem fóru fram í Ófeigsfirði á áttunda áratug 20. aldar, voru nokkuð ýtarlegar. Hann greindi annars vegar fæðuleifar við greni

(eða á víðavangi utan grenjatíma) og hins vegar fæðuagnir úr refasaur. Athuganirnar endurtók hann mánaðarlega í tvö ár. Niðurstöður sínar birti Páll meðal annars í Fréttabréfi veiðistjóra árið 1987.<sup>12</sup> Þar kom fram að melrakkar væru tækifærissinnar sem auðveldlega gætu lagað sig að breyttum fæðuskilyrðum. Breytileiki í fæðuvali refa væri jafnframt að miklu leyti háður árstíðabundnu framboði, svo sem varptíma fugla, en einnig tíðarfari, sem er ófyrirsjáanlegt. Nokkuð áberandi munur kom fram í árstíðasveiflum staðbundinna fæðutegunda annars vegar og þeirrar fæðu sem rak á fjörur refa hins vegar. Til dæmis var æðarfugl mikilvæg fæða refa yfir sumartímann og fannst þá í allt að 50% saursýna. Fýll fannst í allt að 20% saursýna að vorlagi en lítið um veturinn. Síðla vetrar og fram á vor átu refir mikið af svartfugli (aðallega stuttnefju og langvíu) og innihéldu allt að 60% saursýna frá þeim tíma svartfugl. Þess ber að geta að fýll og svartfugl voru ekki algengir í fæðu refa á sumrin enda urpu hvorki fýlar né svartfuglar (nema teista) í Ófeigsfirði. Veðurfar þá tvo vetur sem Páll dvaldist í Ófeigsfirði virðist hafa haft markverð áhrif á fæðuframboð fyrir refi. Hann sagði frá því að í mars 1979 hefði snöggkólnað svo fjörðinn lagði en þegar ísa tók að leysa gerði hvassa norðanátt með miklu brimi. Barst mikið af þangi og dauðum sjófugli upp í íshrónglið í fjörunni og gengu refir í það sem þeir náðu í, bæði fugl og krækling. Þegar leið

á sumarið var mikið af þangflugulirfu í rotnandi þanginu og sóttu refir þá mjög í það. Þannig sköpuðust óvænt skilyrði og aukið framboð fæðu á þessum stutta veðurkafla, sem dugði fyrir refi frá því síðla vetrar og fram eftir sumri.<sup>12</sup> Aðrar athuganir á fæðuvali refa, með greiningu á fæðuleifum í saur,<sup>13</sup> magainnihaldi<sup>14</sup> og við greni<sup>15</sup> styðja við þær niðurstöður Páls að sjófugl og fæða af hafrænum uppruna sé helsta fæða tófunnar á strandsvæðum vestanlands. Rannsókn Hálfðánar Helgasonar (2008) á fæðuleifum úr refasaur og magainnihaldi dýra sem veidd voru að vetrarlagi leiddi jafnframt í ljós að ásamt vaðfuglum, rjúpu og gæsum eru stór spendýr algengust á matseðli refa inn til landsins.<sup>13</sup> Athugun Snæfríðar Pétursdóttur (2015) á magainnihaldi refa sem veiddir voru að vetrarlagi leiddi enn fremur í ljós að til viðbótar við sjófugl eru fiskur og hryggleysingar algeng fæða refa á strandsvæðum vestanlands en ekki inn til landsins.<sup>14</sup> Langtíma samanburður Snæbjarnar Páls sonar o.fl. (2016) á fæðuleifum við greni við sjávarsíðuna á Vestfjörðum og inn til landsins sýndi að tíðni sjófugla (aðallega fýls), gæsa og vaðfugla breytist í takt við breytingar á stærð refastofnsins, bæði austanlands og vestan.<sup>15</sup> Fæðuleifar við greni gefa þó aðeins vísbendingu um fæðu refa að sumarlagi enda sést aðeins hluti fæðunnar sem er nægilega stór eða skilur eftir sig ummerki, s.s. vængir eða eggjaskurn.

Með greiningu á stöðugum samsætum köfnunarefnis og niturs úr vefjum er hægt greina uppruna kolvetna og próteina í fæðu sem neytt er yfir lengra tímabil. Samanburður á tíðni og hlutfalli stöðugra samsætna þessara frumefna veitir til dæmis upplýsingar um það hvort fæðan er af hafrænum eða landrænum uppruna.<sup>16-18</sup> Slíkar rannsóknir hafa verið gerðar á fæðu refa héraendis og hafa niðurstöður þeirra verið í nokkuð góðu samræmi við áður nefndar niðurstöður athugana á magainnihaldi og saur, svo sem um mun á fæðu dýra sem lifa við ströndina og inn til landsins. Jafnframt sýna mælingar á stöðugum samsætum að þótt refir hafi góðan aðgang að sjávarfangi getur fæða þeirra jafnframt verið landræn að talsverðum hluta.<sup>16,17</sup> Greining fæðuleifa í saur sýnir jafnframt breytileika eftir árstíðum og endurspeglar hæfileika tófunnar til að nýta sér þá fæðu sem helst er í boði á hverjum stað á hverjum tíma.<sup>12</sup>

Niðurstöðum athugana með mismunandi aðferðum ber því saman um að á Íslandi sé um að ræða landfræðilegan mun á fæðuvali refa, sem líklega endurspeglar framboð á hverjum stað og tímabili. Þannig sé meginuppistaða fæðunnar á strandsvæðum vestan til á landinu af hafrænum uppruna, aðallega sjófuglar og æðarfugl en einnig fiskur og hræ sjávarspendýra. Austar og inn til landsins eru fæðutegundir oftast af landrænum uppruna, svo sem



Mórauðir yrðlingar við greni. / Arctic fox cubs of the blue morph at a den. Ljós./Photo: Terry Wittaker.



Mórauður refur að vetrarlagi með nýdauða langvíu (*Uria aalge*) í kjaftinum. – An Arctic fox of the blue morph during winter with a newly killed guillemot (*Uria aalge*). Ljósmynd / Photo: David Gibbon.

rjúpur, vaðfuglar og heiðargæsir, en einnig hræ hreindýra þar sem þau er að finna.<sup>12,16,19,13,14</sup> Áhugavert er að skoða muninn á fæðuleifum við greni í Ófeigsfirði og þeim sem greindust í saur fullorðinna dýra á grenjatíma.<sup>12</sup> Sá munur endurspeglast í niðurstöðum greininga á stöðugum samsætum, sem bendir til þess að munur sé á fæðu eftir aldri. Það leiðir líkur að því að refir séu sérhæfðari í fæðuvali fyrir afkvæmi sín en til eigin neyslu.<sup>17,20,21</sup>

Hæfileikar tófunnar til að nýta sér þá fæðu sem helst er í boði hverju sinni gera það að verkum að breytingar í fæðuvali melrækka geta verið visbending um breytingar á ástandi bráðartegunda yfir lengri eða skemmri tímabil. Fall og ris refastofnsins, sem sagt var frá í fyrsta hluta þessa greinaflokks (6. mynd), hefur verið skýrt að einhverju leyti með breytingum á fæðuskilyrðum, sem gætu hafa verið misjöfn austan og vestan til á landinu.<sup>15</sup> Svo virðist einmitt sem sviptingar í fæðuvali refa hafi orðið þó nokkrar undanfarna tvo áratugi, að minnsta kosti á sumum landsvæðum. Nýlegar rannsóknir á stöðugum samsætum úr kjálkabeinum refa frá árunum 1979–2015 sýna, eins og fyrri rannsóknir, landfræðilegan mun á fæðu, en jafnframt ólíkar breytingar milli lands-

hluta. Mestu breytingarnar komu fram á svipuðum tíma og refastofninn féll árin 2008–2012.<sup>20,21</sup> Áður hefur verið sýnt fram á sambærilegar breytingar í samsetningu fæðu hjá karlkyns minkum (*Mustela vison*) á vestanverðu landinu, um svipað leyti og stofnviðtala tegundarinnar féll verulega.<sup>22</sup> Fækkun í minkastofninum árið 2004 er sambærileg við fall tófustofnsins árið 2008,<sup>9</sup> þótt fækkun tófu hafi átt sér stað nokkrum árum síðar en hjá minknum, en tengja má bæði tilfellið við breytingar hjá tegundum bráðarstofna. Greining á stöðugum samsætum í beinum refa sem veiddust eftir að refastofninn hneig (2008–2012) bendir til þess að sviptingar hafi orðið í fæðuvali refa, sérstaklega á austanverðu landinu þar sem dýrin neyttu fæðu af landrænum uppruna.<sup>21</sup> Í friðlandi Hornstranda, þar sem fylgst hefur verið með refum rúma tvo áratugi, lækkaði hlutfall grenja í ábúd og með yrðlingum eftir 2014, bæði í Hælavík og í Hornvík.<sup>9,23</sup> Ekki er ljóst hver orsök er en meðal skýringa sem hafa verið nefndar er hrun í stofnum bjargfugla,<sup>24</sup> sem eru helsta fæða refa á norðaustursvæði friðlandsins. Í athugunum á fæðuleifum í refasaur frá Hornströndum sést jafnframt að mikill munur var á samsetningu fæðugerða

sumrin 1999 og 2020. Munar þar mestu um fugl, sem var talsvert umfangsmeiri í fæðu refa sumarið 1999 en 20 árum síðar.<sup>25,26</sup> Jafnframt ber að nefna að leifar svartfugls og fýls, sem áður voru ríkjandi í fæðuleifum á grenjum hafa að mestu vikið fyrir rituleifum. Ritan (*Rissa tridactyla*) var ekki meira en 12% fæðunnar áður<sup>25</sup> en virðist nú vera aðalfæðan, meira en 50% (Ester R. Unnsteinsdóttir, óbirt gögn). Líklegast er því að í breytingum á fæðuframboði og þar með fæðuvali refanna á Hornströndum sé að leita skýringa á því að refum gengur verr en áður að koma upp yrðlingum á þessu svæði. Þess ber að geta að ritan er helmingi léttari en fýll og svartfugl,<sup>27</sup> sem skiptir líklega miklu máli þegar litið er til heildarmagns fæðu sem yrðlingar fá í uppvextinum.

Af framansögðu er ljóst að þótt íslenski melrakkinn búi við nokkuð stöðugt fæðuframboð, svo sem í samanburði við frændur hans á læmingjasvæðum norðurslóða, er helst að skýra fall og ris íslenska refastofnsins með breytingum á fæðuskilyrðum sem hafa áhrif á bráðarstofna og tengja má við veðurfarsbreytingar og viðburði í sjónum undanfarna áratugi. En með hvaða hætti getur breytileiki í fæðuframboði haft áhrif á viðkomu refa?



Á fengitíma fylgir steggurinn læðunni í hvert fótmál enda mikið í húfi að vera til staðar þegar hún verður móttækileg. – It is important for the male to keep an eye on the female during the mating season and he follows her for days before she gets ready to mate with him. Ljósmynd / Photo: Gyða Henningsdóttir.

Sýnt hefur verið fram á með tilraunum að með fóðrun að vetrarlagi aukast bæði lífslíkur og frjósemi refalæðna.<sup>28</sup> Er þetta gert með góðum árangri til að stuðla að viðgangi melrakka í Noregi og Svíþjóð þar sem tegundin er í útrýmingarhættu.<sup>29</sup> Þrátt fyrir stöðugt framboð og ótakmarkaðan aðgang að fæðu hafa tófustofnar Skandinavíu haldið áfram að sveiflast í takt við sveiflur nagdýrastofna. Fjölgun í skandinavíska stofninum virðist alltaf tengd aukinni frjósemi, svo sterk er arfgeng aðlögun tegundarinnar að sveiflukenndu fæðuframboði.<sup>30</sup> Á Bylot-eyju á heimskautasvæðum Kanada hefur verið fylgst með lífríkinu um áratuga skeið. Þar er gríðarstórt varpsvæði snjógæsa (*Anser caerulescens*) en einnig verpur þar talsvert af vaðfugli, til dæmis heiðlóa (*Pluvialis apricaria*). Á svæðinu eru einnig læmingjar og eru þeir helsta fæða heimskautarefsins sem þar býr. Þrátt fyrir nægt framboð eggja og unga gæsa og mófugla yfir varptímann ráða sveiflur í læmingjastofninum því hvort tímgun heppnast hjá refunum á Bylot-eyju. Þegar læmingjar eru í lágmarki tímgest mun færri refir, gotin eru smá og fæstir yrðlinganna komast á legg.<sup>5,31</sup>

Fuglarnir stunda reglubundið far og eru ekki til staðar sem möguleg fæða yfir vetrartímann, né duga þeir til að tryggja viðkomu yrðlinga yfir sumarið. Ofangreind dæmi af læmingjasvæðum sýna hvernig hið lífæðlisfræðilega svigrúm refalæðna við frjósemi gerir þeim kleift að hámarka tímgunargetu sína og bregðast við sveiflum í fæðuframboði. Eru þessi dæmi um stofnsvörum einkar hentug aðlögun að því að læmingjar tímgest allan ársins hring og sveiflast ekki eftir árstíðum heldur ná hámarki á nokkurra ára fresti, úr takti við lífæðlisfræðilegar árstíðasveiflur í kynvef refa.

#### FRJÓSEMI ÍSLENSKRA REFALÆÐNA

Í fyrsta hluta þessa greinaflokks (sbr. 6. mynd) var greint frá því að íslenski refastofninn féll úr óþekktu hámarki frá skráningu veiða árið 1958 í sögulegt lágmark um 1980, en óx upp frá því, allt til ársins 2008 þegar hann féll á ný en náði sér síðan aftur. Er hægt að rekja þessar stofnsvæiflur til aukinnar frjósemi refalæðna, líkt og gerist á læmingjasvæðum? Hérlandis gætu svokölluð „læmingjaáhrif“ komið fram í formi skyndilegs framboðs fæðu, líkt og gerðist í Ófeigs-

firði og áður var lýst.<sup>12</sup> Þegar þetta gerist yfir hörðustu vetrarmánuðina gæti það orðið til þess að fleiri læður lifa af, fá fang og/eða ganga með fleiri yrðlinga en ella. Í slíkum tilfellum væri líklega nær að tala um „hvalrekaáhrif“. Um er að ræða ófyrirsjáanlegri og óreglulegri viðburði en í tilviki „læmingjaáhrifa“, því það hugtak á við þegar ofgnótt fæðu er í boði með reglubundnum hætti en lítið þess á milli. Höfundur þessarar greinar hefur tvisvar orðið vitni að því að mikið æti rak á fjörur refa í Hornvík í mars. Í annað skiptið var um að ræða stórtækan svartfugladauda (árið 2015)<sup>23</sup> en í hitt skiptið rak mikið af ferskum steinbít (árið 2020). Vorið 2015 voru í Hornvík óvenju stór got á þeim grenjum sem voru í ábúð (8–9 yrðlingar í goti) en sú varð ekki raunin árið 2020 þótt fjöldi gota hafi verið með meira móti það vor.<sup>32</sup> Gotstærð upp á 8–9 yrðlinga er aðeins helmingur af því sem gerist á læmingjasvæði, en þó er freistandi að álykta að íslenskar refalæður hafi svigrúm til að ganga með fleiri fóstur og eignast stærra got ef aðstæður eru hagstæðar í upphafi meðgöngu. Hins vegar er stærð ódala og sú fæða sem þar fæst takmarkandi fyrir fjölda yrðlinga sem



Mórauður yrðlingur með nýdauðan fýl (*Fulmarus glacialis*) í kjaftinum.  
– Arctic fox cub with a newly killed fulmar (*Fulmarus glacialis*) in its mouth.  
Ljósmynd / Photo: Einar Guðmann.

komast á legg, óháð því hversu stórt gotið var í upphafi sumars. Í Hornvík fækkaði einmitt yrðlingunum í þessum stóru gotum yfir sumarið og álika fjöldi komst á legg og árin á undan (Ester Rut Unnsteinsdóttir, óbirt gögn). Hvalrekaáhrif geta einnig orðið til þess að þeir yrðlingar komast á legg sem fæddir eru á löku ódali þar sem allajafna er lítið um fæðu. Þannig hefur viðbótarfæða tímabundin áhrif á burðargetu svæðisins og gæði ódalsins. Þetta gerðist til dæmis í Hornvík árið 2021 þegar sex hausar af ferskum steinbít, um 700 grömm hver, fundust við greni þar sem yfirleitt hefur gengið illa að koma yrðlingum á legg. Af sex yrðlingum lifðu fjórir til sumarloka og munaði þá líklega mikið um þessa viðbótarfæðu á þeim tíma sem læðan var bundin við grenið og yrðlingarnir enn á spena.<sup>33</sup>

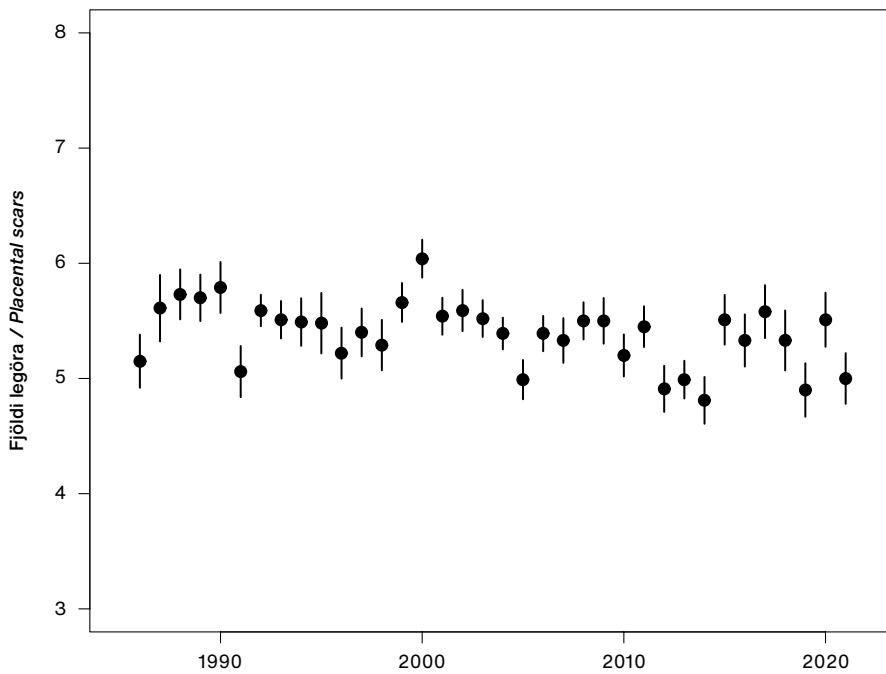
Víða erlendis er lagt mat á frjósemi refa með því að heimsækja greni (eða setja þar sjálfvirkar myndavélar) og telja yrðlinga sem sjást útivið.<sup>5</sup> Á Íslandi eru aðstæður sérstakar því hér hefur grenjavinnsla verið stunduð lengi og hefur verið haldið utan um skráningu veiðigagna frá stofnun

veiðistjóraembættisins árið 1958.<sup>9</sup> Þótt yrðlingar sem þar eru skráðir á grenjum hafi verið drepnir má nota tölur um fjölda yrðlinga sem veiðast á hverju greni sem vísitölu á gotstærð. Í þessari grein er gotstærð skilgreind sem fjöldi yrðlinga sem finnst við hvert greni við grenjavinnslu eða við athuganir á ábúð og gotstærð á grenjatíma (sjá rammagrein).

Samkvæmt veiðigögnum frá öllu landinu á tímabilinu 1958–1982 var meðalgotstærð úr 309 unnum grenjum 4,2 yrðlingar ( $\pm 1,53$  SD) veiddir á greni.<sup>34</sup> Refastofninn var í vexti á árunum 1980–2007 og var meðalgotstærðin þá 4,4 ( $\pm 1,65$  SD) sé miðað við fjölda veiddra yrðlinga á 1.573 grenjum. Árin þar á eftir (2008–2021) féll stofninn og rétti síðan aftur úr sér en á því tímabili var meðalfjöldi yrðlinga sem skráðir voru með innsendum læðum af 309 grenjum 4,3 ( $\pm 1,64$  SD) samkvæmt gögnum frá vöktun refastofnsins. Frá því vöktun refa hófst í friðlandi Hornstranda árið 1999 hefur gotstærð á því svæði verið metin 4–6 yrðlingar að jafnaði en hefur lækkað niður í 4–5 undanfarin 5–6 ár.<sup>23,25</sup> Í frásögnum Jóns frá Ljárskógum frá 1922<sup>10</sup> og í bók Theodórs

Mökun fer yfirleitt fram í seinnihluta marsmánaðar og flestar læður gjóta um miðjan maí. Yrðlingarnir fæðast blindir og ósjálfbjarga en eru farnir á stjá utan grenisins um fjögurra vikna gamlir.<sup>34</sup> Þeir eru vandir af spena um sjö vikna gamlir<sup>39</sup> en eftir það er erfðara að telja yrðlinga á grenjum (eða vinna grenin). Mest veiðist af yrðlingum í kringum 20. júní, samkvæmt gögnum úr vöktun íslenska refastofnsins. Þá eru yrðlingar að jafnaði 5 +/- 2,7 vikna gamlir (miðað við að þeir séu fæddir 15. maí).

Gunnlaugssonar frá 1953<sup>11</sup> kemur fram að algengt var að 4 yrðlingar veiddust á grenjum (3–4 í sumum frásögnum og 4–5 í öðrum). Virðist gotstærð íslenskra refa því ekki hafa tekið breytingum að ráði alla síðustu öld. Að minnsta kosti er gotstærðin þegar veiðar voru skráðar árið 1958 nánast sú sama og hún er nú. Er þetta afar sérstætt og óvenjulegt á heimsvísu þar sem tegundin er þekkt fyrir miklar sveiflur í gotstærð. Hér hefur verið vísað í tölur frá grenjavinnslu og í vettvangsrannsóknir, sem



1. mynd. Árlegur meðalfjöldi legöra í íslenskum refalæðum á tímabilinu 1986–2021. Lóðréttu línurnar sýna 95% öryggismörk meðaltalsins. – Annual mean number of placental scars in Icelandic Arctic fox vixens during the period 1986–2021. The vertical lines show 95% confidence limits.

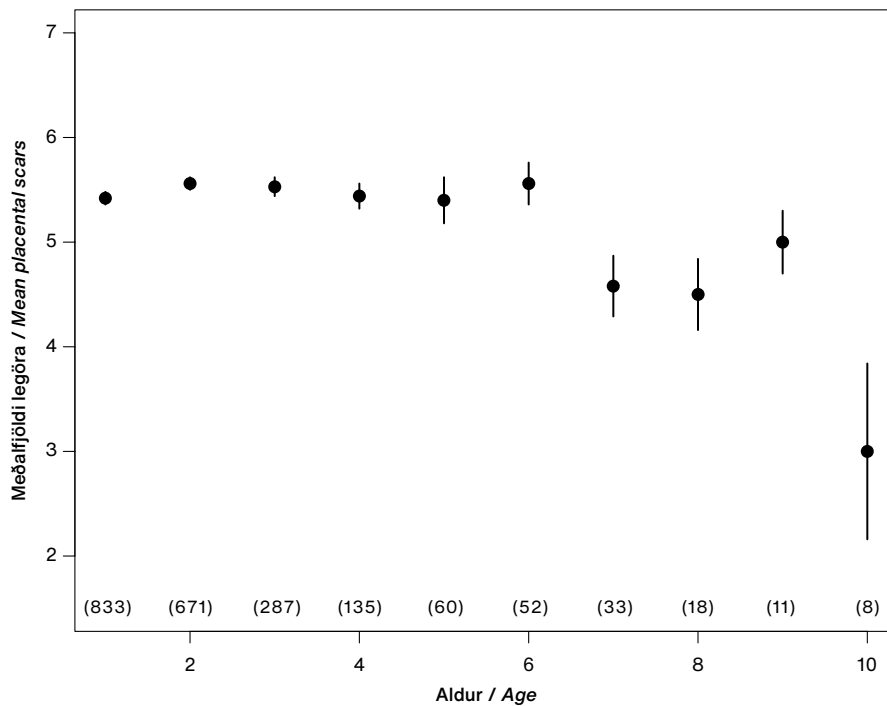
segja til um gotstærð um það bil fimm vikum eftir fæðingu. Til að leggja mat á það hvort frjósemi refalæðna er raunverulega svo stöðug er hægt að telja legör eða fóstur í þeim læðum sem falla til við refaveiðar. Legör myndast eftir hverja fylgju sem festist í legvegg læðunnar og segja þau því til um fjölda fóstora sem læðan hefur gengið með.<sup>35</sup> Kynþroska læður sem refaskyttur sendu til rannsóknar á tímabilinu 1986–2021 voru 2.510. Talning legöra og fóstora í þeim gefur til kynna að frjósemi íslenskra refalæðna hafi þá að jafnaði verið 5,4 (+/- 1,63) yrðlingar. Þótt einstök ár víki marktækt frá meðaltali tímabilsins alls verður breytileikinn að teljast lítill, og ekki er að sjá neinar reglubundnar sveiflur, frekar en í gotstærð. Því er ljóst að frjósemi íslenskra refalæðna er mun lægri og stöðugri en þekkt er hjá tegundinni erlendis. Tölfræðilegur samanburður hefur jafnframt sýnt að ekki er marktækur munur á fjölda legöra eftir tímabilum fækkunar eða fjölgunar í refastofninum, og ekki hefur fundist munur á milli landshluta hvað varðar frjósemi.<sup>8</sup> Það er því ljóst að ekki hægt að skýra hina miklu fjölgun íslensku tófunnar á yfir 30 ára tímabili með aukinni frjósemi refalæðna (*b.e.* stærri gotum), og fall stofnsins verður ekki útskýrt með lækkanði frjósemi.

Þótt tófur af báðum kynjum verði líf-eðlisfræðilega kynþroska í mars á fyrsta vetri, aðeins 10 mánaða gamlar, er ekki víst að þær eignist afkvæmi. Á öðrum útbreiðslusvæðum tegundarinnar tímgastr dýrin yfirleitt ekki fyrr en 2–3 ára.<sup>36</sup> Til þess að það tækist þarf maki að vera til staðar og parið þarf að hafa yfir að ráða greni og óðali til að skýla afkvæmum og fæða alla fjölskylduna á vaxtarskeiði ungvíðisins.<sup>34</sup> Framboð óðala er takmarkandi og samkeppni við eldri og reyndari dýr getur verið hörð. Því er það aðeins hluti kynþroska dýra sem fær tækifæri til að taka þátt í tímgun ár hvert. Framboð og aðgengi að fæðu yfir vetrartímam hefur jafnframt mikið að segja um það hvort kynþroska dýr eru nógu vel á sig komin til að tímgastr eða hvort þau verða geld. Þegar vel árar að vetri, og á svæðum þar sem mikið framboð fæðu er að sumarlagi, geta fleiri pör helgað sér óðul og eignast afkvæmi en þegar lítið er um fæðu. Hlutfall kynþroska dýra sem taka þátt í tímgun er því vísitala á burðargetu lands, því það segir til um fjölda grenja í ábúð og þar með um fjölda gota á hverju svæði.<sup>15,8,37</sup> Vegna þess að veiðimenn skrá nákvæmlega fjölda yrðlinga, grendýra og hlaupadýra á grenjatíma er hægt að nota veiðigögn sem vísitalu á hlutfall geldra dýra. Þegar þetta er skoðað sjást áberandi sviptingar í hlutfalli veiddra grendýra og hlaupadýra árið 1980 þegar stofninn tók

að vaxa eftir mikla lægð (sjá 3. mynd í fyrstu grein). Meðan refastofninn var enn lítill var hlutfall hlaupadýra að sumarlagi lágt því flest kynþroska dýr tóku þátt í tímgun. Eftir að refum tók að fjölga jókst hlutfallið. Breytingin hófst á sama tíma á vestur- og austurhluta landsins en hlutfall geldra dýra virðist hafa hækkað mun hraðar og meira á vestanverðu landinu, líklega vegna þess að þar hefur hámarksþéttleiki óðala náðst fyrr, þótt enn væri svigrúm til aukningar á austurhluta landsins.<sup>8</sup>

Fyrst eftir að talningar hófust á legörum í innsendum hræjum árið 1986 var hægt að meta með fullvissu hvort læður voru í raun og veru geldar. Þegar borinn er saman fjöldi legöra í læðum eftir aldri kemur í ljós að fyrstu sex árin ganga þær með jafnmörg fóstur að jafnaði en 7–9 ára gamlar læður eru að meðaltali með einu fóstri færri. Jafnvel eftir níu ára aldurinn taka læður þátt í tímgun en þá er frjósemin farin að dala verulega (2. mynd). Athyglisvert er að á Íslandi hefur hlutfall eins árs refalæðna með legör (grenlæður) verið óvenju hátt (sést vel á sýnastærð eins árs læðna á 1. mynd). Þetta má að hluta til skýra með því að grenjavinnsla, sem aðeins er stunduð á Íslandi, eykur möguleika jafnvel allra yngstu dýranna á að eignast óðal og maka. Jafnframt sýnir þetta lága geldhlutfall meðal ungra refalæðna





2. mynd. Meðalfjöldi legöra í íslenskum refalæðum eftir aldri á tímabilinu 1986–2016. Lóðréttu línurnar sýna 95% öryggismörk meðaltalsins. Lárétta línan sýnir meðalfjölda legöra í 1–6 ára læðum (5,4). Tölur í sviga eru fjöldi sýna í hverjum aldurshópi. – Annual mean number of placental scars in Icelandic Arctic fox vixens by age, during the period 1986–2016. The vertical lines express 95% confidence limits. The horizontal line shows the average number of placental scars in 1–6-year-old vixens. Numbers in brackets are sample size for each age group.

að framboð maka og óðala hefur verið fyrir hendi þannig að rými (burðargeta) hefur verið á landinu fyrir viðhald stofnsins eða jafnvel fjölgun. Í þriðja lagi hafa lífslíkur og fæðuframboð að vetrarlagi skapað nægilega hagstæðar aðstæður til þess að jafnvel yngstu dýrin komast af og geta tímgast. Geldhlutfallið hefur tekið breytingum þannig að hlutfall kynþroska læðna sem tóku þátt í tímgun hækkaði í takt við fjölgun í refastofninum, og allt að helmingur eins árs læðna tók þátt í tímgun þegar stofnstærðin var í hámarki árið 2008.

## NIÐURLAG

Ætla má að fæðuframboð íslenskra refa hafi aldrei náð þeim hæðum sem algengar eru í góðæri hjá stofnum á læmingjasvæðum. Hér er fæðuframboðið fjölbreytt, tiltölulega stöðugt og fyrirsjáanlegt frá ári til árs. Þetta endurspeglast með þeim hætti að hér er tímgun árleg og meðalfrjósemi og gotstærð stöðug, en minni en gengur og gerist meðal melrakka á læmingjasvæðum.<sup>38</sup> Íslenski melrakkinn er tækifærissinni sem getur lagad fæðuval sitt að breytingum í framboði fæðugerða, bæði eftir árstíðum og milli ára. Hvalrekaáhrif í formi tíma-bundinnar viðbótarfæðu geta haft staðbundin áhrif á lífslíkur að vetri og getu til tímgunar, jafnvel gotstærð. Munur á fjölda legöra annars vegar og hins vegar

fjölda yrðlinga sem sjást á grenjum (gotstærð) er vísitala á lífslíkur yrðlinga frá meðgöngu til 4–5 vikna aldurs, sem virðast að einhverju leyti tengdar veðurfari að vori.<sup>8</sup> Fjöldi yrðlinga sem lifir yfir sumarið ræðst einkum af fæðuframboði innan þess óðals sem foreldrar þeirra ráða yfir og geta tilviljunarkenndir viðburðir og atferli dýranna skipt sköpum hvað varðar afkomu fjölskyldunnar.<sup>33</sup> Sárálitlar sveiflur í frjósemi eru helsta sérstæða íslenska melrakkans í samanburði við aðra stofna tegundarinnar, enda er hvorki hægt að tengja fall né ris stofnsins til breytinga í frjósemisvísunum, hvorki fjölda fóstara á meðgöngu né gotstærð.

Hæfileiki tófunnar til að tileinka sér fæðu eftir framboði á hverjum stað á hverjum tíma hefur gert tegundinni kleift að lifa hér af við misjafnar aðstæður um þúsaldir. Þessi aðlögunarhæfni er lykilafríði í breytilegu umhverfi og geta breytingar í fæðuvali melrakka því gefið vísbendingar um atburði eða breytingar í vistkerfinu, svo sem breytingar á ástandi bráðartegunda.

Nýlegar rannsóknir á stöðugum samsætum úr kjálkabeinum refa frá árunum 1979–2015 benda til áhuga-verðrar íhaldssemi í fæðuvali refa inn til landsins. Þrátt fyrir mikla aukningu í gæsastofnum virtist rjúpan mikilvægust einstakra fæðutegunda og ekki mæld-

ist aukning í gæs meðal fæðutegunda, hvorki á strandsvæðum né innanlands. Jafnframt benda þær til að vöxt refastofnsins á strandsvæðum megi rekja til vaxandi hlutar sjófugla í fæðunni, en það hlutfall minnkaði eftir því sem stofnbreytingarnar urðu neikvæðari.<sup>20,21</sup> Þessi breyting á samsetningu fæðu á strandsvæðum Vestfjarða kemur einnig fram í athugunum á fæðuleifum við greni á Hornströndum, þar sem mikill munur er á samsetningu fæðugerða nú og fyrir 20 árum.<sup>25,26</sup> Breytingar í fæðuvali íslenskra melrakka endurspeglar stofnbreytingar bráðartegunda.<sup>15,20,21</sup> og hefur framboð fæðu stýrt því hversu mikið rými var til fjölgunar eða fækkunar í refastofninum.<sup>20,8</sup> Þær breytingar í geldhlutfalli og fjölda gota sem komast á legg á hverju ári benda til þess að það sé samkeppni um fæðu og ódul sem sé og hafi verið helsti drifkraftur stofnbreytinga hjá íslenska refnum. Þátttaka yngstu kynslóðarinnar hefur skipt miklu máli á þeim tíma þegar fjölgun í refastofninum var mest.

## FRAMTÍÐIN

Tófan gegnir mikilvægu hlutverki sem topp-afræningi og sem vísitengund um breytileika í ástandi vistkerfa.<sup>40</sup> Rannsóknir og vöktun á fæðuvali refa nýtast því vel sem vísir á umhverfisbreytingar og áhrif þeirra á vistkerfi og lífríki, bæði



Yrðlingar af hvíta afbrigðinu við greni – Arctic fox cubs of the white morph on a den. Ljósmynd / Photo: Gyða Henningsdóttir.

á landi og í sjó. Miðað við hversu hraðar breytingar hafa verið í hitastigi lands og sjávar er mikilvægt að fylgjast reglulega með fæðuvali refa og skoða hvort og það tekur breytingum í tíma og rúmi og þá hvernig.

Þar sem íslenski melrakkinn hefur sýnt svo mikla aðlögunarhæfni og getu til að bregðast við miklu veiðiálagi og breytingum í fæðuskilyrðum sem raunber vitni er rökrétt að spyrja hvort ekkert geti ógnað tegundinni hérlandis. Svo má virðast.

Hið hraða fall íslenska refastofnsins á árunum 2008–2012 sýnir þó að utanaðkomandi áhrif geta verið afar neikvæð. Þótt stofninn hafi síðan rétt úr kútnum er mikilvægt að kanna betur hvað kann að hafa verið þar á ferðinni og hvort stofninn sé nægilega sterkur til að hægt sé að tryggja honum ákjósanlega verndarstöðu. Nýlega kom fram að íslenskar tófur geta hafi í sér mikið magn kvikasilfurs.<sup>41</sup> Jafnframt hafa fundist vísbendingar um að íslenskar refalæður séu útsettar fyrir sýkingum sem geta valdið fósturmissi eða ófrjó-

semi.<sup>42</sup> Um þetta og aðrar nýlegar uppgötvunarir verður fjallað í næstu grein, sem jafnframt verður sú síðasta í greinaflokknum um íslenska melrakkann.

#### ABSTRACT

As was revealed in the past article,<sup>9</sup> the Arctic fox population varied from 1.300 individuals to a peak of at least 9.000 during the 60 years of harvest data and monitoring. It was implied that the rise and fall was driven by changes in prey populations, despite considerable hunting effort. In this article, these drivers will be reviewed and discussed, with special focus on spatial and temporal variations in Arctic fox diet and how it can be related to limitation and regulation via breeding. In most other areas of the species' distribution, population fluctuations have been related to changes in fertility via litter size. In lemming areas, Arctic foxes show numerical responses to lemming fluctuations, with large litters in lemming peak years and small or few litters when lemmings are scarce. No lemmings or other cyclic

rodent species occur in Iceland, and the Icelandic Arctic fox is a generalist predator that commonly feeds on a variety of birds and eggs. In coastal regions, seabirds are the main prey, but also fish, and carrion from marine vertebrates. Arctic foxes that live further away from sea, feed on ground nesting birds such as waders, geese, and ptarmigans but also carrion from large mammals such as reindeers. Recent studies on isotopic signatures from bones of Arctic foxes have revealed temporal trends in accordance to changes in the population. Older studies on diet through scat and stomach analysis, and prey remains on dens, support these findings, suggesting that the Arctic fox is a generalist predator which has showed functional responses to temporal trends in prey populations. According to this, the Icelandic Arctic fox population was limited by variation in prey species, especially ptarmigan, during the declining period (~1960-1980). Recovery, however, seems to have been mostly driven by increase in other bird populations such as sea-

birds, geese, and waders. A general decline in seabird populations has driven the recent decline in Arctic foxes (2008-2012), especially in coastal habitats. In inland areas, an increase in ptarmigans and other terrestrial resources, such as geese and waders, was observed in the diet during the most recent period (2008-2015), where fluctuations in the Arctic population and shift in diet was observed. The diet of the Icelandic Arctic fox population has therefore mainly been determined by functional responses to intra- and interannual variation in food resources, by feeding on whatever prey is found in most abundance and accessible at a given time and space. Despite the importance of the ptarmigan, which is known to show regular cycles, the foxes in Iceland do not seem to fluctuate regularly. In contrast to what is known for the species in

other countries, the fertility of Icelandic Arctic fox vixens has been stable, at least during the past 60 years, according to litter size from harvest data (1958-2021: 4,4 +/- 1,65 cubs) and placental scar counting (1986-2021: 5,4 +/- 1,63 scars). The stability in the fertility of Icelandic Arctic foxes calls for other explanations for the population dynamics than in lemming areas. Indeed, it has turned out that the Icelandic Arctic fox has responded to variation in carrying capacity, through changes in prey populations, with plasticity in number of litters but not litter size. This is reflected in proportion of mature individuals in the population that take part in breeding each year. The most important contribution is by one year old foxes which were the largest proportion of breeding individuals during the steepest increase phase of the population. Therefore,

fluctuations seen in the population in the period 2007-2018 can be explained by the variety in the contribution of each age group (especially the young ones) in the breeding part of the population each year, which, in each year/period is determined by the carrying capacity in each region (i.e. number and quality of breeding territories). On a larger spatial and temporal scale capacity is determined by food availability through population dynamics and state of various potential prey species.

## ÞAKKIR

Höfundur þakkar veiðimönnum um allt land sem sent hafa refahrae til athugunar, og Umhverfisstofnun fyrir upplýsingar úr veiðigögnum. Fjölskylda Páls Hersteinssonar veitti aðgang að dýrmætum gögnum og er þakkað, einnig ljósmyndurum sem gáfu leyfi til að nota myndir sínar í greinina. Að lokum ber að þakka ritstjórna, yfirlitshöfundum (sérstaklega Sigurði S. Snorrassyni) og ritstjóra fyrir þeirra framlag og góðar ábendingar við greinaskrifin.

## UM HÖFUNDINN

**Ester Rut Unnsteinsdóttir** (f. 1968) lauk BSc-prófi í líffræði við Háskóla Íslands 1999 og kennsluréttindum í náttúrufræðum frá Kennaraháskóla Íslands árið 2005. Árið 2014 lauk hún doktorsnámi í líffræði við Háskóla Íslands undir leiðsögn Páls Hersteinssonar prófessors og var viðfangsefnið stofnvistfræði hagamála. Ester sinnti kennslu í náttúrufræðum á grunnskólastigi árin 1999–2002 og var stundakennari við Líf- og umhverfsvísindasvið HÍ á tímabilinu 2002–2013. Árið 2007 stofnaði hún Melrakkasetur Íslands í Súðavík, sem opnað var almenníngi árið 2010, og starfaði hún þar til ársins 2013 þegar hún hóf störf á Náttúrufræðistofnun Íslands. Ester hefur fylgst með refum á Hornströndum frá árinu 1998 og borið ábyrgð á vöktun íslenska refastofnsins frá árinu 2012.



**Ester Rut Unnsteinsdóttir**  
Náttúrufræðistofnun Íslands  
Urriðaholtsstræti 6–8  
210 Garðabæ  
Ester.R.Unnsteinsdottir@ni.is

## HEIMILDIR

1. Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M. & Erlinge, S. 1999. Predator-prey relationships: Arctic foxes and lemmings. *Journal of Animal Ecology* 68(1). 34–49.
2. Gilg, O., Sittler, B., Sabard, B., Hurstel, A., Sané, R., Delattre, P. & Hanski, I. 2006. Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. *Oikos* 113(2). 193–216.
3. Elmhagen, B., Tannerfeldt, M., Verucci P. & Angerbjörn, A. 2000. The Arctic fox (*Alopex lagopus*): An opportunistic specialist. *Journal of Zoology* 251(2). 139–149.
4. Angerbjörn A., Páll Hersteinsson & Tannerfeldt, M. 2004. Arctic foxes: Consequences of resource predictability in the Arctic fox – two life history strategies. *Bls. 163–172 i: Biology and conservation of wild canids* (ritstj. D.W. Macdonald & C. Sillero-Zubiri). Oxford University Press, Oxford.
5. Berteaux, D., Thierry, A.-M., Alisauskas, R., Angerbjörn, A., Buchel, E., Doronina, L. ... Ester Rut Unnsteinsdóttir & White, P.A. 2017 Harmonizing circumpolar monitoring of Arctic fox: Benefits, opportunities, challenges and recommendations. *Polar Research* 36. 1–13.
6. Tannerfeldt, M. & Angerbjörn A. 1996. Life history strategies in a fluctuating environment: Establishment and reproductive success in the Arctic fox. *Ecography* 19(3). 209–220.
7. Barraquand, F. & Ólafur K. Nielsen. 2018. Predator-prey feedback in a gyrfalcon-ptarmigan system? *Ecology and Evolution* 8(24). 12425–12434. <https://doi.org/10.1002/ece3.4563>
8. Ester R. Unnsteinsdóttir, Páll Hersteinsson, Snæbjörn Pálsson & Angerbjörn, A. 2016. The fall and rise of the Icelandic Arctic fox (*Vulpes lagopus*): A 50-year demographic study on a noncyclic Arctic fox population. *Oecologia* 181. 1129–1138.

9. Ester Rut Unnsteinsdóttir 2021. Íslenski melrakkinn – fyrsti hluti: Stofnbreytingar, veiðar og verndun. Náttúrufræðingurinn 91(3–4). 97–111.
10. Jón Guðmundsson 1922. Melrakkar nútímans. Búnaðarritið 1. 70–88.
11. Theodór Gunnlaugsson 1955. Á refaslóðum. Búnaðarfélag Íslands, Reykjavík. 383 bls. (Tilv. bls. XY).
12. Páll Hersteinsson 1987. Fæðuval refa í Ófeigsfirði á árunum 1978–1979. Fréttabréf veiðistjóra 3(1). 16–29.
13. Hálfán H. Helgason 2008. Fæða refa (*Vulpes lagopus*) á hálendi Íslands að vetrarlagi. Rannsóknarverkefni við Líffræðiskor Háskóla Íslands.
14. Snæfríður Pétursdóttir 2015. Vetrarfæða töfu (*Vulpes lagopus*) á Íslandi. Samanburður á vetrarfæðu töfu á milli landshluta. Ritgerð til meistaraþrófs við Líf- og umhverfisvísindadeild Háskóla Íslands.
15. Snæbjörn Pálsson, Páll Hersteinsson, Ester R. Unnsteinsdóttir & Ólafur K. Nielsen 2016. Population limitation in a non-cyclic Arctic fox population in a changing climate. *Oecologia* 180. 1147–1157.
16. Angerbjörn, A., Páll Hersteinsson, Liden, K. & Nelson, E. 1994. Dietary variation in Arctic foxes (*Alopex lagopus*) – an analysis of stable isotopes. *Oecologia* 99. 226–232.
17. Dalerum, F., Perbro, A., Rannveig Magnúsdóttir, Páll Hersteinsson & Angerbjörn, A. (2012) The influence of coastal access on isotope variation in Icelandic Arctic foxes. *PLoS ONE* 7(3). e32071.
18. Ehrich, D., Ims, R.A., Yoccoz, N.G., Lecomte, N., Killengreen, S.T., Fuglei, E. ... Sokolov, V.A. 2015. What can stable isotope analysis of top predator tissues contribute to monitoring of tundra ecosystems? *Ecosystems* 18. 404–416. doi: 10.1007/s10021-014-9834-9
19. Páll Hersteinsson & Macdonald, D. 1996. Diet of Arctic foxes (*Alopex lagopus*) in Iceland. *Journal of Zoology* 240(3). 457–474.
20. Carbonell Ellgutter, J.A., Ehrich, D., Killengreen, S.T., Ims, R.A. & Ester R. Unnsteinsdóttir 2020. Dietary variation in Icelandic Arctic fox (*Vulpes lagopus*) over a period of 30 years assessed through stable isotopes. *Oecologia* 192. 403–414. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04580-0>
21. Berthelot, F., Ester R. Unnsteinsdóttir, Carbonell Ellgutter, J.A., Ehrich, D. Sent til birtingar. Long-term responses of Icelandic Arctic foxes to changes in marine and terrestrial ecosystems. *Polar Research*. <https://www.researchgate.net/deref/https%3A%2F%2Fdoi.org%2F10.1101%2F2023.02.09.527803>
22. Rannveig Magnúsdóttir, Menja von Schmalensee, Róbert A. Stefánsson, Macdonald, D.W., Páll Hersteinsson 2014. A foe in woe: American mink (*Neovison vison*) diet changes during a population decrease. *Mammalian Biology* 79. 58–63.
23. Ester Rut Unnsteinsdóttir 2020. Refir á Hornströndum. Áfangaskýrsla um vöktun árið 2019. Í samvinnu við Melrakkasetur Íslands. Náttúrufræðistofnun Íslands (NÍ-20001), Garðabæ.
24. Yann Kolbeinsson, Þorkell Lindberg Þórarinnsson, Gallo, C., Erpur Snær Hansen, Jón Einar Jónsson, Róbert Arnar Stefánsson, Sindri Gíslason & Arnþór Garðarsson 2019. Vöktun bjargfuglastofna á Íslandi 2017–2019. Skýrsla Náttúrustofu Norð-austurlands (NNA-1906), Húsavík. 24 bls.
25. Páll Hersteinsson, Þorvaldur Þ. Björnsson, Ester Rut Unnsteinsdóttir, Anna Heiða Ólafsdóttir, Hólmfríður Sigþórsdóttir & Þorleifur Eiríksson 2000. Refir á Hornströndum: Greni í ábúð og flutningur út úr friðlandinu. Náttúrufræðingurinn 69(3–4). 131–142.
26. Technau, B., Ester Rut Unnsteinsdóttir, Schaafsma, F.L. & Kühn, S. 2022. Plastic and other anthropogenic debris in Arctic fox (*Vulpes lagopus*) faeces from Iceland. *Polar Biology* 45. 1403–1413. <https://doi.org/10.1007/s00300-022-03075-8>
27. Fuglavefurinn. Slóð (skoðað 21.5. 2023): <https://fuglavefur.is/index.php>
28. Angerbjörn, A., Arvidson, B., Norén, E. & Strömberg, L. 1991. The effect of winter food on reproduction in the Arctic fox, *Alopex lagopus*: A field experiment. *Journal of Animal Ecology* 60(2). 705–714. <https://www.jstor.org/stable/5307>
29. Landa, A., Flagstad, Ø., Areskoug, V., Linnell, J.D.C., Strand, O., Roaldsnes Ulvund, K., Thierry, A.-M., Rød-Eriksen, L. & Eide, N.E. 2017. The endangered Arctic fox in Norway—the failure and success of captive breeding and reintroduction. *Polar Research* 36. Supplement 1. 9.
30. Meijer, T., Norén, K. & Angerbjörn, A. 2011 The impact of maternal experience on post-weaning survival in an endangered Arctic fox population. *European Journal of Wildlife Research* 57. 549–553. <https://doi.org/10.1007/s10344-010-0463-0>
31. Chevallier, C., Gauthier, G., Lai, S. & Berteaux, D. 2020. Pulsed food resources affect reproduction but not adult apparent survival in Arctic foxes. *Oecologia* 193. 557–569.
32. Ester Rut Unnsteinsdóttir 2020. Refir á Hornströndum koma vel undan vetri. Fréttatilkynning. Á vefsetri Náttúrufræðistofnunar Íslands. Slóð (skoðað 21.5. 2023): <https://www.ni.is/is/frettir/2020/07/refir-hornstrondum-koma-vel-undan-vetri>
33. Ester Rut Unnsteinsdóttir 2021. Stochastic events make the difference: An apex predator in an exclusive ecosystem beats local stressors with success. Líffræðiráðstefnan 2021. Veggspjald. Slóð: [https://biologia.is/files/agrip\\_2021/E38.html](https://biologia.is/files/agrip_2021/E38.html)
34. Páll Hersteinsson 1984. The behavioural ecology of the Arctic fox (*Alopex lagopus*) in Iceland. Doktorsritgerð við Oxford-háskóla.
35. Páll Hersteinsson 1990. Frjósemi íslenska refastofnsins. Fréttabréf veiðistjóra 8. 19–27.
36. Eide, N.E., Stien, A., Prestrud, P., Yoccoz, N.G. & Fuglei, E. 2012. Reproductive responses to spatial and temporal prey availability in a coastal Arctic fox population. *Journal of Animal Ecology* 81. 640–648.
37. Macdonald, D.W. 1983. The ecology of carnivore social behavior. *Nature* 301. 379–384.
38. Páll Hersteinsson 2004. Tófa. Bls. 74–85 í: Íslensk spendýr (ristj. Páll Hersteinsson). Vaka-Helgafell, Reykjavík.
39. Ester Rut Unnsteinsdóttir 1999. Atferli refa við greni. Ritgerð til 6 eininga (12 ECTS) við Líffræðiskor Háskóla Íslands. Leiðbeinandi: Páll Hersteinsson.
40. Foden, W. & Stuart S. 2009. Species and climate change: More than just the polar bear. IUCN Species Survival Commission (SSC), Gland. 46 bls.
41. Bocharova, N., Treu, G., Czirják, G.Á., Krone, O., Stefanski, V., Wibbelt, G., Ester Rut Unnsteinsdóttir, Páll Hersteinsson, Schares, G., Doronina, L., Goltsman, M. & Greenwood, A.D. 2013. Correlates between feeding ecology and mercury levels in historical and modern Arctic foxes (*Vulpes lagopus*). *PLoS One* 8(5). e60879. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060879>
42. Czirják, G.Á., Schares, G., Ester Rut Unnsteinsdóttir & Greenwood, A.D. 2018. Estimating apicomplexan parasite exposure in Icelandic Arctic foxes (*Vulpes lagopus*). Ágrip. DGP 18 Berlin: 28th annual meeting of the German society for Parasitology, 21–24 March 2018: Programme, bls. 279. Freie Universität Berlin. Slóð (skoðað 15.3.2019): [www.parasitology-meeting.de/fileadmin/congress/media/dgp2018/druckelement](http://www.parasitology-meeting.de/fileadmin/congress/media/dgp2018/druckelement)