

Projektrapport för forskningsprojekt finansierade
via Naturvårdsverkets medel ur Viltvårdsfonden

Demografi, genetik och ekosystemeffekter i den skandinaviska vargpopulationen

[802-0089-14]

Projektledare: Håkan Sand

Rapportförfattare:
Håkan Sand, Camilla Wikenros

Datum
2015-03-24

Innehållsförteckning

Sammanfattning	3
Inledning	4
Metodik	5
Resultat och Diskussion	6
Populationsskattning	6
Arealbruk och rörlighet	6
Beteendemässiga reaktioner av varg på vägar	6
Demo-genetiska mekanismer, selektiv jakt och genetik	7
Beskattning av vargpopulationen 2015	8
Predationsrisk för älg och rådjur av varg	9
Funktionell respons hos varg på älg	9
Påverkar vargen älgens val livsmiljö	10
Födosök under hög risk för intra-guild predation	10
Jaktstrategier på älg i närvaro av stora rovdjur	11
Nytta för förvaltningen – slutsatser och förslag	12
Referenser	13
Publikationslista	15
Finansiering	18

Sammanfattning

Den skandinaviska vargstammen har visat på en fortsatt ökning under de senaste tre åren och har idag numerär om ca 400 vargar. Forskningsprojektet har bidragit med data till uppskattningar av populationsstorlek och tillväxt. En utvärdering av övervakningsprogram i Skandinavien har identifierat ett behov av en vidareutveckling och validering av olika tekniker som kan används för populationsskattningar.

Information från GPS-försedda individer har gett grundläggande och viktigt bidrag till ett antal aspekter av vargens ekologi inklusive demografi, predator-bytesdjurs interaktioner, genetik, och effekter på ekosystemet. Flera rapporter har producerats på begäran av Naturvårdsverket. Dessa rapporter har granskat den vetenskapliga litteraturen för ett antal aspekter som har direkta konsekvenser för populationens livskraft, genflöde och struktur som är av betydelse för den framtida förvaltningen och bevarandet av denna vargpopulation. Till exempel inkluderar detta en mer allmän förståelse för effekterna av jakt på den genetiska sammansättningen i populationen.

Vår forskning har också genererat uppgifter om grundläggande parametrar i predator-bytesdjurs interaktioner såsom vargars funktionella respons på älg, omfattningen av kompensatorisk predation på älg, påverkan på älgstammens tillväxt och dess konsekvenser för jaktligt uttag. Detta område omfattar även studier om beteende-effekter av varg på deras huvudsakliga bytesdjur samt hur vargens predation risk kan variera mellan bytesdjur och påverkas av rumsliga strukturer i miljön.

Studier av vargars rörelsemönster har gett oss bra kunskap om hur vargar beteendemässigt svara på konstruktioner såsom skogsvägar. Interaktioner med andra stora rovdjur har inletts (brunbjörn) och inkluderar centrala frågor som hur dessa arter påverkar varandra och deras eventuella synergistiska effekt på gemensamma bytesdjurspopulationer.

Inledning

Vargens återkolonisation av delar av sitt forna utbredningsområde resulterar ofta i mångfacetterade effekter på ekosystem (Mech och Boitani 2003). I en del fall har denna återkolonisation resulterat i stora effekter på ekosystemen, såsom trofiska kaskader som främjar återhämtning av vegetation till att mildra effekterna av klimatförändringen på lägre trofiska nivåer (Creel och Christiansen 2008, Wilmers et al. 2003). De flesta exempel av dessa resultat kommer från studier i Nordamerika där vargen ekologi skiljer sig från den i Europa där mänskligt dominerade landskap, förhindrar en generalisering till nordiska förhållanden. Från ett forskningsperspektiv erbjuder den skandinaviska vargstammen en unik fallstudie av ett system som tillåter oss att dra nya slutsatser om vargens ekologiska funktioner (Wikenros 2011).

I många tätbefolkade områden utlöser vargens återkomst konflikter med mänskliga intressen och genererar stora konflikter över hur man ska förvaltas dessa populationer. I Skandinavien har vargstammens tillväxt varit allmänt debatterad bland olika grupper i samhället (Sjölander-Lindqvist 2006, 2009, Cinque 2008, Skogen et al. 2008, Sandström & Ericsson 2009) och den svenska regeringen har tagit antagit ett proaktivt förhållningssätt till vargförvaltning, som Europakommissionen har kritiserat för att direkt störa målet att uppnå en gynnsam bevarandestatus (M2010/3062/R och M2011/647/R).

Av särskild betydelse för en gynnsam bevarandestatus är det faktum att den skandinaviska vargstammen är mycket inavlad och dess långsiktiga livskraft är beroende av ett naturligt eller artificiellt inflöde av nya gener (Liberg et al. 2009). Skriftväxlingen mellan Sverige och EU-kommissionen har illustrerat hur viktigt en vetenskapligt baserad förvaltning kommer att vara i framtiden. En EU-lagstiftning som begränsar möjligheterna för aktiv förvaltning och kontroll, kommer sannolikt att öka under de närmaste åren, men med någon form av jaktlig begränsning. En konsekvens av detta är att vargar troligen kommer att expandera sin roll i ekosystemet, inklusive kaskadeffekter på andra trofiska nivåer (Estes et al. 2011). Den framtida förvaltningen av denna population kommer att balansera på en tunn tråd och vara i stort behov av tillgång till vetenskapligt baserad adaptiv förvaltning.

I vår forskning har det därför varit vårt främsta mål att beakta frågor av hög relevans för både vetenskap och förvaltning samt att förse myndigheterna med forskningsbaserad kunskap som de kan använda i den aktiva förvaltningen.

Metodik

Tio till 20 vargar fångas årligen från helikopter och utrustas med GPS/GSM-halsband (Arnemo & Fahlman 2007). Fångst fokuserades i områden som överlappar med hög täthet av björn (X och W-län) och i områden med hög täthet av rådjur (T, U och S-län).

Forskningsprojektet har utvärderats och godkänts av den svenska djurförsöksetiska nämnden (C 407/12). Populationsstorlek, antal reproduktioner och vinterkullstorlek (rekrytering) beräknas årligen från inventeringar under vintern. Dessa sker med hjälp av en kombination av snöspårning, GPS-data från märkta individer samt DNA-analyser av insamlade spillningar (snöspårning och spillningar samlas främst in genom Länsstyrelsernas övervakning). Kullstorlek under sommaren bestäms av DNA-analyser av valpspillningar som samlats in vid lyor och/eller genom direkt räkning av antalet valpar vid lyor i maj. Microsatellit-DNA-analyser av blod eller andra vävnadsprover från sövda och döda vargar samt icke-invasiva prover (spillning, hår) som samlats in under snöspårning och andra fältaktiviteter utförs vid DNA-laboratoriet på Grimsö. Predation (antal och typ av vargdödade bytesdjur) studeras under 6-8 veckor långa perioder med intensiv GPS-positionering (1-2 positioner / timme) av GPS-försedda vargar i kombination med snöspårning (Sand et al. 2005). Populationstäthet och fördelningar av älg och rådjur bestäms genom spillningsinventeringar som utförs under våren. Så kallade risk-effekter på älgars beteende och val av livsmiljö har studerats med hjälp av data från GPS-försedda älgar vid Grimsö forskningsområde i kombination med data på landskap- och skogsstruktur, samt överlevnad av älgkalvar som exponerats till olika grad för varg. Modellering av effekterna av jaktstrategier på vargarnas genetik har genomföras med hjälp av individuellt baserade simuleringsmodeller som är parameteriserade med demografiska data från tidigare forskning (exempelvis överlevnad, reproduktion, populationsstruktur, och grad av inavel på vargflockar). Metoder för att utforska samspelet mellan olika rovdjursarter och andra ekosystemeffekter inkluderar GPS-halsband på flera arter i samma område, kamerafällor vid dödade bytesdjur samt analys av populationsskattningar av andra arter.

Resultat och Diskussion

Populationsskattning

Den skandinaviska vargstammen är gemensamt inventerad av norska och svenska myndigheter. Beståndsövervakningen utförs årligen och vargar klassificeras i olika kategorier. Antal flockar och reproduktioner har bestämts för varje år, och har högsta prioritet som nationella mål för vargstammen i både Sverige och Norge. Tre metoder har använts i kombination. Spårning på snö är den grundläggande metoden. Den andra metoden är DNA-analys, främst baserad på vargspillingar som samlats in under spårning. DNA-analys används för att verifiera reproduktioner, identifiera nyetablerade par, för att särskilja mellan angränsande flockar och för att identifiera nya invandrare från den finska/ryska populationen. Den tredje metoden bygger på radiotelemetri där 10-20 vargar är utrustade med GPS-sändare varje år och där GPS-positionerna används för att skatta revirets storlek samt differentiera mellan angränsande revir. En utvärdering av inventeringsarbetet under 2013 identifierade ett flertal viktiga aspekter som behöver vidareutvecklas för att stärka metodiken (Wikenros et al. 2014).

Arealbruk och rörlighet

Vi använde GPS-data från radiomärkta individer för att undersöka variationen i revirstorlek i förhållande till miljö- och olika sociala faktorer hos olika vargflockar (Mattisson et al. 2013). Flockarna uppvisade stor variation i revirstorlek (från 259 till 1676 km²). Trots att tätheten av varg fyrdubblades under studieperioden, fann vi inga bevis för att inomartskonkurrens påverkade revirens storlek. Lokal variation i älg täthet, vilket var huvud byte för de flesta flockarna, påverkade heller inte vargarnas revirstorlek medan den ökade med latitud och minskade med ökad rådjurstäthet. Den totala bytesbiomassan av älg och rådjur påverkade inte revirstorleken. Våra data tyder på att det finns ett samband mellan habitat, val av bytesdjur och jaktframgång, som för närvarande samverkar för att forma revirstorleken hos skandinaviska vargar.

Beteendemässiga reaktioner av varg på vägar

Under hela de senaste årtiondenas återkolonisation av stora rovdjur i flera industriländer har förändringar i landskapet dominerats av en mänsklig påverkan på infrastrukturen. Vi analyserade rörelsemönster under sommaren bland 19 GPS-försedda stationära vargar i 14 revir i relation till det befintliga vägnätet (Zimmermann et al. 2014). Vi använde RSF-analys av >12 000 i fält kontrolleras GPS-positioner och 315 platser med dödade bytesdjur. Vargarna uppvisade blandade reaktioner på vägar beroende på rumslig skala, vägtyp, tid på dagen, beteende- och reproduktiv status. Vargarna tycks ha anpassat sig för att använda vägar för att underlätta förflyttningar,

men samtidigt utvecklat ett kryptiskt beteende för att undvika möten med människor. Denna plasticitet i beteende kan ha varit viktigt för den framgångsrika återkolonisationen av varg som sker i industriländerna. Men vi betonar samtidigt betydelsen av vägar som en potentiell orsak till den av människan orsakade höga dödligheten.

Demografiska-genetiska mekanismer, selektiv jakt och genetik

På begäran från Naturvårdsverket producerades tre rapporter (Chapron et al. 2012, Liberg och Sand 2012 a,b) under 2012-2014 i syfte att utvärdera olika aspekter av minsta livskraftiga population (MVP), genetisk status, och konsekvenser av jakt. Den första rapporten utvärderade den demografiska livskraften i den skandinaviska vargstammen enligt IUCN:s rödlista kriterium E (utdöenderisk <10% på 100 år). Vi skattade storleken på den minsta livskraftiga populationen genom att använda tre olika populationsmodeller med ökande grad av strukturell komplexitet, olika antaganden, data och metoder. Vi simulerade populationsutvecklingen för alla tre modellerna och fann att de alla uppvisade samma mönster. Våra resultat visar att små vargpopulationer (<100 individer) är tillräckligt stora för att undkomma stokastiska utdöenden och endast ytterst små vargpopulationer (<40) kan inte betraktas som livskraftiga. I samförstånd med empiriska bevis, finner vi också att en vargpopulation inte är livskraftig om dödligheten är > 35%. Det finns inga belägg för att ökade miljöförändringar allvarligt kan påverka vargens livskraft. Vi drar slutsatsen att en vargstam med samma storlek och tillväxt som den nuvarande skandinaviska vargstammen utan tvekan kan betraktas som demografiskt livskraftig enligt IUCN:s rödlista kriterium E.

Naturvårdsverkets uppdrag till Sveriges lantbruksuniversitet, genom berörda experter vid Grimsö forskningsstation att undersöka möjligheterna till en selektiv jakt i den svenska vargpopulationen mot flockar med lägst genetisk värde och att beräkna effekterna på den genomsnittliga inavelsnivån i populationen med en sådan selektiv jakt (Liberg och Sand 2012 a,b). En individ-baserad modell som kombinerade demografiska data och genetisk informationen visade att om det finns en ständig tillströmning av obesläktade migranter till populationen, kan en väl utformad selektiv jaktstrategi resultera i en minskning av såväl jämviktsnivån för inavel (F) och den tid som krävs för att uppnå dessa lägre inavelsnivåer. En jämviktsnivå på inavel som motsvarar en viss migration kommer att reduceras ytterligare med en selektiv jakt där invandrare och deras avkommor är skyddade. Den jämviktsnivå som erhålls vid en viss invandringsfrekvens är oberoende av populationens storlek, men det finns ett positivt samband mellan populationens storlek och den tid det tar att uppnå denna jämvikt (eller någon godtyckligt satt nivå av inavel) dvs det kommer att ta längre tid med större populationer. En

selektiv jakt där invandrare och deras avkommor är skyddade kommer också att minska den tid det tar för att nå en lägre jämviktsnivå för inavel.

Naturvårdsverket bad vidare om en kompletterande rapport över genetiska aspekter till den demografiska PVA som SKANDULV producerade i juli 2012 (Chapron et al. 2012). Denna rapportn klaggjorde att kontakten med andra populationer genom migration, ju större desto bättre, är mycket viktigare än populationens storlek i sig (Liberg och Sand 2012 a,b). Resultaten av de olika modellerna visar att även med en population så låg som 200 vargar ($N_e = 50$), så kommer ett kontinuerligt inflöde av minst en effektiv migrant per år att minska inavelsnivån till nära $F = 0,05$, och behålla mer än 95% av heterozygositeten för de närmaste 100 åren. Invandring av 2-3 vargar per generation (0,4-0,6 per år) kommer att behålla mellan 90 och 95% heterozygositet även vid populationsnivåer av 200-400 vargar, och kommer att minska inavelsnivån under $F = 0,15$. Med tanke på att vår nuvarande vargpopulation har uppvisat en genomsnittlig årlig tillväxt på över 20% de senaste 10 åren med en genomsnittlig inavelskoefficient omkring 0,3, är det inte troligt att en nivå på 0,15 kan komma att påverka risken för utdöende av populationen.

Beskattnng av vargpopulationen 2015

Slutligen efterfrågade Naturvårdsverket en rapport som belyser effekterna av olika jaktuttag i vargpopulationen under 2015 (Sand et al. 2014). Tre olika modeller har använts för att beräkna det totala årliga uttaget i den svenska vargpopulationen för att erhålla samma storlek på populationen vintern 2014/15 som den som fanns under vintern 2013/14. Samtliga modeller visar på stor överensstämmelse i resultaten av det beräknade uttaget. Modell 1 använder data från två olika tidsperioder för att beräkna tillväxten i populationen samt det antal djur som har fällts på skydds jakt respektive så kallad nöd (23 och 28 §§ JF). Dessa modeller visar att det krävs ett totalt uttag om 61 respektive 63 individer för att balansera populationen på 2013/14 års nivå. Uttaget gäller perioden 24 oktober 2014 till 30 september 2015, och innefattar även utrymme för skydds jakt och vargar skjutna i nöd fram till 30 september 2015. Modell 2 som är en åldersstrukturerad så kallad Leslie matrix använder också två olika scenarios med olika dödlighet som ger olika tillväxttal i populationen. Data på dödlighet i modellen erhålls från radiomärkta vargar. Resultaten från de två olika beräkningarna visar att det krävs ett uttag om ca 57 respektive 73 individer för att balansera populationen på 2013/14 års nivå. Uttaget gäller perioden 24 oktober 2014 till 30 april 2015 och ska rymma även eventuell skydds jakt och vargar skjutna i nöd fram till 30 april 2015. Modell 3 som bygger på så kallad Bayesiansk statistik visar att det uttag som med störst sannolikhet balanserar populationen är 66 vargar. Denna modell visar även att

det finns en 10% risk att den verkliga tillväxten med detta uttag kommer att vara 0,93 eller lägre dvs en 7% minskning av populationen liksom att det är samma risk att populationen kommer att uppvisa en ökning med 7%.

Predationsrisk från varg på älg och rådjur

Återkoloniserande populationer av stora rovdjur kan ha en stor inverkan på statusen av vilda bytespopulationer där individer ofta har modifierat sitt beteende under frånvaron av predation. Vi undersökte den rumsliga strukturen av predation i en återkoloniserande population av varg på två sympatriska arter av bytesdjur, älg och rådjur, i Skandinavien under en 10-års period (Gervasi et al. 2013). Vi utvärderade bidragen från tre huvudfaktorer, utnyttjandemönster i varje vargrevir samt den rumsliga fördelningen av både bytesdjur och finskalig landskapsstruktur, för att fastställa den rumsliga strukturen av predationsrisk för älg och rådjur. Det återetablerade rovdjur-bytesdjur systemet visade en anmärkningsvärd rumslig variation i risken för predation som varierande med flera tiopotenser inom samma vargrevir. Variation i predationsrisk var uppenbar även när en rumsligt homogen sannolikhet för att stöta på en varg simulerades. Även inom samma område, med samma landskapsstruktur och med predation av samma vargar, fann vi en motsatt geografisk fördelning av predationsrisk för de två bytesarterna. Predationsrisken för älg ökade i samband med öppna ytor, speciellt hyggen och ungskog, medan risken minskade för rådjur i samma naturtyper. Således kan en finskalig landskapsstruktur generera kontrasterande predationsmönster hos sympatriska bytesarter så att de kan uppleva stora skillnader i den rumsliga fördelningen av riskområden när de utsätts för predation. Områden med en tidigare återkolonisering av varg var inte förenat med en lägre jaktframgång för varg. En sådan konstant effektivitet i vargarnas predation under återkolonisationen är i linje med tidigare fynd om den skandinaviska älgens naiva karaktär. Detta, tillsammans med typen människodominerande dödlighet i det skandinaviska ekosystemet verkar begränsa möjligheten för beteendemässigt orsakade trofiska kaskader i Skandinavien.

Funktionell respons hos varg på älg

Den funktionella responsen hos ett rovdjur beskriver förändringen i predationstakten per capita i förhållande till variationen i bytestäthet. Predationstakten kan påverkas av rovdjurstäthet, vilket skapar en rovdjurs-beroende funktionell respons. Hos sociala rovdjur som försvarar revir, beror predationstakten också på individernas energiska krav i flocken och deras bidrag till den totala predationen. I denna studie undersökte vi med hjälp av empiriska data den funktionella responsen hos varg på älg i Skandinavien (Zimmermann et al. 2014). Vi utvärderade både bytesdjurs- och rovdjursberoende modeller och hur det funktionella svaret påverkas av de energetiska kraven i olika vargflockar. Predationstakter hos GPS-försedda vargar

och tätheter av hjortdjur uppskattades för totalt 22 studieperioder i 15 vargrevir. De vuxna vargarna identifierades som de som är ansvariga för att ombesörja dödandet av bytesdjur, medan valpar kan beskrivas som oerfarna jägare. Predatorbaserade, asymptotiska funktionella responsmodeller (dvs Hassell-Varley typ II och Crowley-Martin) kunde bäst förklara variationen i predationstakt mellan olika vargflockar. Små vargflockar förvärvade > 3 gånger så mycket älgbiomassa som krävdes för att tillgodose ämnesomsättning (FMR), även vid relativt låga älgtätheter. Stora flockar (6-9 vargar) förvärvade mindre biomassa än vad som krävs i områden med låg älgtäthet. Vi föreslår att överskottsdödande i mindre flockar är ett resultat av en optimal födosöksstrategi i syfte att konsumera bara de mest näringsrika delarna av lättillgängliga byten i kombination med att minimera risken att komma i kontakt med människor. Födobegränsning kan ha en stabiliserande effekt på flockstorleken hos varg, vilket stöds av det funna negativa sambandet mellan kroppsvikt hos valpar och flockstorlek.

Påverkar vargen älgens val av livsmiljö

Från att ha varit frånvarande i hela Skandinavien för > 100 år, har vargen nyligen återkoloniserat Mellansverige. Denna återkolonisation har gett en möjlighet att studera beteendemässiga reaktioner hos älg i förhållande till varg. Vi använde GPS-data från märkta älgar och vargar för att avgöra om älgarnas val av livsmiljö påverkades av predationsrisk baserat på vargarnas närvaro (Nicholson et al. 2014). Älgarnas val av livsmiljö påverkades av reproduktiv status och tid på dygnet och visade på skilda mönster mellan vinter och sommar, men det var svaga indikationer på att älgens val av livsmiljö var beroende av predationsrisken från varg. Denna till synes svaga respons hos älgarna på vargarnas närvaro kan ha flera bakomliggande förklaringar som inte är uteslutande från varandra. Dessa inkluderar den långsiktiga frånvaron av naturlig predation; att intensiv jakt av människor under det senaste århundradet demografiskt har varit viktigare än vargen predation; älgarna har inte anpassat sig till återkolonisationen av varg; älgarnas respons på varg kan omfatta andra icke-studerade beteendeanpassningar eller uppstå vid en mer högupplöst tidsmässig och rumslig nivå än den som har undersökts.

Födosök under hög risk för intra-guild predation

För att balansera födobehov och risk från predation måste individer göra en avvägning mellan konsumtion och vaksamhet. Vi studerade beteendet hos räva (*Vulpes vulpes*) och mård (*Martes martes*) på på kadaver av vargdödade älgar i Sverige (Wikenros et al. 2014). Räv uppvisade en högre frekvens och besökte rester från vargdödade älgar oftare än mård, vilken begränsade utnyttjandet av kadaver till vissa typer av habitat. Båda arterna följde ett liknande aktivitetsmönster. Det säsongsmässiga nyttjandet av älgkadaver skedde i april för mård och i april-maj för räv. Resultaten visar att

resterna av vargdödade bytesdjur sannolikt är en viktig näringskälla för båda dessa arter under reproduktionssäsongen. Mård visade en övergripande högre vaksamhet och en lägre nivå av konsumtion än räv. Vaksamhet hos mård påverkades av habitatets öppenhet och skydd vid platsen för kadavren. Mård uppvisade inte ökad vaksamhet under tidsperioder av hög aktivitet hos räv och det fanns ingen effekt av tiden på dygnet. Vår studie ger stöd för att risken för mellanartspredation leder till att mindre rovdjur som mård tvingas kompromissa mellan konsumtion och ökad vaksamhet, men även att habitatets struktur påverkade vaksamheten mer än blotta närvaron av ett större rovdjur.

Jaktstrategier på älg i närvaro av stora rovdjur

Ökningen av varg och brunbjörn i Skandinavien har oundvikligen påverkat tillväxten i olika älgpopulationer och som en konsekvens av detta måste jaktuttagets storlek och sammansättning justeras. Vi använde en köns- och åldersstrukturerad älgpopulationsmodell för att beräkna den optimala jaktstrategin med predation och jämföra storlek och sammansättning av denna med de strategier som vanligen genomförs i praktiken (Jonzén et al. 2013). Vi undersökte hur mycket älgtätheten eller könskvoten hos vuxna älgar behöver förändras för att fullt ut kompensera för förlusterna från varg och björnpredation. Vi fann att fördelningen mellan kalvar, tjurar och kor i den praktiska jakten indikerade en kompromiss mellan att maximera antalet skjutna älgar, mängden av biomassa och antalet skjutna kapitala tjurar. Denna strategi fungerar relativt bra med avseende på alla mätbara parametrar i avkastningen och gav en åldersstruktur som mest liknar de strategier som maximerar mängden biomassa och antalet kapitala tjurar. Såvida inte predationstrycket från varg och björn var mycket högt, kan förlusten helt kompenseras genom att tillåta en högre älgtäthet. Vid ett högt predationstryck var den nuvarande jaktstrategin inte möjligt att genomföra och älgtätheten behöver öka dramatiskt för att balansera predationen även utan jakt. Ett alternativ för att balansera förlusten till predation var att acceptera en mer hondjursdominerad könsfördelning i vinterpopulationen. Ökningen av stora rovdjur konkurrerar med älgjakten och skapar konflikter och kommer oundvikligen att minska det möjliga jaktuttaget såvida inte jaktstrategierna förändras. Vi visar hur ökad älgtäthet och omfördelning av skörden mot tjurar kan mildra denna konflikt och vi erbjuder ett webbaserat verktyg, där intressenter kan jämföra de långsiktiga effekterna av alternativa jaktstrategier och så småningom anpassa sin jaktstrategi därefter.

Nytta för förvaltningen – slutsatser och förslag

Förvaltning och bevarande av små populationer av rovdjur såsom vargen är starkt influerad av Bernkonventionen och IUCN och genom direktiv från EU. Återkolonisering av denna art har under de senaste 15 åren varit extremt kontroversiell och stöds av att det har skett fem statliga utredningar (SOU 1999:146, SOU 2007:89, SOU 2011:37, SOU 2012:22, SOU 2013:60) och tre statliga riksdagsbeslut (Riksdagsbeslut: Prop 2000/01:57, Prop 2008/09:210, Prop 2012/13:191). Detta kräver också att åtgärder för förvaltning och bevarande bör bygga på biologisk kunskap om arten. Under samma period har detta forskningsprojekt producerat 16 forskningsrapporter på begäran från Naturvårdsverket inklusive en mängd hanteringsaspekter som sträcker sig från selektiv jakt, genetiska aspekter, flytt av individer och effekter av vargpredation.

Resultaten som produceras av vargforskningsprojektet SKANDULV inkluderar nya fynd av både empiriskt och teoretiskt värde för rovdjurens ekologi, men även av särskilt nytta vid den aktiva förvaltningen av vargpopulationen. Våra forskningsresultat kan ha stor inverkan på många förvaltningsbeslut. Först och främst bör dessa resultat användas som en grund vid diskussioner och förhandlingar mellan Sverige och EU om framtida vargförvaltning. För det andra, våra data ger empiriska kunskaper som kan och bör användas vid upprättandet av nationella och regionala förvaltningsplaner som produceras och uppdateras kontinuerligt av Naturvårdsverket. Slutligen har vår forskning genererat data på predationsmönster hos varg och hur detta kan påverka jaktuttaget. Dessa resultat har till stor del integreras av förvaltningsmyndigheter och organisationer vid utbildning av chefer på olika nivåer. Till exempel ger vi ett webbaserat verktyg (<http://www.algforvaltning.se/algmodell/>), där aktörerna kan jämföra de långsiktiga effekterna av alternativa jaktstrategier för att kunna anpassa sin jaktstrategi därefter.

Referenser

- Arnemo JM, and Fahiman Å. (eds.). 2007. Biomedical protocols for free-ranging brown bears, gray wolves, wolverines and lynx. Norwegian School of Veterinary Science, Tromsø.
- Chapron G., H. Andrén, H. Sand & O. Liberg 2012. Demographic Viability of the Scandinavian Wolf Population. A report by SKANDULV to The Swedish Environmental Protection Agency.
- Cinque, S. 2008. I vargens spår. Doktorsavhandling, CEFOS, Göteborgs Universitet.
- Creel S. & D. Christianson (2008) Relationships between direct predation and risk effects TREE 23, 194-201.
- Creel, S, Christianson D, Liley S, and Winnie Jr JA. 2007 Predation risk affects reproductive physiology and demography of elk. Science 315, 960.
- C 407/12. Tillstånd från Uppsala Djurförsöksetiska Nämnd för projektet "Populationsekologi, bevarande och förvaltning av den skandinaviska vargpopulationen".
- Estes et al. 2011. Trophic downgrading of planet earth. Science 333: 301-306.
- Gervasi V, Sand H, Zimmermann B, Mattisson J, Wabakken P, and Linnell JDC. 2013. Decomposing risk: landscape structure and wolf behavior generate different predation patterns in two sympatric ungulates, Ecological Applications 23: 1722-1734.
- Jonzén N, Sand H, Wabakken P, Swenson JE, Kindberg J, Liberg O, Chapron G. 2013. Sharing the bounty - Adjusting harvest to predator return in the Scandinavian human-wolf-bear-moose system. Ecological Modelling 265: 140-148.
- Liberg et al. (2009). Redovisning av regeringsuppdrag (Dnr 429-8585-08), Rapport SNV.
- Liberg et al. (2011). Proc B, Royal Society London, doi: 10.1098/rspb.2011.1275
- Liberg O. & H Sand 2012a. Effects of migration and selective harvest for the genetic status of the Scandinavian wolf population. A report to the Swedish Environment Protection Agency SEPA (Naturvårdsverket), Grimsö Wildlife Research Station, Swedish University of Agricultural Sciences.
- Liberg O. & H Sand 2012b. Genetic aspects on the viability of the Scandinavian wolf population. A report to the Swedish Environment Protection Agency SEPA (Naturvårdsverket), Grimsö Wildlife Research Station, Swedish University of Agricultural Sciences.
- Mattisson J, Sand H, Wabakken P, Gervasi V, Liberg O, Linnell JDC, Rauset GR, and Pedersen HC. 2013. Home range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors. Oecologia 173: 813-825.
- Mech D and L Boitani 2003, University of Chicago Press, Chicago.
- Prop. 2000/01:57, Sammanhållen rovdjurspolitik.
<http://www.regeringen.se/content/1/c4/12/76/c6ba0dfe.pdf>
- Prop 2008/09: 210, En ny rovdjursförvaltning.
http://www.riksdagen.se/sv/Dokument-Lagar/Forslag/Propositioner-och-skrivelser/En-ny-rovdjursforvaltning_GW03210/
- Prop 2012/13:191 En hållbar rovdjurspolitik.
<http://www.regeringen.se/sb/d/16553/a/223451>
- Sand H, Zimmermann B, Wabakken P, Andrén H, and Pedersen HC. 2005. Using GPS technology and GIS cluster analyses to estimate kill rates in wolf ungulate ecosystems. Wildlife Society Bulletin 33: 914-925.
- Sandström, G. & Ericsson, G. (2009). Inst. för vilt, fisk och miljö, SLU Rapport 2009:1.
- Sjölander-Lindqvist (2006). Rapport 2006:1, CEFOS, Göteborgs Universitet.
- Sjölander-Lindqvist (2009). Conservation and Society 7: 130-140.

- Skogen K, Mauz I and Kränge O. 2008. Cry Wolf!: Narratives of Wolf Recovery in France and Norway. *Rural Sociology* 73: 105-133.
- SOU 1999:146, Sammanhållen rovdjurspolitik, Slutbetänkande av rovdjursutredningen.
- SOU 2007:89, Rovdjuren och deras förvaltning, Betänkande av utredningen om de stora rovdjuren.
- SOU 2011:37, Rovdjurens bevarandestatus, Delbetänkande av Rovdjursutredningen, Stockholm 2011
- SOU 2012:22 Mål för rovdjuren (Slutbetänkande av rovdjursutredningen).
<http://www.regeringen.se/sb/d/108/a/189971> SOU 2013:60
- Svensson m.fl. 2014. Slutrapport från inventering av varg vintern 2013-2014. Viltskadecenter, SLU, Rapport nr. 7 – 2014
- Wilmers CC, Crabtree RL, Smith DW, Murphy KM and Getz WM 2003. Trophic facilitation by introduced top predators: grey wolf subsidies to scavengers in Yellowstone National Park. *J Animal Ecology* 72: 909-916.
- Wikenros C. 2011. The return of the wolf – effects on prey, competitors and scavengers. Doctoral thesis no. 2011: 85, SLU, Uppsala.
- Wikenros C, Berg L, Brendryen SA, Flagstad Ø, Jonsson B, Larsson P, Strømseth TH, Svensson L, och Liberg O. 2014. Förslag till samordning av inventering av varg i Norge och Sverige. NINA Rapport 993. 83 s.
- Zimmermann B. 2014. Predatory behaviour of wolves in Scandinavia. PhD thesis, Faculty of Applied Ecology and Agricultural Sciences, Hogskolan I Hedmark, Norge.

Publikationslista

Vetenskapliga

Sand, H., JA Vucetich, B Zimmermann, P Wabakken, C Wikenros, H C. Pedersen, R O Peterson, O Liberg 2012. Assessing the influence of prey-predator ratio, prey age structure and packs size on wolf kill rates. *Oikos* 121: 1454–1463.

Sand, H., Wikenros, C., Ahlqvist, P., Strømseth, T.H. and Wabakken, P. 2012. Comparing body condition of moose selected by wolves and human hunter's: consequences for the extent of compensatory mortality. *Canadian Journal of Zoology*. 90: 403–412.

Liberg O., Å Aronson, H. Sand, P. Wabakken, E. Maartmann, L. Svensson, M. Åkesson 2012. Monitoring of wolves in Scandinavia. *Hystrix* doi:10.4404/hystrix-23.1-4670

Mattisson J, Sand H, Wabakken P, Gervasi V, Liberg O, Linnell JDC, Rauset GR, and Pedersen HC. 2013. Home range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors. *Oecologia* 173: 813-825.

Gervasi V, Sand H, Zimmermann B, Mattisson J, Wabakken P, and Linnell JDC. 2013. Decomposing risk: landscape structure and wolf behavior generate different predation patterns in two sympatric ungulates. *Ecological Applications* 23: 1722-1734.

Jonzén N, H Sand, P Wabakken, JE Swenson, J Kindberg, O Liberg, G Chapron 2013. Sharing the bounty - Adjusting harvest to predator return in the Scandinavian human–wolf–bear–moose system. *Ecological Modelling* 265: 140–148

Arnemo, J., Evans, A L, Ahlqvist, P., Segerström, P. and Liberg, O. 2013. Evaluation of Medetomidine-Ketamine and Atipamezole for Reversible Anesthesia of Free-ranging Gray Wolves (*Canis lupus*).

Axelsson, E. Ratnakumar, A., Arendt, M-L., Maqbool, K., Webster M.T., Perloski, M., Liberg, O., Arnemo, J.A., Hedhammar, Å., & Lindblad-Toh, K. 2013. The genomic signature of dog domestication reveals adaptation to a starch-rich diet. *Nature* doi:10.1038

Wikenros C, Sand H, Ahlqvist P, and Liberg O. 2013. Biomass flow and scavengers use of carcasses after re-colonization of an apex predator. *PLoS ONE* 8(10): e77373.

Zimmermann B. 2014. Predatory behaviour of wolves in Scandinavia. PhD thesis, Faculty of Applied Ecology and Agricultural Sciences, Hogskolan I Hedmark, Norge.

Wikenros C., S. Ståhlberg and H. Sand 2014. Feeding under high risk of intraguild predation: vigilance patterns of two medium-sized generalist predators. *Journal of Mammalogy*, 95(4):862–870.

Nicholson K.L., C. Milleret, J. Månsson, H. Sand 2014. Testing the risk of predation hypothesis: the influence of recolonizing wolves on habitat use by moose. *Oecologia*, DOI 10.1007/s00442-014-3004-9.

Zimmermann B., L. Nelson, P. Wabakken, H. Sand, and O. Liberg 2014. Behavioral responses of wolves to roads: Scale-dependent ambivalence. *Behavioral Ecology*. doi:10.1093/beheco/aru134

Zimmermann B., H. Sand, P. Wabakken, O. Liberg and H. Andreassen 2014. Predator-dependent functional response in wolves: From food limitation to surplus killing. *Journal of Animal Ecology*. doi: 10.1111/1365-2656.12280

Wikenros C., H. Sand, R. Bergström, O. Liberg and G. Chapron (In press). Response

of Moose Hunters to Predation Following Wolf Return in Sweden. PLoS ONE.

Populära

1. Sand H, Jonzén N, Andren H och J Månsson 2012. Strategier för beskattning av älg. FaktaSkog SLU, Nr. 24-2011.
2. Wikenros, C. 2012. Vargens återkomst – effekter på bytesdjur, konkurrenter och asätare. Fauna & Flora, No. 107 (2): 27-31.
3. Sand H, Andren H, Swenson J och J Kindberg 2012. Flera jägare på älgpopulationen - predationsmönster hos varg och björn. FaktaSkog SLU, Nr. 25-2011.
4. Sand H, Jonzén N, Andren H och J Månsson 2012. Beskattning av älgpopulationer med varg och björn. FaktaSkog SLU, Nr. 26-2011.
5. Sand H., C. Wikenros, O. Liberg 2012. Är skandinaviska vargar mer blodtörstiga än amerikanska? FaktaSkog SLU, 6-2012.
6. Sand H, C. Wikenros, P. Ahlqvist 2012. Vargar väljer älgar i sämre kondition än vad jägarna gör! FaktaSkog SLU, 10-2012.
7. Wikenros, C. 2013. Ulvens tilbakekomst – virkning på byttedyr, konkurrenter og åtselere. Våre Rovdyr, No. 1: 16-19.
8. Kjellander P, Sand H, Andreassen H, Andrén H, Elmhagen B, Ericsson G, Linnell JDC, Mikusinski G, Mysterud A, Månsson J, Persson J, Solberg EJ, Thulin C-G, Wabakken P, og Wikenros C. 2014. Ulv og biologisk mangfold. Hjorteviltet 2014: 24-25.
9. Sand H., J. Mattisson, O. Liberg 2014. Hur stora revir har vargarna i Skandinavien och vad påverkar detta? FaktaSkog SLU, 6-2014.
10. Sand H., V. Gervasi 2014. Vad påverkar predationsrisken för älg och rådjur inom ett vargrevir? FaktaSkog SLU, 7-2014.
11. Sand H. C. Wikenros, O. Liberg 2014. Skandinavien vargar dödar fler älgar. Svensk Jakt 6: 62-65.
12. Wikenros, C., Sand, H., Wabakken, P., and Liberg, O. 2014. Aningslösa älgar vid vargattacker. Hjorteviltet 2014: 78-80.
13. Sand H. C. Wikenros, P. Ahlqvist 2014. Vargar väljer älgar i sämre kondition än vad jägarna gör! Hjorteviltet, Norge.
14. Åkesson M. Ø Flagstad, H Sand, Petter Wabakken, O Liberg, C Wikenros & J Månsson 2014. De skandinaviske ulvenes opprinnelse. Våre Rovdyr 2: 48-49.
15. Sand H, Wikenros C, Ahlqvist P, Wabakken P, och Liberg O. 2014. Ulrik - en överlevare bland Skandinavien vargar. Våra Rovdjur 4: 22-26.

Rapporter

1. Chapron G., H. Andrén, H. Sand & O. Liberg 2012. Demographic Viability of the Scandinavian Wolf Population. A report by SKANDULV to The Swedish Environmental Protection Agency.
2. Liberg O. & H Sand 2012a. Effects of migration and selective harvest for the genetic status of the Scandinavian wolf population. A report to the Swedish Environment Protection Agency SEPA (Naturvårdsverket), Grimsö Wildlife Research Station, Swedish University of Agricultural Sciences.
3. Liberg O. & H Sand 2012b. Genetic aspects on the viability of the Scandinavian wolf population. A report to the Swedish Environment Protection Agency SEPA (Naturvårdsverket), Grimsö Wildlife Research Station, Swedish University of Agricultural Sciences.
4. Liberg O, Chapron G, och Sand H. Beskattning av den svenska vargstammen 2012. En rapport till Naturvårdsverket från SKANDULV. Grimsö Forskningsstation, Institutionen för Ekologi, Sveriges Lantbruksuniversitet. 25 s.
5. Wikenros, C., Berg, L., Brendryen, SA., Flagstad, Ø., Jonsson, B., Larsson, P., Strømseth, T.H., Svensson, L. and Liberg, O. 2014. Förslag till

samordning av inventering av varg i Norge och Sverige. NINA Report 993. 83 pages.

6. Sand H, O Liberg, Ø Flagstad, P Wabakken, M Åkesson, J Karlsson och P Ahlqvist 2014. Den Skandinaviska Vargen - en sammanställning av kunskapsläget från det skandinaviska vargforskningsprojektet SKANDULV 1998 – 2014: Rapport till Miljødirektoratet i Norge.
7. Sand H, Liberg O och Chapron G. 2014. Beskattnings av den svenska vargpopulationen 2015. En rapport till Naturvårdsverket från SKANDULV. Grimsö forskningsstation, Sveriges lantbruksuniversitet. 19 s.

Bokkapitel

1. Solberg EJ, Linnell J, Sand H & EB Nilsen 2013. Hjortevilt og rovdyr. Hjortevilt i Norge.
2. Sand H., Wikenros C., Ahlqvist P., Wabakken P. & O. Liberg 2013. Ulrik – a survivor among Scandinavian wolves. In: Wild wolves we have known: stories of wolf biologists' favourite wolves. International wolf center, Minneapolis, USA.

Studentarbeten

1. Baronnat L. 2012. Selection of roe deer (*Capreolus capreolus*) by predators during winter: A comparison between wolf (*Canis lupus*), lynx (*Lynx lynx*) and human predation. Master "Ecological Engineering and Biodiversity Management" University of Montpellier II, France 1st March - 30th September 2012.
2. Balogh, G. 2012. Mobility and space use of moose in relation to spatial and temporal exposure to wolves. Master thesis. Swedish University of Agricultural Science, Uppsala, Sweden.
3. Milleret C. 2012. Is moose (*Alces alces*) habitat selection affected by wolf (*Canis lupus*) re-establishment in south-central Sweden? Master 2 Ecologie, Evolution, Biométrie Lyon, France.
4. Eklund A. 2012. Prey Choice of Scandinavian Wolves in Winter: Effects of prey density and composition on patterns of prey switching and optimal foraging. Master Thesis at Faculty of Applied Ecology and Agricultural Sciences, Hedmark University College.
5. Sholten J. 2012. Comparing behavior and species diversity of scavengers between two areas with different density of brown bears. Research report. University of Applied Sciences HAS Den Bosch, Netherlands. 27 p.
6. Colombo M. 2013. The mechanisms and causes to variation in wolf kill rates. Master's thesis 60 hp. SLU, Umeå.
7. Mallwitz D. 2013. Predator evasion: the behavioral response of moose to moose to a wolf-like predator. Master Thesis 60 hp at Faculty of Applied Ecology and Agricultural Sciences, HEDMARK UNIVERSITY COLLEGE.
8. Fuchs B. 2014. Sarcoptic mange in the Scandinavian wolf population. Master thesis in applied ecology, Evenstad, Høgskolen i Hedmark. 28 p.
9. Hansson J. 2014. Does the wolf (*Canis lupus*) affect presence of the red fox (*Vulpes vulpes*) in Sweden? Bachelor Thesis, Halmstad University. 20 p.
10. Prima M-C. 2014. Moose group-size: a sex-specific strategy when faced with wolf predation risk. Master Thesis, Ecology, Biodiversity, Evolution - Theoretical Ecology and Modelling, Grimso wildlife research station, SLU.
11. Rostan C. 2014. Moose calving strategies in response to wolf re-colonization in Sweden. Master's Degree "Biodiversity and Sustainable Development" Perpignan Via Domitia University, France. Grimsö Wildlife Research Station Department of Ecology, SLU.

Finansiering

Naturvårdsverket Viltvårdsfonden	5,7 mkr
Naturvårdsverket Förvaltningsuppdrag	0,45 mkr
Svenska Jägareförbundets Forskningstjuga	0,45 mkr
Carl Tryggers Stiftelse	0,48 mkr
Marie-Claire Cronstedts Stiftelse	0,25 mkr