



Den Skandinaviska Vargen

**en sammanställning av kunskapsläget från det skandinaviska
vargforskningsprojektet SKANDULV 1998 – 2014:**

Rapport till Miljödirektoratet i Norge

av

Håkan Sand, Olof Liberg, Öystein Flagstad, Petter Wabakken,
Mikael Åkesson, Jens Karlsson och Per Ahlqvist

Författare:

Håkan Sand¹, Olof Liberg¹, Øystein Flagstad³, Petter Wabakken⁴, Mikael Åkesson⁶, Jens Karlsson¹, Per Ahlqvist¹

Adress:

¹ Grimsö forskningsstation, Sveriges lantbruksuniversitet, 730 91 Riddarhyttan

² Viltskadecenter, Grimsö forskningsstation, Sveriges lantbruksuniversitet, 730 91 Riddarhyttan

³ Norsk institutt for naturforskning, NO-7485 Trondheim, Norge

⁴ Høgskolan i Hedmark, Evenstad, Norge

Citering:

Sand H, Liberg O, Flagstad Ö, Wabakken P, Åkesson, M, Karlsson J och P Ahlqvist 2010. Den Skandinaviska Vargen en sammanställning av kunskapsläget 1998 – 2014 från det skandinaviska vargforskningsprojektet SKANDULV, Grimsö forskningsstation, SLU. Rapport till Direktoratet for Naturforvaltning, Trondheim, Norge.

Omslagsfoto:

Två vargar fotograferade på åtelkamera i Slettåsreviret i Hedmark i oktober 2011. Fotograf: Harald Nyberg

Förord och tack....

Denna version av Artfakta Varg är en akut uppdatering av 2010 års version på uppdrag av Miljödirektoratet i Norge, som av tidsskäl inte täcker alla aspekter av den utförda vargforskningen till dags dato. Uppdateringen berör främst populationens utveckling, demografi och genetik, sårbarhet och populationsmodellering och i viss mån sociala aspekter och skador på tamdjur, medan t.e.x den stora predationsdelen i stort sett är densamma som 2010. Det har tyvärr inte heller funnits tid att redogöra för det nya forskningsområdet ekosystemeffekter.

Den kunskap som forskningen om varg i Skandinavien inom SKANDULV levererat fram till 15 september 2014 har dokumenterats i ett stort antal publikationer av olika typ inkluderande: 51 vetenskapligt granskade uppsatser i internationella tidsskrifter, 67 vetenskapliga rapporter, 46 populära artiklar, 27 examensarbeten, 15 faktablad samt 34 muntliga presentationer vid olika internationella kongresser (se publikationslista SKANDULV på sidan 88). I denna rapport har vi sammanställt valda delar av denna kunskap och av utrymmesskäl har vi varit tvungna att här utelämna omfattande dokumentation och vi hänvisar därför till de ursprungliga publikationerna för de som vill fördjupa sig ytterligare i detta ämne.

Få forskningsprojekt i Skandinavien har så många personer involverade som vargforskningen. De data som presenteras i den här rapporten skulle aldrig ha kunnat samlas in utan hjälp från en mängd personer och organisationer. Först vill vi tacka länsstyrelserna i Västra Götaland, Värmland, Örebro, Västmanland, Uppsala, Dalarna, Gävleborg, Västernorrland, Jämtland, Västerbotten och Norrbotten, fylkesmännen i Hedmark, Östfold, Oslo och Akershus, samt Statens Naturopsyn SNO, för det goda samarbete och som de visat SKANDULV. Särskilt vill vi tacka dessa organisationers hängivna fältpersonal som lagt många tusen timmar i fält, ofta under svåra förhållanden. Utan detta arbete med spårningar, insamling av DNA-prover och annat material, övervakning, och till och med viss radiomärkning hade vi aldrig lyckats med denna insamling av kunskap om den skandinaviska vargen.

Vi vill här också tacka alla de frivilliga fältarbetare som under åren slitit i vargspåren med att dokumentera och samla material. Viltskadecenter med dess personal Inga Ängsteg, Åke Aronson, Linn Svensson, Maria Levin, och Peter Jaxgård är en ständigt nära samarbetspartner som är oundgänglig för SKANDULV. Sen vill vi givetvis tacka våra egna medarbetare inom SKANDULV, Barbara Zimmerman, Camilla Wikenros, Guillaume Chapron, Pär Forslund, Jenny Mattisson, Johan Månsson, Erling Maartman, Henrik Bröseth och Örjan Johansson som bidragit på olika sätt. En nyckelroll i arbetet har vårt fångstteam haft, med Per Ahlqvist, Jon Arnemo, Ulf Grinde, Thomas Strömseth och Peter Segerström.

DNA-analyser har på ett förtjänstfullt och skickligt sätt gjorts först på på Ekologiska Institutionen, Lunds Universitet av Mikael Åkesson och Douglas Sejberg under ledning av Staffan Bensch, men efter 2008 på Grimsö molekylär-biologiska lab samt på NINA av Mikael Åkesson respektive Øystein Flagstad med medarbetare. Obduktioner och fastställande av dödsorsaker hos fallvilt har utförts på flera veterinära institutioner i Sverige och Norge, och vi riktar ett stort tack till berörd personal på Statens Veterinärmedicinska Anstalt i Uppsala, särskilt Arne Söderberg, hos NINA i Trondheim och på norska Veterinärinstituttet, för obduktionsresultat och ett allmänt generöst tillmötesgående och samarbete. Personal på Svenska

Jägareförbundet med Gunnar Glöersen i spetsen har varit behjälplig på olika sätt liksom ett flertal personer från Svenska Rovdjursföreningen med Mats Rapp i spetsen. Slutligen vill vi tacka berörd personal på Naturvårdsverket i Sverige och Direktoratet for Naturforvaltning, senare Miljødirektoratet, i Norge för hjälp och starkt stöd under hela arbetet. Ett stort antal privatpersoner har dessutom genom sitt genuina intresse för vargen och vår forskning varit till mycket stor hjälp under olika arbetsfaser i fält – ett varmt tack även till er!

Grimsö 15 september 2014

Håkan Sand och Olof Liberg

Forskningen på varg har finansierats av:

Naturvårdsverket, Viltforskningskommitté
Direktoratet for Naturforvaltning
Sveriges Lantbruksuniversitet
Norsk Institutt for Naturforskning
Högskolan i Hedmark
Svenska Jägareförbundet
Världsnaturfonden WWF Sverige
Formas
StoraEnso
Olle och Signhild Engkvist Stiftelser
Carl Tryggers Stiftelse
Kolmårdens Insamlingsstiftelse
Svenska Rovdjursföreningen
Fylkesmannen i Hedmark
Länsstyrelsen i Värmland
Borregaard Skoger AS
Glommen Skogeierforening
NORSKOG
Norges Skogeierforbund
Stor-Elvdal Åmot, Åsnes och Trysil kommuner

INNEHÅLL

Bakgrund och perspektiv	1
Systematik och morfologi	2
Forskningsmetoder	3
Fångst av varg	3
Märkning och typ av radiosändare	3
Information från märkta och omärkta individer	3
Genetiska analyser	4
Beståndsutveckling och inventering	4
Utveckling av vargpopulationen i Skandinavien	4
Organisation av inventering	4
Målsättning	5
Metoder	6
Utbildning av fältpersonal	7
Inventeringarnas tillförlitlighet	7
Reproduktion	8
Tidpunkt för valpning	8
Reproduktiv ålder och kullstorlek	8
Dokumenterade ynglingar i Norge och Sverige 1978 – 2013	9
Dödlighet	10
Metoder för beräkning av dödlighet	10
Genomsnittlig årlig dödlighet hos olika kategorier av varg	10
Olika dödsorsaker och omfattningen av illegal dödlighet	11
Fördelningen av dödsorsaker hos omärkta vargar jämfört med radiosändarmaterialet	11
Är dödligheten baserad på de radiomärkta vargarna representativ för hela populationen?	12
Sjukdomar	12
Populationstillväxt	13
Beräkning av populationstillväxt	14
Tillväxt i den skandinaviska vargpopulationen 1978-2006	14
Tillväxt och dödlighet i ett internationellt perspektiv	15

Genetik	15
Metoder och terminologi	16
Invandring av varg till Skandinavien och den skandinaviska vargstammens ursprung	16
Släktskap i vargpopulationen och konstruktionen av ett släkträd	17
Beräkning av inavelsgrad	18
Inavelsnivåns utveckling i den skandinaviska vargstammen	18
Parbildning och reproduktion hos avkommorna till de två invandrarna i Galven och Kynna	19
Effekter av inavelsdepression	20
Spridningsbiologi	21
Utvandring: ålder och tidpunkt på året	21
Spridningsmönster etableringsmönster och -avstånd	21
Social organisering	22
Flockbildning	22
Förlust av vuxna reproducerande vargar	23
Effekter av jakt på varg	24
Revirstorlek och geografisk fördelning av revir	25
Revir på riksgränsen mellan Sverige och Norge	25
Populationsmodelleringar och beräkning av minsta livskraftiga population	26
Äldre sårbarhetsanalyser för varg	26
Populationsmodeller byggda specifikt på den skandinaviska vargpopulationen	28
”Färnamötet”	29
Genetisk modellering av den skandinaviska populationen, med effekter av invandring och selektiv jakt.	30
Effekter på bytesdjuren	31
Predation på älg	31
Vilka älgar dödas ?	31
Kondition hos vargdödade älgar	32
Predationstakt på älg	32
Predationstryck på älgpopulationen	33
Vilken inverkan har vargpredationen på älgpopulationen ?	33
Inverkan på andra bytespopulationer	35
Vargens jaktframgång och älgens anti-predatorbetående	35
Vargen och människan	37
Aktivitetsmönster	37
Biologiska bärformåga och förutsättningar för vargstammens utbredning i Sverige i framtiden	37
Skygghet för människan	38
Beteende hos varg vid möte med människa	38
Potentiella faror med habituering och några rekommendationer	39
Försök med skrämning av varg	40
Skador på tamdjur	41

Referenslista	42
Figurer	47
Tabeller	81
Publikationslista SKANDULV	88

Bakgrund och perspektiv

Få arter sätter känslorna i svallning såsom de stora rovdjuren och vargen i synnerhet. För vissa människor representerar vargen ett hot mot näring och jakt medan andra gläds åt att den återigen finns i vår natur. En sak är dock säkert när det gäller rovdjur och det är att det inte finns en enda universallösning på de problem som uppstår, utan i stället en mängd mer eller mindre acceptabla kompromisser som fångar upp synpunkter från de olika intressegrupperna (markägare, jägare, tamdjursägare, naturvårdare, friluftsliv, mm). Ett överordnat mål för forskningsprojektet har varit att samla in och förmedla sådana kunskaper om vargen som dessa olika intressegrupper kan utnyttja som ett faktaunderlag i den pågående processen att enas om acceptabla förvaltningsmodeller.

Den skandinaviska vargstammen är idag större än på 100 år (Wabakken m fl. 2010). Det är dock inte mer än ca 40 år sedan den betraktades som i det närmaste utrotad (Wabakken m fl. 2001, Aronson och Sand 2004). Fridlysningen 1966 i Sverige och 1972 i Norge innebar en vändpunkt, men det var inte förrän under 1990-talet som tillväxten satte riktig fart. Från 8 individer och en föryngring vintern 1990/91 har vargstammen ökat till ca 400 individer vintern 2013/14. I Skandinavien konstaterades det föryngring av varg i 40 revir under säsongen 2013/14 (40 valpkullar födda våren 2013) varav 32 var belägna helt inom Sveriges gränser, 5 revir delades mellan Sverige och Norge och 3 låg helt i Norge (Figur 1, Tabell 3).

Ökande vargstammar leder ofta till konflikter mellan människa och varg. I synnerhet gäller detta i områden där vargen under en tid har varit helt utrotad för att sedan återkolonisera dessa områden. Minst fyra problemområden kan identifieras mellan varg och människa; 1) vargen dödar ibland tamboskap såsom får, nötdjur och tamren, 2) vargen skadar och dödar hundar, oftast i samband med jakt, 3) vargen konkurrerar med människan om det jaktbara viltet, främst älg och 4) vargförekomst får människor att känna rädsla och osäkerhet för sin egen och anhörigas säkerhet. För många människor innebär en ökande vargstam emellertid också någonting positivt och viktigt även om många av dessa aldrig kommer i kontakt med djuren. Ur ett bevarandebiologiskt perspektiv är en ursprunglig art tillbaka i vår natur och med den även de ekologiska processer som är förknippad med denna art.

Forskning på vilda djur har en lång tradition i Sverige och Norge och genomförs i syfte att öka kunskapen om djurens biologi och underlätta en god förvaltning av de vilda stammarna så att en samexistens med människan blir möjlig. År 1998 startade ett forskningssamarbete kring varg mellan flera vetenskapliga institutioner i Sverige och Norge och år 1999 bildades formellt ett nätverk av dessa institutioner kallat SKANDULV. Studier av radiomärkta vargar blev därmed en betydelsefull del av arbetet med att öka kunskapen om vargens biologi såsom utvecklingen av stammens storlek och status, reproduktion, dödlighet och dödsorsaker, tillväxt, spridning och etableringsmönster, samt predation och, inverkan på bytesstammar. Redan tidigt blev dessutom genetiska analyser av insamlade prover från vargar i fält, kopplats till ekologiska och veterinärmedicinska data, en viktig del av forskningsarbetet över släktskap, genetisk variation och effekter av inavel.

Många arter förvaltas genom jakt eller andra metoder för beskattning. När det gäller de stora rovdjuren i Skandinavien bygger förvaltningen i grunden på politiska beslut om stammarnas storlek (etappmål och miniminivåer). Förvaltning av stora rovdjur ställer höga krav på tjänstemän verksamma på såväl regional som nationell nivå. Det är av stor vikt att, tjänstemän, politiker och företrädare för olika intresseorganisationer kan tillgodogöra sig såväl biologiska som

samhällsvetenskapliga kunskaper om rovdjur och de konsekvenser som en återetablering medför för såväl andra arter i ekosystemet som för de människor som lever och verkar inom vargens utbredningsområde. Denna rapport är skriven i syfte att öka kompetensen vad gäller vargens biologi och effekterna av denna arts framgångsrika återkolonisation av Skandinavien och Sverige.

Systematik och morfologi

Vargen, med det vetenskapliga namnet *Canis lupus*, tillhör familjen Hunddjur (*Canidae*) inom däggdjursordningen Rovdjur (*Carnivora*). Vargen har en circumpolär utbredning på norra halvklotet. Den varg som vi har i Skandinavien är alltså samma art som lever i Ryssland, nere på europeiska kontinenten, i Fjärran Östern och i Nordamerika. Närbesläktade arter är Nordamerikas prärievarg eller coyote (*Canis latrans*) samt de fyra arter av schakal som finns i Afrika och Mellanöstern, alla av släktet *Canis*. I USA finns också en liten stam av den s.k. rödvargen (*Canis rufus*) vars systematiska status är omtvistad, många anser den vara en hybrid mellan vanlig varg och prärievarg. Tamhunden anses härstamma direkt från varg, och kan fortfarande betraktas som samma art, även om den försetts med ett eget artnamn (*Canis familiaris*).

Vargen har av olika forskare indelats i ett varierande antal underarter. Kroppsstorlek, pälsfärg och andra karaktärer varierar både mellan och inom de olika underarterna. De sydligaste underarterna är mindre än de som lever längre norrut. I nordligaste Sibirien, nordligaste Kanada och på Grönland är vargarna som regel vita. Svarta vargar är vanligare i Amerika än i Eurasien. Den skandinaviska vargstammen (såväl den nu frilevande stammen som den äldre stam som nu bara finns i djurparker) räknas till underarten *Canis lupus lupus*, som enligt modern systematik (Nowak 1995) är den underart som förekommer i stora delar av Europa, Centralasien och Sibirien.

Vargen är den största arten inom familjen hunddjur (*Canidae*). Den liknar en mycket stor och högbent hund med lång kraftig nos, brett huvud, upprättstående något avrundade öron, grov hals, rak rygg och lång hängande buskig svans med svart spets, långa ben som ser smala ut men med mycket stora och kraftiga tassar. Den har samma tanduppsättning som tamhund (4 framtänder, hörntand, samt 6 kindtänder), men tänder och käkar är mycket kraftiga. Hos skandinaviska vargar är färgen mindre variabel än hos nordamerikanska vargar, oftast gulbrun med varierande inslag av grått och svart och smutsvitt. Strupen och undre delen av "ansiktet" är vita, men det vita fältet går aldrig upp över ögonen (vilket det däremot ofta gör hos vargliga hundar). Typiskt är också den roströda baksidan av öronen. Helt svarta vargar förekommer på många andra håll i världen, särskilt i Nordamerika, men den färgvarianten har inte påträffats i Skandinavien. Kroppsvikterna varierar mycket mellan olika delar av världen. I den nuvarande skandinaviska populationen ligger vikten för vuxna hanar i intervallet 45 - 55 kg och för vuxna honor i intervallet 35 - 45 kg. Vargen är generellt sett byggd för uthållig förflyttning, huvudsakligen i trav, och kan utan svårighet förflytta sig flera mil på några timmar.

Forskningsmetoder

Fångst av varg

Fångst, märkning och provtagning av vilda vargar har genomförts under åren 1998-2014 i SKANDULVs regi och omfattat fångst av totalt 164 olika vargindivider. Av dessa har 153 försetts med sändare av olika typer medan de övriga har utrustade med öronmärken. Ett antal av dessa är återfångade 1 till 3 gånger där sändaren antingen bytts ut till en ny eller avlägsnats från vargen vilket resulterat i totalt 227 sövningar. Några av märkningarna har utförts som sk förvaltningsmärkningar på uppdrag av länsstyrelsen eller som ett samarbete mellan länsstyrelsen i det aktuella länet och forskningsprojektet. Metodiken vid fångst, märkning och provtagning har följt det biomedicinska protokoll som utformats av Arnemo m fl (2004). Fångsten har skett med hjälp av helikopter och bedövningsgevä. I samband med fångst och sövning har två vargar dött som en direkt följd av narkosen. Narkosen utfördes i dessa två fall med en ny typ av bedövningsmedel som är reversibel dvs narkosen kan hävas med hjälp av en antidrog vilket eftersträvades för att förkorta tiden för uppvakning. Efter dessa dödsfall har forskningsprojektet återgått till den äldre typen av bedövningspreparat. Några ytterligare som direkt följt av narkosen har ej skett efter detta. Däremot har ytterligare två vargar förlorats genom drunkning under uppvakningsfasen.

Märkning och typ av radiosändare

Under åren 1998-2004 utrustades alla individer med nummerade plastmärken i ena eller bägge öronen. Från och med 2005 användes öronmärken endast på de individer som ej utrustades med sändare. Alla djur försågs dessutom med ett elektroniskt läsbart mikrochip. Under de första åren (1998-2002) användes huvudsakligen konventionella radiosändare av typen VHF. Efter att obehöriga personer bedrivit pejling av radiomärkta vargar med egen radioutrustning ersattes de konventionella VHF-sändarna av andra typer av sändare under 2003. De nya typerna av sändare bygger på olika kombinationer av GSM och GPS-teknik där graden av sekretess är avsevärt högre än tidigare modeller. GSM-delen kan fungera både som ett grovt positioneringsverktyg och som en informationsbärare av data från sändaren till en dator via SMS. GPS tekniken ansvarar för att positioner med hög noggrannhet registreras efter ett i förväg valt schema. Forskningsprojektet har använt två olika huvudtyper av GPS-sändare. Den ena bygger på överföring i fält av lagrade data från sändaren via kodade VHF-signaler till en speciell typ av mottagare. Den andra typen kombinerar GPS-GSM teknik och skickar all information via GSM-nätet per SMS direkt till en dator.

Information från märkta och omärkta individer

Märkning av vilda vargar med radiosändare har visat sig utgöra ett avgörande verktyg för studier av artens biologi men även en stor hjälp för myndigheter i den aktiva förvaltningen av denna art. För vargpopulationen i Skandinavien bidrar radiomärkning med viktiga uppgifter om utbredningen av olika revir och antal djur i populationen till den årliga beståndsinventeringen. Utvandrings- och spridningsmönster kan studeras i detalj med den nya typen av GPS-GSM sändare och därmed användas för att göra prognoser om framtida etableringsmönster. Aktivitetsmönster, val av habitat och olika individers beteende i relation till mänskliga aktiviteter är också områden som kan belysas genom information från radiosändare. Vargens predationsmönster, val av bytesdjur och inverkan på bytesstammarna kan studeras med betydligt högre upplösning med den nya generationens sändare, liksom demografiska variabler såsom reproduktion, dödlighet och dödsorsaker. Även data från omärkta individer, vilka återfunnits döda, kan utgöra en viktig informationskälla för forskningen t.ex. med hjälp av analyser vid Statens Veterinärmedicinska Anstalt (SVA) och Naturhistoriska Riksmuseet.

Genetiska analyser

Material (vävnad, hår, blod) för genetiska analyser har erhållits från vilda vargar i samband med fångst. Kompletterande material har erhållits från fallvilt dvs vargindivider som har inkommit till Statens Veterinärmedicinska Anstalt (SVA) i Sverige och Norskt Institut för Naturforskning (NINA) i Norge. Den viktigaste källan för genetiskt material har varit spillningar, men också hår och löpblod insamlade i fält. På allra senaste tiden har även urin blöjor analyseras med framgång. Genetiska analyser har utförts vid Lunds Universitet, Uppsala Universitet, Grimsö Forskningsstation och NINA. Ekologisk information från radiomärkta individer har kopplats mot den genetiska informationen för att i detalj studera spridning, släktskap, härkomst, inavelsgrad samt negativa effekter av inavel på demografiska parametrar (Liberg et al. 2005, Bensch et al. 2006, Åkesson et al. in prep). För släktskapsanalyser användes allelinformation från 30 autosomala (nedärvning från bägge föräldrarna) och två Y-kromosom-kopplade loci (endast hanlinjer). Demografisk och genetisk information är avgörande parametrar i arbetet med att bygga populationsmodeller som kan användas för att göra prognoser för populationens framtida utveckling samt riskbedömningar av populationens livskraft under olika förvaltningsregimer. För en närmare beskrivning av genetiska metoder och terminologi, se avsnittet om genetik.

Beståndsutveckling och inventering

Utveckling av vargpopulationen i Skandinavien

Vargarna fridlystes i Sverige 1966 och i Norge 1972 efter att stammen stadigt hade minskat sedan mitten av 1800-talet. Vid fridlysningen fanns troligen färre än 10 djur kvar i Skandinavien, och någon föryngring kunde ej registreras efter 1964. Stammen var i praktiken utrotad under 1970-talet, men vändpunkten kom 1983, då en valpkull föddes nära Nyskoga i norra Värmland (Wabakken m fl 2001). Med undantag för 1986 föddes sedan valpar varje år under perioden 1983 – 1993 i detta revir. Trots fridlysning och hög tillgång på föda ökade emellertid inte populationen och översteg aldrig 10 vargar i vinterstam under hela 1980-talet (Figur 2). Under 1980-talet och början på 1990-talet kan svårigheten att finna lämpliga partners ha varit en viktig begränsande faktor för den skandinaviska vargstammens tillväxt. Under 1980-talet fanns endast en flock, varför ungvargarna endast hade andra familjemedlemmar som potentiella partners. Sedan ytterligare en flock bildats 1991 i Gillhov i södra Jämtland gick utvecklingen snabbare. Under perioden 1993 – 1995 bildades en ny flock varje år och från och med 1997 bildas flera nya flockar varje år (Figur 3), vilket tyder på att populationen nått en sådan täthet att parbildning inte längre utgjorde en begränsande faktor. Vintern 2013/14 uppskattades stammen på den skandinaviska halvön till 316 - 520 vargar. För en mer utförlig beskrivning av vargstammens utveckling under 1800- och 1900-talet se Aronson och Sand (2004).

Organisation av inventering

Fältinventeringar av varg har årligen genomförts i både Sverige och Norge sedan slutet av 1970-talet. Till en början organiserades inventeringarna av myndigheter i respektive land och omfattande spårverksamhet bedrevs på uppdrag från Naturvårdsverket både i Värmland och i Norrbotten under slutet av 1970- och 1980-talet. Under 1990-talet blev de svenska inventeringarna i större utsträckning organiserade på ideell basis genom Svenska Jägareförbundet och Föreningen Våra rovdjur. Under perioden 1998/99 - 2001/02 övertog Viltskadecenter ansvaret för varginventeringen i samarbete med det skandinaviska vargforskningsprojektet (SKANDULV) samt ideella föreningar, främst Svenska Jägareförbundet och Svenska Rovdjursföreningen.

Från och med säsongen 2002/03 har länsstyrelserna det formella ansvaret för inventering av stora rovdjur i Sverige, inklusive varg, medan Statens Naturopsyn och Högskoaln i Hedmark har

motsvarande uppdrag i Norge. Viltskadecenter har på Naturvårdsverkets uppdrag ansvar för den svenska nationella kvalitetssäkringen i form av samordning, utvärdering och sammanställning av länsstyrelsernas inventeringar av varg i syfte att erhålla resultat som är jämförbara mellan län och mellan år och som präglas av objektivitet, trovärdighet och hög precision. Sedan 1998 har även SKANDULV varit en betydelsefull aktör i inventeringsarbetet i både Sverige och Norge. DNA-analyser i syfte att fastställa art, härkomst, kön och föryngring av varg har utförts vid universiteten i Uppsala och Lund.

I Norge har Högskolan i Hedmark ansvarat för koordinering och kvalitetssäkring av inventeringar av stationär vargförekomst under åren, 1996/97 - 2007/08, de fyra första åren på uppdrag av förvaltningen och de fem senaste åren på uppdrag av NINA inom ramen för det nationella övervakningsprogrammet för stora rovdjur i Norge.

Viltskadecenter och Högskolan i Hedmark har samordnat inventeringarna mellan Sverige och Norge sedan säsongen 1998/99. Samordningen har även omfattat Finland när det gäller familjegrupper av varg.

Målsättning

Enligt Naturvårdsverkets Föreskrifter och Allmänna råd (NFS 2004:17 och NFS 2004:18) skall inventeringarna av varg präglas av objektivitet, trovärdighet och hög precision samt så långt möjligt utföras med samma metodik i hela landet. Resultaten skall vidare vara jämförbara mellan län och mellan år. Inventeringarna skall i första hand inriktas på antal årliga ”föryngringar”, vilka inventeras på helårsbasis. Under vinterperioden (oktober till mars) skall även antalet årliga ”familjegrupper”, ”revirmarkerande par” och ”övriga stationära vargar” fastställas. Fram till och med säsongen 2002/03 omfattade inventeringsarbetet ytterligare en kategori av varg, ”övriga vargar”, vilket huvudsakligen är detsamma som yngre djur på vandring, men från och med säsongen 2003/04 inventeras inte längre denna kategori på nationell nivå i Sverige.

Inventering av varg skall således *årligen* fastställa:

- Antal föryngringar och i vilka revir föryngring har skett
- Antal och utbredning av familjegrupper, revirmarkerande par samt övriga stationära vargar
- Antal individer i respektive familjegrupp
- Det totala antalet stationära vargar

Efter en revision av inventeringsföreskriftern 2013 har kravet på att fastställa antal årliga föryngringar tagits bort för Sverige, men ej för Norge. Hur totala antalet vargar ska beräknas är f.n. under utredning. Tills vidare anges det genom att multiplicera anta föryngringar med faktorn 10.

Utöver detta har Viltskadecenter, i samarbete med SKANDULV och Högskolan i Hedmark i Norge, årligen sedan 1998/99 även haft som målsättning att:

- Beräkna det totala minimi- och maximiantalet vargar i Skandinavien och respektive land
- Presentera en gemensam nordisk karta som visar antal och utbredning av familjegrupper av varg i Sverige, Norge och Finland.
- Presentera känd status från den sista spårnön i mars-april när det gäller familjegrupper och revirmarkerande par (för att möjliggöra en bedömning av antalet förväntade föryngringar kommande säsong).

- Göra en preliminär bedömning av det totala antalet förväntade föryngringar av varg i Skandinavien kommande säsong.
- Kartlägga revirens geografiska utsträckning

Metoder

En av huvudprinciperna med det svensk-norska samarbete är att inventeringarna utförs med gemensamma metoder och kriterier, vid såväl själva fältarbetet som vid utvärderingen av resultaten. Syftet är att uppnå ett inventeringsresultat av hög kvalitet för hela den skandinaviska vargstammen som är jämförbart oavsett tid och rum.

Inventeringsarbetet är en kontinuerlig process under hela vinterperioden, från oktober till mars och baseras på snöspårningar. Betydelsefulla kompletterande metoder är telemetri och DNA-analyser av spillning, hår, blod. För att vargstammen skall vara möjlig att inventera och klassificera på det ovan beskrivna viset fordras ett kvalificerat och omfattande spårningsarbete. Centrala moment är att utifrån spåren avgöra antalet vargar i sällskap samt vargarnas sociala status. Det senare grundar sig på vargarnas revirmarkeringsbeteende, som under goda snöförhållanden kan avläsas och bedömas av specialutbildad och erfaren inventeringspersonal. Trots att vargstammen tillväxer har den geografiska spridningen till nya regioner skett långsamt. Däremot har populationen förtätats och vargreviren gränsar idag mot varandra över stora arealer (Figur 15), vilket har medfört att särskiljningar av olika revir blivit ett av de mest arbetskrävande, momenten i inventeringsarbetet. Även registrering av antalet individer i de olika reviren är tidskrävande att reda ut och fordrar upprepade spårningsinsatser.

Resultaten från inventeringarna utgör *inte* en ögonblicksbild utan är en sammanställning av hela vinterns fältarbete. När det gäller antalet föryngringar är resultatet en sammanställning av hela årets inventeringsarbete, eftersom föryngring enligt föreskrifterna får dokumenteras redan på barmark under sommaren och hösten.

Således kräver varginventeringen en mer eller mindre kontinuerlig fältverksamhet under vinterperioden för att:

- Kontrollera rapporter in vargobservationer från allmänheten
- Aktivt söka efter nya förekomster och följa tidigare kända förekomster samt fastställa aktuell status för samtliga dessa förekomster. Omsättningen i vargstammen är stor, nya revir uppstår och gamla upphör. Etableringar och parbildningar sker löpande, även under inventeringssäsongen. En registrerad ensam varg i januari kan få en partner och bli ett par i februari/mars som resulterar i en föryngring i maj!
- Bestämma antalet individer i respektive familjegrupp, vilket ofta är avgörande för bedömning om föryngring har skett den aktuella säsongen. Familjegrupper går inte alltid i en enda samlad flock utan delar ofta upp sig i olika grupperingar, vilket lätt leder till den allmänna tolkningen att det rör sig om fler familjegrupper eller föryngringar än det egentligen är.
- Särskilja olika revir. Över stora arealer ligger reviren gräns mot gräns vilket fordrar aktiva särskiljningsåtgärder genom spårningar i fält.
- Kontrollera antalet *intakta* par under brunsten i början av mars. Vargar förolyckas och flera parbildningar spricker varje år men nya par bildas kontinuerligt. Kännedom om intakta par på vårvintern är nödvändigt för att prognostisera kommande säsongens föryngringsläge; antal valpkullar och var dessa kullar kan förväntas.

Utbildning av fältpersonal

Varg och tamhund är egentligen en och samma djurart vilket medför specifika problem vid inventering av just varg. Stora hundspår och vargspår är i det närmaste identiska och många hundar är till utseendet mycket vargliga och flera hundraser kan yla som vargar. Ytterligare problem med att inventera varg är att reviren är mycket stora och att vargar kan förflytta sig flera mil per dygn samt att en och samma flock som regel delar upp sig i mindre grupper av varierande storlek och sammansättning. Dessa svårigheter ställer stora krav på den involverade personalen, både beträffande de som arbetar i fält och de som skall leda och organisera fältarbetet. För att höja kompetensen hos denna personal genomförs årligen specialinriktade utbildningar, både i Sverige och i Norge, omfattande spårningsteknik, artbestämning, antalsbestämning, särskiljning samt dokumentation av utfört fältarbete. Naturvårdsverkets föreskrifter avseende inventering av rovdjur kräver också att de personer, som kvalitetssäkrar uppgifter om rovdjursförekomst, skall ha genomgått särskild utbildning avseende spårning- och inventering av rovdjur. Viltskadecenter har sedan säsongen 1998/99 årligen genomfört dylika utbildningar.

Inventeringarnas tillförlitlighet

På goda grunder kan det antas att de svenska, och norska varginventeringarna har genom åren varit mycket pålitliga och uppvisar en god överensstämmelse med verkliga förhållanden. Mest pålitliga är resultaten avseende antal och utbredning av familjegrunder och föryngringar, därnäst avseende antal och utbredning av revirmarkerande par. Den största delen av fältarbetet har också omfattat dessa kategorier av vargar. Ensamma vargar kan uppträda betydligt mer anonymt än par och flockar och därmed lättare undgå upptäckt. Sannolikt upptäckts dock flertalet ensamma stationära vargar och även en stor del av de sk vandringsvargarna (ensamma vargar som ännu ej hittat lämpliga revir/partners). Vandringsvargar kan förflytta sig långa sträckor på kort tid och passera flera län under loppet av någon månad. Således är det i princip inte möjligt att särskilja dessa vargar och därmed erhålla en meningsfull siffra över antalet olika individer. Från och med säsongen 2006/07 har därför dessa vargar inte inventerats på nationell nivå. Istället har storleken på denna kategori av vargar beräknats utifrån såväl inhemsk som internationell kunskap över hur stor andel av en vargpopulation som utgörs av ensamma vargar.

Som exempel på inventeringarnas tillförlitlighet kan anföras att Svenska Jägareförbundet har utfört ett flertal mycket omfattande inventeringsinsatser under de senaste 10 - 15 åren, med hundratals och ibland tusentals frivilliga personer. Hittills har man vid dessa inventeringar inte upptäckt en enda familjegrupp eller ett enda vargpar, som inte redan varit kända i det officiella inventeringsarbetet. Vidare har under alla år endast två föryngringar/familjegrunder registrerats som inte kunnat förutsägas säsongen före, genom registrering av ett sk revirmarkerande par. Vargar lever i livslånga parförhållanden och brunstar bara en gång per år, och detta sker i slutet av februari - början av mars. En föryngring i ett område innebär att det måste ha funnits ett revirmarkerande par i detta område tidigare under vintern samma år, senast under februari månad.

Den kanske bästa värdemätaren på inventeringarnas kvalitet är det genetiska släktrådet över vargpopulationen. Om det regelmässigt förekom etableringar av ynglande vargpar som inte var kända, skulle vi snart börja få DNA-prover från vargar vars härkomst vi inte kunde härleda. Detta har endast hänt i ett handfull fall och antyder att det missas högst fem-sex föryngringar under hela perioden 1983 – 2013. Under denna tid har vi totalt registrerat 317 födda valpkullar.

Sålunda är bedömningen att inventeringarna hittills, när det gäller antal och utbredning av par och flockar, visar en mycket god överensstämmelse med verkliga förhållanden. Det finns goda skäl att tro att 95 – 100 % av alla befintliga familjegrunder registreras redan under första vintern efter föryngring. Bedömningen är således att ytterst få revir med reproduktion har förblivit oupptäckta. I

vargrevir, där valpar fötts mer än en gång, är det däremot inte alltid möjligt att verifiera om *nya* kullar har fötts, detta gäller speciellt om kullarna är små eller om valpdödligheten varit stor. Någon eller några valpar kan ibland stanna kvar i födelsereviret längre än ett år och då uppträda tillsammans med föräldrar och eventuella yngre syskon. Spår från årsvalpar kan under vintern inte skiljas från spår av sådana äldre syskon. Föräldraparets spår går dock att urskilja tack vare deras revirmarkerande beteende.

De allra senaste årens inventeringsresultat ger tyvärr anledning till viss oro inför framtiden. Tecken finns på att inventeringsresultatets tillförlitlighet och precision är på väg att sjunka. Som exempel kan nämnas de ovan nämnda oförutsedda föryngringarna. Dessa föryngringar, som skedde 2005 respektive 2006, kunde inte förutsägas utifrån parbildningar vintern före. I det ena fallet registrerades endast en ensam varg i reviret under den föregående vintern och i det andra fallet noterades visserligen spår av två vargar, men dessa bedömdes inte utgöra ett revirmarkerande par. Uppenbarligen fanns dock ett revirmarkerande vargpar i båda dessa områden vintern före föryngringarna ägde rum. Ett annat exempel på minskande precision de senaste säsongerna är att osäkerheten har ökat när det gäller hur många intakta vargpar som funnits under senvintern. Detta har i sin tur resulterat i en större osäkerhet i förutsägelse av hur många föryngringar som kan förväntas nästkommande säsong samt i vilka områden dessa föryngringar kan förväntas.

Reproduktion

Fruksamheten hos varg är hög jämfört med andra stora rovdjur i Skandinavien. Den totala livstidsreproduktionen för en björn-, järv- eller lohona uppgår maximalt till ca 15-20 ungar. En vargtik kan däremot producera upp till ca 40-60 valpar under en livstid (Mech & Boitani 2003). Detta medför att vargen också har en betydligt högre potentiell populationstillväxt (40%) jämfört med de andra stora rovdjuren (<25%).

Tidpunkt för valpning

Studier av radiomärkta vargar visar att de flesta tikan ynglar i slutet av april eller i början av maj (Alfredsen 2006). Det finns dock en variation mellan olika flockar som visar att reproduktion även kan ske så sent som under senare halvan av maj månad. Tidpunkten för parningen är sannolikt bestämmande för när valpningen sker eftersom man tror att dräktighetstiden om 63 dagar är relativt konstant. Detta innebär att parning normalt sker under slutet av februari och början av mars men att parningar även kan förekomma under mitten eller tom senare delen av mars månad. Perioden när tiken är mottaglig för parning är kort, högst envecka, men tiken börjar löpa långt tidigare, i enstaka fall så tidigt som i slutet av november. Perioden omkring månadsskiftet februari-mars är dock den kritiska för huruvida det kommer att ske reproduktion i ett revir eller ej. Finns då ett revirmarkerande par i området är det sannolikt att det kommer att ske föryngring till våren.

Reproduktiv ålder och kullstorlek

Vargen bli normalt könsmogen under sitt andra levnadsår d v s vid 22 månaders ålder och kan föda kullar upp till minst 11 års ålder. Den äldsta kända reproducerande vargtiken i forskningsprojektet i Skandinavien fanns i det sk Bograngsreviret i norra Värmland. Denna tik födde sina sista valpar 1999 vid en ålder av 11 år. Under de följande tre åren fanns hon kvar i området tillsammans med en vuxen hane men producerade inga valpar.

Vanligtvis är det endast en hona per flock som föder valpar, men vid riklig tillgång på bytesdjur och/eller förlust av reproducerande djur kan både två och tre honor bli dräktiga och föda. I en gles

population som den skandinaviska är detta av mindre betydelse, eftersom de flesta ungvargar lämnar föräldraflocken redan innan de blir könsmogna eller strax därefter, dvs det finns sällan mer än en vuxen hona per flock. Till skillnad från många andra arter av stora däggdjur så tycks inte åldern hos reproducerande vargtikar spela någon större roll för kullstorleken när individen väl har blivit könsmogen.

Vargtikar kan producera mycket stora kullar, men variationen är stor. Kullstorleken i medeltal varierar mellan olika vargpopulationer och är positivt kopplad till födotillgången. Medeltalet för antal foster i livmodern i 14 amerikanska studier var 5,5 (Fuller m.fl. 2003). Under tidig sommar uppgick medeltalet till 5,2 valpar medan antalet under sen höst/tidig vinter låt på 3,5 för olika populationer i Nordamerika (Fuller & Mech 2003). Skillnaden i kullstorlek mellan dessa tidpunkter (ca 30%) får tillskrivas dödlighet bland ungvargar under det första halvåret. I återkoloniserande vargpopulationer och i populationer där födotillgången är god eller mycket god uppgår kullstorleken vanligen till 4,0 - 4,5 valpar vid 6 - 8 månaders ålder (Figur 4).

I Skandinavien har vi data på kullstorlekar, både från kontroller av lyor i maj-juni när valparna är 3-4 veckors gamla, och från vinterspårningarna när valparna är 7 - 10 månader gamla. Kontroll av lyor påbörjades 2007 (en lya kontrollerades 2005). Medelvärdet fram till 2014 för de 20 kullar där man med säkerhet funnit alla valpar, var 5,6 valpar. Den största kullen uppmättes i lyan i Kynnareviret år 2010 där man fann 11 valpar, och den minsta bestående av endast en valp fann man i Slettås år 2013.

Den genomsnittliga kullstorleken vid vinterspårningarna i Skandinavien för hela etableringsperioden 1983 - 2014 var 3,6, uppmätt som antalet valpar i förstagsreproducerande flockar under första vintern (Figur 5). För perioden 1983 - 2001 uppgick medelkullen till 4,1 och sedan sjönk den och nådde lägsta värdet 3,2 under åren 2006 - 2007 (Figur 4 och 5). Från och med 2008, då vi hade fått in två nya invandrare i aveln, ökade medeltalet igen till 3,6 valpar per kull 2008-09 och 3,4 2010-11. Efter 2011 har vi inga pålitliga vintersiffror på kullstorlekar på grund av att länsstyrelserna och Viltskadecenter ej längre prioriterade bestämning av antal vargar i familjegrupperna. I Finland uppgick kullstorleken i medeltal till 3,5 för perioden 1999 - 2004 för förstagsreproducerande flockar (I. Kojola pers. kom.).

Sammanfattningsvis kan vi säga att kullstorleken i Skandinavien; 1) uppvisat en svag negativ trend med tiden fram till de två senaste invandrarna gick in i aveln 2008, efter vilket antalet stabiliserats eller ökat något; 2) är dock inte avsevärt lägre än kullstorleken i ett antal populationer i Nordamerika; 3) är ungefär lika stor som den uppmätt i den finska populationen för de senaste åren.

Dokumenterade ynglingar i Norge och Sverige 1983 - 2013

Sedan 1983 är det konstaterat 318 föryngringar på den skandinaviska halvön (Figur 2b). Antalet födda kullar per år har ökat från 1 kull år 1983 till 40 år 2013. Ökningen har dock gått ryckvis, vilket främst beror på att antalet lyckade ynglingar ett visst år i en så liten population som den skandinaviska påverkas kraftigt av slumpfaktorer.

Dödlighet

Allmänt

Vargen har få fiender förutom människan men vargar dödas ibland av såväl bytesdjur vid angrepp på dessa som av artfränder vid revirstrider. Sjukdomar är relativt ovanliga i Skandinavien men förekommer med variationer i tid och rum och kan potentiellt vara en viktig mortalitetsfaktor under vissa tidsperioder i vissa områden. Trafiken skördar många offer även bland vargarna och även andra olyckor förekommer, såsom drunkning och fall. Den helt dominerande dödligheten orsakas dock avsiktligt av människan, både i form av legal jakt och illegal verksamhet.

Metoder för beräkning av dödlighet

Registrering av fallvilt i form av döda vargar är en källa till kunskap om dödsorsakerna. Denna typ av data säger dock inget om hur stor andel av populationen som dör per tidsenhet, uttryckt t.ex. som årlig dödlighet för ett visst år, eller i genomsnitt över en längre period. Den ger inte heller en rättvisande bild av proportionen mellan olika dödsorsaker, eftersom de orsaker där den döda vargen normalt blir rapporterad, såsom trafik och laglig jakt blir överrepresenterade, medan dödsorsaker där man sällan finner den döda kroppen, såsom sjukdom och illegal jakt blir underrepresenterade.

För att ta reda på hur stor populationens dödlighet per tidsenhet är finns två olika metoder att tillgå. Den ena bygger på regelbundna beståndsinventeringar av en population där invandring och utvandring är begränsad (såsom i Skandinavien) och där man känner den genomsnittliga reproduktionen eller rekryteringen i populationen. Där kan man använda data på förändringen i beståndet från ett år till nästa för att beräkna dödligheten det aktuella året. Den andra metoden, som är betydligt mer exakt (givet att de radiomärkta individerna är representativa för populationen och att man har ett tillräckligt stort antal radiomärkta individer), bygger på data från radiomärkta individer. I den skandinaviska populationen kan vi beräkna överlevnaden med hjälp av bägge dessa metoder.

Totalt under perioden 1998 - 2014 har 153 olika individer blivit försedda med radiosändare i den skandinaviska vargpopulationen (Tabell 1) och beräkningarna av dödligheten bygger på den totala tidsperioden som alla vargar som radiomärkts tillsammans har kunnat följas (Liberg m fl 2008). Inom vetenskapen presenteras dödligheten som ett tal mellan noll och ett (inomvetenskapligt är det egentligen vanligare att man uttrycker sig i form av överlevnad snarare än dödlighet, där överlevnaden = 1 - dödligheten), men populärt brukar dödligheten uttryckas i procent av populationen, en praxis vi följer här.

Genomsnittlig årlig dödlighet hos olika kategorier av varg

Den genomsnittliga årliga dödligheten för alla vargar under perioden 1999 - 2014, beräknat med hjälp av radiosändare, uppgår till $25,0 \pm 6,2$ % (Tabell 2). Högst var den för utvandringsdjur, som när de lämnar den välkända hemmiljön utsätter sig för en mängd okända faror. Hos denna kategori var den årliga dödligheten så hög som $53,6 \pm 10,1$ %. Då ska man emellertid komma ihåg att de flesta vargar befinner sig i denna fas av livet under en betydligt kortare tid än ett år. En varg som lämnar sitt föräldrarevir i maj och slår sig ned i ett eget revir i november, ett halvt år senare, har under denna period en dödsrisk på 27 %, alltså hälften av den årliga risken för denna kategori.

De revirhävande vuxna djuren, populärt kallade alfadjur, som vi har den ojämförligt största datamängden från, hade en total årlig dödlighet på 20,4 %. Valpar, dvs djur under ett års ålder, hade lägst dödlighet, endast 3,9 %. Denna dödlighet gäller dock från åtta månades ålder, dvs den ålder vid vilken vi som tidigast kan märkta valparna. Den högsta dödligheten hos valparna inträffar under de första levnadsmånaderna. Om vi använder data från kullstorleken vid lyan (5,64) i relation till kullstorleken under vintern (3,56 perioden 2007-2011) får vi en dödlighet för valparna mellan dessa två mätningar på 37 %.

Vi har ej funnit några tydliga skillnader i dödlighet mellan könen. Den enda kategori av varg där vi hade tillräckligt stort material för att göra en meningsfull analys av könsskillnader var revirhävande djur. Här hade hanar en genomsnittlig årlig dödlighet på 17,0 % och tikar på 23,5 %, men denna skillnad var inte statistiskt säkerställd.

Olika dödsorsaker och omfattningen av illegal dödlighet

Den helt dominerande dödligheten hos våra vargar orsakas av människan, dvs trafik, legal jakt och i synnerhet illegal verksamhet (tabell 2). Den illegala jakten utgör ungefär hälften av all dödlighet. Illegal avlivning av varg är svår att fastställa. I de flesta fall när en radiomärkt varg dödas illegalt förstörs sannolikt sändaren omedelbart av förövaren. Vi har några få fall när detta inte skett, dels sådana fall där skytten anmäler sig själv åberopande nöd, men fallts vid rättegång för att inte villkoren för nöd varit uppfyllda, dels där vargen inte dött omedelbart utan gått en bit efter skottet så att skytten ej fått fatt i kroppen. I de flesta av fallen kan vi emellertid bara notera att vi plötsligt tappat radiokontakt med vargen. Inom SKANDULV har vi därför noggranna kriterier för när en förlorad radiokontakt med varg ska bedömas som sändarehaveri, sannolik illegal jakt, möjlig illegal jakt eller annan orsak (ex. utvandring). I ett försök att verifiera vår bedömning av den illegala jakten har vi beräknat den med en alternativ metod, där vi modellerat populationen med en s.k. hierarkisk state-space-modell, där vi utnyttjar våra data på populationens tillväxt och reproduktion och även stoppar in våra data på säkerställda dödsfall byggda på de radiomärkt djuren (men där vi alltså inte inkluderade de radiomärkta vargar där vi misstänket illegal jakt). Den okända illegala jakten faller då ut som en slags ”restfaktor” (Liberg m.fl. 2012). Med denna metod fann vi att den sannolika (eller ”kryptiska”) illegala jakten låg på 10,3 %, inte så långt från de 10,2 % som vi beräknat med hjälp av de radiomärkta djuren.

Det har funnits misstankar att obehöriga personer kunnat utnyttja våra sändare för att komma åt vargarna, men vi har inte funnit någon säkerställd skillnad i omfattningen av illegal dödlighet före och efter vintern 2003 när alla sändare av den äldre pejlingsbara tekniken (VHF) byttes ut mot en helt ny teknik (GPS) med avsevärt högre säkerhetskrav, vilket talar emot att detta varit en faktor som skulle ha lett till kraftigt ökad illegalt dödandet just av radioförsedda vargar.

Fördelningen av dödsorsaker hos omärkta vargar jämfört med radiosändarmaterialet

Under perioden 1999 - 2014 rapporterades 327 döda *icke-radiomärkta* vargar i Sverige och Norge. I detta material dominerade legal jakt (60 %) och trafik (25 %) bland dödsorsakerna, medan andelen illegalt dödade är liten (6 %) (Figur 6b). Detta är i skarp kontrast till fördelningen bland de 59 *radiomärkta* vargar med känt öde (återfunnen kropp eller bedöms vara död enligt ovan nämnda kriterier) där den illegala jakten dominerar helt (47 %) (Figur 6a). Här kan vi på goda grunder anta att de radiomärkta vargarna ger en säkrare bild av den sanna fördelningen av dödsorsakerna i populationen. Dödsorsaker där de flesta dödsfallen upptäcks eller rapporteras, som just legal jakt och trafikolyckor blir självklart överrepresenterade bland fallvilt i förhållande till dödsorsaker där de döda kropparna sällan återfinns, såsom illegalt dödade vargar, och i ganska stor utsträckning vargar som självdör ute i terrängen. Det största värdet med fallviltmaterialet är att man kan registrera förekomst av mer ovanliga dödsorsaker, eftersom detta material i de flesta fall blir

mycket mer omfattande än materialet från radiomärkta djur. Vi har t.ex. i radiomaterialet ännu inte registrerat något fall där ett bytesdjur dödat en varg, men bland fallviltet har vi funnit en varg ihjälsparkad av älg. Även kartläggning av olika missbildningar och andra ovanliga patologiska tillstånd kompletteras av fallviltmaterialet.

Är dödligheten baserad på de radiomärkta vargarna representativ för hela populationen?

Som nämnts kan dödligheten även beräknas på basis av skillnaderna mellan varandra påföljande år i beståndsuppskattningarna, när man även känner den årliga rekryteringen till populationen. För perioden 1999 – 2006 blev med denna metod den genomsnittliga årliga dödligheten för alla vargar beräknad till 31,2 %. Denna siffra stämmer mycket väl överens med de 30,7 % vi beräknat på basis av radiosändarna, där vi inkluderat både säkert och sannolikt illegalt dödande. Vi kan illustrera detta genom att jämföra populationsutvecklingen från inventeringsdata med den beräknade från rekryteringsdata och mortalitetsdata byggda på de radiomärkta vargarna under perioden 1999 - 2006 (Figur 7). Beräkningen visar att den bästa överstämelsen mellan inventerad och beräknad populationsutveckling erhålls när vi använder en årlig dödlighet som inkluderar säkert verifierad plus sannolik illegal dödlighet. Detta stärker vårt antagande att de radiomärkta vargarna är representativa för hela populationen, och bekräftar säkerheten i våra beräkningar både av den totala dödligheten och av omfattningen av det illegala dödandet.

Vi kan även utnyttja det större fallviltmaterialet för att undersöka säkerheten av beräkningarna för vissa typer av dödlighet. Vi kan räkna med att de allra flesta vargar som dödas av trafiken blir rapporterade, och vad gäller legal jakt så ligger det i själva definitionen av denna dödlighet att alla fall rapporteras. Om vi således antar att alla vargar döda av dessa två orsaker är kända, kan vi med hjälp av dessa siffror, och våra data på populationens storlek varje år, beräkna den årliga dödligheten av dessa två faktorer, och sedan jämföra dessa siffror med våra beräkningar av samma dödsorsaker som baseras på enbart på radiomärkta vargar.

För olika enskilda år varierade samstämmigheten mellan dessa två beräkningssätt ganska mycket, men för hela perioden 1999 – 2013 var samstämmigheten förvånande stor. Dödligheten av legal jakt per år var i genomsnitt 5,9 % beräknat på enbart de radiomärkta djuren, och 7,6 % beräknat på samtliga vargar som skjutits legalt. För trafikdöden av enbart radiomärkta vargar var det årliga snittet för hela perioden 2,9 %, och beräknat på samtliga vargar som rapporterats trafikdödade var snittet 3,4 %. Vi kan därför dra slutsatsen att dödligheten för de radiomärkta vargarna ger en representativ bild av fördelningen av den totala dödligheten i populationen.

Sjukdomar

Vargar kan drabbas av ett stort antal olika sjukdomar. Kreeger (2003) listar bl a 7 virus, 14 utvärtes parasiter och över 60 arter av invärtes parasiter som kan drabba vargar. Några sjukdomar som kan orsaka så stor dödlighet att det märkbart påverkar en vargpopulation är rabies, parvo och rävsckabb. Förutom dessa är även dvärgbandmasken *Echinococcus* av särskilt intresse, då denna i likhet med rabies kan vara farlig för människor.

Rabies är en virussjukdom som angriper centrala nervsystemet. Sjukdomen sprids huvudsakligen genom bitt. De viktigaste smittspridarna är inte vargen utan tamhundar och rävar (Kreeger 2003), vilket hänger samman med att dessa är så mycket talrikare än vargar. Skandinavien är sedan länge fritt från rabies. I Finland hade man det senaste utbrottet 1990. I Centraleuropa och Finland har man lyckats tränga undan sjukdomen genom att lägga ut vaccin åt rävar (Woodroffe m fl 2004). I en avsevärd andel av de kända fall då vargar angripit människor, har det rört sig om rabiessmittade vargar (Linnell & Bjerke 2002). Människor som smittas kan som regel behandlas effektivt innan sjukdomen brutit ut, men när väl kliniska symptom börjat uppträda så leder sjukdomen till döden.

Parvo (canine parvovirus, CPV) är en virussjukdom som upptäcktes bland tamhundar på 1970-talet. Sjukdomen orsakar kräkningar och diarré. Smittspridning sker bl a via spillningen. Antikroppar mot viruset har konstaterats hos vargar i Italien och i olika delar av Nordamerika (Kreeger 2003), men har hittills inte påträffats hos vilda skandinaviska vargar (Mörner m fl 2005). Tamhundar i Sverige vaccinerar regelmässigt mot parvo.

Rävskabb orsakas av ett skabbkvalster (*Sarcoptes scabiei*). Kvalstret gräver gångar i huden och orsakar kraftig klåda, håravfall och hudförändringar. Förutom rävar angrips även tamhundar, vargar och lodjur av detta kvalster. Vargars känslighet för skabb varierar både mellan individer och mellan populationer. I Hasselfors-reviret dog 2001-2002 både en vuxen tik och flera ungvargar av skabb. Lindriga skabbsymptom, utläkta skador av skabb samt antikroppar mot skabb har konstaterats i flera andra skandinaviska vargrevir (Olof Liberg pers. komm.). Bland de 52 radiomärkta döda vargarna har 2 st (3,9%) varit så kraftigt angripna av skabb att de har avlivats efter en tid. Dessa ingår i gruppen naturliga dödsorsaker som redovisas i tabell 2 och i figur 5.

Dvärgbandmasken (*Echinococcus*) förekommer i såväl Nordamerika som Eurasien med två arter som kan infektera vargar. De två arterna är rävens dvärgbandmask (*E. multilocularis*), som har smågnagare som mellanvärd, resp. hundens dvärgbandmask (*E. granulosus*), som har får, ren och andra större växtätare som mellanvärd. Hundens dvärgbandmask är mycket ovanlig bland svenska hundar. Fram till 1970-talet förekom hundens dvärgbandmask relativt vanligt bland lapphundar, där renen var mellanvärd. Efter en framgångsrik kampanj med avmaskningar och säkert tillvaratagande av slaktavfall från renslakten, har parasiten i praktiken försvunnit från landet. Rävens dvärgbandmask har inte förekommit i Skandinavien på mycket lång tid, men i december 2010 registrerades ett fall hos räv i Västra Götaland. En omfattande insamling av flera tusen skjutna rävar startades då av Statens Veterinärmedicinska Anstalt SVA. Man har efter det första fallet påträffat ytterligare ett fall i Västra Götaland, två i Södermanland och ett i Dalarna, samtliga på räv. Inga fall har ännu konstaterats hos hund eller varg i Skandinavien, och inte heller hos människor

Dessa parasiter kan ge allvarliga och mycket svårbehandlade sjukdomstillstånd även hos människor som får i sig deras mikroskopiska ägg. Farligast är rävens dvärgbandmask, som kan ge upphov till tumörliknanden växt av larv-blåsor i främst levern, men även i t.ex. hjärnan. Äggen sprids via djurens avföring och hamnar bl a på bär och svamp. I delar av Centraleuropa där rävens dvärgbandmask är vanlig rekommenderas människor att inte plocka bär och svamp pga smittrisen.

Populationstillväxt

För att kunna bedriva en god förvaltning av vilda populationer är det nödvändigt att ha kunskap om dels stammens storlek och dess årliga tillväxt. Utifrån den årliga tillväxten kan man ofta göra prognoser för stammens utveckling vilket är en viktig parameter för att bedöma stammens livskraft. Populationsstorlek och tillväxt är även nödvändiga underlag för beslut angående eventuell beskattning.

Vargpopulationer, som inte är begränsade av födotillgång och inte är utsatta för jakt, har hög reproduktion och låg dödlighet. Sådana populationer kan under vissa kortare perioder nå en årlig tillväxttakt på över 50 % (Fuller m fl 2003). Exempel på detta finns i USA, från naturligt återkoloniserade vargppopulationer i Wisconsin och Michigan, samt från Yellowstone och Idaho där vargar aktivt har återintroducerats med myndigheternas hjälp (Bangs m fl 1998).

En vargflock är egentligen ingenting annat än en kärnfamilj med ett föräldrapar och dess avkomor. De flesta valparna stannar bara ett år eller lite drygt det innan de lämnar familjen. Normalt är det således bara det vuxna föräldraparet som reproducerar sig i en vargfamilj och därmed begränsas antalet reproduktioner i vargpopulationen till antalet revirhävande par och flockar i populationen. Beräkningar av födotillgången i den nuvarande skandinaviska vargpopulationens utbredningsområde visar att vargarna inte är födobegränsade. Detta betyder att den biologiska potentialen för tillväxt är mycket god i Skandinavien och begränsas av andra faktorer såsom dödlighet relaterad människan, sjukdomar, olyckor samt negativa effekter av inavel (se kapitel om genetik).

Tack vare sin höga reproduktionsförmåga beräknas en livskraftig vargpopulation klara en årlig dödlighet på uppemot 30 - 40 % (Figur 8) (Fuller m fl 2003). Denna siffra varierar dock med faktorer såsom in- och utvandring, födotillgång, naturlig dödlighet samt köns- och åldersstruktur i populationen och bland de dödade djuren. För en liten population är nivån på ett uthålligt jakttryck sannolikt avsevärt lägre på grund av slumpmässiga variationer i reproduktion och dödlighet. Hur stort detta uthålliga jakttryck kan vara beror dock till stor del på vilka kategorier av vargar som beskattas.

Beräkning av populationstillväxt

En populations ökningstakt kan uttryckas på flera olika sätt. Ett vanligt sätt att uttrycka ökningstakten är att ange den sk *finita* tillväxttakten vilket ofta symboliseras av den grekiska bokstaven lambda (λ) och beräknas enligt ekvationen: $\lambda = N_{t+1} / N_t$, där N är lika med den totala populationens storlek vid en viss tidpunkt t , och N_{t+1} är lika med den totala populationens storlek en tidsenhet (t.ex. 1 år) senare. Decimaldelen av lambda anger den procentuella (%) ökningstakten så att om $\lambda = 1,25$ betyder detta en ökning med 25 % per år. Man kan även beräkna den *exponentiella* tillväxttakten (r) i populationen genom att använda *linjär regression* som baseras på den naturliga logaritmen för antalet individer/kategorier för respektive år. Eftersom populationstillväxten uttryckt i lambda direkt anger den procentuella tillväxten och därför är lättare att förstå intuitivt, väljer vi här att redovisa det måttet på tillväxten i populationen.

För att så korrekt som möjligt beräkna tillväxten i den Skandinaviska vargpopulationen bör man använda den typen av inventeringsdata som har störst säkerhet i själva talen. För varg i Skandinavien innebär detta att vi i första hand bör utnyttja antalet flockar och revirmarkerande par för denna beräkning, alternativt det antalet individer som ingår i dessa två kategorier. Den totala populationsstorleken kan utifrån antalet individer i familjegrupper och par i populationen beräknas med hjälp kunskap om hur den verkliga sammansättningen i populationen ser ut mellan dessa två kategorier. Data från omfattande inventeringar då alla kategorier av vargar skattades i både Sverige och Norge finns för de tre åren 2000/01 till 2002/03 och visar att andelen individer i kategorierna flockar och revirmarkerande par utgjorde i genomsnitt 77-83 % av den totala populationen med en årlig variation mellan 10 % och 30 %.

Tillväxt i den Skandinaviska vargpopulationen 1978-2014

Trots fridlysning och hög tillgång på föda skedde ingen positiv tillväxt under hela 1980-talet (Figur 2). År 1991 ändrades situationen efter att föryngring skett i ytterligare ett revir under samma år. Efter detta har sedan stammen ökat i takt med att fler par bildats och vintern 2013/14 uppskattades stammen totalt till 400 individer fördelade på 43 flockar och 23 - 24 revirmarkerande par på den skandinaviska halvön.

Den genomsnittliga årliga tillväxten i den Skandinaviska vargpopulationen baserat på antal individer har sedan 1999/2000 uppgått till 13 % i medeltal och varierat mellan -13 % och +30 % (Tabell 3). Om man istället räknar på ökningen av antalet flockar + par under samma tidsperiod uppgår den årliga tillväxten till 14 % i medeltal.

Små populationer som den skandinaviska vargstammen är ofta utsatta för slumpmässig påverkan på reproduktion och dödlighet (sk demografisk stokasticitet). Detta medför att populationen utvecklas något ryckigt mellan olika år men att denna ryckighet minskar med ökande populationsstorlek (Figur 9). Tillväxten har dock varit positiv i populationen under alla år med något enstaka undantag.

Under åren 1998 - 2010 har i medeltal 83 % (69 - 92%) av den totala skandinaviska vargpopulationen funnits i Sverige om man i denna siffra inkluderar de individer, flockar och par som har haft sina revir på båda sidor om och innanför riksgränsen mot Norge.

Tillväxt och dödlighet i ett internationellt perspektiv

Slutligen kan vi beakta tillväxt och dödlighet i den skandinaviska populationen i ett internationellt perspektiv dvs jämföra med andra populationer där dessa två parametrar har skattats. För perioden 1999 - 2013 har vi data på bägge dessa parametrar från inventeringsdata och radiomärkta djur. För perioden 1991-98 har vi data på tillväxt från inventeringsdata men inte data på dödlighet från radiomärkta djur. Vi kan dock beräkna dödligheten i populationen genom att jämföra populationsutvecklingen från inventeringsdata med den beräknade från rekryteringsdata under perioden, såsom nämndes i föregående kapitel. Resultaten visar på en god överensstämmelse med data på dessa båda parametrar från andra vargpopulationer i Nordamerika (Figur 8). Under den första perioden (1991-99) var den årliga dödligheten i populationen lägre (21 %) och tillväxten högre (32 %) jämfört med den andra perioden (1999-06) som uppvisar en dödlighet på 31 % och en årlig tillväxt på 13 %. För den tredje perioden (2006-2013) har vi åter en lägre dödlighet (19 %) men tillväxten är inte mycket högre (15 %). Detta är lite svårt att förstå, eftersom reproduktionen inte har sjunkit efter 2006. En delförklaring kan vara att de radiomärkta vargarna inte var proportionerligt representerade bland vargar skjutna i licensjakterna 2010 och 2011, och därför underskattar dödligheten något i den sista perioden. Våra data visar dock att den skandinaviska vargpopulationen (i likhet med många andra vargpopulationer i världen) har kunnat tåla en dödlighet på dryga 30 % utan att erhålla negativa tillväxttal. För en prognos om framtida populationsutveckling se kapitel om ny populationsmodellering (sid 30).

Genetik

Dagen skandinaviska vargstam är relativt liten och isolerad från andra populationer. Små populationer av djur eller växter löper en ökad risk att dö ut på grund av genetiska problem. Dessa problem blir större ju färre individer populationen består av, ju mer isolerad populationen är och ju smalare genetisk bas populationen har (antal grundare av populationen). För samtliga dessa tre faktorer har den skandinaviska vargpopulationen dåliga förutsättningar.

Det är främst två typer av genetisk risk en liten population löper. Den ena är långsiktig och består av att små populationer genom en helt slumpmässig process, s.k. genetisk drift, fortlöpande tappas genetisk variation. Populationen förväntas då bli sämre rustad att anpassa sig till framtida problem, t.ex. nya sjukdomar eller förändrad miljö. Eftersom problemet är långsiktigt finns det tid att möta detta genom olika förvaltningsåtgärder, t.ex. underlätta invandringen av obesläktade individer. Det andra problemet, risk för s.k. inavelsdepression, är mera akut genom att det kan slå igenom inom

en relativt kort tidsperiod. Att inavel kan ge problem har att göra med att de allra flesta genetiska anlag för skadliga egenskaper, t.ex. olika former av missbildningar eller nedsatt fruktsamhet, är dolda anlag som slår igenom först när man ärver dem från både sin mor och sin far. Risken att två djur, som bär samma dåliga anlag, ska träffas och para sig är liten när populationen är stor och den genomsnittliga släktskapsgraden låg. Men i små populationer, där alla är släkt med alla, är den betydligt större.

Metoder och terminologi

Generna hos en individ sitter i par på specifika platser i arvsmassan, ett s.k. *locus* (de sitter mitt emot varandra på varsin kromosom av samma kromosompar), där de två delarna av gen-paret kallas *alleler*, en som ärvs från modern och en från fadern. De två allelerna i varje gen-par kan vara likadana eller olika. Ett gen-par eller locus som har två olika alleler kallas *heterozygot*, ett som har två indentiska alleler kallas *homozygot*. En individs *heterozygotigrad* är således den andel av de undersökta genparen där de två allelerna är olika. Ju högre andel av genparen hos en individ som är heterozygota, desto mer genetisk variation finns det hos den individen. Den genomsnittliga heterozygotigraden hos individerna i en population är således ett mått på genetisk variation hos populationen. Ett annat sätt att mäta den genetiska variationen i en population är att undersöka hur många olika alleler det finns i populationen i genomsnitt för ett urval undersökta loci. En enskild individ kan ju bara ha två alleler på varje locus, men i populationen kan det finnas fler alleler än två, ibland tusentals för ett bestämt locus. Antalet alleler i populationen kan betraktas som ett absolut mått på hur mycket genetisk variation som finns i populationen. När man undersöker hur stor genetisk variation det finns i en population använder man ofta s.k. *mikrosatelliter*. Dessa är platser i arvsmassan som utgörs av repeterade DNA sekvenser och som inte kodar för någon egenskap. Mikrosatelliter är enkla att analysera och ger god information om graden av genetisk variation i en population.

Invandring av varg till Skandinavien och den skandinaviska vargstammens ursprung

Vargen var i praktiken försvunnen från den skandinaviska halvön då den första föryngringen på 14 år registrerades under vintern 1978 i norra Sverige. Denna flock upplöstes redan under följande år men 1983 blev det återigen en föryngring registrerad, denna gång i norra Värmland i det sk Nyskogareviret (Figur 10). I detta vargrevir skedde föryngring under åren 1983 - 1985. I juli 1985 sköts den ynglande honan illegalt i en fårhage inom reviret. Följande år tappade man kontakt med hennes partner, dock först sedan han lyckats med att ensam föda upp flera av de valpar som fötts 1985. Året därpå föddes inga valpar men vintern 1987/88 konstaterades att det återigen skett en föryngring i det gamla Nyskogareviret. Sedan fortsatte årliga föryngringar ända fram till 1993, möjligen ända till 1994. Ett andra revir med föryngring tillkom 1991, i trakten av Gillhov i östra Jämtland, där hanen i reviret var en invandrare från den östliga populationen (Figur 10). Detta nya revir producerade valpar under tre år, tills ett av alfadjuren där, förmodligen hanen, försvann 1994. Denna föryngring skulle visa sig vara av stor betydelse för vargstammens fortsatta utveckling.

Hela den nuvarande vargpopulationen i Skandinavien bygger genetiskt sett på endast fem individer, dvs det ursprungliga paret i Nyskoga (1983-85) hanen i Gillhov-reviret (1991-93), och de två hanarna i Kynna- resp. Galven-reviren (2008). År 2013 gick ytterligare två invandrade vargar in i aveln, det.s.k. Tiveden-paret som artificiellt flyttats från Norrbotten samma år. Några avkommor från dem har dock ännu inte börjat reproducera sig. Jämförelsen av grundarans DNA-profiler med dem från andra populationer har visat sig stämma bäst överens med vad som förväntas från vilda vargar i Finland och västra Ryssland. Det finns inget som tyder på att den nuvarande Skandinaviska populationen skulle ha grundats genom inplantering av varg, t.ex. från djurparker.

Ett argument som ansetts stödja inplanteringsteorin är att sträckan från östra Finland ned till mellersta Skandinavien skulle vara alldeles för lång för en varg att vandra. Sedan 1987 har vi, genom att kombinera fältdata med DNA-analyser, konstaterat att minst fyra olika vargar vandrat från olika revir i södra Skandinavien upp till Norrbotten och ytterligare minst tre till Västerbotten, alltså en stor del av den sträcka som ifrågasatts av förespråkarna för inplanteringsteorin. Mest intressant är dock att vi haft två radiomärkta ungvargar, en tik (2003) och en hane (2014), som utvandrat från Hedmark i sydöstra Norge ända upp till nordöstra Finland (se avsnitt om utvandring)

Under perioden 1977 – 1999 har vi dessutom kunnat konstatera att minst 7 vargar har invandrat från den finsk-ryska populationen till Skandinavien och efter år 2000 har ytterligare minst 19 individer invandrat till Skandinavien (Figur 11). En av dem var den berömda Lapponiavargen, som radiomärktes vid Stora Sjöfallet där han även uppehöll sig ett år innan han på nytt började vandra söderut. Denna varg blev förmodligen illegalt skjuten innan han hann särskilt långt på denna sin andra etapp. Den enklaste och mest rimliga förklaringen till ursprunget av de vargar som grundat vår nuvarande vargstam i mellersta Skandinavien är således att de vandrat hit på egna ben (med undantag för Tiveden-paret som fick hjälp sista biten). Det är förmodligen heller ingen slump att vårt nordligaste revir, Gillhov, är det revir där en varg från vår population mötte en invandrare från nordöst.

Släktskap i vargpopulationen och konstruktionen av ett släkträd

Genom insamling av prover från döda vargar och information från spårningar i fält under slutet av 1980-talet och början av 1990-talet i kombination med genetiska analyser kunde vargstammens genetiska ursprung kartläggas. Med dessa fältdata som grund gavs möjlighet att rekonstruera vargarnas inbördes släktskap. Från den första vargfamiljen i Nyskogareviret fanns prover från den skjutna honan och från tre andra döda vargar som fötts under perioden 1983 – 1985, alltså valpar till detta första par. Med hjälp av moderns och de tre valparnas framtagna DNA kunde DNA profilen även för fadern rekonstrueras. Av vargar födda under perioden 1987 – 1990, alltså efter att det gamla alfaparet försvunnit, fanns prover från sju stycken. Analyser av dessa sju vargar visar att de var avkomor från syskon i den första familjen, som alltså genom incestuösa parningar bidrog till vargstammens överlevnad. De sju vargarna var inte helsyskon, vilket innebär att det skett minst tre parbildningar under den här perioden. Vi kan inte exakt beräkna sammansättningen av dessa olika parbildningar. Vi har dock valt det enklaste och biologiskt mest sannolika alternativet, som innebär att det varit fråga om samma hona, som under en följd av år (1987 – 1993), parat sig med två olika helbröder och slutligen med en son från sin första kull.

I 14 av 18 prover från vargar som fötts under perioden 1991-95 fanns det avvikande gener som inte kunde påvisas hos det ursprungliga paret i Nyskogaflocken. De övriga fyra proverna visade sig dock stämma bra överens med det ursprungliga paret i Nyskoga. Eftersom 14 av proverna från de döda vargarna inte kunde härledas till det ursprungliga Nyskogaparet kan man dra slutsatsen att ytterligare minst en varg hade deltagit i reproduktionen i Skandinavien utöver de två som grundade Nyskogaflocken i början av 1980-talet. De första vargarna med sk nya gener visade sig vara födda 1991 dvs samma år som det nya paret i Gillhov började producera valpar. Slutsatsen blir att den ena av de två vargarna i Gillhovparet således var en tredje invandrare till Skandinavien. Analyser av gener som endast förekommer i hanlinjer (Y-kromosomen) visade att det var hanen i detta nya par som hade invandrat medan tiken härstammande från Nyskoga i norra Värmland (Figur12). Av de 14 vargar med nya gener som fötts under perioden 1991-95 kunde fem härledas direkt till föryngringen i Gillhov. De resterande 9 kunde delas in i två grupper från två nyetablerade revir på gränsen mellan Dalarna och Värmland (Hagforsreviret 1993, Fredriksbergsreviret 1994).

Från och med 1998 finns tillgång till DNA-prover från bägge föräldrarna i de flesta flockarna som har bildats. Basen i detta material är spillningar som insamlas under vinterspårningarna. För närvarande (2014) analyseras c:a 600 spillningar per år. Detta material har kompletterats med DNA från återfunna döda vargar (N = 335) och från sövda vargar (N = 165). DNA-kan även utvinnas ur sårblod som upptäcks vid snöspårningarna, samt från löpblod, pälsår och helt nyligen även urin. Genom att kombinera data från DNA-analyser med olika typer av data från fältet har vi fått en detaljerad kunskap om släktskapsförhållandena i vår vargstam som saknar motstycke någonstans i världen (Liberg m fl 2004, 2005, Bench m fl 2006). Ambitionen hos vår nuvarande monitoring av vargstammen är att båda djuren i varje etablerat revirhävdande par ska DNA-typas varje år, oavsett om de typats året innan.

På basis av detta material har vi kunnat konstruera ett i det närmaste komplett säkträd eller stamtavla (eng. ”pedigree”) för vår vargstam, som går hela vägen tillbaka till de första grundarna av den nuvarande stammen, dvs. vargparet i Nykskoga som började yngla 1983. Våren 2014 innefattade vårt släkträd 175 ynglande vargpar, och totalt hade vi individuella DNA-profiler på 1243 olika vargar, vilket är ungefär 90 % av alla vargar som någonsin existerat i denna population. Den fullständiga kartläggningen av varje individs släktskap med alla övriga individer i populationen, både levande och döda, är en förutsättning för att kunna beräkna hur inavlad en viss individ är. I nästa avsnitt ska vi se hur man gör detta.

Beräkning av inavelsgrad

Besläktade individer delar på högre andel arvsanlag med identiskt ursprung än obesläktade individer. Avkomman till besläktade individer förväntas därför bära på en högre andel identiska arvsanlag, vars andel ökar med föräldrarnas släktskap. Inavelskoefficienten är ett mått på sannolikheten att alleler som en individ bär på har identiskt ursprung p.g.a. av att föräldrarna är besläktade. En individs inavelskoefficient kan variera mellan noll (; föräldrarna är obesläktade) och ett (; föräldrarna är genetiskt identiska och bär inte på någon inbördes variation). Avkomman till två föräldrar som är helsyskon, men som i övrigt kommer från en helt utavlad population, får inavelskoefficienten 0,25, d.v.s. hälften av föräldrarnas släktskap.

Notera att inavelskoefficienten mäter inaveln i förhållande till en baspopulation i vilken individerna antas vara obesläktade. Baspopulationen för den skandinaviska vargpopulationen antar vi vara de sju grundare som immigrerat från den östliga vargpopulationen och reproducerat sig i Skandinavien sedan 1983.

Även om inavelskoefficienter teoretiskt går att uppskatta med hjälp av molykära data (DNA-profiler) så är inavelskoefficienter beräknade utifrån ett rekonstruerat släkträd, med fullständig information om individens släktskap tillbaka till baspopulationen, mer exakt. Sådana släkträd eller stamtavlor upprättas lätt för tamdjur eller djur i zoologiska trädgårdar, t.ex. för våra svenska djurparksvargar. För vilda djur däremot är det extremt svårt att upprätta kompletta stamtavlor, eftersom man nästan aldrig har en fullständig information om individernas släktskapsförhållanden tillbaka till de första grundarna av populationen. Här är vår skandinaviska vargpopulation således unik, eftersom detta är nästan fullständigt klarlagt (se ovan). I den figur över släkträdet som presenteras i den här rapporten (Figur 12) är inavelskoefficienterna för de valpar som fötts av respektive par, markerade under beteckningen för paret. Koefficienten gäller alltså inte för de två djuren i respektive par, utan deras avkomma.

Inavelsnivåns utveckling i den skandinaviska vargstammen

För det första paret i Nyskogareviret var de bägge parterna helt obesläktade, och därför har deras avkomma inavelskoefficienten 0, vilket markeras under symbolen för detta par i figur 12 a.

Därefter parade sig två syskon från denna första vargfamilj, vilket är nästa symbol till höger i figur 12 a) (betecknad Ny2). Här blir inavelskoefficienten för valparna 0,25 eftersom detta är en syskonparning. I vår vargpopulation, liksom i alla små hårt inavlade populationer, stiger inavelskoefficienterna efter hand. I den skandinaviska vargpopulation bröts denna trend nästan direkt, men bara tillfälligt, av den hanvarg som kom in i aveln 1991. Därefter ökade koefficienterna igen (Figur 13).

Vi fick dock åter ett litet avbrott i denna stigande trend år 2001, trots att vi då ännu inte fått in någon ny invandrare (Figur 13). Paren i Ockelbo- och Furudalsreviren etablerade sig som ynglande par år 2001, men när vi analyserade DNA från spillningar i dessa revir visade det sig att honorna i bägge föräldraren var födda i Gillhovsreviret. Den senaste valpkullen i Gillhov föddes redan 1993, så honorna i Ockelbo och Furudal var båda minst åtta år gamla när de började fortplanta sig. Det finns uppgifter om en hona i Ockelbo ända sedan vintern 1992/93, så hon kan faktiskt ha fötts redan 1991 dvs första året vi hade föringring i Gillhov. Vargarna i Furudal och Ockelbo var alltså inte lika nära släkt med den övriga populationen och inavelsnivån hos kullarna i båda dessa revir var därför lägre än genomsnittet, vilket även var fallet för flera påföljande generationer med vargar från dessa revir. Efterhand har dock inavelsnivån i populationen i medeltal åter igen stigit. Den genomsnittliga inavelskoefficienten nådde sin högsta nivå hittills år 2006 då den var så hög som 0,31.

Två år senare, år 2008, fick vi in två nya invandrade vargar i reproduktion, en i Kynna2-reviret i Norge och en i Galven-reviret i Sverige. I båda fallen rör det sig om hanar. De hade fram till hösten 2010 producerat tre kullar var. Därefter försvann hanen i Kynna, förmodligen död, medan hanen i Galven förlorade sin partner, men har därefter fått ytterligare en kull med en ny partner. Våren 2010 ynglade de första avkommorna från dessa invandrarrevir, s.k. F1 'or, en hane född i Galven som etablerat sig i Riala-reviret strax norr om Stockholm och en hane från Kynna2 som ynglade i Skugghöjden-reviret i norra Örebro län. Sedan dess har ytterligare 16 F1 'or från Galven och Kynna2 ynglat. Våren 2012 började de första F2 'orna, dvs "barnbarn" till invandrarna i Galven och Kynna2, att yngla. Fram till våren 2013 har 12 olika F2 'or ynglat.

Vintern 2013 flyttades ett vargpar från Norrbotten ned till Tiveden i södra Närke. Båda djuren var invandrare och hade etablerat sig som par i Tornedalen. De accepterade sitt nya område i Tiveden och producerade sin första valpkull i maj 2013, och har med stor sannolikhet ynglat även 2014.

Alla dessa tillskott har åter sänkt inavelsnivån (Figur 13). Säsongen 2012/13 hade den genomsnittliga inavelskoefficienten för alla ynglande par sjunkit till 0,24. Eftersom vi ännu inte sett effekten av avkommor från det senast inkomna paret i Tiveden förväntar vi oss att inavelskoefficienten kommer att fortsätta sjunka under ett antal år, även utan ytterligare invandring. På längre sikt krävs emellertid fler tillskott utifrån om inte inavelsnivåerna ska börja stiga igen.

Parbildning och reproduktion hos avkommorna till de två invandrarna i Galven och Kynna

De två migrantparen Galven och Kynna producerade tre valpkullar var under åren 2008 -2010. Vi har jämfört deras reproduktionsframgång med 12 inavlade par som började reproducera sig samma år, dvs, 2008. Under dessa tre år producerade de två migrantparen i snitt 5,8 valpar var per år. De 12 inavlade paren producerade under samma period 2,8 valpar var per år. Både parbildning och reproduktion visade sig också vara avsevärt bättre hos avkommorna till de två migrantparen (F1 'or) jämfört med inavlade avkommor födda under samma period (2008 – 2010) (Figur 14). Parbildningsframgången hos F1 'orna var nästan dubbelt så hög jämfört med de inavlade

avkommorna, och frekvensen som hade börjat reproducera sig fram till och med säsongen 2013 var 2,2 gånger högre hos F1'orna.

Effekter av inavelsdepression

Inavel behöver inte alltid ge problem. Det kan vara så att de individer som stammen bygger på inte hade särskilt många skadliga gener med sig från början. Vår skandinaviska vargstam grundades av några få invandrare. Eventuella problem vi kan få med inavel beror alltså på vad dessa individer hade i sitt genetiska bagage och hur dessa är kopplade till olika demografiska och morfologiska karaktärer. Säkraste sättet att ta reda på detta är att undersöka samband mellan olika demografiska egenskaper (t.ex. reproduktion eller överlevnad) och graden av inavel (inavelskoefficienter) hos individerna. De flesta gener som ger skadliga effekter är "recessiva", dvs. de kommer inte till uttryck om inte individen har genen i dubbel uppsättning, dvs. har ärvt den både från sin mor och sin far. Inavelskoefficienten är, som beskrivits tidigare, ett mått på hur stor risken är att detta ska inträffa.

Tack vare att vi kunnat beräkna inavelskoefficienterna för de flesta par som ynglat i vår vargpopulation har vi också kunnat börja undersöka om graden av inavel har lett till några negativa effekter för populationens tillstånd och fortsatta tillväxt, dvs. om vi har symptom på inavelsdepression. Det visade sig då att kullstorleken för förstagångsfödande tikar i de olika reviren var tydligt korrelerad till inavelsgraden, dvs antalet valpar som rekryteras (till vintern) av ett vargpar per kull blir mindre, ju närmare släkt de båda föräldrarna är (Liberg m fl 2005). Styrkan av denna inavelsdepression kan beskrivas som att kullstorleken minskar med 1,2 valpar för varje tiondel som inavelskoefficienten ökar (Figur 15). Figuren visar att de kullar med den högsta graden av inavel i genomsnitt har fyra valpar färre än de kullar med låg grad av inavel. Det finns dock endast ett mycket svagt samband mellan kullstorlek och tid (år) eftersom flera kullar med låg grad av inavel och relativt stor kullstorlek har producerats under de senaste åren som en följd av nytillkomna invandrare.

En vidare analys har visat att denna negativa trend i viss mån även bromsas av en motverkande selektion. För varje inavelsnivå förefaller det som om det är de vargar med störst kvarvarande genetisk variation (högre grad av heterozygositet) som går in i avel, vilket innebär att den genetiska utarmningen inte fortskrider lika snabbt som inavelsnivån (Bensch m fl. 2006).

Ytterligare indikation på en pågående inavelsdepression kan vara att vi har registrerat en hög frekvens av missbildningar i den nuvarande vargpopulationen. Fem av 49 undersökta vargskelett från populationen hade mer allvarliga defekter på kotorna vilket kan jämföras med en historiskt material från samma population (defekter: 0%, n=25) och med ett material från den Finska vargpopulationen (defekter: 1,3%, n=74) (Räikkönen m fl 2006). I en senare analys har Räikkönen m.fl (2013) visat att frekvensen missbildningar både i skelett och mjukdelar hos svenska vargar ökat med tiden, åtminstone fram till 2010. En svaghet med den analysen är att man inte relaterat frekvensen missbildningar direkt med inavelskoefficienterna.

Spridningsbiologi

Det som avgör om och när en varg skall utvandra är inte bara förhållandena i det egna reviret utan också den omgivande miljön. Unga vargar gör ofta kortare eller längre utflykter där de orienterar sig om förhållandena utanför uppväxtreviret och värderar sina chanser att lyckas på egen hand. Liksom hos andra högtstående däggdjur finns individuella beteendeskilnader hos unga vargar som styr tidpunkt och mönster vid utvandring. För en utvandrande varg skall två saker uppfyllas för att vandringen skall vara lyckad: den skall finna ett eget område att leva i (revir) och en partner (möjlighet till reproduktion). Detta medför att vargar kan vandra långt innan de förblir stationära i ett område och etablerar ett eget revir.

Utvandring: ålder och tidpunkt på året

Utvandring av unga vargar från uppväxtreviret sker som tidigast under den första levnadsvintern. De flesta vandrar dock ut under sitt andra levnadsår, men några kan stanna kvar i föräldraflocken ytterligare någon tid. Utifrån vad vi känner till om utvandring från andra vargpopulationer bör vi inte förvänta oss en skillnad mellan könen i utvandringsmönster. För 11 vargtikar som märktes vid en ålder av 7 - 9 månader utvandrade 8 stycken (73 %) medan 7 av 8 (88 %) hanar utvandrade. Genomsnittlig ålder för utvandring var 1,3 år för tikarna jämfört med 1,1 år för hanarna. Detta är betydligt lägre ålder för utvandring än vad man har funnit i återkoloniserande populationer i Yukon, Kanada (2,9 år) och i mer mättade populationer av varg (2,6 år i Alaska, 2,9 år i Kanada) (Mech & Boitani 2003).

Spridningsmönster, etableringsmönster och -avstånd.

I Skandinavien under perioden 1991 - 2005 var avståndet från födelsereviret till etablering av eget revir nästan lika långt för vargtikar (126 km) som för hanar (167 km). Det var dock mycket större variation i etableringsavstånd mellan olika individer än mellan könen. Vi kan dock se en tendens att tikar oftare etablerar sig nära födelsereviret än hanar.

Forskning från USA och Kanada har visat att många vargar utvandrar långa sträckor från sina hemrevir och det *ej* är ovanligt med vandringssträckor på 300 - 500 km (fågelvägen) från födelserevir till etablering. Det längsta registrerade avståndet i Nordamerika för en utvandrande varg uppgår till 886 km. De flesta långvandringarna utförs av ensamma vargar men det förekommer att par och i sällsynta fall till och med familjegrupper kan överge sina revir och vandra långa sträckor. Vargtikar kan vandra lika långa sträckor som hanvargar även om den senare kategorin utgör 75 % av de dokumenterade utvandringsträckorna på över 300 km.

På grund av den extrema förmågan att vandra långa sträckor kan vargar dyka upp långt från den reproducerande populationen. Forskningsdata från Sverige, Norge och Finland visar på flera tillfällen då enskilda vargar har vandrat förhållandevis lång sträcka på kort tid. Utvandringar från centrala Skandinavien till både södra, norra och västra delarna av halvön har förekommit ett större antal gånger. Dokumenterade utvandringssavstånd (ej nödvändigtvis till etablering) för varg i Skandinavien varierar från 80 till 1100 km med ett genomsnittligt utvandringssavstånd på 313 km (Figur 16). I Finland har spridningsavstånden för utvandrande radiomärkta vargar varierat mellan 35 och 445 km (Kojola m fl 2006). Dessutom har minst 19 individer invandrat till olika delar av Skandinavien från den Finsk-Ryska populationen under 2000-talet, vilket för de flesta innebär vandringssträckor på >500 km (Figur 11). Detta är längre än vad som har redovisats från andra delar av världen. De långa utvandringssavstånden i Skandinavien och Finland är förmodligen kopplade till den relativt låga tätheten av varg. Vargarna måste helt enkelt gå relativt långt för att finna en partner även om det är gott om lediga revir.

Den nya GPS-tekniken som nyligen tagits i bruk av vargforskningen i Skandinavien bygger på automatisk positionering av individen flera gånger per dygn. Denna teknik har gett forskningen möjlighet att i detalj dokumentera vandringsmönstret hos Skandinaviska och Finska vargar. Våren 2004 vandrade en GPS-märkt vargtik mer än 700 km fågelvägen från sitt födelserevir i Finska Karelen till området kring Vasa på Finska östkusten under loppet av en månad. En motsvarande vandring gjordes av en ungvarg från Gråfjellsreviret i Norge under sommaren 2004. Denna varg utvandrade i nordlig riktning och tillryggalade 500 km fågelvägen under några få veckor vilket motsvarade ca 20 km per dygn.

En ännu mer extrem utvandring gjordes av en vargtik som föddes i Gråfjellsreviret sommaren 2002. Vid en ålder av 13 månader utvandrade denna varg norröver och kontakten förlorades relativt snart eftersom denna typ av GPS-sändare byggde på radiokontakt (VHF) från marken eller från flygplan. Nästa kontakt med samma varg kom 20 månader senare då den sköts av en renägare (i samband med angrepp på ren) i nordöstra Finland ca 8 km från gränsen till Ryssland (Figur 16). Avståndet från födelserevir till platsen där vargen avlivades var 1100 km och är därmed nytt världsrekord i utvandningsavstånd för märkta vargar. Det är anmärkningsvärt att denna långvandring utfördes av en tik då det hos däggdjur är vanligast att hanar vandrar långa sträckor (Wabakken m fl 2007), medan detta samtidigt styrker den allmänna bilden att det hos varg förekommer relativt små skillnader mellan könen vad gäller utvandningskapacitet. I skrivande stund under sensommaren 2014 kan vi följa ytterligare en långvandrare. Denna gång gäller det en hanvarg, som också är född i Hedmark (Jusussa-reviret). Han föddes 2013, och gav sig våren 2014 iväg norrut, och hade i början av september 2014 nått upp i norra Finland efter en vandring på 1015 km fågelvägen. Han hade då ännu inte stannat upp.

Social organisering

Flockbildning

Vargen är en revirhävande art som lever i familjegrupper där föräldrarna står högst i rang, och där det förmodligen förekommer viss rangordning mellan eventuella kvardröjande vuxna avkomor i familjen. När ett revir etableras är det oftast en utvandrande vargtik som väljer att slå sig ner (bli stationär) i ett område i väntan på en förbivandrande hanvarg. Vissa vargar kan förbli ensamma i ett område under flera år utan att bilda par. Troligen leder inte alla möten mellan ensamma vargar av olika kön till en varaktig parbildning. När väl ett par är bildat markerar båda vargarna revir genom att urinera med lyft ben och med sk krafsmarkeringar i marken. Detta är viktiga lukt- och visuella signaler till andra vargar att detta område redan är upptaget. Om paret har hållit samman under hela vintern kommer tiken normalt att yngla under våren och föda valpar. Denna familjegrupp är vad man i dagligt tal kallar för en vargflock och utgör den vanligaste sammansättningen av olika individer i en flock. Vargflockar bildas alltid som ett resultat av en föringring mellan två vuxna vargar. Om föräldraparet överlever och ynglar under flera år kommer flocken normalt att bestå av föräldraparet, årsvalpar och äldre syskon från tidigare kullar. I andra länder har man påvisat att obesläktade vuxna vargar undantagsvis kan accepteras som en flockmedlem men detta har vi ännu inte kunnat påvisa i Skandinavien.

I Nordamerika har man registrerat vargflockar på upp till 20 - 25 individer men så stora flockar är mycket ovanliga. Det vanligaste är en flockstorlek på 4 - 8 djur (Mech & Boitani 2003). I Skandinavien är den genomsnittliga flockstorleken ca 6 vargar men vi har noterat flockstorlekar

mellan 3 och 11 vargar. Liknande flockstorlekar förekommer även i nyetablerade populationer i Yukon, Kanada. De största flockarna förekommer i populationer med största bytesdjuren (älg, bison) och i områden med säsongsmigrerande bytespopulationer (ex. caribou) men flockstorleken påverkas även av många andra faktorer.

Förlust av vuxna reproducerande vargar

En sammanställning av data från flera olika vargpopulationer i världen syftade till att undersöka effekterna för vargfamiljen när ett eller båda föräldradjuret försvinner, t.ex. som följd av mänsklig jakt (Brainerd m fl 2003). Studien baserades på 134 fall (149 vargar) där en eller båda av de vuxna reproducerande vargarna hade försvunnit från sina revir i Nordamerika (113 fall), Skandinavien (20 fall) och Grekland (1 fall). Förlusten av föräldraindivider skedde främst genom dödsfall orsakade av människan (84 vargar) eller av naturliga orsaker (46 vargar). Två vargar övergav självmant sina revir och för 17 vargar var det omöjligt att fastställa orsaken till varför de dog/försvann.

I 81 % av fallen där en av föräldravargarna försvann ($n = 59$) och i 70 % av fallen där båda föräldradjuret försvann ($n=7$), överlevde en eller flera valpar. Om flocken innehöll andra vuxna, icke-reproducerande vargar, var valpöverlevnaden densamma, oavsett om bara en eller om båda föräldrarna försvann. Det bör dock framhållas att vi inte har data på överlevnaden för alla individer i dessa kullar. I de fall ett av de vuxna djuren försvann berodde valpöverlevnaden inte heller på om det var tiken eller hannen som försvann från flocken. Det fanns dock en tydlig skillnad i överlevnad bland valpar i stora respektive små flockar. Valpar som var ensamma eller tillsammans med en ensam äldre varg överlevde bara i hälften av fallen medan i flockar på 3 - 5 vargar överlevde valpar i 81 % av fallen och i flockar på mer än 6 vargar överlevde valpar i nästan alla fall (97 %).

Föryngring följande säsong förekom i 49 % av fallen då ett av föräldradjuret försvann medan i de fall där båda föräldrarna försvann från flocken skedde föryngring följande år i endast 15 % av vargflockarna. Sannolikheten för föryngring följande säsong påverkades inte av könet på föräldradjuret som försvann från flocken eller under vilken tid på året det skedde. Den viktigaste faktorn för en vargflocks reproduktion året efter förlust av föräldraindivider var att dessa snabbt ersattes av nya föräldradjur. I växande vargpopulationer tog det dock längre tid innan försvunnen föräldraindivid ersattes och innan det blev en ny föryngring i flocken jämfört med mättade populationer med högre täthet av varg. Ju större en vargpopulation är desto kortare tid tar det innan en förlorad individ ersätts och nya valpar föds (Figur 17).

I några av fallen minskade flockstorleken med fler individer än enbart föräldradjuret. Förklaringen till detta var antingen att flera vargar i flocken dödades samtidigt som föräldradjuret eller att de försvann av andra orsaker, till exempel utvandring. I nästan 2/3 av reviren fanns fortfarande en vargflock efter förlusten av alfaindivider. I de vargrevir som övergavs och där flockarna upplöstes, återetablerades dock reviren senare i tre fall av fyra, antingen av flockmedlemmar eller av andra vargar. Tiden till återetablering var i genomsnitt 2 år, men varierade från 1 till 7 år, med snabbare återetablering ju större det totala vargbeståndet i området var.

Ibland splittras vargrevir upp genom *avknoppning*, oftast i samband med parningstiden eller under sommaren. Det inträffar när årsgamla eller äldre "valpar" i en flock finner en partner, medan de fortfarande är kvar i föräldrareviret, vilket följs av en uppdelning av det ursprungliga reviret, eller etablering av nya revir i utkanten av det gamla. Även om det är sällsynt kan *uppsplittring* av flockar också inträffa när större flockar förlorar en föräldraindivid, i synnerhet om andra köns mogna individer inom det ursprungliga reviret hittar en partner relativt snabbt efter förlusten.

Ett exempel på detta inträffade i den sk Kongsvinger-Årjängflocken i samband med att den reproducerande hanen dödades illegalt. Det ursprungliga reviret delades då upp i tre revir. Den gamla föräldratiken behöll en del av det gamla reviret, och två av hennes döttrar tog var sin del av resten, och fick dessutom snabbt sällskap av varsin partner (Figur 18). Förlust av en föräldravarg kan således i vissa fall leda till ökad lokal vargtäthet.

I Skandinavien finns inga kända fall där flera valpkullar skulle ha fötts i samma vargflock under en och samma ynglingssäsong. Det saknas fortfarande kunskap om varför och hur vanligt det är med flera kullar i samma flock, men i Nordamerika verkar detta förekomma när en vargpopulation har hög täthet (är ”mättad”) och flera könsmogna individer finns kvar och parar sig inom föräldraflocken, istället för att utvandra. Detta kan också hända i vargpopulationer där födotillgången är extremt hög, t ex när vargstammen beskattats hårt eller av andra skäl har en låg täthet i förhållande till mängden tillgängliga bytesdjur. I denna litteraturöversikt fann vi tre fall (alla i Nordamerika) där fler än en kull föddes i samma vargflock och där detta sannolikt berodde på förlust av föräldraindivider (Brainerd m fl 2003).

Flera faktorer påverkar om en vargpopulation kan tåla förluster av vuxna reproducerande vargar: I stora vargflockar finns en större chans att minst en valp överlever. Chansen att en eller flera valpar överlever tills de utvandrar är också större ju fler valpar som föds i en kull. Uppsplittning av revir verkar främst förekomma i större flockar, i synnerhet om könsmogna individer i den ursprungliga flocken finner en partner en kort tid efter förlusten av en föräldravarg. I sådana fall kan förlusten av föräldraindivider (särskilt hannar) leda till ökad produktivitet i det lokala vargbeståndet, förutsatt att flocken också innehåller årsvalpar eller vuxna tikar som kan para sig med andra vuxna hannar i närområdet. Sannolikheten för att vuxna reproducerande individer ersätts är beroende av antalet vargar i närliggande områden. Ju högre täthet av vargflockar, desto större är sannolikheten för att nya könsmogna individer kommer att hitta flocken, etablera sig och para sig med den kvarvarande föräldravargen.

Under perioden 1991 - 2002 dog minst 177 individer i den skandinaviska vargstammen utan att detta hindrade en fortsatt snabb tillväxt. Mellan åren 1999 - 2001 försvann föräldravargar från i genomsnitt 30 % av flockarna. På så sätt kan det se ut som om den lilla population vi har i Skandinavien kan tåla dödlighet på 30 - 40 % årligen och fortsätta att vara relativt stabil. Uttaget måste emellertid anpassas efter de målsättningar man har med förvaltningen av varg både i Sverige och i Norge, samt den totala populationens livskraft.

I jämförelse kan nämnas att vargstammen i Minnesota, USA, har ökat från cirka 350 vargar 1963 till omkring 3 000 vargar 2005. Detta trots en relativt låg årlig tillväxt eftersom man hela tiden har bedrivit en relativt omfattande (150-200) skydds jakt på de vargar som dödat tamboskap. Denna vargstam gränsar emellertid till den stora kanadensiska vargpopulationen och är därmed inte alls lika isolerad som den skandinaviska.

Effekter av jakt på varg

Även om hittills genomförda studier inte kan påvisa att tidpunkten under året för jakt på varg har någon mätbar betydelse, varken för valpöverlevnad, ersättning av föräldravargar, eller sannolikheten för en ny valpkull följande säsong, är detta en fråga man bör ta hänsyn till vid förvaltning av varg. Här finns det även en viktig etisk aspekt. Det råder stor enighet om att det är oetiskt att ta bort föräldrarna om det innebär att deras ungar svälter ihjäl, oavsett om det är fråga om varg eller någon annan art. Studier har visat att vargvalpar kan överleva på egen hand från december, eller kanske ännu tidigare om tillgången på föda är god. Det är också känt att vargpopulationer som är i tillväxt, och som har god tillgång på mat, kan kompensera för ett jaktligt

uttag genom högre överlevnad och/eller högre reproduktion. Strategier för jaktuttag och kvotanpassningar bör därmed formuleras mot bakgrund av de kunskaper om invandring, utvandring, reproduktion och dödlighet som finns tillgängliga för populationen i fråga. En förvaltningsstrategi som tillåter allmänheten att i begränsad utsträckning jaga varg, kan tänkas leda till reducerade konflikter och minskad omfattningen av illegal jakt. Detta skulle kunna uppnås genom att i första hand de individer med högre benägenhet att orsaka skador (på hundar och tamboskap) jagas så att konflikter med människan reducerades men också genom att jakten skulle kunna erbjuda ett visst värde för den jaktintresserade allmänheten vilket i en förlängning skulle kunna leda till en minskad acceptans för illegal jakt. Huruvida dessa antaganden stämmer med verkligheten återstår att se och eventuella försök bör följas upp med noggranna beståndsinventeringar och registrering av övrig dödlighet, främst illegal jakt, så att effekterna av denna mer allmänna jakt kan utvärderas.

För att bättre kunna förutsäga utfallet av olika strategier där jakt ingår som en del i vargförvaltningen behövs ytterligare kunskaper om vad som händer med attityder, omfattningen av den illegala jakten och vargstammens tillväxt och utbredning när jakt tillåts. Den nyligen påbörjade reglerande licensjakten i Sverige erbjuder möjligheter att studera detta.

Revirstorlek och geografisk fördelning av revir

Vargar har generellt stora revir i förhållande till sin kroppsstorlek. Revirstorleken varierar emellertid avsevärt både inom och mellan olika vargpopulationer och påverkas av olika faktorer såsom, typ och täthet av bytesdjur, bytesdjurens områdesutnyttjande osv.

Den årliga storleken på vargrevir i Skandinavien varierar från drygt 200 till knappt 2000 km² med ett genomsnitt på 700 - 1000 km², beroende på beräkningsmetod (Figur 19 och 20; Tabell 4 och 5; Mattisson m.fl. 2012). Detta är betydligt större än vargrevir med samma täthet av bytesdjur i Nordamerika (Figur 21). Tätheten av älg tycks inte ha någon betydelse för revirens storlek, men det finns ett starkt samband mellan täthet av rådjuroch revirstorleken (Mattisson m.fl. 2012; Figur 22). Sambandet är dock nästan lika starkt med latitud (mindre revir ju längre söderut vi kommer) och delvis också med höjd över havet. En slutsats är att det är generell produktivitet i miljön som är den viktigaste faktorn här.

I Nordamerika har större flockar större revir, men något säkert sådant samband har vi inte funnit i Skandinavien. Inte heller påverkade tätheten av varg storleken på reviren. Det är möjligt att detta förhållande kommer att ändras i framtiden när vargstammen förtätas ytterligare.

Fram till början av 2000-talet gränsade endast ett fåtal av vargreviren direkt mot ett annat revir. Efterhand har det sedan skett en förtätning av reviren i den centrala delen av dagens vargutbredning, dvs östra Hedmark, större delen av Värmland, norra Örebro län, södra Dalarna och västra Gävleborgs län. Där gränsar nu (2014) nästan alla revir mot varandra (Figur 23). Det finns fortfarande plats för ytterligare revir inom dagens utbredningsområde, men det blir allt svårare för unga vargar att finna ett ledigt område där. En konsekvens av detta är att vi kan förvänta oss en större frekvens av vargar som försöker slå sig ned i renskötselområdet, på det fårtäta Västlandet i Norge, och i det tätbefolkade Sydsverige. Vi har redan börjat se denna utveckling.

Revir på riksgränsen mellan Sverige och Norge

Ett relativt stort antal vargrevir etableras på riksgränsen mellan Norge och Sverige. Under perioden 1998/99 – 2009/10 har det totala antalet gränsrevir, inklusive revir med enbart par, varierat mellan

1 och 7 med en svagt stigande tendens (tabell 6a). 40 % av reviren har haft sin tyngdpunkt i Norge och 60 % i Sverige. Antalet gränsrevir med föryngringar har varierat mellan 1 och 4 under samma period (tabell 6b). Ungefär en tredjedel av dem har haft sin tyngdpunkt i Norge.

Populationsmodelleringar och beräkning av minsta livskraftiga population

Sårbarhetsanalys är en sammanfattande benämning på olika analyser av populationers utdöenderisk och/eller av hur snabbt populationer förlorar genetisk variation (vanligen i betydelsen heterozygoti). Om man väljer ett kriterium, antingen i termer av utdöenderisk under en viss tid eller i termer av förlust av genetisk variation, för vad man räknar som en livskraftig population, så kan sårbarhetsanalys användas för att uppskatta vilken populationsstorlek som uppfyller det valda kriteriet. På så vis kan sårbarhetsanalys vara till hjälp när man vill sätta ett tydligt mål för bevarandet av en population. Sårbarhetsanalys kan också användas för att bedöma hur olika åtgärdsstrategier, t.ex. jaktuttag vid olika populationsstorlekar, kan påverka utdöenderisk och/eller förlust av genetisk variation.

Valet av kriterier vid analys av livskraftig populationsstorlek är i grunden en etisk och politisk fråga, inte en vetenskaplig. Ofta använda kriterier är t.ex. ”högst 5 % utdöenderisk inom 100 år” eller ”genetiskt effektiv populationsstorlek på minst 500 individer”. Genetiskt effektiv populationsstorlek är ett mått på hur snabbt populationen förlorar genetisk variation genom genetisk drift (t.ex. innebär en genetiskt effektiv populationsstorlek på 500 att populationens heterozygoti minskar genom drift med 0,1 % för varje generation). Det finns inga modeller för att direkt översätta en viss förlust av genetisk variation till en viss utdöenderisk. Ofta används en kombination av ett kriterium som gäller demografisk utdöenderisk och ett kriterium som gäller förlust av genetisk variation.

Alla populationer har en utdöenderisk, och utdöenderisken är alltid större över en längre tidsrymd än över en kortare period. Utdöenderisken påverkas av flera olika typer av slumpfaktorer: demografisk slump (oförutsägbar variation i individers förökning och dödsfall, ungarnas kön, och liknande), slumpmässiga miljövariationer (oförutsägbar variation mellan bra och dåliga år, samt sällsynt förekommande katastrofhändelser eller extremt dåliga år), och genetiska slumpfaktorer (genetisk drift, mutationer, inavel, etc.).

Vid tolkning och tillämpning av resultat och slutsatser från sårbarhetsanalyser finns det alltid anledning till viss försiktighet. Analysen görs med hjälp av en modell av verkligheten, men modellen är inte verkligheten. Det finns alltid viss osäkerhet dels i de data som används i modellen, dels om i vilken grad modellen fungerar på ett sätt som liknar verkligheten. Det kan därför motiveras att i den praktiska hanteringen av hotade djurpopulationer lägga en viss extra försiktighetsmarginal på de slutsatser som räknats fram i sårbarhetsanalyser.

Äldre sårbarhetsanalyser för varg

För just varg har ett flertal sårbarhetsanalyser publicerats de senaste åren. Johnsson & Ebenhard (1996) analyserade nio olika scenarier, fem representerande vargpopulationer i allmänhet och fyra representerande den skandinaviska vargpopulationen. Som kriterium för livskraftig population användes dels högst 5 % utdöenderisk inom 100 år, dels förlust av högst 5 % av populationens heterozygoti på 100 år. I analyserna beaktades demografisk slump, normala årsvariationer i miljön, och inavel under 100 år (inavelskänslighet 1,57 LE [letal ekvivalenter]). Däremot beaktades inte sällsynta katastrof-år, effekter av inavel under längre tid, eller vargarnas sociala struktur. Enligt

kriteriet om utdöenderisk behövde en livskraftig population omfatta 50-200 djur, beroende på tillväxtkapacitet. Enligt kriteriet om förlust av genetisk variation behövde en livskraftig population omfatta 500 djur, och det resultatet var inte i samma utsträckning beroende av populationens tillväxttakt. I studien uppskattades också relationen mellan faktisk populationsstorlek och genetisk effektiv populationsstorlek för olika scenarier till att vara 26 - 41 % av den faktiska populationsstorleken. Ebenhard (1999, 2000) kompletterade den tidigare studien genom alternativa sätt att simulera effekter av inavel, samt genom att inkludera en något högre inavelskänslighet (3,0 LE). En vargpopulation med en tillväxtkapacitet (före inavelseffekt) liknande den skandinaviska populationens tillväxt uppfyllde då kriteriet för låg utdöenderisk om populationen omfattade 100 djur.

Vucetich m fl (1997) analyserade utdöenderisken för vargarna på Isle Royal (Nordamerika), en population som av utrymmesskäl knappast kan bli större än tre familjegrupper. I analysen beaktades demografisk slump, vargarnas sociala struktur, samt miljövariationer i form av skiftande födotillgång. Däremot beaktades inte sällsynta katastrof-år eller effekter av inavel. Resultaten blev bl a att en population begränsad till tre familjegrupper löper mycket stor risk (uppskattad till 70 %) att dö ut inom 100 år.

Chapron m fl (2003) analyserade effekter av populationsstorlek och jaktuttag på utdöenderisk för varg under fem olika scenarier. I analyserna beaktades demografisk slump samt vargarnas sociala struktur. Däremot beaktades inte normala årsvariationer i miljön, sällsynta katastrof-år eller effekter av inavel. Resultaten varierade mycket kraftigt mellan olika scenarier. Författarna drog bl a slutsatsen att i de mer optimistiska scenarierna skulle ett jaktuttag på 10 % av populationen de år då populationen ökade mer än 5 % inte medföra någon påtaglig utdöenderisk (förutsatt att ingen jakt skedde om populationstillväxten understeg 5 %).

Nilsson (2004) analyserade utdöenderisk under tre olika scenarier, ett som bedömdes vara det mest sannolika och två som innehöll extra försiktighetsmarginaler. Som kriterium för livskraftig population användes att utdöenderisken skulle vara högst 5 % under de sista 100 åren i en 1 000-årssimulering, även om en allvarlig katastrof drabbade populationen under de sista 100 åren. Därigenom beaktades inte bara demografisk slump och normala årsvariationer i miljön, utan även sällsynta katastrof-år samt inavel under 1 000 år (inavelskänslighet 3,0 LE i två scenarier, 6,1 LE i ett av de mer försiktiga scenarierna). I det mest sannolika scenariet räckte en population på 400 djur för att uppfylla kriteriet. I de båda andra scenarierna behövdes 1 300 resp. 3 000 djur. I samma studie analyserades även effekterna på utdöenderisken av att vid olika populationsstorlekar tillåta jakt i olika omfattning. Som kriterium för acceptabel effekt av jaktuttag användes att utdöenderisken inte skulle öka utöver 5 %. Resultatet blev att när populationen överstiger 50 djur kan ett årligt jaktuttag på 2 % av populationen ske, medan ett årligt uttag på 5 % av populationen ledde till att kriteriet överskreds. Kriterierna för acceptabel effekt av jaktuttag var då att utdöenderisken de närmaste 100 åren, med en katastrof inträffande under denna tid, inte skulle öka utöver 5 %; alternativt, om utdöenderisken redan utan jakt var över 5 %, att denna risk inte skulle öka med mer än en procentenhet. Med dessa kriterier medgav det mest sannolika scenariot ett mer omfattande jaktuttag, t.ex. 5 % årligt uttag när populationen överskrider 100 djur eller 20 % årligt uttag när populationen överskrider 150 djur, medan resultaten av de båda scenarierna med extra försiktighetsmarginaler indikerade att populationen borde uppgå till 200 eller 250 djur innan något jaktuttag tillåts.

Andrén (i Liberg 2005) analyserade relationen mellan faktisk populationsstorlek och genetiskt effektiv populationsstorlek (varav det senare alltså är ett mått på hur fort populationen förlorar heterozygoti genom drift) i fem olika scenarier med olika tillväxtkapacitet (r_m). Resultatet blev att den genetiskt effektiva populationsstorleken uppgick till 34 - 35 % av populationens faktiska storlek.

Sammanfattningsvis har alltså ett flertal sårbarhetsanalyser genomförts, som belyser olika frågeställningar från olika infallsvinklar, och som tillsammans har bidragit till förståelsen av hur populationsstorlek hos vargar sammanhänger med utdöenderisk och med förlust av genetisk variation. Dessa analyser utgör en viktig grund att bygga vidare på. Ingen av de hittills utförda analyserna har beaktat alla relevanta faktorer samtidigt, vilket bl a beror på begränsningar i de olika programvaror som använts för analyserna. Ingen av de hittills utförda analyserna har heller belyst hur en mer eller mindre frekvent invandring skulle påverka vilken populationsstorlek som uppfyller olika kriterier för livskraft. Det råder dock inget tvivel om att ett tillräckligt inflöde av nya gener från obesläktade individer har större betydelse för populationens genetiska variation, och för de effekter som denna har på utdöenderisken, jämfört med vilken storlek som den redan genetiskt utarmade populationen tillåts växa till (jfr Liberg 2005).

Populationsmodeller byggda specifikt på den skandinaviska vargpopulationen

Gemenamt för dessa modeller ovan är att de inte har baserats på specifika data från den skandinaviska vargpopulationen, utan på värden hämtade från andra populationer, eller schablonvärden. Pär Forslund i samarbete med andra SKANDULV-forskare var den första som modellerade specifikt den skandinaviska vargpopulationen. Den modell för de skandinaviska vargarna som Forslund utvecklade infattade både demografiska och genetiska data från skandinaviska populationen, så att även inavelsgradens svar på olika ingrepp kunde beräknas. Resultat från denna modell presenteras längre fram.

Sommaren 2012 fick SKANDULV med kort varsel ett uppdrag från Naturvårdsverket att beräkna Minsta Livskraftiga Population ur rent demografisk synvinkel. Detta gjordes med tre olika populationsmodeller med ökande grad av komplexitet, som utarbetades av Guillaume Chapron vid Grimsö Forskningsstation i samarbete med andra kollegor inom SKANDULV (Chapron m.fl. 2012). Modell 1 är en enkel modell som endast bygger på de tillväxttakter som uppmäts i den skandinaviska vargpopulationen de senaste 13 åren, under antagandet att tillväxten i framtidens vargpopulation kommer att hålla sig inom den variation vi redan uppmänt. I modell två beräknades tillväxttakten i populationen med hjälp av data från den skandinaviska populationen på reproduktion och dödlighet och den variation vi har i dessa parameterar. Den tredje modellen är den mest komplex och vargspecifika, byggd på data från den skandinaviska populationen. Den är individbaserad där de skilda individernas öden beror på de ”regler” för deras övergång mellan olika faser i livet, som läggs in i modellen. Även dessa ”regler” är baserade på data från vår population.

För att utröna effekten av möjliga framtida okända katastrofer, testade vi för varje modell vilken frekvens och magnitud av katastrofer som skulle krävas för att utdöenderisken vid olika givna nivåer på populationen (vi testade nivåer mellan 30 och 1000 individer) skulle ligga högre än 10 % under 100 år (enligt IUCN kriterium E).

De tre modellerna gav likartade svar. För utdöenderisker på 10% respektive 5 % på 100 år gav den första (enklaste) modellen MVP-nivåer på 22 respektive 25 individer. Motsvarande värden för

modell två var 33 och 42 individer och för modell tre (den mest komplicerade och vargspecifika) 38 och 41 individer (Figur 24 och 25). I dessa simuleringar ingick inte några oväntade katastrofer. När vi testade hur stora och frekventa katastrofer som skulle krävas för att utdöenderisken skulle överstiga 10% på 100 år, var samstämmigheten mellan modellerna ännu större. Med små skillnader mellan modellerna angav samtliga att utdöenderisken för en population på 100 djur var mindre än 10 % för ett scenario med katastrofer var 10^e år som slog ut 55-60 % av populationen, eller för katastrofer som slog ut drygt 90 % av populationen om de inträffade högst en gång per 100 år (Figur 26). Dessa katastrofscenarier ligger väl över de som hittills uppmätts för varg och för andra populationer av stora däggdjur.

Baserat på resultaten av dessa modellkörningar drogs slutsatsen att en population på minst 100 vargar uppfyller kraven för minsta livskraftiga population även med hänsyn tagna till rimliga framtida katastrofscenarier, och att därmed den nuvarande skandinaviska vargpopulationen utan tvekan är demografiskt (men ej genetiskt) livskraftig under den utdöenderisk (10 % på 100 år) som anges i IUCN's Rödlister-kriterium E. Det varnades emellertid för att övertolka resultaten, och betonades att utfallen av modellerna är beroende av de antaganden som gjordes. Resultaten gäller endast under förutsättningen att de genetiska problem, som idag förekommer i vår vargpopulation, är lösta. För att säkerställa en genetisk livskraft är det inte i första hand antalet djur i den egna populationen som är avgörande, utan att det sker ett tillräckligt stort genetiskt utbyte med andra populationer som tillsammans utgör en tillräckligt stor metapopulation för att ha en egen genetisk livskraft. De nivåer som presenterades skall inte heller likställas med kraven på Gynnsam Bevarandestatus, vilken enligt befintlig lagtext ska vara *avsevärt högre än minsta livskraftiga population MVP*.

"Färnamötet"

För att belysa frågor om den Skandinaviska populationens genetiska status och livskraftighet samt lära mer om bevarande och skötsel av små vargstammar, organiserades på initiativ av det Skandinaviska Vargforskningsprojektet SKANDULV ett internationellt seminarium för att diskutera de genetiska aspekterna vid bevarandearbetet för små populationer med särskild hänsyn till på den skandinaviska vargstammen (Liberg 2005). En panel med av några av världens främsta experter inom området inviterades. Denna grupp innefattade tre genetiker (Fred Allendorf, Philip Hedrick, Curtis Strobeck), en populationsbiolog (Mark Boyce) och två vargekologer (David Mech, Ed Bangs). Dessutom inviterades berörda skandinaviska forskare, personal från naturvårdsmyndigheterna i Sverige och Norge samt representanter för några ideella naturvårdsorganisationer. Totalt deltog 29 personer vid seminariet. Seminariet hölls på Färna Herrgård i Västmanland 1 – 3 maj 2002. Under dessa tre dagar diskuterades ämnen som den generella betydelsen av genetik i relation till andra problem för små populationer, tecken på och demografiska effekter av inavel, förekomst och effektivitet av rensning av skadliga gener genom selektion ("purging"), behov av långsiktig evolutionär potential för de skandinaviska vargarna, teoretiskt och empiriskt stöd för den s.k. 50/500-regeln, olika sätt att beräkna kvoten mellan total och genetiskt effektiv population (N_e/N), användbarheten hos begreppet Minsta Livskraftiga Population (MVP), samt risker med att bedriva begränsad skydds jakt i den skandinaviska vargstammen.

De viktigaste slutsatserna från seminariet var:

- Den skandinaviska halvön (Sverige + Norge) är sannolikt för liten för att ensamt hålla en livskraftig vargstam på lång sikt (> 100 år). Därför bör åtgärder för att underlätta och främja invandring från den finsk/ryska vargpopulationen vara av högsta prioritet.

- Den smala genetiska basen, endast tre individer, för den nuvarande skandinaviska vargstammen gör denna rekommendation desto viktigare.
- En eller två invandrande vargar per generation (ungefär fem år) skulle ge tillräckligt tillskott av genetisk variation för att säkra en långsiktig överlevnad för populationen.
- Kvoten mellan genetiskt effektiv och total populationsstorlek (N_e/N), ligger mellan 0,25 och 0,33.
- Även om en tillfredsställande invandringsfrekvens uppnås, bör den genetiskt effektiva storleken på den skandinaviska vargstammen inte underskrida 50, vilket skulle innebära 150 – 200 vargar vid en N_e/N -kvot på 0,25 – 0,33.
- Om man, trots alla ansträngningar, inte lyckas åstadkomma något ytterligare tillskott av genetisk variation till vargstammen, bör man försöka att bevara åtminstone 95 % av dess nuvarande genetiska variation under de närmaste 100 åren, vilket kräver en genetiskt effektiv population på 200, vilket skulle motsvara en total population på 600 – 800 individer.
- Vid en nivå på vargstammen runt 100 individer (aktuell vid tidpunkten för mötet), medför skydds jakt på upp till fem vargar årligen (exklusive övrig dödlighet) inte något allvarligt hot mot den fortsatta livskraften hos denna, förutsatt att inte någon av dessa individer besitter speciellt högt genetiskt värde. Innan skydds jakt beslutas bör man försäkra sig om att detta inte är fallet. Om större uttag än fem vargar skulle anses nödvändig, bör detta föregås av en sårbarhetsanalys.

Genetisk modellering av den skandinaviska populationen, med effekter av invandring och selektiv jakt.

Den modell som utvecklats av Pär Forslund i samarbete med andra SKANDULV-forskare är också individbaserad på data från den skandinaviska vargpopulationens demografi och sociala organisation, inklusive den slumpmässighet dessa uppvisar (dock ej miljömässig variation), men den innefattar även släktskap mellan individer och kan beräkna individuella inavelskoefficienter och effekterna av inavelsdepression. Den är således den enda modell vi har för närvarande som kan användas för att beräkna behovet av genetisk förstärkning genom invandring och klarlägga genetiska effekter av olika förvaltningsåtgärder. Modellen knyter samman kunskapen om vår vargpopulations demografi med kunskapen om dess genetik.

Ett av de viktigaste utfallen som kan beräknas, med denna modell är alltså effekten av olika invandringsscenarier på inavelsnivån i populationen. Populationsgenetisk teori visar att det för varje givet konstant migrationsflöde till en population finns en balans eller jämvikt mellan genetisk drift (som ökar graden av inavel i små populationer) och invandring (som sänker inaveln). Denna jämviktsnivå för inaveln beräknas med formeln $F = 1/(4M + 1)$, där F är genomsnittlig inavelskoefficient för populationen och M är lika med antalet nya migranter per generation. En ny invandrare (eller migrant) per generation ger således en jämvikt av $F = 0,2$, medan 5 migranter ger en jämvikt på $F = 0,05$ (Figur 27). Det intressanta med denna formel är att jämviktsnivån är oberoende av populationens storlek. Logiken i detta kan förstås genom att i en liten population är både drift och effekten av invandring stor, medan i en stor population, båda har en liten effekt. Däremot har populationens storlek betydelse för hur lång tid det tar innan jämvikt uppnås. Med andra ord är systemet trögare ju större populationen är. Om den aktuella inavelsnivån ligger långt från jämviktsnivån, och populationen är stor kan det ta lång tid. En simulering av invandring till den skandinaviska vargpopulationen med Forslunds modell visar att även vid en så måttlig populationsstorlek som 230 individer och ett avstånd från jämviktsnivån av F på endast 0,11 enheter kan det ta mycket lång tid innan jämvikt uppnås (Figur 28).

Hösten 2012 fick SKANDULV i uppdrag av Naturvårdsverket att utreda om några positiva genetiska effekter kunde uppnås genom genetiskt selektiv jakt i kombination med olika migrationsflöden. Efter simuleringar med Forslunds modell kunde fyra viktiga slutsatser dras (Liberg & Sand 2012):

1. Ingen positiv effekt kan uppnås med selektiv jakt utan samtidig invandring
2. Tiden innan ny jämvikt mellan drift och migration uppnås är längre ju större populationen är. (Figur 29 A och B)
3. En selektiv reglerande jakt som undantog migranter och deras första-generations-avkommor, s.k. F1'or, men i övrigt beskattade den inavlade delen av populationen slumpmässigt skyndade avsevärt på den sänkning av inavelsnivån som orsakades av migrationen. Vid ett migrationsflöde på 1 migrant per år och en populationsstorlek på 300 djur tog det 80 år för inaveln att sjunka från 2012 års läge (0,26) till en nivå på 0,10, men med selektiv jakt tog det bara 20 år. (Figur 30 A och B).
4. Det kanske intressantaste resultatet var emellertid att den selektiva jakten sänkte jämviktsnivån mellan drift och migration till nivåer som ligger på ungefär hälften av de nivåer som man skulle få vid slumpmässig jakt, vilket är ungefär vad som predikteras av populationsgenetisk teori (Figur 30 A och B). Det är inte helt klarlagt vad denna överraskande men mycket positiva effekt beror på, men en förklaring kan vara att det populationsteoretiska utfallet bygger på förutsättningen att migranter och inavlade djur har samma demografi men den selektiva jakten bryter mot detta genom att höja mortaliteten hos de inavlade djuren i jämförelse med migranter och deras avkommor.

Effekter på bytesdjuren

Vargens val av bytesdjur beror till stor del av vilka arter som är tillgängliga. Vargen konsumerar allt från bär, skogsfåglar och mindre däggdjur till stora klövdjur som älg och bison. I områden där de naturliga bytesdjuren är få kan tamboskap utgöra en stor del av dieten. I Skandinavien utgör de naturliga bytesdjuren basen (>99 %) av vargens föda. Älg är det primära bytesdjuret för varg över stora delar av vargens utbredningsområde, både i Europa/Asien och i Nordamerika, och så är fallet också för den skandinaviska vargen. Analyser av spillningar från olika svenska och norska vargrevir visar att mer än 95 % av allt kött som vargen äter utgörs av älg (Müller 2006, Knappwost 2006). Andra arter av klövdjur såsom kronhjort, dov, ren och vildsvin kan också utgöra en stor del av födobasen men hittills har vargens utbredning ej sammanfallit med dessa arter i Skandinavien. Rådjur har visat sig vara det näst viktigaste bytesdjuret efter älgen i Skandinavien och kan i vissa av de mer sydligt belägna vargreviren till och med dominera över älg. Sammantaget i vargens nuvarande utbredningsområde är dock älgen den viktigaste bytesarten för varg. Av denna anledning har även forskningen hittills fokuserats på att undersöka effekterna av vargens predation på älgpopulationen.

Predation på älg

Många frågor om vargens predation på älg har kunnat besvaras genom att kartlägga sändarförsedda vargars rörelser under vissa intensivperioder (3-19 veckor). Genom att erhålla 1 - 2 GPS-positioner per timme som i efterhand (1-7 dagar) kan uppsökas av forskningspersonal i fält har vi kunna erhålla relativt exakta data på hur många älgar som vargen slår per tidsenhet (predationstakt) samt vilka kategorier av älgar som dödas (Sand m fl 2005).

Vilka älgar dödas ?

Vilka älgar är då utsatta för vargens predation? I vilken mån tar vargen av det redan ”dömda överskottet”, det vill säga de djur som är gamla, sjuka och svaga och som skulle ha dukat under

även utan vargens ”hjälp”? För närvarande finns uppgifter från 366 älgar som dödat av varg under *vintern* fördelade på 11 olika vargrevir i Skandinavien, med tyngdpunkt i Dalarna och Värmland. Ofta är älgarna konsumerade till så stor del att könsbestämning ej är möjlig, och ibland kan det även vara svårt att fastställa en korrekt ålder, då detta kräver att underkäken finns kvar och tas tillvara för åldersbestämning (kalvar undantaget). Vid sådana tillfällen kan den vargdödade älgen kanske endast klassificeras som kalv eller vuxen. För 209 vargdödade älgar har vi dock kunnat fastställa både kön och ålder (Sand m fl 2004). Av dessa älgar var hela 134 (64 %) kalvar och 33 (16 %) ettåringar. De två yngsta åldersklasserna utgjorde alltså 80 % av de vargdödade älgarna (Figur 31). Av de kvarvarande 42 köns- och åldersbestämda älgarna ingick 19 individer (9 %) i åldersgruppen 2 – 10 år och hela 23 (11 %) i den äldsta åldersklassen, 11 år och äldre. Resultaten visar att den äldsta åldersklassen (11+) är överrepresenterad jämfört med åldersbestämda skjutna älgar. Vidare kan vi se en tydlig dominans av älgkor i den äldsta åldersklassen, där 22 av 23 (96 %) vargdödade älgar var kor. För *sommarperioden* (Juni-September) finns uppgifter från totalt 148 vargdödade älgar fördelade på 10 revir. Av dessa 148 var 133 (90 %) årskalvar och av resterande 15 älgar var alla 1-åringar.

Resultaten visar att andelen kalv bland de vargdödade älgarna under *vintern* varierar mellan olika revir. Andelen vargdödade kalvar i Bograngenreviret i norra Värmland t.ex. var hela 93 % medan denna kategori utgjorde endast 39 % i Nyskogareviret, som är beläget direkt söder om det förra. En förklaring till denna skillnad mellan olika vargflockar skulle kunna vara att andelen kalvar i älgstammen varierar på motsvarande sätt. Inget sådant samband kunde dock påvisas vid jämförelse med andelen kalvar från älgobservationer gjorda under jakten (”Älgobs”) eller resultat från flyginventeringar utförda i vissa revir (Bernelind 2006). En alternativ förklaring är att vargarna helt enkelt hade olika jaktstrategier, som inte påverkas av åldersfördelningen i den befintliga älgpopulationen. Oavsett vilken förklaring som ligger bakom variationen i andelen kalv mellan olika vargrevir, påverkar detta hur stor inverkan vargen har på älgstammen i olika vargrevir. Generellt kan man säga att, ju större andel kalv som vargen tar, desto mindre inverkan har vargen på den lokala älgpopulationens produktionsförmåga.

Kondition hos vargdödade älgar

En vanlig uppfattning är att vargarna bara tar gamla och sjuka djur dvs ”det dömda överskottet”. För att undersöka om vargarna väljer älgar som är i sämre kondition än genomsnittet, samlades käkar och rörben från vargslagna älgar i Grangärde-reviret in under *vintern* och analyserades med avseende på fetthalten i käkmärgen, vilket är en vanlig metod för att bestämma näringstillståndet hos vilda klövdjur (Wikenros 2001). Som gränsvärde för att betraktas vara i dålig kondition valdes 10 % fett för kalvar och 20 % fett för vuxna älgar. Hos 24 vargdödade kalvar i Grangärdereviret var den genomsnittliga fetthalten 55 % med en variation från 28 % till 73 %. För de vuxna vargdödade älgarna låg den genomsnittliga fetthalten på ca 70 %. I bägge kategorierna låg alltså fetthalterna långt över gränsvärdena. Vi fann heller ingen statistisk skillnad i fetthalter mellan vargdödade älgar i reviret och älgar skjutna på Grimsö forskningsområde. Detta tyder på att de flesta av de älgar som tas av vargarna inte är i dålig kondition utan snarare likvärdiga med de älgar som skjuts under jakten. Sannolikt är detta ett resultat av att vi i Sverige överlag har en god födosituation för älgstammen så att det är relativt ovanligt med utmärglade älgar.

Predationstakt på älg

Under delar av de fem senaste vintrarna har vi kartlagt vargarnas uttag av älg i olika revir. Eftersom vissa revir studerats mer än en vinter, har det totalt blivit 9 vinterstudier i 7 olika vargrevir. Arbetet har genomförts med hjälp av den nya typen av sändare (GPS), och alltid som en kombination av intensivpositionering (24 - 48 positioner per dygn) och kontroll av samtliga eller majoriteten av positionerna i fält. Syftet har varit att under studieperioden kartlägga alla slagna

större bytesdjur (älgar och rådjur). Totalt fann vi 137 - 161 älgar som slagits av varg under studieperioderna (Tabell 7). Vargarnas flockstorlek varierade från 2 - 6 individer mellan de olika åren och reviren. Predationstakten, uttryckt som genomsnittligt antal dagar mellan slagna älgar under vintern varierade mellan 2,5 och 6,2 dagar per slagen älg mellan flockar, där medelintervallen var 3,9 dagar (säkert + sannolikt vargslagna älgar) respektive 4,6 dagar (endast säkert vargslagna) per slagen älg. Resultat från motsvarande studier under sommarperioden visar på att intervallet mellan slagna älgar är betydligt lägre under denna årstid, beroende på att kalvarna då är mindre och därmed erbjuder en mindre mängd biomassa per slagen älg än under vintern. Medelintervallet mellan slagna älgar under sommaren uppgår till ca 2,0 dagar men är betydligt kortare i början på sommaren när kalvarna är små och ökar med tiden fram till månadsskiftet september/oktober då kalvarna i stort sett har uppnått sin maximala vikt inför vintern (Sand m fl 2008). Extrapolering av resultat från både vinter och sommarstudier av predationstakt på älg visar att den totala predationen på årsbasis sannolikt uppgår till 100 – 140 älgar per vargrevir i medeltal.

Predationstryck på älgpopulationen

En alternativ metod att studera vargen inverkan på älgstammen är att istället studera älgstammen genom att radiomärka ett större antal individer och studier hur stor andel av dessa som dör av olika orsaker. Innanför och utanför två vargrevir (Koppang, Mangel) i Norge har man använt denna metod (Solberg m fl 2003, Pedersen m fl 2005). I dessa två revir visade resultaten att 23 % respektive 29 % av de älgkalvar som fanns kvar efter den mänskliga jakten blev dödade av varg. Antal älgar dödade av varg under ett år uppvisade en stor variation (främst beroende på att alltför få älgar i vargreviren var märkta) både mellan olika revir och mellan olika studieår. Medeltalen för dessa skattningar stämmer dock relativt väl med ovanstående metod och styrker antagandet att vargens uttag i älgstammen uppgår till 100 - 130 älgar per vargflock och år.

Vilken inverkan har vargpredationen på älgpopulationen ?

Vilken inverkan ett rovdjur har på sina bytesstammars storlek och produktion är naturligtvis den kanske mest intressanta frågan när det gäller studier av interaktioner mellan predatorer och deras bytesdjur, men samtidigt är det också en av de svåraste frågorna att svara på. Anledningen är att förhållandena ofta varierar både i tid och rum vad gäller vargarnas predation och älgstammens täthet och årliga produktion på olika geografiska nivåer.

Nationell nivå

Effekten av vargens predation på älgstammen mäts vanligen som andel av den årliga tillväxten (produktionen) som dödas av varg. I områden utan rovdjur och med stabila älgstammar kommer normalt hela den årliga tillväxten att skjutas under jakten minus en mindre del som måste sparas för att kompensera för de älgar som dör i trafikolyckor, sjukdom, ålder etc. (i genomsnitt ca 5% av vinterpopulationen). I områden med rovdjur måste det jaktliga uttaget av den årliga tillväxten reduceras om man vill undvika att den befintliga tätheten av älg minskar ytterligare. Detta gäller dock i mindre grad på nationell och regional nivå eftersom antalet vargar per älg är relativt lågt (jämfört med inom ett vargrevir). Givet en vargpopulation i Sverige under 2005 bestående av 101-115 vargar fördelade på 11 flockar, 10 par samt 22 ensamma individer (Wabakken m fl. 2005) och en årlig predationstakt på 115 älgar per flock eller par samt 29 älgar per ensam varg och år (25% av medelflockens uttag) så uppgick det årliga uttaget av varg på älgstammen år 2005 till ca 2 930 älgar. Samma år sköts totalt 90 814 älgar och ytterligare ca 4 000 älgar trafikdödades i landet. Vargens uttag i älgstammen på nationell nivå uppgick därmed till ca 3 % av det totala uttaget från jakt, trafik och varg (Figur 32).

Regional (län) nivå

Om vi istället beräknar vargens uttag i älgstammen på länsnivå förändras bilden något. I Värmland och Dalarna fanns det 34 (7 revir) respektive 22 (5 revir) vargar under år 2005. Dessa vargar beräknades ta 840 respektive 700 älgar under detta år. Vargarnas uttag på länsnivå utgjorde därmed 10,1 % respektive 7,6 % av den kända dödligheten hos älg i vardera länet. Det jaktliga uttaget svarade däremot för hela 85,9 % respektive 89,9 % av dödligheten hos älg. Trafikens andel var blygsamma 4,1 % respektive 2,5 % av den kända dödligheten i älgstammen (Figur 32). Björnens uttag i älgstammen har ej tagits med i denna beräkning. På denna regionala nivå tycks således vargens inverkan vara måttlig. Frågan är emellertid om ens länsvisa beräkningar är en relevant rumslik skala för att diskutera vargens inverkan på älgstammen i vår relativt glea vargpopulation.

På revirnivå

Den mest relevanta nivån för beräkningar av vargens inverkan på älgstammen, och därmed på det möjliga jaktuttaget, är kanske istället varje enskilt vargrevir. Minst fyra faktorer är av betydelse för vargen uttag inom ett vargrevir och dessa är vargens predationstakt, vargrevirets storlek, älgstammens täthet och produktion.

För att beskriva effekterna av vargens predation har vi gjort tre olika beräkningar som avser att redovisa vargen inverkan på den lokala älgstammen dvs inom vargreviret. För alla beräkningar låter vi tätheten av älg finnas med som en variabel i modellen som tillåts variera mellan 5 och 15 älg/1000 ha vilket täcker in de flesta områden med älg i centrala Skandinavien. I den första beräkningen (A) avser vi att redovisa den genomsnittliga situationen inom ett vargrevir medan i de senare två beräkningarna använder vi ingångsvärden som kan ses som ”låg inverkan” (B) alternativt ”hög inverkan” (C) av en vargflock på den lokala älgstammen om de lokala förutsättningarna av slumpen kombineras så att de i ena fallet minimerar och i andra fallet maximerar vargens inverkan.

En av faktorerna är hur stort område som vargarna fördelar sin predation över, dvs vargrevirets storlek. Här visar flera års resultat att reviren vanligtvis omfattar en yta av 1 000 km², men med variationer mellan 300 och 2000 km² (Tabell 4). Detta är av stor betydelse för beräkningen eftersom predationstrycket per ytenhet blir tre gånger så högt i ett 500 km² stort vargrevir som i ett 1500 km² stort vargrevir vid samma predationstakt. I nedanstående beräkningsexempel har vi valt att använda tre olika revirstorlekar; A=1000 km², B=1500 km² och C=500 km².

En annan viktig faktor är produktionsförmågan i den lokala älgpopulationen, dvs. hur många kalvar som produceras varje år för en given täthet av älg. Detta är i sin tur beroende av könkvoten och åldersfördelningen bland de vuxna älgarna samt av fodertillgången. Produktionsförmågan i den svenska älgstammen varierar vanligen mellan 30 % och 50 %, beräknad som tillskottet av kalv under sommaren som överlever till hösten jämfört med älgstammen under föregående vinter. Vi har valt en produktionsförmåga på 40 % i vårt genomsnittsexempel nedan och låtit denna variera mellan 35 % och 45 % i de övriga två exemplen. Slutligen har vi satt vargens årliga uttag till 115 älgar per år och flock. Här har vi valt att inte variera ingångsvärden på denna parameter i modellen då denna uppvisat relativt låg variation mellan olika flockar. Vi har dock inte beaktat effekten av en eventuell kompenserande invandring av älg från angränsande områden till vargreviret.

Resultaten visar att vid älgtätheter omkring 15 älgar per 1000 ha kan älgstammen fortfarande beskattas med 2,2 – 5,2 älgar per 1000 ha beroende på vilket av ovan beskrivna scenarier vi utgår från (Figur 33 a-c). Vid tätheter ner mot omkring 10 älgar per 1000 ha minskar dock det möjliga jaktuttaget till under till ca 2,3 i per 1000 ha i det genomsnittliga (A) scenariot respektive 3,2 älg per 1000 ha i låg-varg (B) scenariot. I hög-varg (C) scenariot minskar det jaktbara uttaget till 0,7 älgar per 1000 ha vid denna älgtäthet. Vid lägre älgtätheter omkring 5 per 1000 ha finns

fortfarande ett litet utrymme för jakt i det genomsnittliga (0,6 / 1000 ha) och låg-varg scenariot (1,2 / 1000 ha). I hög-varg scenariot däremot finns inget utrymme för jakt alls, dvs. då tar varg hela den årliga produktionen i älgstammen och ytterligare ett antal älgar vilket kommer att resultera i att älgstammen ytterligare reduceras enbart pga vargens predation.

Ett viktigt resultat från dessa beräkningar är att älgtätheten i den lokala älgstammen (vargreviret) till stor del avgör hur mycket älgstammen kan beskattas. Detta gäller givetvis även områden utan stora predatorer, men i områden med predatorer som varg och björn blir effekten av reducerad älgtäthet mera märkbar på det jaktbara uttaget. För en given älgtäthet kommer ändå effekten av vargens predation att variera mellan olika områden (exempel A-C), beroende på den lokala älgstammens produktionsförmåga, storleken på angränsande vargrevir (vargtäthet), omfattningen av säsongsmässiga älgvandringar, samt omfattningen av annan dödlighet i älgstammen, såsom uttag från björn, trafik och sjukdomar. Björnens predationsuttag i älgstammen är dock oftast betydligt lägre än vargens och beror till stor del på tätheten av björn. I de flesta områden som idag hyser fast förekomst av varg finns en relativt låg täthet av björn (<10 / 1000 km²) vilket medför att dessa står för en dödlighet på älg (främst kalv) som utgör mindre än 30 % av vargens årliga uttag. I andra områden med betydligt högre tätheter av björn (10-20 / 1000 km²) kan björnens årliga uttag uppgå 30 - 60% av vargens uttag.

Slutsatsen är att förekomst av varg under vissa betingelser kan utöva en stor inverkan på möjligheten till jakt på den lokala älgstammen. Den viktigaste faktorn är älgstammens täthet. En täthet kring 10 älgar per 1 000 ha innebär att etablering av ett vargrevir får en måttlig inverkan och jakten kan bedrivas i reducerad omfattning som tidigare. I dag är skogsskador orsakade av älg ett stort problem på flera håll. För att minska detta vill man i sådana områden ofta sänka älgtätheten ned till 5 - 6 älgar per 1 000 ha, dvs nivåer där etablerade vargflockar tar det mesta av den årliga produktionen i älgstammen. Jakt i större omfattning kan därför knappast bedrivas i skadedrabbade områden som också hyser fast etablering av varg. Detta leder ofta till ett fortsatt starkt motstånd mot varg i sådana områden och till starka konflikter mellan naturvården och jaktliga intressen.

Inverkan på andra bytespopulationer

Forskning på vargens predationsekologi har hittills huvudsakligen berört förhållandena som idag existerar i kärnområdet av vargens nuvarande utbredningsområde. I detta område utgör älgen det huvudsakliga bytesdjuret medan tätheten av rådjur är låg eller mycket låg, delvis till följd av predation från varg och lo. I de sydligaste delarna av vargens nuvarande utbredningsområde (södra Svealand) och än längre söderut (Götaland) förekommer förutom normalhöga tätheter av älg även höga tätheter av rådjur, och lokala populationer av kronhjort, dovhjort och vildsvin. Vid etablering av varg i dessa områden kan vi förvänta oss att dessa mindre arter av klövvilt kommer att dominera vargens bytesval även om älgen fortsatt kommer att beskattas till viss del. Vargens inverkan på älgstammen i dessa områden kommer således att bli lägre, och sannolikt betydligt lägre, än vad som ovanstående beräkningar gör gällande. Vilken art av bytesdjur som kommer att dominera vargens val i dessa områden och hur stor inverkan predationen kommer att ha på dessa bytespopulationer kommer att bestämmas av lokala förutsättningar och tätheter av de olika bytesarterna. Norr om dagens huvudsakliga utbredningsområde av varg förekommer stora populationer av tamren. Vid etablering av varg i dessa områden kan vi förvänta oss att ren kommer att utgöra en stor del av bytesdjuren tillsammans med älg.

Vargens jaktframgång och älgens anti-predatorbetående

Faktorer som kan medverka till att skapa variation i predationstakt och predationstryck mellan områden är variation i vargens jaktframgång och älgens möjligheter till att undgå att dödas vid

angrepp av varg. Vår forskning har visat att antalet dödade älgar per varg och tidsenhet är högre i Skandinavien än i Nordamerika (Sand m fl. 2005). Detta faktum kan bero på flera olika saker där en är att älgen ej har anpassat sig till återetableringen av stora predatorer som varg. Detta stöds av det faktum att vargens jaktframgång (antal lyckade jakter av totalt antal jaktförsök) på älg är betydligt högre i Skandinavien (ca 50 %) än i Nordamerika (10-20 %) (Figur 34, Sand m fl. 2006). Två faktorer är viktiga att beakta för att förstå orsaken till denna skillnad.

För det första, närvaron av varg är en ny erfarenhet för skandinaviska älgar sedan flera älggenerationer bakåt i tiden. Älgar i centrala Skandinavien har inte erfart fasta populationer av varg på hela 120 - 150 år. I motsats till detta har älg och varg i Kanada och Alaska kontinuerligt levt sida vid sida under tusentals år. I dessa områden är också predation av stora rovdjur som björn och varg den dominerade dödsorsaken medan jakt av människan utgör <5 % av den årliga dödligheten.

För det andra, så har jakt av människan så gott som helt ersatt predationen som dominerade dödsfaktor under det sista århundradet i Skandinavien. Under de sista 40 - 50 åren har jaktuttaget uppgått till ca 25 - 40 % årligen av den totala vinterstammen av älg och utgör (i områden utan stora predatorer) ca 95 % av det totala årliga dödligheten i älgstammen. Trots vargens pågående återkolonisering av centrala Skandinavien så utgör jakten fortfarande idag den största dödsorsaken även inom de flesta etablerade vargrevir.

Jakt kan rent funktionellt ersätta predation av stora rovdjur som mortalitetsfaktor men urvalet av individer och jaktmetoderna skiljer sig mellan de båda predatorerna. En trolig konsekvens av människans omfattande jakt är att älgens nedärvda beteende att undkomma attacker från varg till viss del har förlorats i Skandinavien, eventuellt till förmån för att undgå jakt från människan.

I andra delar av världen där varg och andra stora rovdjur återetablerar sig efter en lång tids frånvaro har förändringar i beteendet hos bytesdjuren observerats relativt snabbt. Även om det finns indikationer på att älgar i vargrevir är mera lättskrämde och *står sämre för hund* än tidigare har vi inga forskningsresultat som styrker att vargens närvaro skulle ha haft en sådan inverkan att det påverkat älgarnas beteende och resulterat i en minskad jaktframgång (för vargen) i områden där vargen har varit etablerat i över 10 år. Det är dock fullt möjligt att en viss förändring i älgens beteende redan har initierats av vargens närvaro men att vår forskningsmetodik är för grov för att påvisa detta. Klart är att en fullständig återanpassning av älgarnas beteende till närvaron av stora predatorer kommer ta lång tid, om den alls kommer att ske.

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

Vargen och människan

Traditionellt har vargen varit betraktad som en typisk vildmarksart. I dag vet vi att detta inte är en korrekt bild. Minskande arealer med vildmarksområden i kombination med ökande krav på livskraftiga populationer av stora rovdjur har medfört att vargen på många ställen nu återkoloniserar tätbefolkade områden. Etableringen av varg i det sk Hasselforsreviret i södra delen av Örebro län är ett bra exempel på detta. Vargen är således inte beroende av vildmark för sin existens.

Aktivitetsmönster

Varg i Skandinavien uppvisar ett tydligt aktivitetsmönster under dygnet med högst aktivitet under kvällar och morgnar och lägst aktivitet under dagarna (Eriksson 2003, Palmqvist 2003). Detta aktivitetsmönster är typiskt för alla större rovdjur och är delvis en anpassning till bytesdjurens aktivitetsmönster. Aktivitetsmönstret för varg kan dock variera mellan olika revir och är troligen kopplad till graden av mänsklig aktivitet så att lägre aktivitet än normalt sker under dagtid i revir med hög mänsklig aktivitet. Att vargar är nattaktiva för att undgå mänsklig aktivitet är också känt från andra delar av Europa (Vila m fl. 2005). I Skandinavien rör sig vargarna genomsnitt ca 20 - 25 km per dygn men detta kan variera mellan olika dygn från några få km upp till över 50 km (Palmqvist 2003). I ett revir (Moss) beräknades det genomsnittliga avståndet mellan daglegor under på varandra följande dagar till 7,5 km (Gustavsen 2002). Med god lokalkunskap och studier av vargens aktivitet kan man mycket grovt förutsäga vargens rörelsemönster vilket kan vara till hjälp för att minska risken för vargangrepp på hundar och tamboskap. Även tidpunkten för dödande och konsumtion av bytesdjur uppvisar ett tydligt mönster över dygnet där dessa aktiviteter till dominerande del är förlagd till kvällar, nätter och tidig morgon.

Biologisk bärformåga och förutsättningar för vargstammens utbredning i Sverige i framtiden

Vargen är en extrem generalist, alltså ett djur som kan anpassa sig till och leva under mycket varierande omständigheter. Näst efter människan och rödräven är vargen det landdäggdjur som haft den största geografiska utbredningen på jorden. Att vargen bara trivs i ren vildmark är en modern myt. I både Nordamerika och Europa finns det vargar som lever och förökar sig i utkanterna av städer lika stora som Göteborg och Malmö.

En förutsättning för vargens etablering är att det finns tillräckligt med föda. Enligt avskjutningsstatistiken för älg och rådjur i Sverige och Norge finns det tillräckligt med vilda bytesdjur för att försörja vargar över hela Skandinavien om man räknar med revir lika stora som idag, det vill säga i genomsnitt 1000 km² (100 000 ha).

I vissa delar av Skandinavien är sannolikheten för vargetablering större än i andra. I Nordamerika har man försökt förutsäga vilka områden som har störst sannolikhet att få en fast vargstam. Dessa förutsägelser har visat sig stämma väl överens med verkligheten. För att försöka förutsäga vilka delar av Skandinavien som har störst sannolikhet att få fasta etableringar av varg i framtiden har vi jämfört områden med etablerade vargrevir med omkringliggande områden utan vargetablering (Karlsson m fl 2004, Karlsson m fl 2007). De senare områdena ligger således inom normala spridningsavstånd för varg dvs de hade kunnat ta sig dit om de så önskat. Modellen är huvudsakligen baserad på tätheten av tätorter och vägar och bygger på data utanför renskötselområdet (dels eftersom den huvudsakliga utbredningen av varg hittills har legat utanför detta område och dels eftersom andra förutsättningar gäller för etablering av varg i renskötselområdet ur ett förvaltningsperspektiv). När vi testat modellens kriterier och förutsägelser

på befintliga revir har de hitintills visat sig stämma i nio fall av tio. Resultaten visar att vargarna inte väljer områden beroende på tätheter av älg och rådjur (Karlsson m fl und. tryckn.). Vidare undviker vargarna att etablera sig i områden med högre täthet av främst större vägar, stora öppna ytor samt större ansamlingar av hus (mindre byar och samhällen). Om man däremot studerar hur vargarna utnyttjar olika typer av habitat på revirnivå så visar resultaten att mindre skogsvägar utnyttjas i större utsträckning än vad som kan förväntas av slumpen under sommartid (Hamre 2006). Eftersom vargarna normalt tillryggalägger ca 20 km per dygn så innebär ett utnyttjande av skogsvägar ett energisparande beteende vid förflyttningar. Eftersom situationen på många sätt är annorlunda i renskötselområdet, kan vi dock inte anta att modellen också gäller för renskötselområdet.

I Sverige utanför renskötselområdet bedömer vi idag, baserat på naturgivna förutsättningar och infrastruktur, att 80 % av ytan har en hög sannolikhet för vargetablering (Figur 35). Detta innebär att det skulle finnas plats för ca 200 vargrevir, motsvarande ungefär 1200 stationära vargar.

När det gäller extrema generalister som vargar, vilka inte har några speciella biotopkrav, men som är kontroversiella ur mänsklig synpunkt, är betydelsen av människors attityder en viktig faktor. I praktiken kommer vargarnas antal och utbredning att styras av den sociala bärformågan dvs hur vi ser på förekomsten av varg och därmed hur förvaltning i form av jakt kommer att utformas. Preliminära resultat visar att människors attityder idag till stor del styrs av närheten till etablerade vargrevir så att acceptansen för varg minskar med närheten till befintliga vargrevir (Karlsson m fl 2007).

Skugga för människan

Att vargen anpassar sig till att leva i befolkade områden medför även ett annat problem, nämligen rädsla för angrepp på människor. Vi vet från historisk dokumentation och från andra delar av världen att varg kan angripa, skada och döda människor (Linell & Bjerke 2003). En noggrann genomgång av faktiska angrepp på människor visar att dessa kan indelas i fyra olika typer av vargangrepp:

- 1) angrepp av rabiessmittade vargar,
- 2) tillvänjning eller habituering dvs när vargen mister sin rädsla för människor,
- 3) försvarsangrepp, där vargen har angripit människor till följd av olika typer av provokationer,
- 4) extrema socio/ekonomiska situationer med hög fattigdom och extrem exponering av t.ex. barn parallellt med brist på naturliga bytesdjur som tvingar vargen att leva huvudsakligen på boskap och mänskligt avfall.

Hantering, eller snarare förhindrande, av vargens habituering till människan är en utmaning i den framtida förvaltningen av varg i Skandinavien. Problem med närgångna vargar kan uppstå vid en felaktig förvaltning. I extremfall kan habituerade individer bli en potentiell fara för människor. För att värdera enskilda vargars beteende i situationer där de upplevts som närgångna eller hotande, måste vi skaffa oss bättre kunskap om var gränsen mellan ”normalt” och ”onormalt” beteende hos vilda vargar går. Vissa studier av dessa aspekter har redan gjorts.

Beteende hos varg vid möten med människa

En metod att studera vargpopulationens skygghet för människan är experiment där man utsätter vargar för mänsklig provokation genom att närma sig dem i deras egen miljö och noggrant

registrera deras reaktion. Det skandinaviska vargforskningsprojektet och Viltskadecenter har genomfört ett antal försök av denna typ på sändarförsedda vargar. Dessa försök kan i framtiden användas för jämförelser av vargens beteende vid olika tidpunkter i populationens utveckling och efter olika typer av förvaltningsåtgärder som tex jakt.

Totalt genomfördes två olika studier omfattande totalt 160 försök där vargens skygghet (flyktavstånd, flyktsträcka) efter mänsklig störning registrerades. Försöken utfördes i 11 olika vargrevir fördelade på 6 flockar, tre revirmarkerande par och två ensamma stationära vargar under perioden 2001 - 2002. I den ena studien gjordes 34 provokationer. Vargarna flydde för den annalkande människan i samtliga fall. Genomsnittligt flyktavstånd var 100 m, men avståndet varierade mellan 17 och 310 meter (Karlsson m fl 2004). Vindstyrkan var den mest avgörande faktorn för flyktavståndet, de kortaste avstånden fick man vid stark vind, då vargarna förmodligen inte hörde den annalkande människan förrän hon var mycket nära. I ca 40 % av försöken tog vargarna en ny lega inom 800 m från störningsplatsen inom en timme efter den aktuella störningen och i 95 % av fallen inom 2 km från störningsplatsen. I några fall gjordes försök att gå in på vargar som låg vid slaget byte men detta resulterade inte i några avvikande resultat jämfört med de andra fallen. Man fann heller inga skillnader om människan var utrustad med hund i band eller ej eller om försöken utfördes under dag eller natt.

I den andra studien (Wam 2002) uppmättes vargens toleransavstånd (minsta avstånd innan vargen avvek från legen) vid mänsklig störning (annalkande människa) och denna varierade från 35 - 488 meter (medel 257 ± 125 meter). I 123 fall avlägsnade sig vargen omedelbart efter upptäckten av mänsklig närvaro. Vi två tillfällen då vargarna utsattes vid störning vid en sk samlingsplats för valparna (rendezvous plats) stannade den vuxna tiken kvar utan att gå undan. Vid inget av fallen uppvisade någon av vargarna aggression mot människan som utförde störningen. Närvaron av små valpar resulterade i längre toleransavstånd jämfört med då valparna var stora nog att följa med de vuxna vargarna. Medvind (från den annalkande personen) resulterade i dubbelt så långa flyktsträckor som vid motvind. I genomsnitt var de störda vargarna aktiva i 8 ± 3 minuter efter störningen.

Sammanfattningsvis kan man säga att annalkande människa inte utgjorde någon stark störning för vargarna, att människor kan komma nära vargar innan dessa upptäcker människan och reagerar och att detta avstånd ofta är beroende av de aktuella vindförhållandena. Vargar kan dock sannolikt uppträda annorlunda då de blir uppsökta av en människa, jämfört med då de själva har kontroll över situationen och närmar sig människor eller bebyggelse på eget initiativ. Det går alltså inte att med stöd av denna undersökning klassificera en varg, som rört sig nära bebyggelse eller liknande, som onormalt oskygg.

Potentiella faror med habituering och några rekommendationer

Vargens skygghet för människor är ett resultat av att dessa uppfattas av vargen som en fara. Vargar som under längre tid exponeras för människor utan att detta resulterar i ett fysiskt obehag kan mista sin naturligt nedärvda skygghet dvs habitueras. En sammanställning över dokumenterade fall av incidenter mellan varg och människa i Alaska och Kanada under 1900-talet tyder på en ökande trend under de senaste 35 åren (McNay 2002). Habituering bland vilda vargar var en bidragande orsak till flertalet av dessa incidenter. Resultaten visar att risken att angripas av vilda, icke-habituerade vargar är mycket liten. Iakttagelser från vissa områden indikerar att skyggheten för människan i lokala vargpopulationer är relaterad till förekomsten av jakt på varg.

Försöken med att mäta vargens skygghet för människan i Skandinavien visar på skillnader i beteende både mellan olika vargindivider och mellan olika situationer (försök). Vargar som

uppträder i närheten av mänskliga aktiviteter och strukturer (ex. bebyggelse) har inte nödvändigtvis förlorat sin skygghet för människan. Vargar besitter sannolikt en kapacitet att hela tiden värdera olika typer av situationer huruvida dessa skall uppfattas som farliga/hotfulla eller ej.

För Skandinavien innebär detta att ingen av de faktorer som associeras med vargangrepp föreligger för närvarande. Rabies finns inte dokumenterad i Skandinavien sedan mycket lång tid. Det är sannolikt att vargen i framtiden kommer att kunna jagas (legalt) och förvaltas (kontrolleras) genom bl a en selektiv jakt som inriktas på särskilt oskygga individer vilket torde förhindra habituering. Tillgången på bytesdjur för vargen är mycket god, och dagens sociala och ekonomiska situation är inte heller sådan att den försätter människor i högrisksituationer såsom förekommer i delar av Asien. Linell & Bjerke (2002) sammanfattade ett antal rekommendationer, som förhoppningsvis kan hjälpa till att minimera risken för incidenter mellan människa och varg;

1. Se till att vargen bibehåller sin *naturliga skygghet* för människan. Den varg som mister sin skygghet för människan eller på annat sätt uppträder aggressivt bör tas bort från beståndet. En välreglerad jakt kan vara ett sätt att upprätthålla vargens skygghet för människan;
2. Tillgången på *naturliga (vilda) bytesdjur* för vargen är mycket god i Skandinavien. Det är viktigt att förvaltningen av hjortviltsbestånden bidrar till att denna situation upprätthålls, vilket betyder att vargens predation på hjortviltet bör inkorporeras i förvaltningsplanerna;
3. Förekomst av *åtel och slaktavfall* bör undvikas eftersom vargar kan lära sig att utnyttja denna födokälla och förknippa denna med människan;
4. Förvaltningsmyndigheter bör etablera åtgärdsplaner som kan verkställas när en varg mister sin skygghet för människan eller uppträder aggressivt. Dessa planer bör koordineras med de åtgärder som gäller för andra stora rovdjur.

Försök med skrämselförsök av varg

Viltskadecenter (VSC) i Sverige har vid tre tillfällen utfört sk skrämselförsök på radiomärkta vargar. Ett av dessa försök avsåg den sk "Tärnsjövargen" vilket var en 1-åring vargtik som utvandrade från Filipstadsreviret till trakten av Tärnsjö i Västmanland. Denna vargtik uppvisade ett relativt oskyggt beteende mot människor under sommaren 1999. Ett skrämselförsök genomfördes under sju dagar då tiken vid tre olika tillfällen utsattes för knallskott avfyra från en signalpistol. Vargens beteende mot människor registrerades även under en uppföljningsperiod någon vecka senare och visade att skyggheten hade ökat något.

Ett annat försök blev genomfört på den vuxna reproducerande hanen i Dals-Ed flocken i Västra Götaland. Denna hane hade innan försökens början ett toleransavstånd till människan på 85 meter vilket i jämförelse med tidigare störningsförsök var i det kortare intervallet men inom den funna variationen mellan individer. Samma försöksupplägg som med Tärnsjötiken genomfördes och vargen blev vid tre tillfällen beskjuten med knallskott. Uppföljningen visade att även för denna varg tycktes skyggheten för människa ha ökat till viss del efter skrämselförsöken. I Ringvattnet i Jämtland kunde ingen effekt av skrämselförsök påvisas.

Sammantaget efter de begränsade erfarenheter av skrämselförsök på skandinaviska vargar som genomförts vet vi alltför lite för att med säkerhet kunna säga om detta är en användbar metod. En viktig fråga är dock hur länge en sådan initialt ökad skygghet varar. I dagsläget finns alltför begränsade erfarenheter från denna typ av förvaltningsåtgärd för att dra några slutsatser om detta

samt om metodens generella användbarhet för att öka eller bibehålla vargens skygghet för människor.

Skador på tamdjur

Trots en mycket god tillgång på vilda bytesdjur i Skandinavien dödar vargen årligen tamdjur och hundar. I takt med att vargstammen ökar i antal och utbredning så ökar även antalet dödade tamboskap och hundar. Detta faktum är sannolikt den viktigaste källan till konflikter mellan vargen och människan i Skandinavien såväl som på många platser i världen där vargen förekommer. Av tamdjur (ej ren) är det oftast får som dödas men enstaka angrepp på nöt förekommer.

I den svenska budgetpropositionen anger regeringen vilka medel som får användas för viltskador. För år 2007 var det 86,8 miljoner kronor som fördelades till myndigheterna. Sametinget (46 miljoner, samt 3 miljoner öronmärkta för inventering av rovdjur) och Naturvårdsverket (36,8 miljoner). Sametinget fördelade medlen till landets 51 samebyar och Naturvårdsverket fördelade sin del till länsstyrelserna. Av de medel som länsstyrelserna förfogade över gick ca 25 miljoner kronor till ersättningar och förebyggande åtgärder till enskilda fiskare för skador orsakade av säl.

2013 beviljade länsstyrelserna i Sverige bidrag om totalt 14 776 000 kr för åtgärder som syftar till att förebygga skador av rovdjur. Den sammanlagda ersättningen beviljad av länsstyrelserna för skador orsakade av stora rovdjur på tamdjur 2013 uppgick till 2 354 000 kr. Av dessa gick 339 530 kr (14 %) till skador av björn, 467 934 kr (20 %) till skador av lodjur, 1 535 571 kr (65 %) till skador av varg och 13 000 kr (0,1 %) till skador där det inte gick att avgöra vilken av ovanstående rovdjursarter som varit inblandad. För en mer fullständig redovisning av vargens skadebild hänvisar vi till Viltskadecenter (Viltskadestatistik 2007).

Under perioden 1997 – 2013 har det totala antalet tamdjur angripna av varg i Sverige varierat mellan 22 st (år 1998) och 493 st (år 2009) (Figur 36a). Under 2013 angreps totalt 449 tamdjur (får och nöt) av varg. I Norge har det totala antalet tamdjur angripna av varg varierat mellan 56 (2006) och 625 (2002) (Figur 36 b). Under 2013 angreps totalt tamdjur i Norge, nästan enbart får.

Att vargar dödar hundar är inget unikt för Skandinavien men det som är speciellt är att vi här har en tradition att jaga med lösa hundar vilket är relativt ovanligt i andra delar av världen. Under perioden 1997 - 2013 har det totala antalet angripna hundar av rovdjur varierat mellan noll (1997) och 70 (2009) (Figur 37a). Av de 70 hundar som attackerades av fredade rovdjur under 2009 angreps 46 (66 %) av varg. År 2013 angreps 29 hundar av varg i Sverige. I Norge har antalet hundar dödade av varg varierat mellan 1 (1997) och 12 (2002). År 2013 dödades 3 hundar av varg i Norge (Figur 37b).

Referenser

- Alfredéen A-C. 2006. Denning behaviour and movement pattern during summer of wolves *Canis lupus* on the Scandinavian Peninsula. Examensarbete Nr 164 i Naturvårdsbiologi, Inst. för Naturvårdsbiologi, Sveriges lantbruksuniversitet.
- Arnemo, J. M., Ahlqvist, P., & Segerström, P. 2004. Biomedical Protocol for Free-ranging Gray Wolves (*Canis lupus*) in the Scandinavian Wolf Research Project. The Norwegian School of Veterinary Science, Tromsø, Norway. Unpublished report. 6 pp.
- Aronson, Å., & Sand, H. 2004. Om vargens utveckling i Skandinavien under de senaste 30 åren. *Skogsvilt III*: 47-53.
- Bangs E. E., S. H. Fritts, J. A. Fontaine, D. W. Smith, K. M. Murphy, C. M. Mack, and C. C. Niemeier. 1998. Status of gray wolf restoration in Montana, Idaho, and Wyoming. *Wildl. Soc. Bull.* 26: 785–798.
- Bensch, S., H. Andrén, H-C. Pedersen, H. Sand, D. Sejberg, B. Hansson, M. Åkesson, P. Wabakken and O. Liberg 2006. Selection for Heterozygosity Gives Hope to a Wild Population of Inbred Wolves. *PLoS ONE* 1(1): 1-7.
- Bernelind T. 2006. Winter prey selection of moose (*Alces alces*) by Scandinavian wolves (*Canis lupus*). Examensarbete Nr 163 i Naturvårdsbiologi, Inst. för naturvårdsbiologi. Sveriges Lantbruksuniversitetet.
- Brainerd, S. M.O. Liberg, H. C. Pedersen, H. Sand, P. Wabakken och N. E. Eide 2003. Del III. Förlust av alfaindivider i en vargflock – effekter på flock-dynamik och reproduktion”ur rapporten ”Varg – Beståndsdynamik, livskraft och effekter av uttag”. NINA Fagrapport 61: 89ss. Red. H. C. Pedersen, S. M. Brainerd, O. Liberg, H. Sand och P. Wabakken. 2003.
- Chapron, G., Legendre, S., Ferrière, R., Clobert, J. & Haight, R.G. (2003): Conservation and control strategies for the wolf (*Canis lupus*) in western Europe based on demographic models. *Comptes Rendus Biologies* 326:575-587.
- 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.
- Ebenhard 1999. Den skandinaviska vargpopulationen: en sårbarhetsanalys. Sid. 45-54 i Ebenhard, T. & Höggren, M. (red.) Livskraftiga rovdjursstammar. CBM:s Skriftserie 1. Centrum för Biologisk Mångfald, Uppsala.
- Ebenhard 2000. Population viability analysis in endangered species management: the wolf, otter and peregrine falcon in Sweden. *Ecological Bulletins* 48:143-163.

- Eriksson T. 2003. Winter activity patterns and behaviour during handling time in the re-establishing wolf population on the Scandinavian peninsula. Examensarbete i Naturvårdsbiologi, Inst. för naturvårdsbiologi. Sveriges Landbruksuniversitetet.
- Fuller, T.K., Mech, L.D. & Cochrane, J.F. 2003. Wolf population dynamics. Sid. 161-191 i Mech, L.D. & Boitani, L. (Eds.) *Wolves – behaviour, ecology, and conservation*. University of Chicago Press. Chicago & London.
- Gustavsen, C. R. 2002. Intensivstudie av radiomerket ulv i Østfold mai 2000 - oktober 2001. Områdebruk og forflytningsmønster gjennom året. Hovedfagsoppgave ved UMB, 57s.
- Hamre O. 2006. Spatial and temporal use of forest roads by wolves in Scandinavia during summer. Master of Science thesis, Faculty of Science, Department of Biology University of Tromsø, N-9037 Tromsø.
- Johnsson, M. & Ebenhard, T. 1996. Den skandinaviska vargpopulationen: en sårbarhetsanalys. Rapport från Världsnaturfonden WWF Nr 1:96.
- Karlsson, J., Sand, H. & Kjellander, P. 2000. Intensivstudier av sänderförsedda vargar under sommaren/hösten 1999. Viltskadecenter, Grimsö, pp. 18.
- Karlsson, J., Eriksson, M., & Liberg, O. 2004. Hur rädda är vargar för människor? Skogsvilt III, Grimsö forskningsstation, Sverige.
- Karlsson, J., Andrén, H. & Sand, H. 2004. Vad bestämmer antalet vargar och deras utbredning i framtiden? Skogsvilt III, Grimsö forskningsstation, Sverige.
- Karlsson J., H. Brøseth, H. Sand & H. Andren 2007. Predicting occurrence of wolf territories in Scandinavia. *J. Zoology*, London. 272:276-283.
- Karlsson J. and M. Sjöström 2007. Human attitudes towards wolves, a matter of distance. *Biological Conservation*, Volume 137:610-616.
- Knappworst U. 2006. Territorial variation in the wolves' diet? – A comparison of 11 territories in Sweden. Diplomarbete. Naturvårdsbiologi, Inst. för naturvårdsbiologi. Sveriges Landbruksuniversitetet.
- Kojola I., Aspi J., Hakala A., Heikkinen S., Ilmoni C. & S. Ronkainen 2006. Dispersal in an expanding wolf population in Finland, *Journal of Mammalogy*, 87(2):281–286, 2006
- Kreeger T.J. 2003. The internal wolf: Physiology, Pathology and Pharmacology. Sid. 192-217 i Mech, L.D. & Boitani, L. (Eds.) *Wolves – behaviour, ecology, and conservation*. University of Chicago Press. Chicago & London.
- Liberg O. 2005. Genetic aspects of viability in small wolf populations with special emphasis on the Scandinavian wolf population. Report from an international expert workshop at Färna Herrgård, Sweden 1st – 3rd May 2002, The Swedish Environmental Protection Agency, Report no. 5436.

- Liberg, O., Andrén, Pedersen, H-C., Sand, H., Sejberg, D., Wabakken, P., Åkesson, M., & Bensch, S. 2005. Severe inbreeding depression in a wild wolf (*Canis lupus*) population. *Biology Letters* 1:17-20.
- Liberg, O., Bensch, S., Sand, H., Wabakken, P., Sejberg, D., & Pedersen, H. 2004. Släktskap och inavel i den skandinaviska vargstammen. *Skogsvilt III*: 76-85.
- Liberg O, G Chapron¹, P Wabakken, H-C Pedersen, NT Hobbs and H. Sand 2011. Shoot, shovel and shut up: cryptic poaching slows restoration of a large carnivore in Europe. *Proc. R. Soc. B*, 279: 910-915. doi: 10.1098/rspb.2011.1275
- Liberg O. & H Sand 2012. 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, Sand H, Wabakken P och H Pedersen 2008. Dödlighet och illegal jakt i den skandinaviska vargstammen. Rapport Grimsö forskningsstation och Viltskadecenter 2008. 42 sidor.
- Linnell, J. D. C. & Bjerke, T. (red.). 2002. Frykten for ulven. En tverrfaglig utredning. NINA Oppdragsmelding 722: 1 – 110.
- Mattisson, J, H Sand, P. Wabakken, V Gervasi, O Liberg, JD Linnell, GR Rauset, HC Pedersen 2013. Home range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental. *Oecologia* DOI 10.1007/s00442-013-2668-x
- McNay, M. E. 2002. Wolf-human interactions in Alaska and Canada: a review of the case history. *Wildl. Soc. Bull.* 30:831-843.
- Mech, L. D. 1970. *The wolf: the ecology and behavior of an endangered species.* Doubleday/Natural History Press, Garden City, New York, USA.
- Mech, L.D. & Boitani, L. 2003. Wolf social ecology. Sid. 1-34 i Mech, L.D. & Boitani, L. (Eds.) *Wolves – behaviour, ecology, and conservation.* University of Chicago Press. Chicago & London.
- Müller S. 2006. Diet composition of wolves (*Canis lupus*) on the Scandinavian peninsula determined by scat analyses. Diplomarbete. Naturvårdsbiologi, Inst. för naturvårdsbiologi. Sveriges Landbruksuniversitetet.
- Mörner T., H. Eriksson, C. Bröjer, K. Nilsson, H. Uhlhorn, E. Ågren, C. Hård af Segerstad, D.S. Jansson, and D. Gavier-Widén 2005. Diseases and mortality in free-ranging brown bear (*Ursus arctos*), gray wolf (*Canis lupus*) and wolverine (*Gulo gulo*) in Sweden. *J. Wildl. Diseases* 41:2098-303.

- Nilsson, T. 2004. Integrating effects of hunting policy, catastrophic events, and inbreeding depression, in PVA simulation: the Scandinavian wolf population as an example. *Biological Conservation* 115:227-239.
- Nowak R.M. 1995. Another look at wolf taxonomy. Sid 375-97 in L.N. Carbyn, S.H. Fritts & D.R. Seip editors, *Ecology and conservation of wolves in a changing world*. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Alberta.
- Palmqvist S. 2003. Territory size, activity and distance travelled by reproducing and non-reproducing wolves during summer in Scandinavia. Examensarbete i Naturvårdsbiologi, Inst. för naturvårdsbiologi. Sveriges Landbruksuniversitetet.
- Pedersen, H. C., Wabakken, P., Arnemo, J.M., Brainerd, S. M., Brøseth, H., Hjeljord, O., Liberg, O., Sand, Solberg, E., Zimmermann, B. & Wam, H.K. 2005. Rovvilt og Samfunn (RoSa). Det skandinaviske ulveprosjektet SKANDULV. Oversikt over gjennomførte aktiviteter i 2000-2004. - NINA Rapport 117 [78 pp.]
- Räikkönen J. R., A. Bignert, P. Mortensen & B. Fernholm 2006. Congenital defects in a highly inbred wild wolf population (*Canis lupus*). *Mammalian Biology* 71:65-73.
- Räikkönen J, Vucetich JA, Vucetich LM, Peterson RO, Nelson MP. 2013. What the Inbred Scandinavian Wolf Population Tells Us about the Nature of Conservation. *PLoS ONE* 8(6): e67218. doi:10.1371/journal.pone.0067218
- Sand, H., Zimmermann, B., Wabakken, P., Andrén, H. & Pedersen, H.C. 2005. Using GPS-technology and GIS-cluster analyses to estimate kill rates in wolf-ungulate ecosystems. *Wildl. Soc. Bull.* 33:914-925.
- Sand, H., Wikenros, C., Wabakken, P., & O. Liberg 2006. Cross continental differences in patterns of predation: Will naïve moose in Scandinavia ever learn ? *Proceedings B, The Royal Society of London*, 273:1421-1427, 2006.
- Sand H, Wabakken P, Zimmermann B, Johansson Ö, Pedersen HC. and O. Liberg 2008. Summer kill rates and predation pattern in a wolf-moose system: can we rely on winter estimates? *Oecologia* 156:53-64.
- Solberg, E. J., Sand, H., Linnell, J. D. C., Brainerd, S. M., Andersen, R., Odden, J., Brøseth, H., Swenson, J. E., Strand, O., & Wabakken, P. 2003. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding: Store rovdyrs innvirkning på hjorteviltet i Norge: Økologiske prosesser og konsekvenser for jaktuttak og jaktutøvelse. NINA Fagrapport 63.
- Svensson L. Wabakken P, Kojola, I, Maartmann E, Strømseth, TH, Åkesson M &, Flagstad, Ø. 2014. The wolf in Scandinavia and Finland: Final report from wolf monitoring in the 2013-2014 winter. Högskolan i Hedmark Uppdragsrapport nr. 12 – 2014; Viltskadecenter, SLU, Rapport nr. 7 – 2014
- Vilá, C., Sundqvist, A.-K., Flagstad, Ø., Seddon, J., Björnerfeldt, S., Kojola, I., Casulli, A., Sand, H., Wabakken, P. & Ellegren, H. 2002. Rescue of a severely bottlenecked wolf (*Canis*

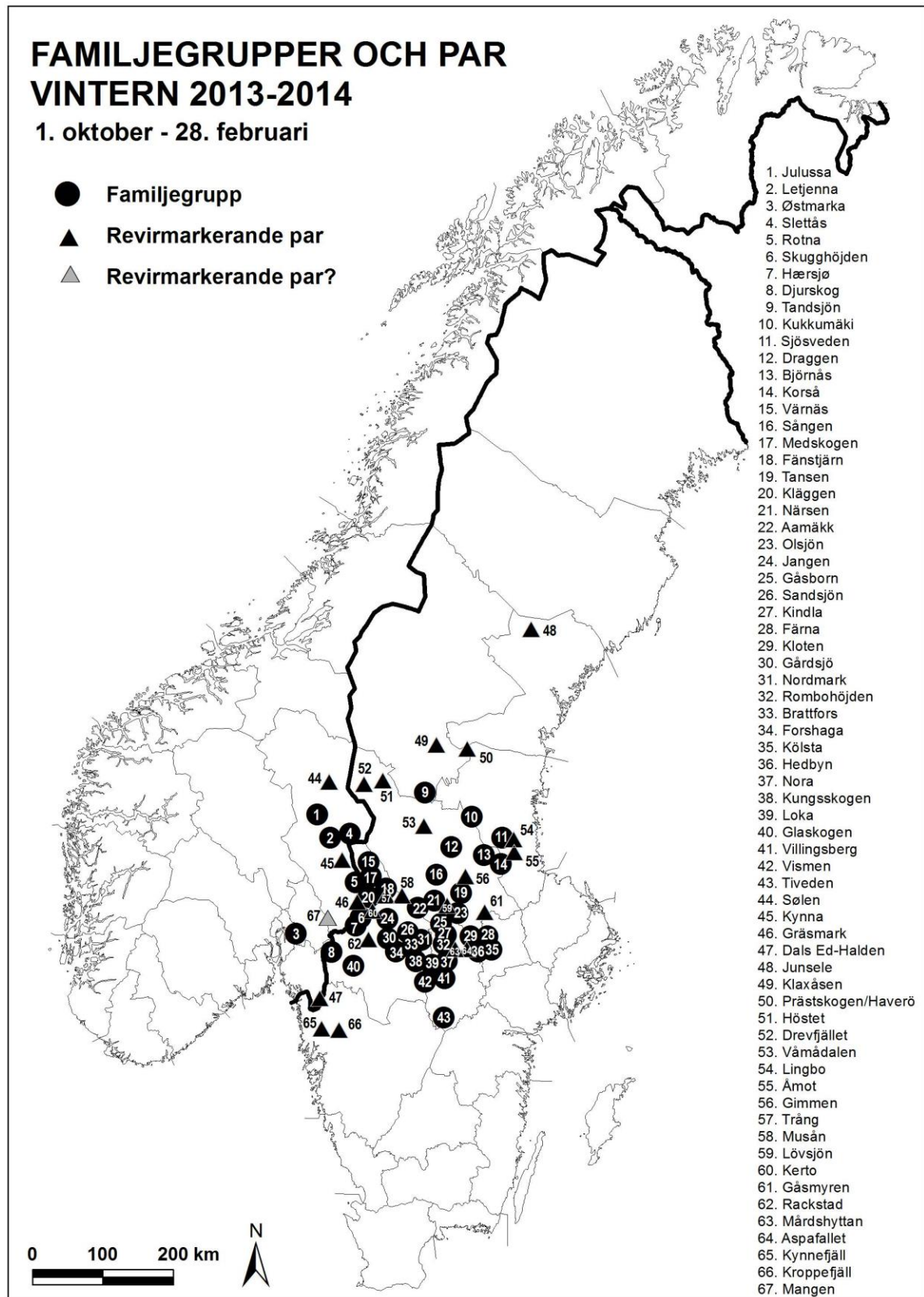
- lupus) population by a single immigrant. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 270:91-98.
- Viltskadecenter 2003. Rapport skrämselförsök, <http://www.viltskadecenter.com>
- Viltskadecenter 2005. Förlust av alfaindivider. <http://www.viltskadecenter.com>
- Viltskadecenter Viltskadestatistik 2013, <http://www.viltskadecenter.se>
- Vucetich J.A., R.O. Peterson & T.A. Waite 1997. Effects of social structure and prey dynamics on extinction risk in gray wolves. *Conservation Biology*, 11:957-65.
- Wam, H. K. 2003. Ulv og menneske - utfallet av 125 framprovoserte møter. Hovedfagsoppgave ved UMB, 31 s.
- Wabakken, P., H. Sand, O. Liberg, and A. Bjärvall 2001. The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978–1998. *Canadian Journal of Zoology* 79: 710–725.
- Wabakken P., Å. Aronson, H. Sand, T.H. Stromseth, and I. Kojola. 2005. The wolf in Scandinavia. Status report for the 2004–2005 winter. Publication Report Nr. 6-2005, Hedmark University College, Koppang, Norway.
- Wabakken, P., Aronson, Å., Strømseth, T.H., Sand, H. & Kojola, I. 2008. Ulv i Skandinavia. Statusrapport for vinteren 2005-2006. Høgskolen i Hedmark, Viltskadecenter, Grimsö forskningsstation, Vilt- og fiskeriforskningen, Oulu. Høgskolen i Hedmark Oppdragsrapport.
- Wabakken P., H. Sand, I. Kojola, B. Zimmermann, J. Arnemo, H. Pedersen & O. Liberg. 2007. Multi-stage, long range natal dispersal by a GPS-collared Scandinavian wolf. *J. Wildl. Managem.* 71(5):1631-1634.
- Wabakken P, Aronson Å, Strømseth TH, Sand H, Maartmann E, Svensson L, Flagstad O, Hedmark E, Liberg O og I Kojola 2010. Ulv i Skandinavia: Statusrapport for vinteren 2009-2010, Høgskolen i Hedmark, Oppdragsrapport nr. 4 – 2010.
- Wikenros C. 2001. Wolf kill rates and handling time of moose. Examensarbete i Naturvårdsbiologi, Inst. för naturvårdsbiologi. Sveriges Landbruksuniversitetet.
- Woodroffe, R., Cleaveland, S. Courtenay, O., Laurenson, M.K. & Artois, M. 2004. Infectious disease. Sid 123-142 i Macdonald, D.W. & Sillero-Zubiri, C. (eds.) *The biology and conservation of canids*. Oxford University Press.

Hemsidor

<http://skandulv.nina.no/>

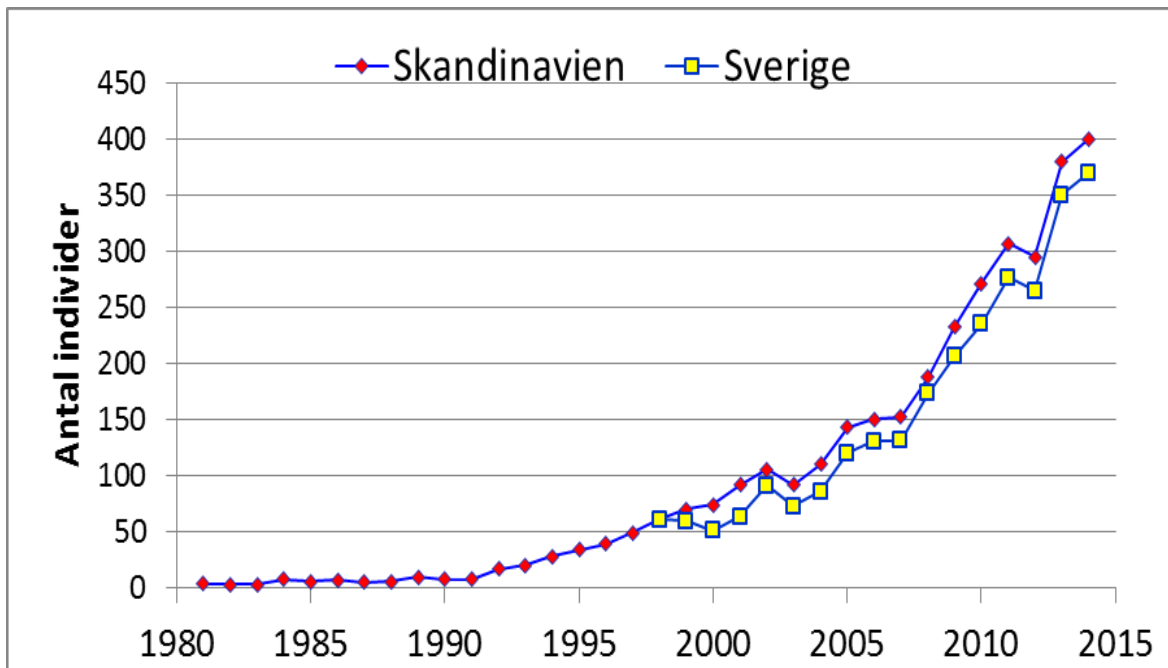
<http://www.viltskadecenter.se/>

Figurer

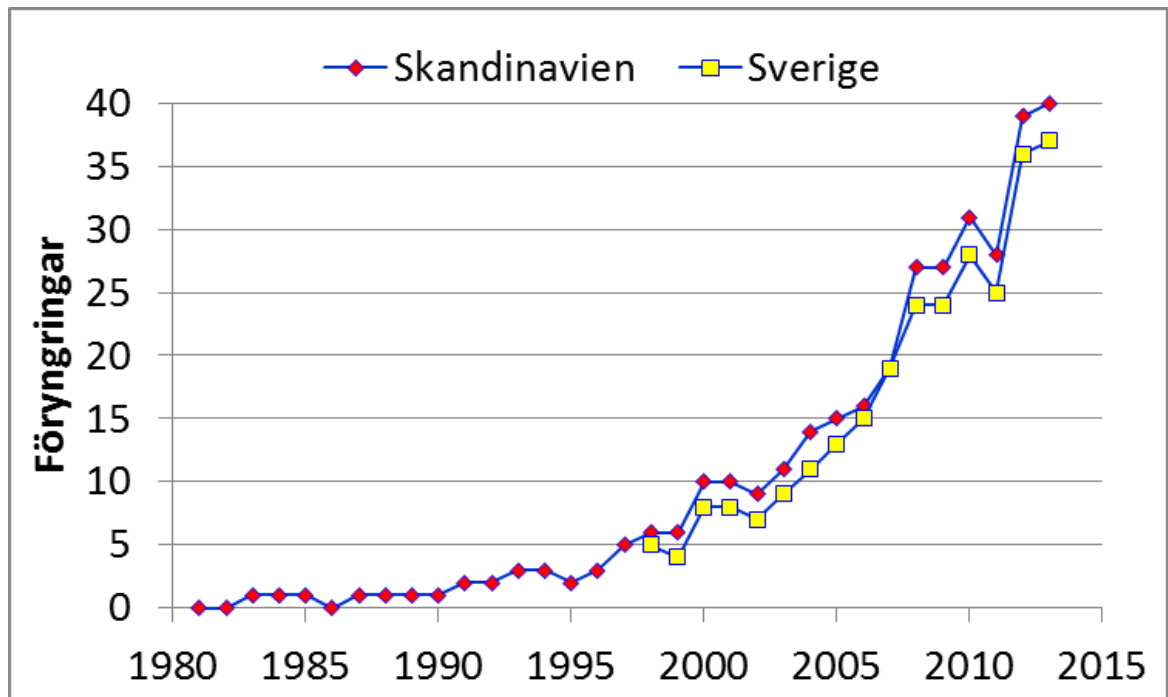


Figur 1. Utbredningen av vargflockar (familjegrupper) och revirmarkerande par i Norge och Sverige under perioden oktober-februari vintern 2013-2014 (efter Svensson m.fl. 2014)

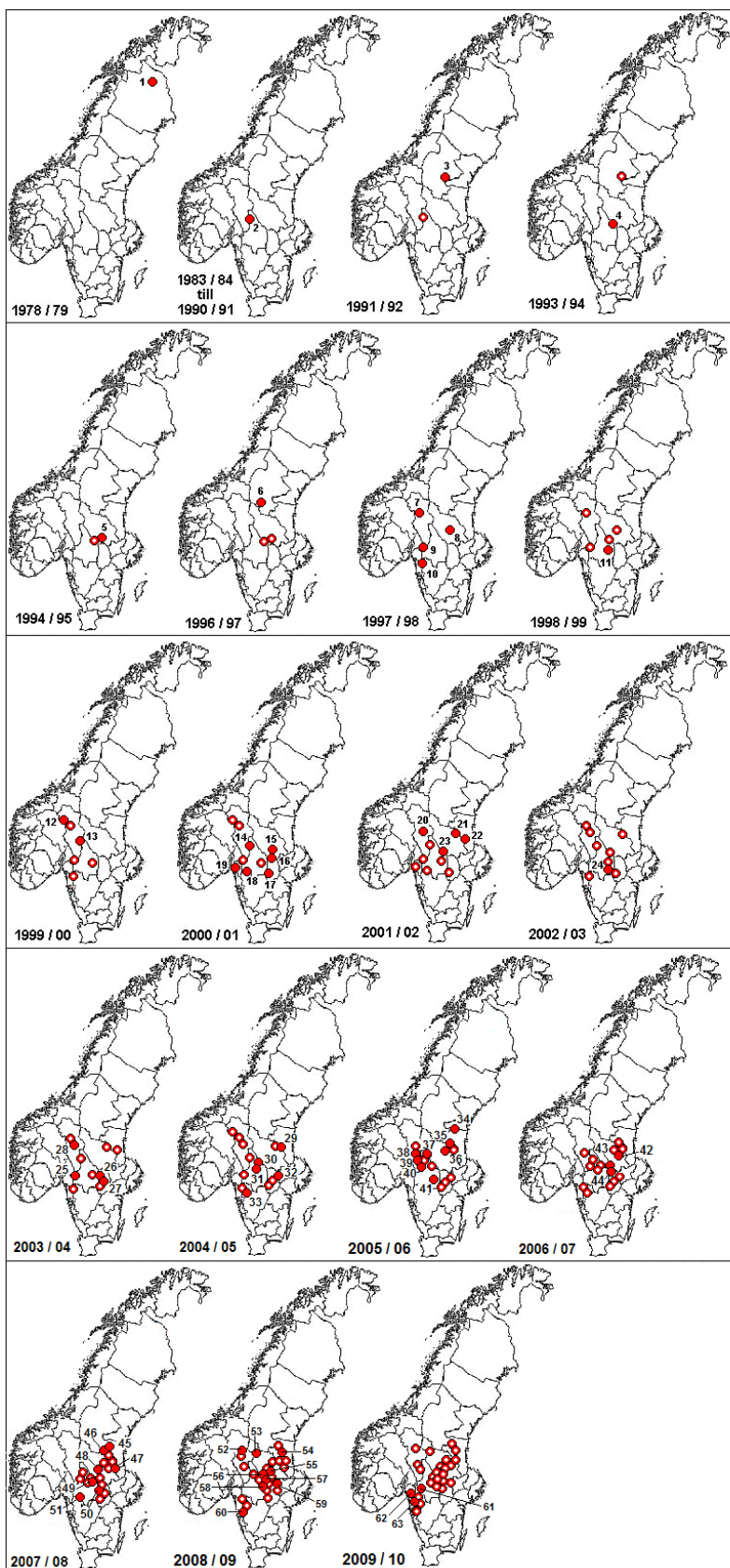
A.



B.



Figur 2. Antal vargindivider (A), och antal föryngringar (B) i Skandinavien (röd) och i Sverige (gul) under perioden 1980-2014. Antal individer är räknade som s.k. bruttosiffra, dvs antalet vargar vid vinterns början. Kända fall av vargar som dött under vintern är således ej frånräknade.

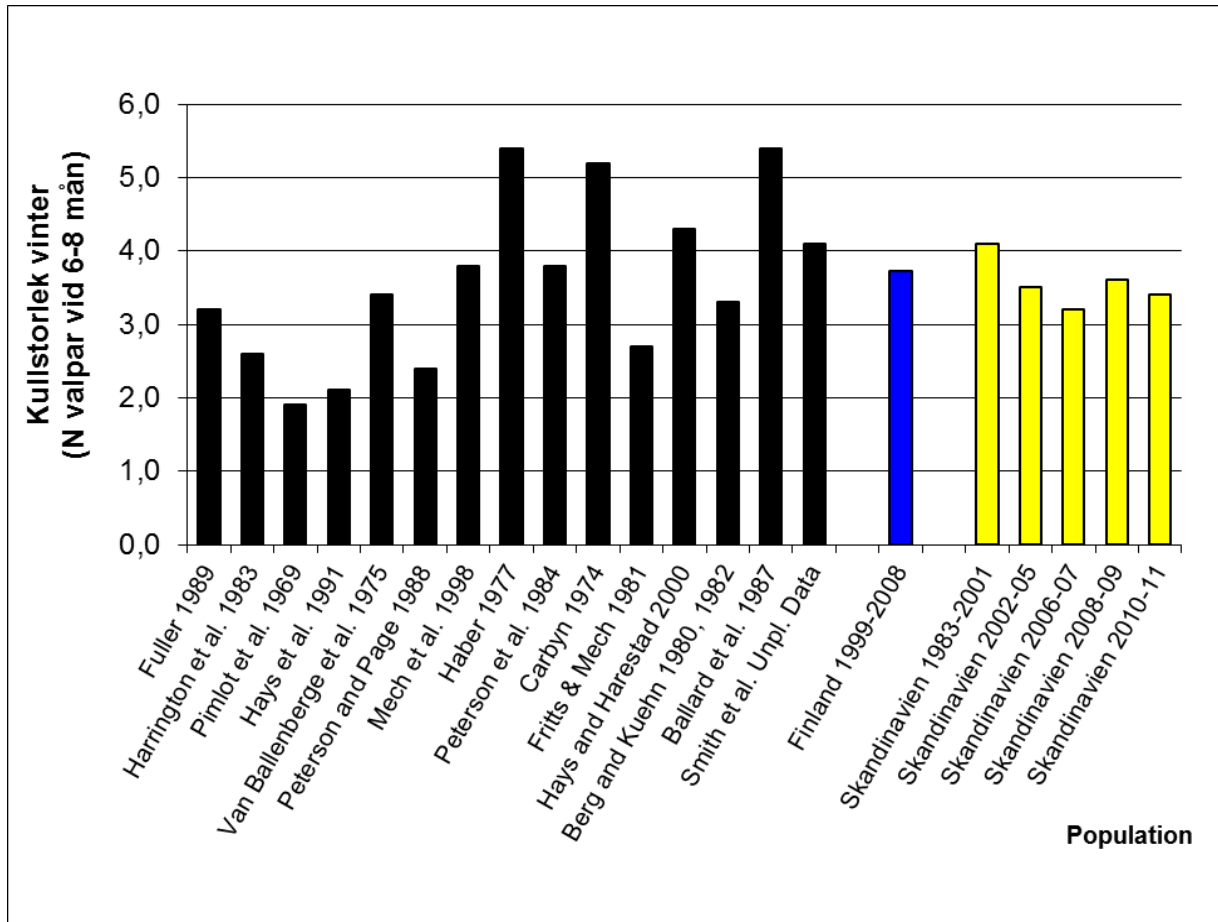


Figur 3. Geografisk och kronologisk redovisning av föryngringar av varg i Skandinavien under perioden 1978/79 – 2007/08. Röda fyllda cirklar anger nya revir med föryngring det aktuella året, medan röda ofyllda cirklar anger revir med föryngring det aktuella året men där föryngring även har skett tidigare. Numren i kartan hänvisar till listan till höger, där revirens namn och första år med föryngring redovisas.

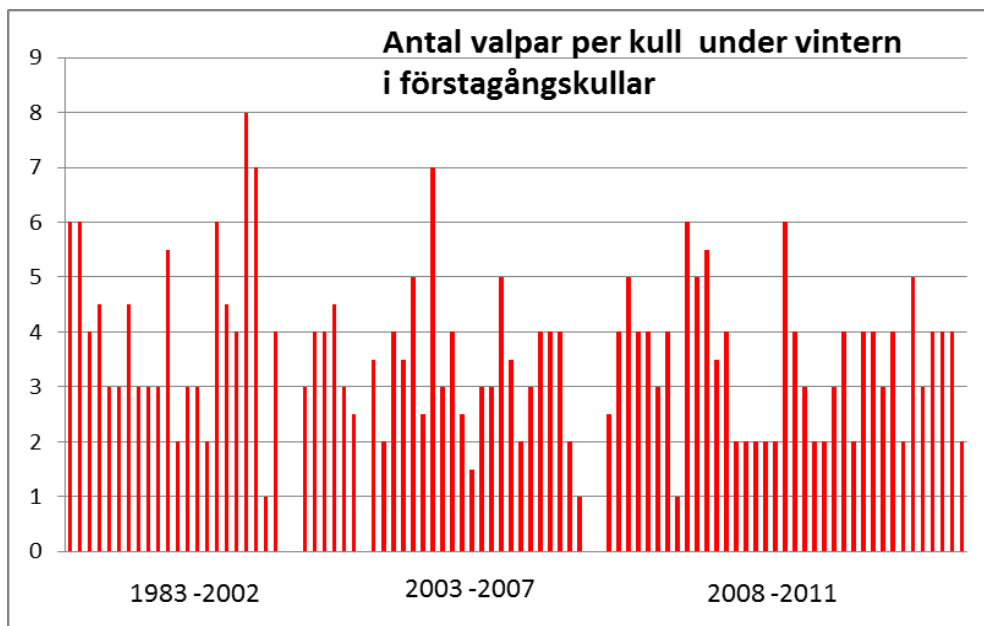
VARGSTAMMENS UTVECKLING AVSEENDE FÖRYNGRINGAR

- Revir där föryngring registrerats för första gången
- Revir där föryngring registrerats tidigare säsong/-er

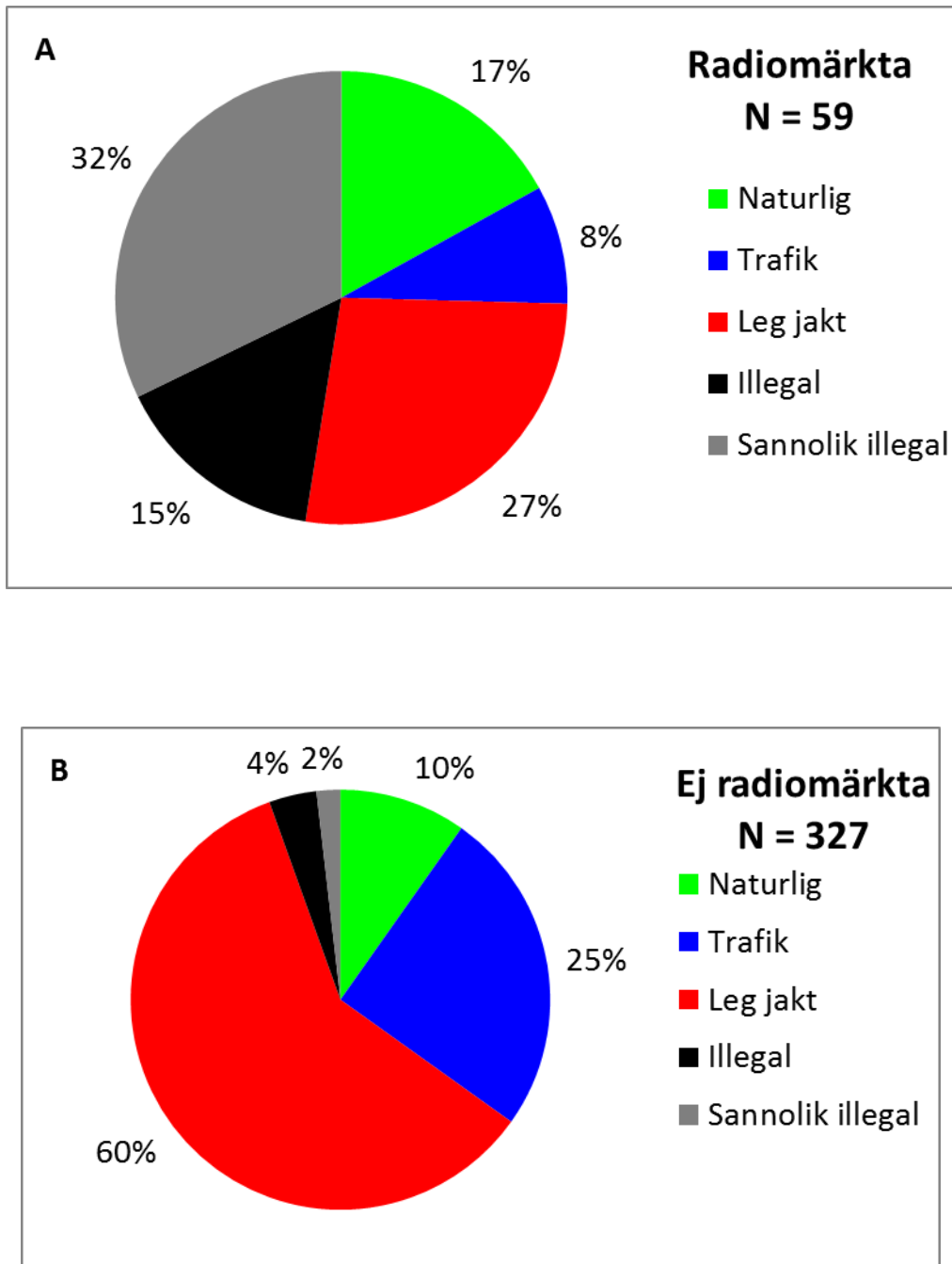
Nr	Revirmamn	Första föryngring
1	Vittangi/Ö Kiruna	1978/79
2	Nyskoga I/Torsby	1983/84
3	Gillhov/Ö Jämtland	1991/92
4	Hagfors	1993/94
5	Fredriksberg/Lindesnäs	1994/95
6	Sånfjället	1996/97
7	Koppang	1997/98
8	Leksand	1997/98
9	Ärjäng/Kongsvinger	1997/98
10	Dals Ed/Halden	1997/98
11	Filipstad	1998/99
12	Attdalen	1999/00
13	Bogringen	1999/00
14	Nyskoga II	2000/01
15	Grangärde	2000/01
16	Gravendal	2000/01
17	Hasselfors/Laxå	2000/01
18	Glaskogen	2000/01
19	Moss/Våler	2000/01
20	Gråfjell	2001/02
21	Furudal	2001/02
22	Ockelbo	2001/02
23	Tyngsjö	2001/02
24	Storfors	2002/03
25	Djurskog	2003/04
26	Stadra	2003/04
27	Kilsbergen	2003/04
28	Julussa	2003/04
29	Amungen	2004/05
30	Halgån	2004/05
31	Jängen	2004/05
32	Uttersberg	2004/05
33	Kroppefjäll	2004/05
34	Naggen	2005/06
35	Voxna	2005/06
36	Siljansringen	2005/06
37	Tisjön	2005/06
38	Kynna	2005/06
39	Rotna	2005/06
40	Gräsmark	2005/06
41	Forshyttan	2005/06
42	Långsjön	2006/07
43	Lövsjön	2006/07
44	Ulriksberg	2006/07
45	Skrälldalen	2007/08
46	Tenskog	2007/08
47	Korsån	2007/08
48	Görsjön	2007/08
49	Acksjön	2007/08
50	Loka	2007/08
51	Edsleskog	2007/08
52	Osdalen	2008/09
53	Fulufjället	2008/09
54	Galven	2008/09
55	Sängen	2008/09
56	Äppelbo	2008/09
57	Aamäck	2008/09
58	Sandsjön	2008/09
59	Kloten	2008/09
60	Bredfjället	2008/09
61	Glaskogen	2009/10
62	Linnekleppen	2009/10
63	Kynnefjäll	2009/10



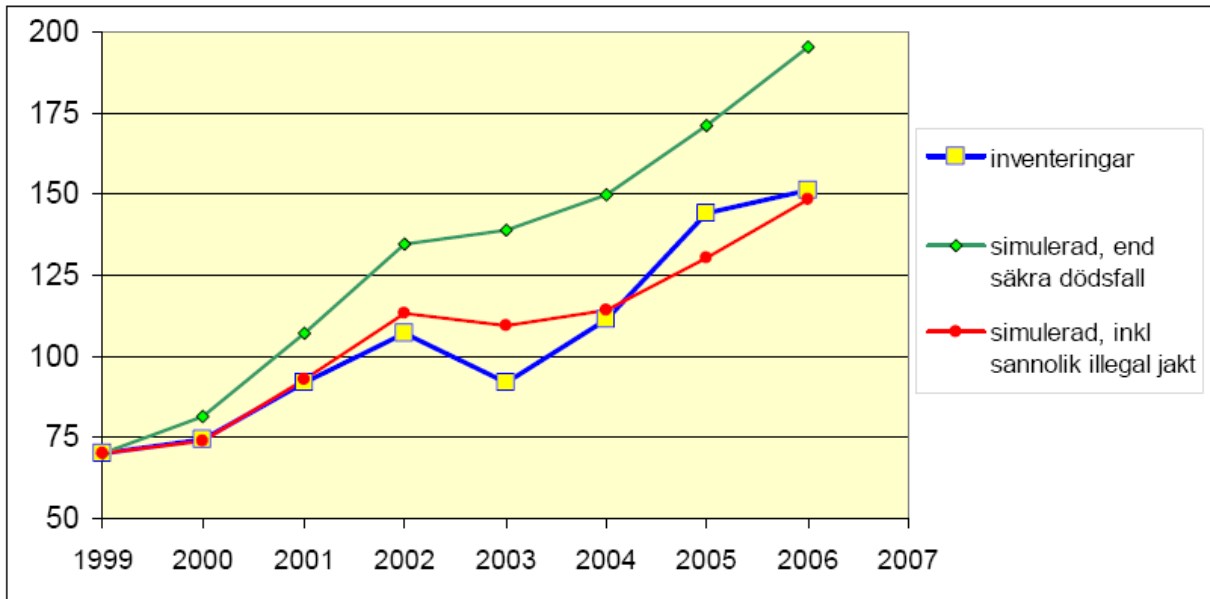
Figur 4. Kullstorleken i medeltal mätt som medelantalet valpar per flock under tidig vinter för ett antal vargpopulationer i Nordamerika (svart), i Finland under perioden 1999-2008 (blå, I. Kojola pers. kom.) och för fem olika tidsperioder i Skandinavien under perioden 1991-2011 (gul).



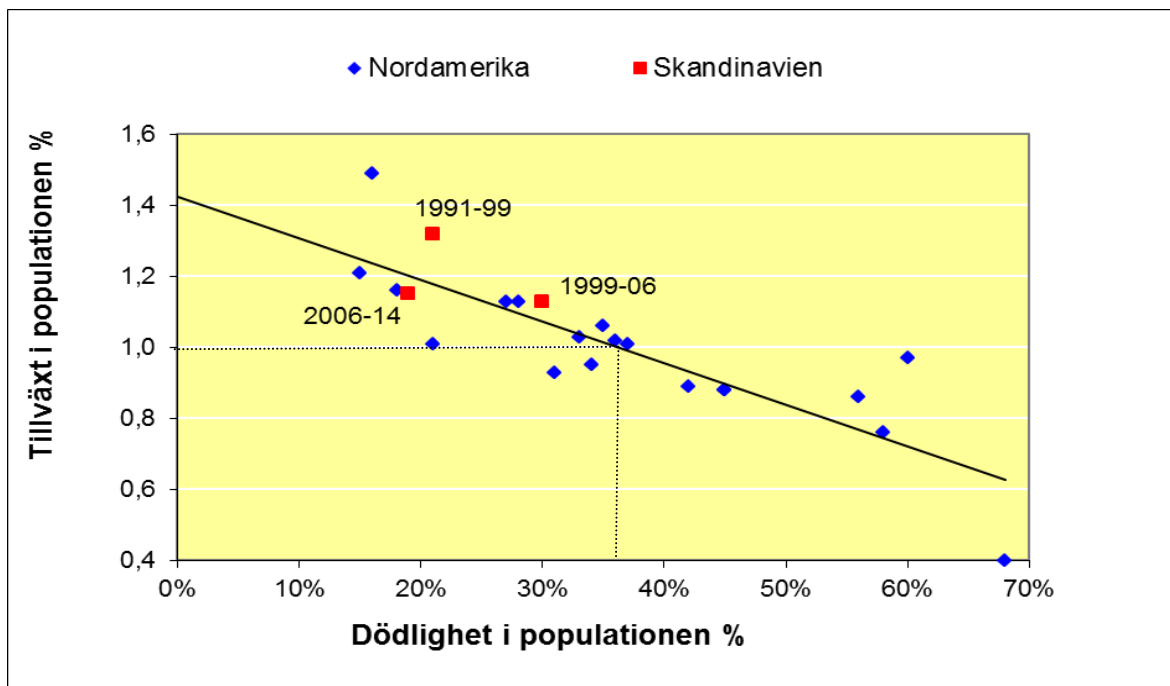
Figur 5. Antal valpar uppmätta under vinterspårningarna i Skandinavien för 88 förstfödda vargkullar uppdelade på tre perioder under tiden 1983 - 2011,



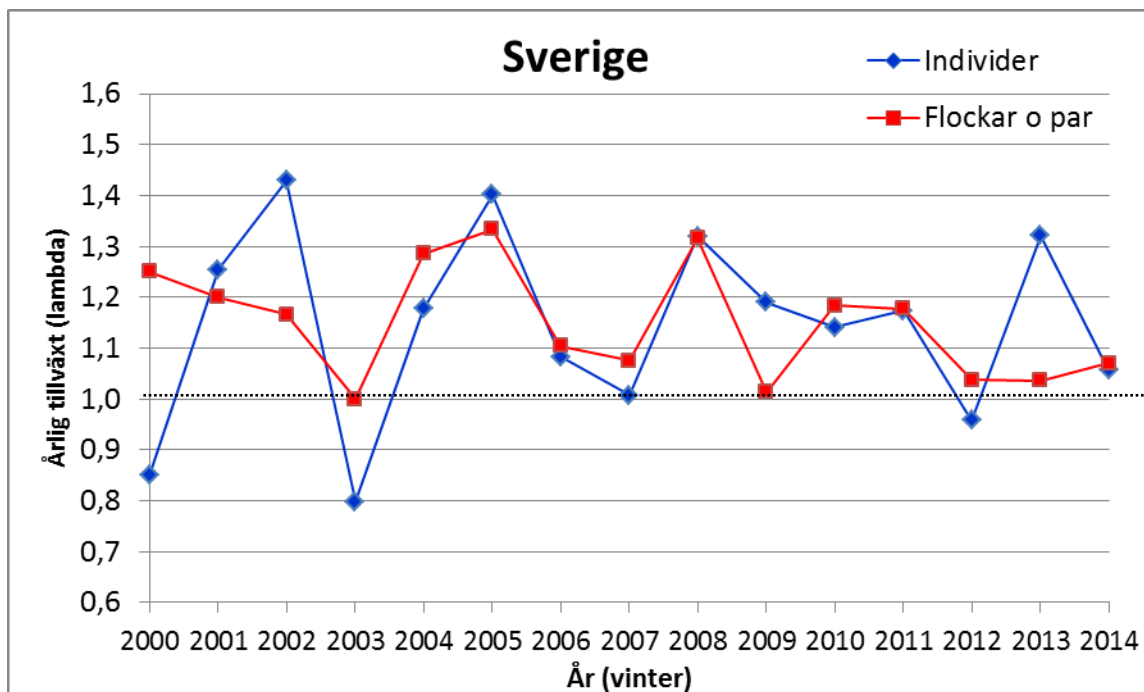
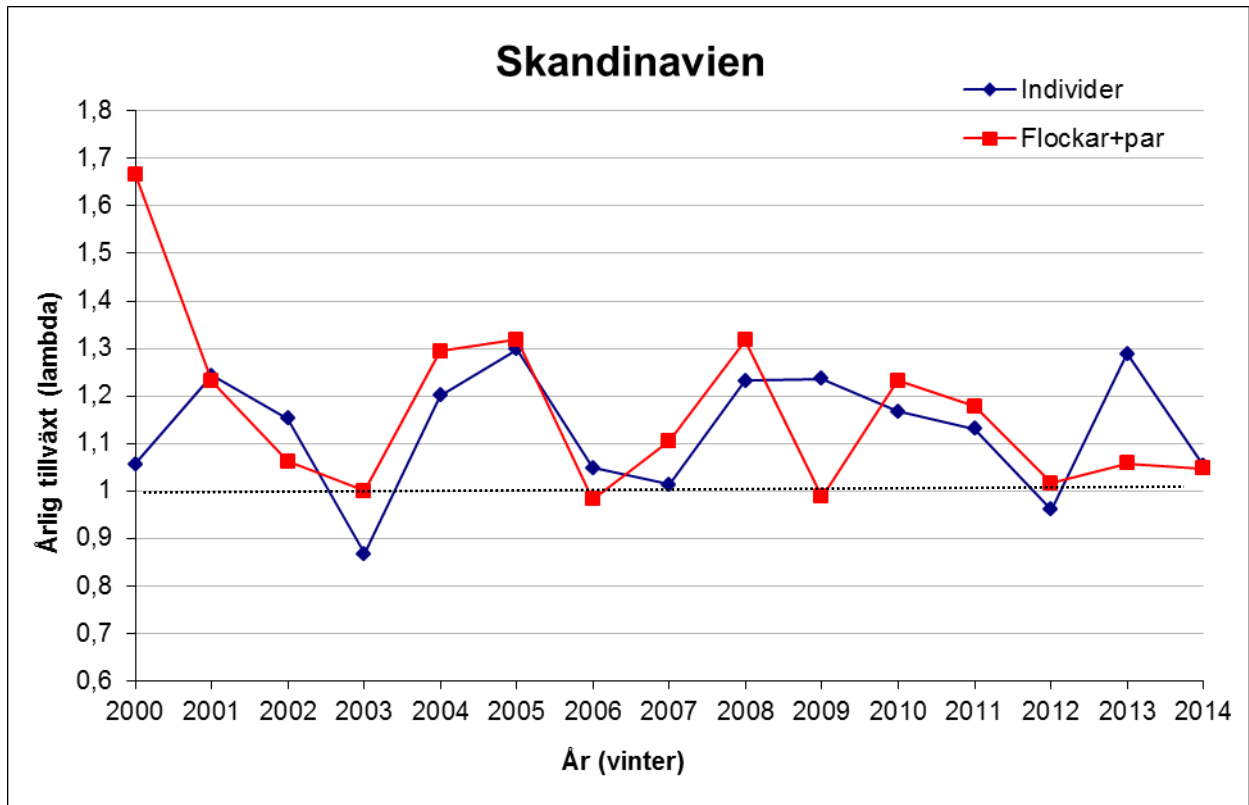
Figur 6. Fördelning på olika dödsorsaker hos 59 radiomärkta vargar med fungerande sändare vid dödsfallet (A), och hos 327 icke radiomärkta vargar eller radiomärkta vargar där sändaren slutat fungera före dödsfaller funna som fallvilt (B), under perioden 1999 – 2014.



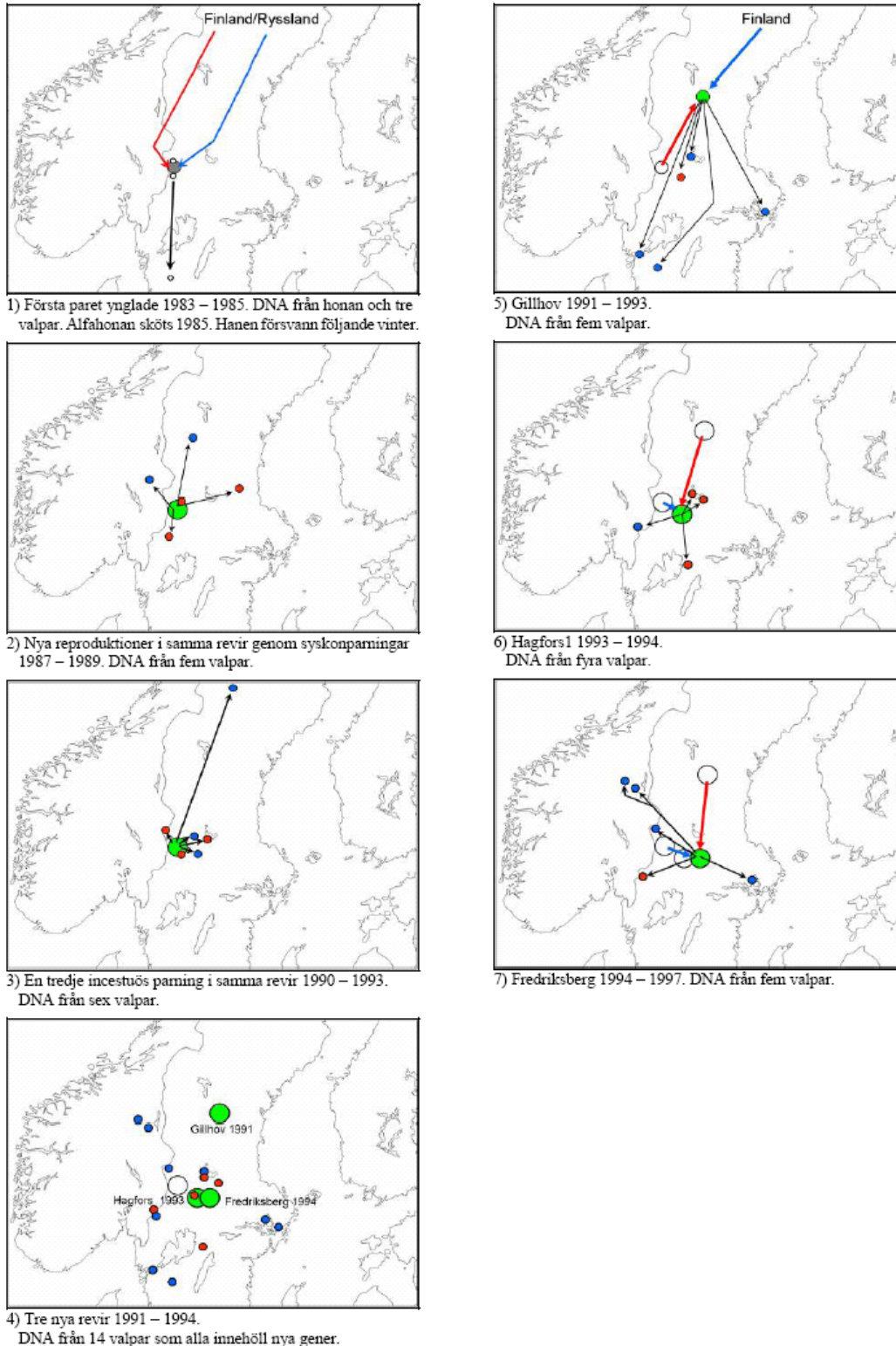
Figur 7. Simulering av populationsutvecklingen från 1999 – 2006 med två olika mått på dödlighet, jämfört med populationens utveckling fastställd genom inventeringar (blå). I den övre gröna kurvan är endast säkert fastställd dödlighet inkluderad, men observera att denna även inkluderar den säkert fastställd illegal jakten (4,3 %).



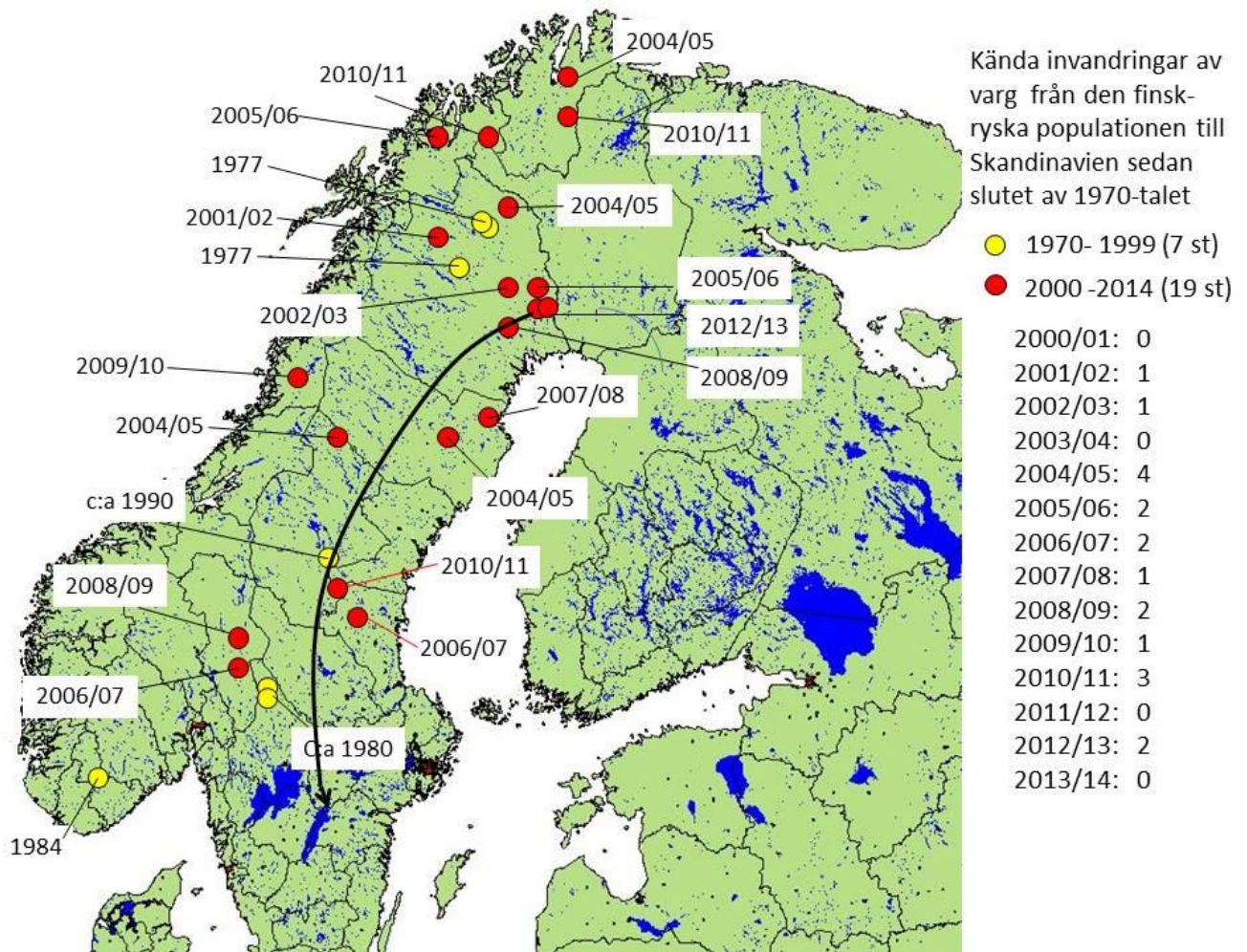
Figur 8. Dödlighet i relation till populationstillväxt för ett antal vargpopulationer i Nordamerika (blå) och för den Skandinaviska populationen (röd) under tre olika tidsperioder. Beräkningar av dödlighet och tillväxt för den första tidsperioden (1991-99) i Skandinavien baseras på inventeringsdata av antalet årliga reproduktioner i kombination med genomsnittlig rekrytering till vintern medan data för den andra och tredje tidsperioden (1999-06, 2006-09) samt data från Nordamerika baseras på beräkningar av dödlighet från radiomärkta vargar i populationen i kombination med skattningar av populationens storlek vid olika tidpunkter. Punktad linje visar vilken omfattning av dödlighet som motsvarar en nolltillväxt bland vargpopulationer i medeltal.



Figur 9. Årlig tillväxt (λ) i den skandinaviska och svenska delen av vargpopulationen för två olika kategorier av vargar under perioden 1999/00 – 2013/14.

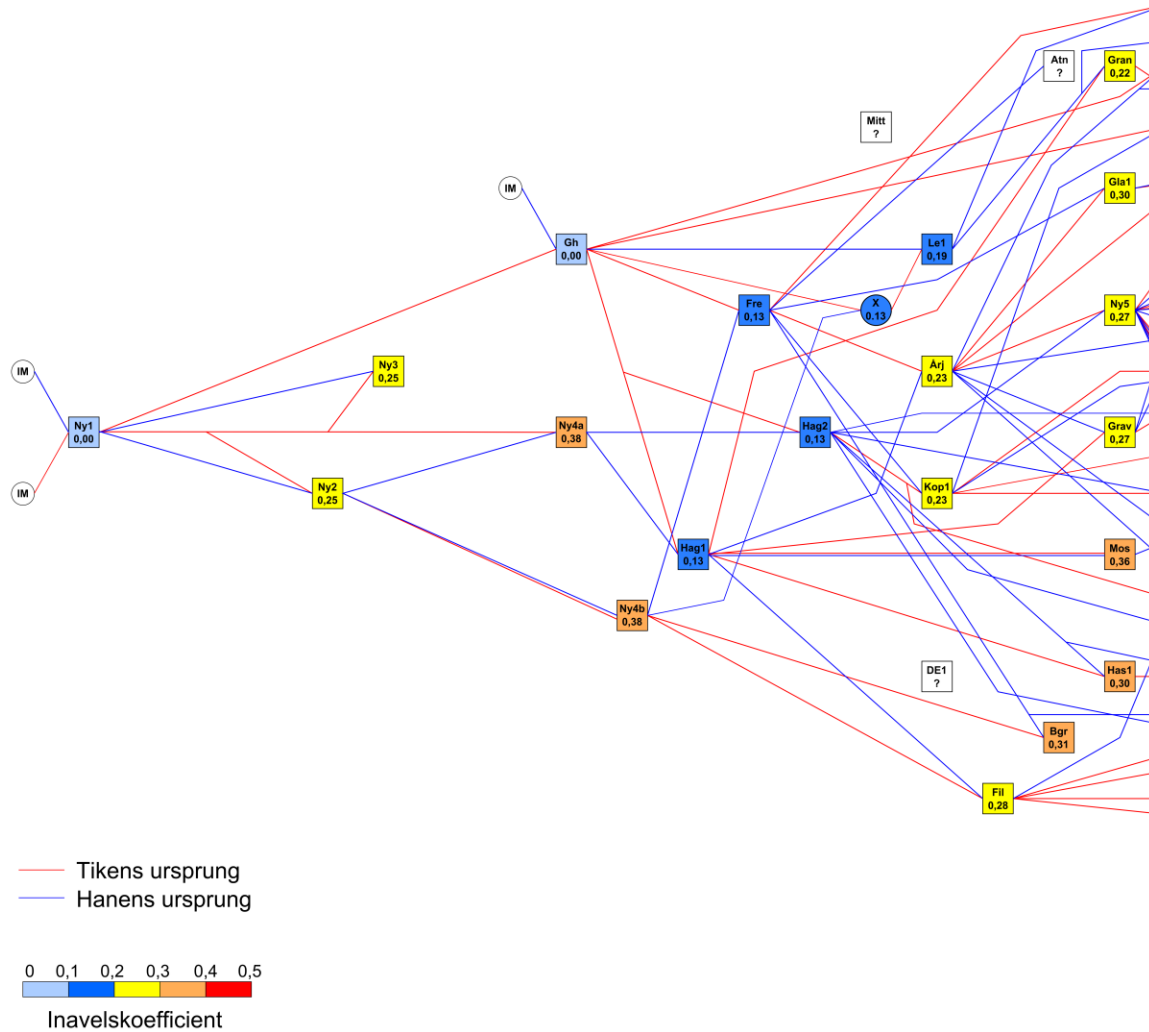


Figur 10. Ursprung och etableringssekvens för de första ynglande paren i centrala Skandinavien 1983 – 1994. De stora ringarna anger reproducerande par/revir, de grova färgade pilarna anger ursprung för de två djuren i respektive par (röd=honor, blå=hanar). De små punkterna anger fyndplatser för enskilda avkommor från dessa revir, vars DNA har använts för rekonstruktion av de reproducerande parens ursprung. Tunna svarta pilar anger utvandringssträcka för dessa avkommor

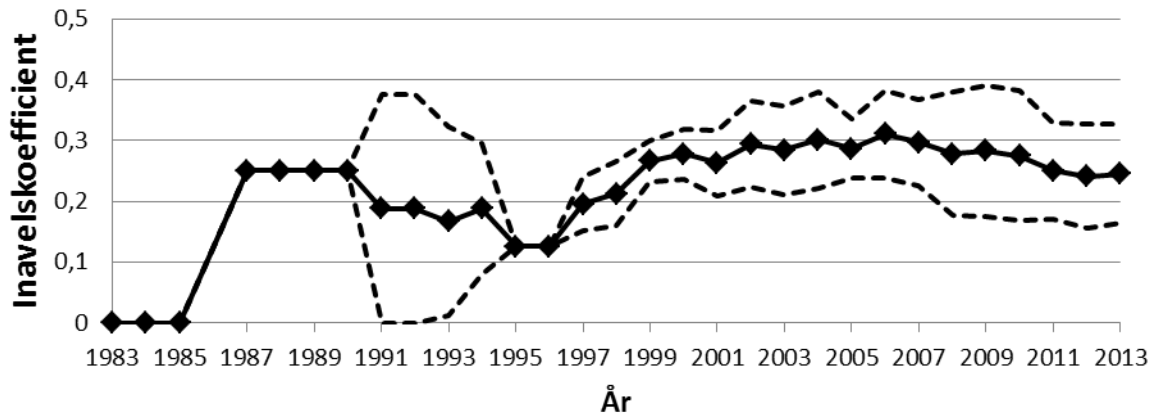


Figur 11. Kända invandringar av varg från den finsk-ryska populationen till Skandinavien under perioden 1977 – 2014. Resultaten baseras på DNA-analys av döda vargar eller av spillningar från spårningar av varg på snö. Den artificiella flytten av paret i Tornedalen ned till Tiveden i februari 2013 är visad på kartan

År 83 84 85 86 87 88 89 90 91 92 93 94 95 96 97 98 99 00



Figur 12. Släktskapsträd för den skandinaviska vargstammen. De färgade kvadraterna symboliserar de ynglande paren. I senare delen av släktträdet (se nästa sida) har vissa av de par som ej givit upphov till nya par uteslutits av utrymmesskäl. Pilarna anger hanens (blått) och tikens (rött) ursprung för respektive par. Färgerna i kvadraterna anger inavelsnivån för avkomman till resp par (se teckenförklaring nere till vänster), och den exakta inavelskoefficienten anges i kvadraten. Dessutom anges en förkortning för parets beteckning (som också är revirets namn) i kvadraten. "IM" anger att den aktuella vargen är född av ett par i den östliga finsk/ryska vargpopulationen. "X", "Y" och "Z" anger ursprung för tre vargar som ej går att hänföra till något identifierat par/revir, men där de berörda vargarnas DNA-profil anger att de fötts av en för oss okänd parbildning som vi bestämt approximativt. Paren är arrangerade längs en tidsaxel (överst) som anger vilket år som dessa par ynglade första gången.



Figur 13. Den genomsnittliga inavelskoefficienten bland valpkullar under perioden 1983 till 2013. Streckade linjer anger inavelskoefficientens standardavvikelse, som är ett mått på variationen mellan den mest inavlade och minst inavlade valpkullen för det specifika året.

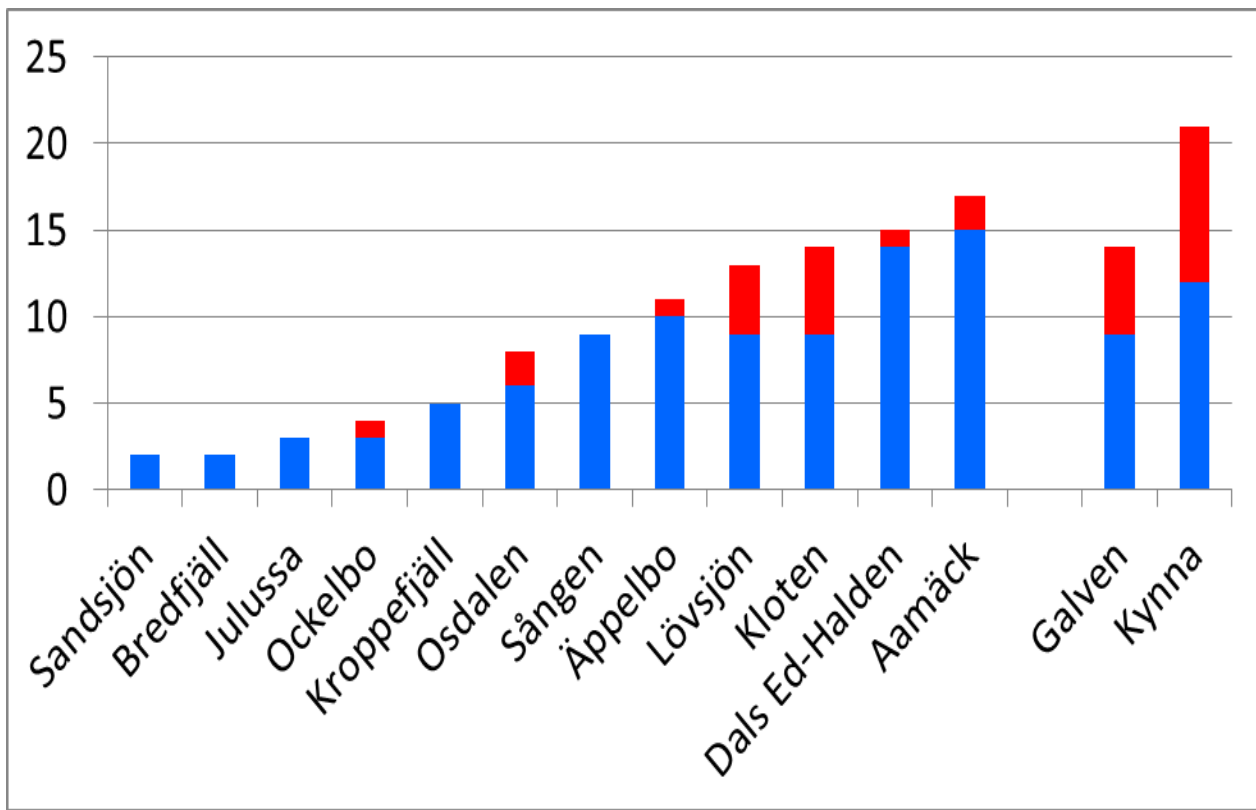
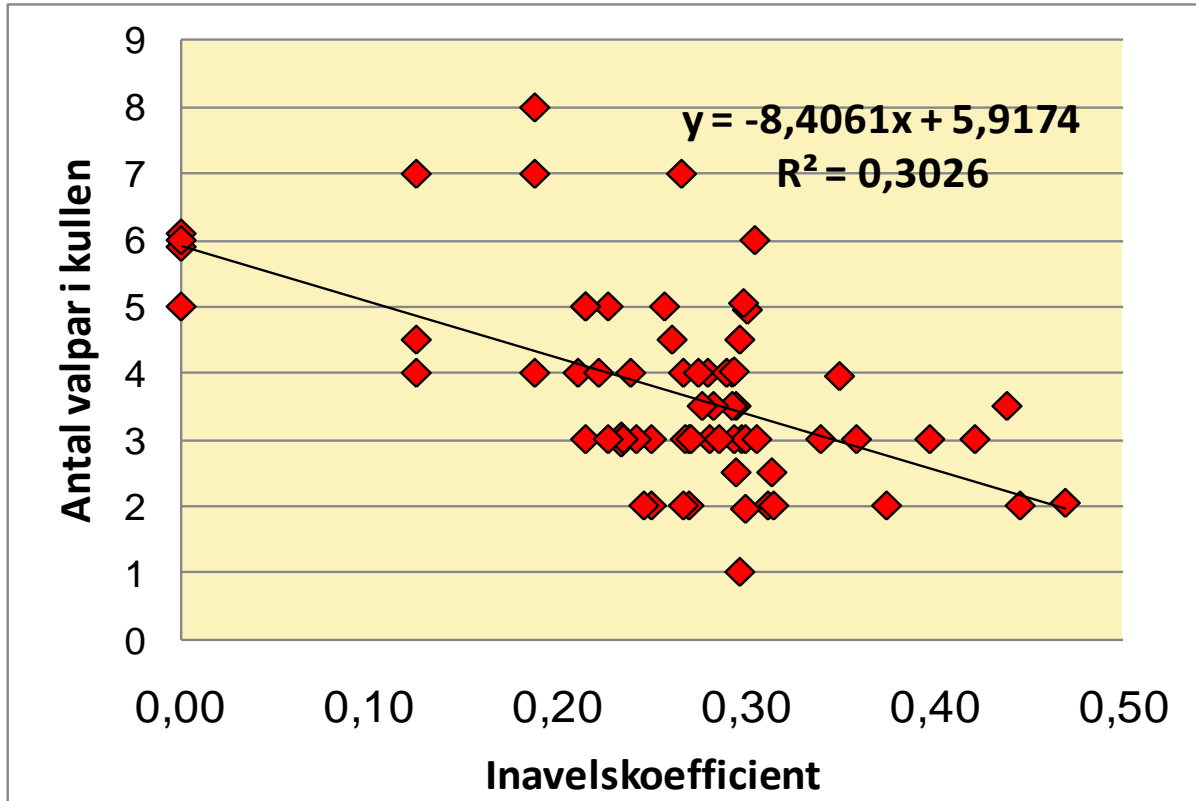
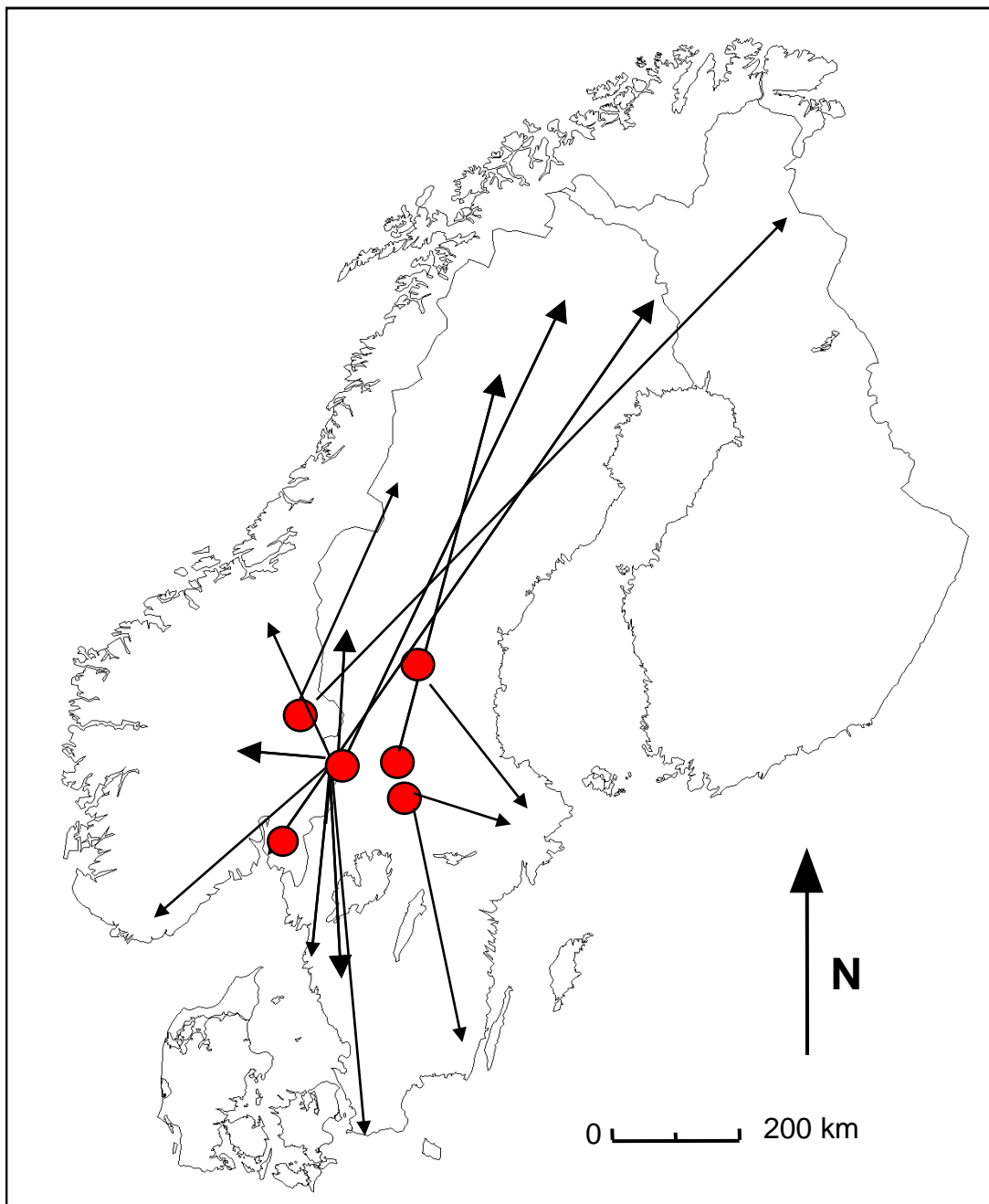


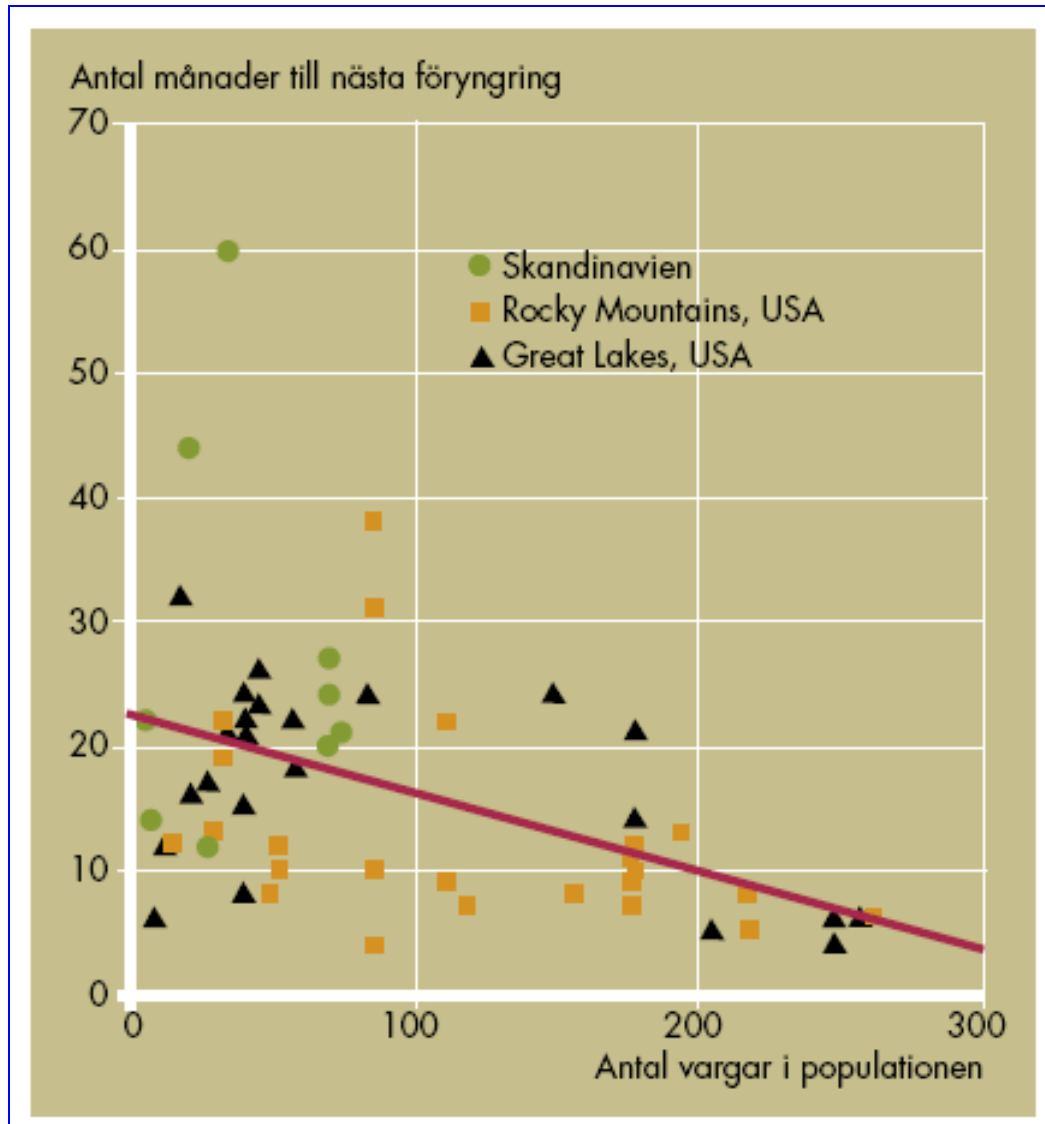
Figure 14. Totala antalet avkommor producerade (hela stapelns höjd) och andel av dessa som börjat reproducera sig fram till 2013 (den röda delen av stapeln) hos avkommorna till två migranter, födda under åren 2008 -2010 (Galven och Kynna), jämfört med inavlade avkommor födda under samma period (från Åkesson m.fl. opubl.)



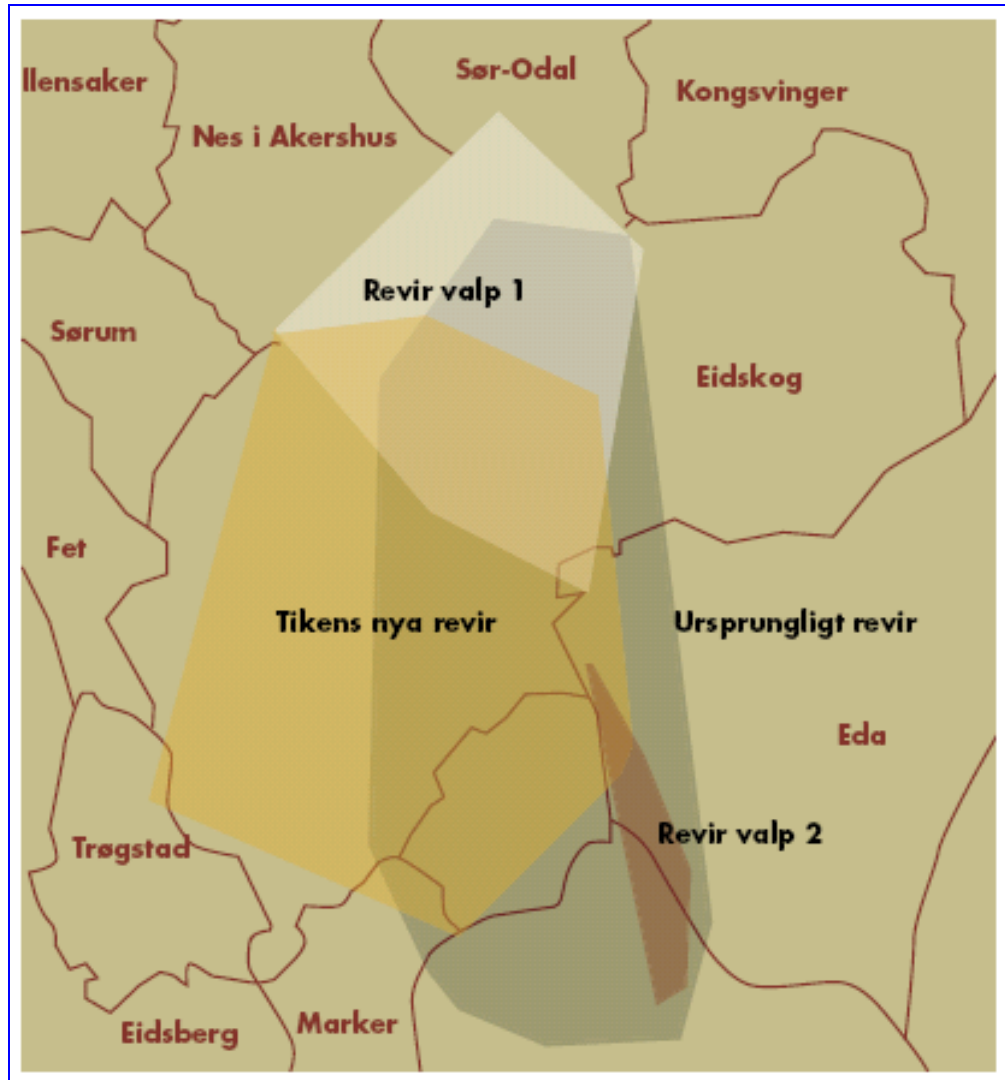
Figur 15. Kullstorleken mätt som antalet valpar vid 6-8 månaders ålder i relation till inavelskoefficienten hos valparna för olika flockar under perioden 1983 – 2013 i Skandinavien.



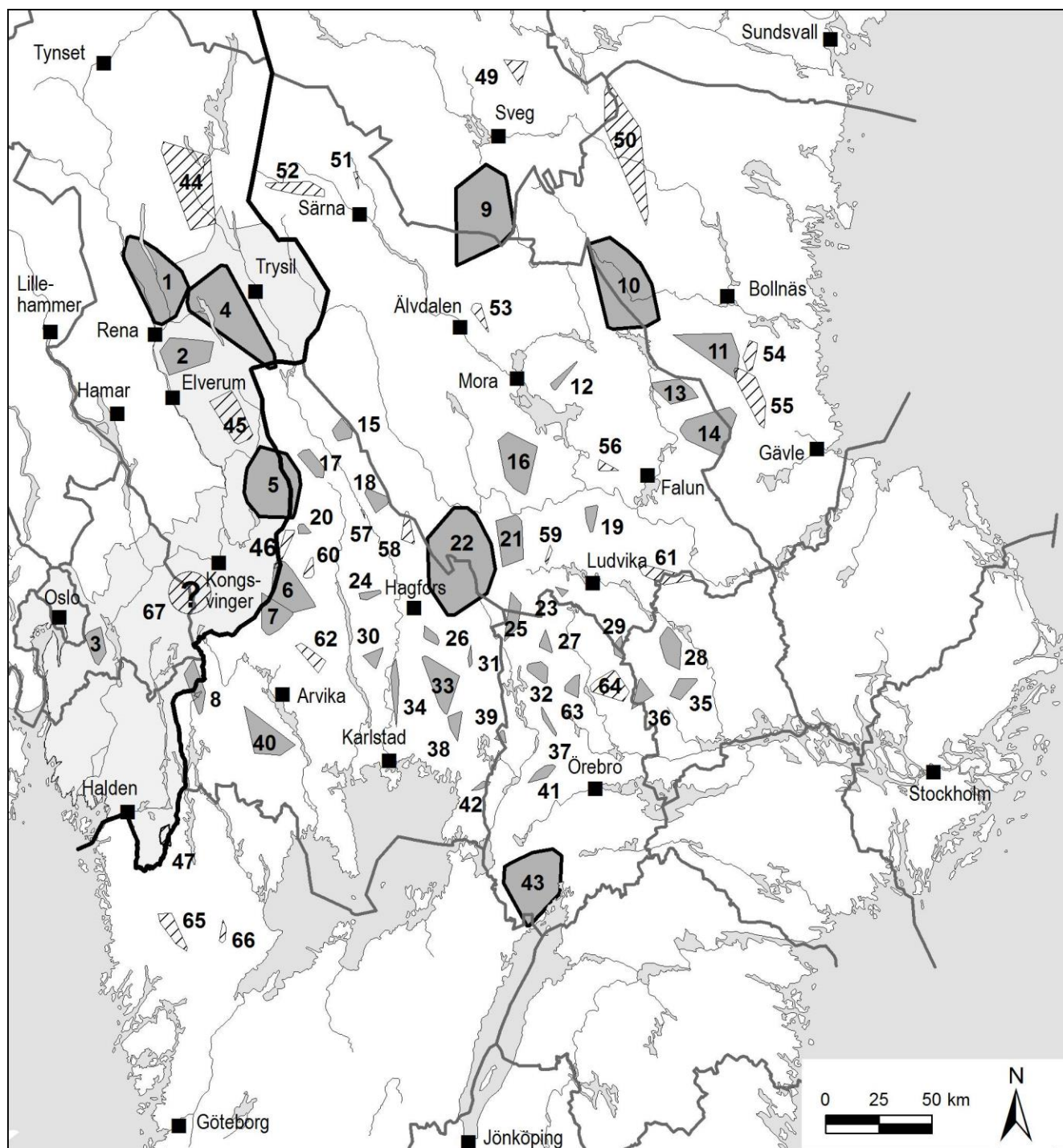
Figur 16. Spridningsmönster och avstånd för 15 vargar som utvandrat från sina födelserevir under perioden 1984 – 2004 i Skandinavien. Ursprunget för respektive individ (röd punkt) är baserat på radiomärkning som valp eller analys av DNA bland döda vargar eller upphittade spillningar. Pilarnas slutpunkt anger den plats där vargen dog alternativt lämnade spillning.



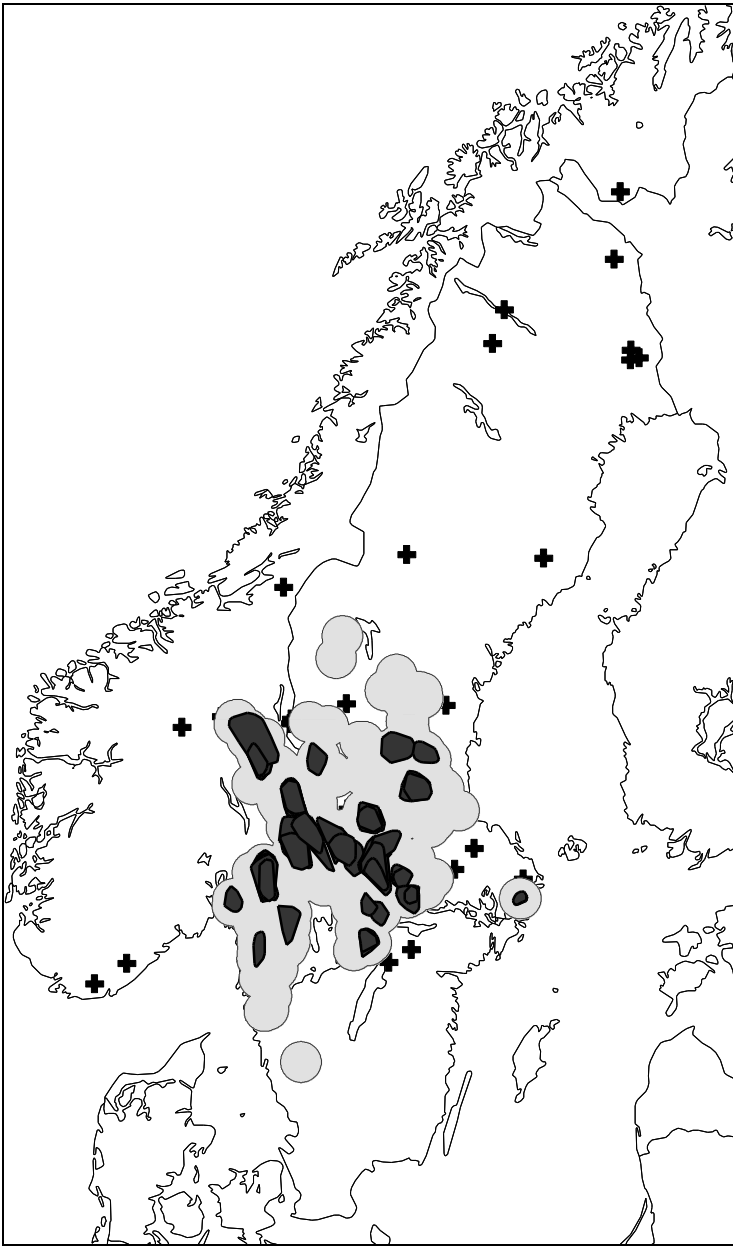
Figur 17. Sambandet mellan vargpopulationens storlek (täthet) och hur lång tid det tar till nästa föryngring efter förlust av en föräldraindivid i flokken. Punkterna representerar en vargflock i tre olika återkoloniserande populationer av varg.



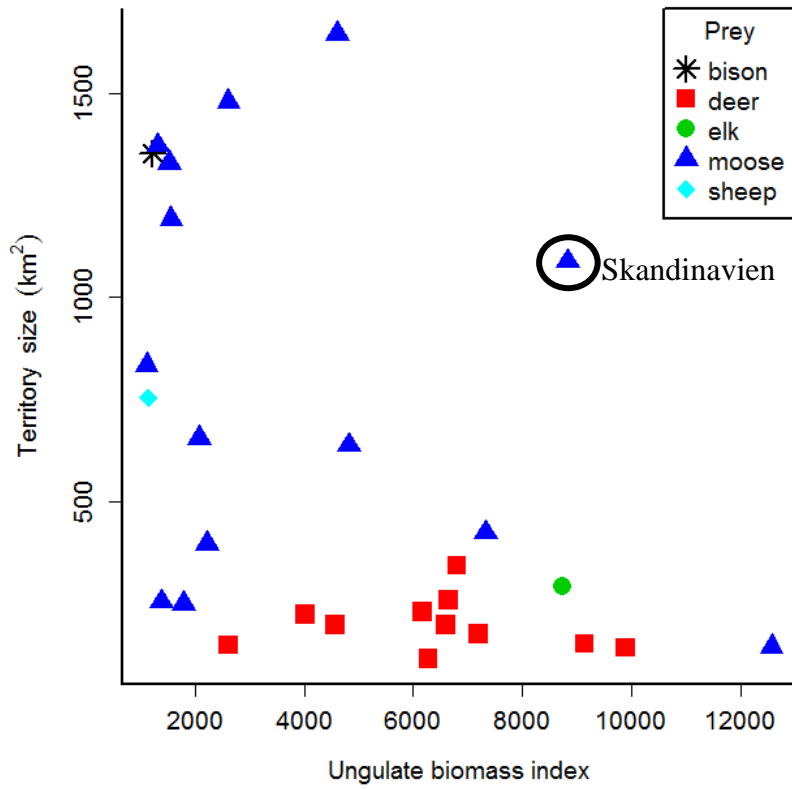
Figur 18. Uppsplittningen av Kongsvinger-Årjäng-reviret i tre nye revir etter det at föräldrahannen försvann våren 2002. De två ungtikarnas och den ursprungliga föräldratikens revir har angivits för november-december 2002 i förhållande till det ursprungliga reviret (våren 2002).



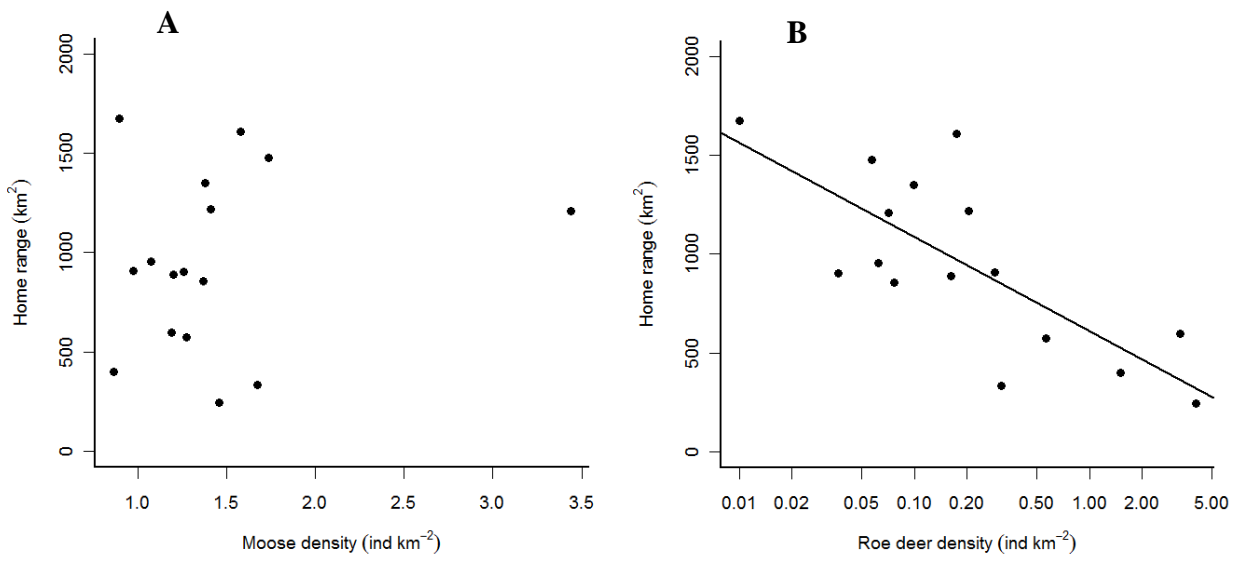
Figur 19. Reviren hos familjegrupper (grå) och revirmarkerande vargpar (raster) i Skandinavien vintern 2013-2014. Bred svart kant anger revir med GPS-försedd varg, polygonen motsvarar revirets verkliga storlek (oktober – april). För övriga revir motsvarar polygonerna i de allra flesta fall inte revirets verkliga storlek utan endast en del av revirets verkliga utbredning (för en hypotetisk bild av revirens verkliga utbredning, se figur 23. Nummer i figuren motsvarar nr. i Figur 1. (efter Svensson m.fl. 2014)



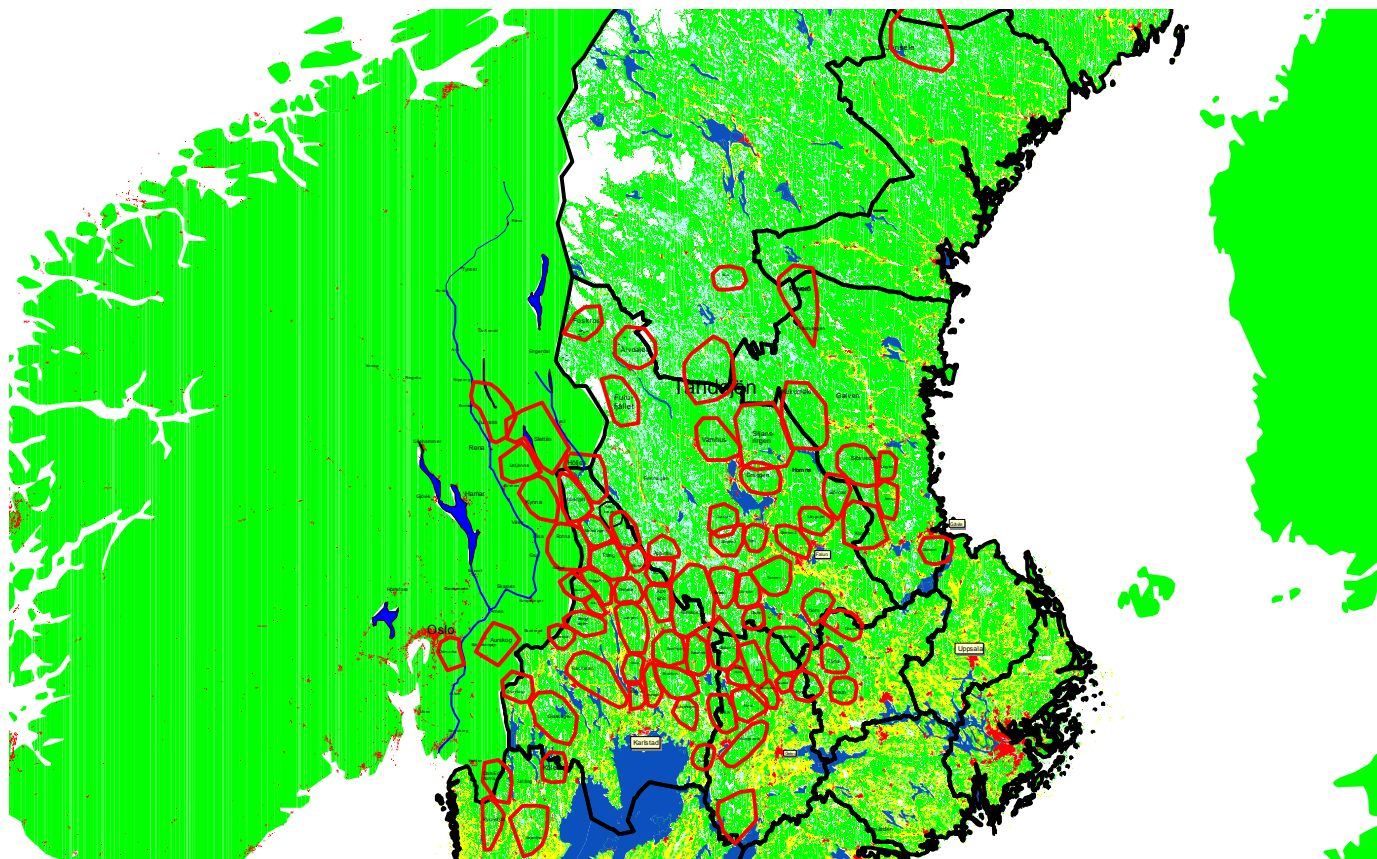
Figur 20. Revir hos radiomärkta vargar (svarta polygoner) in Skandinavien 1999 – 2011 som ingått i ananalysen av revirens storlek i Mattisson et al. (2012). Den stationära vargpopulationens totala utbredning är markerade i grått (20 km buffer zoner runt centerpunkten för alla flockar och par). Svarta kors förekomst av stationära ensamma vargar utanför detta område under samma period.



Figur 21. Genomsnittlig revirstorlek hos olika vargpopulationer i Nordamerika i relation till födotillgång, mätt med ett standardiserat index för bytestillgången. Värdet för den skandinaviska vargpopulationen är inlagt i figuren (från Mattisson m.fl. 2012).



Figur 22. Relationen mellan revistorlek och bytestäthet (A: älg, B: rådjur) hos skandinaviska vargar (efter Mattisson m.fl. 2012)



Figur 23: Vargrevir i Skandinavien vintern 2013-14. De enskilda revirens placering är byggda på spårnings- och telemetridata, men deras exakta form och utbredning är i många fall hypotetiska, byggda på tidigare generell kunskap om vargrevirs storlek och beroende av terräng och omgivande revir i Skandinavien.

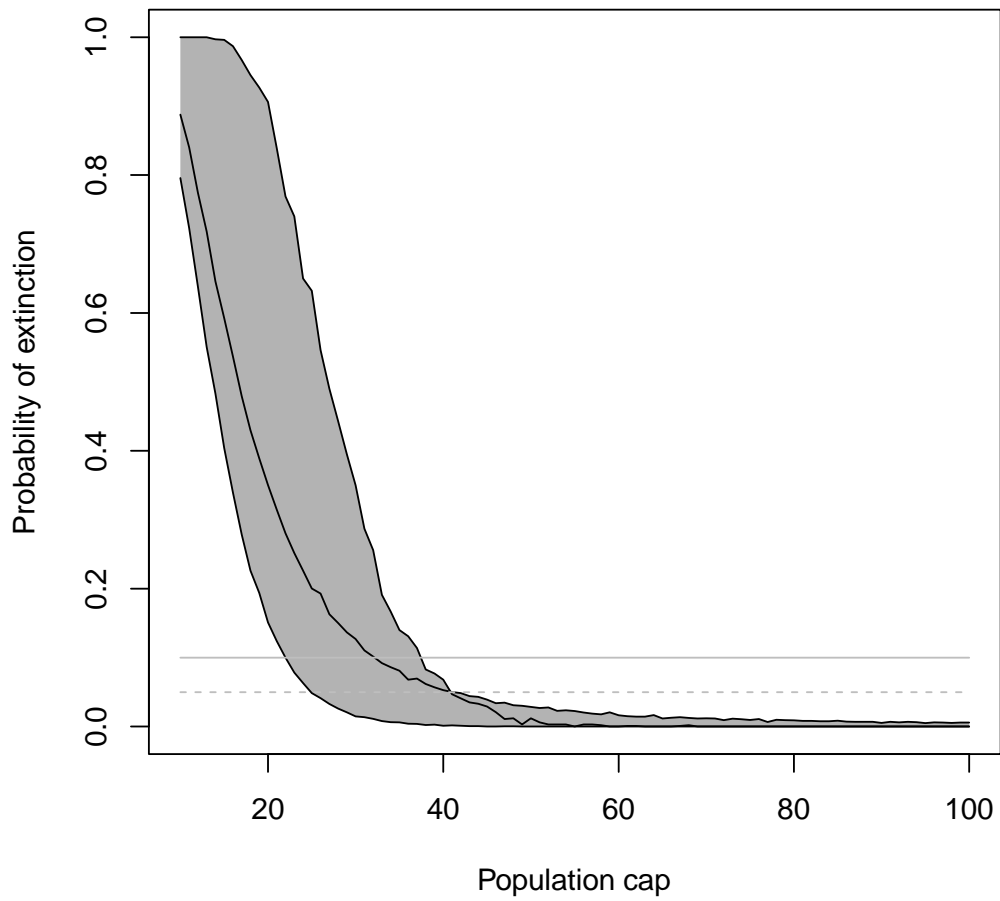


Figure 24: Demografisk utdöenderisk efter 100 år som en funktion av olika populationstak (population cap) byggd på tre olika populationsmodeller med ökande grad av komplexitet i Chapron m.fl. (2012). De tre heldragna linjerna visar medianvärdena för de tre modellerna, och den grå ytan således sannolikheterna för utdöende som innefattas av alla tre modellerna.

Utdöenderisk efter 100 år vs populationsstorlek

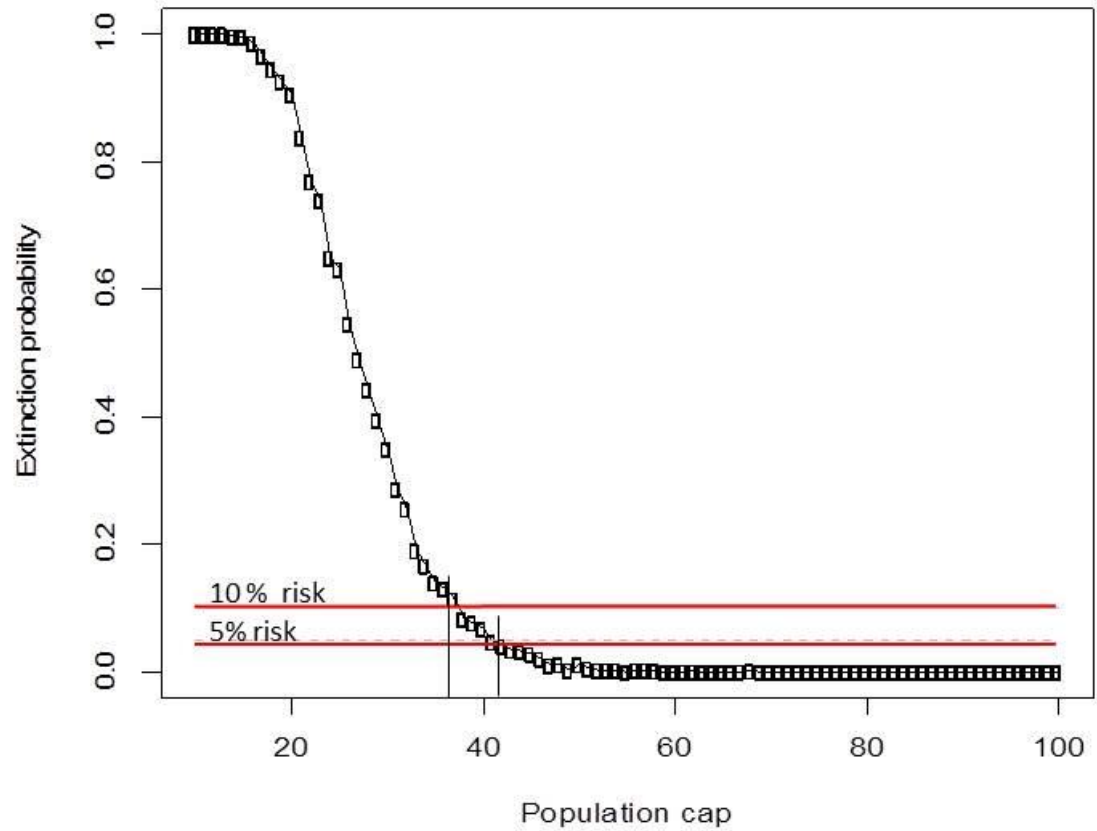
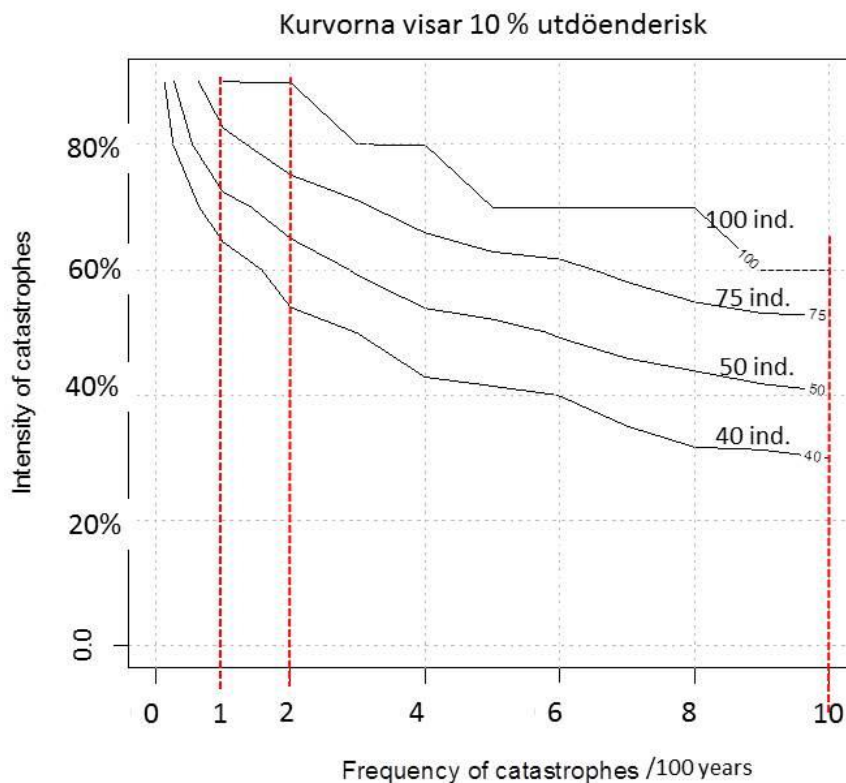
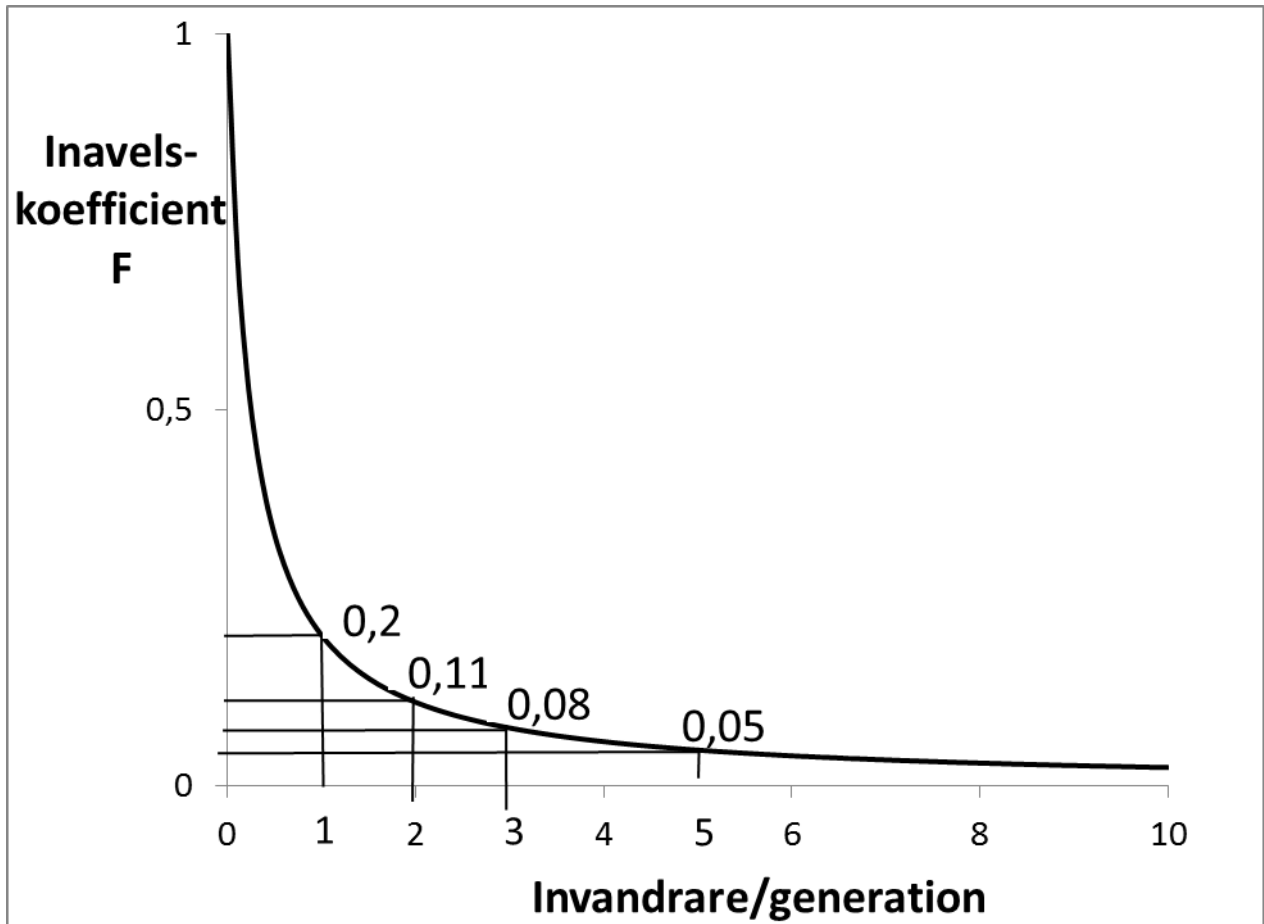


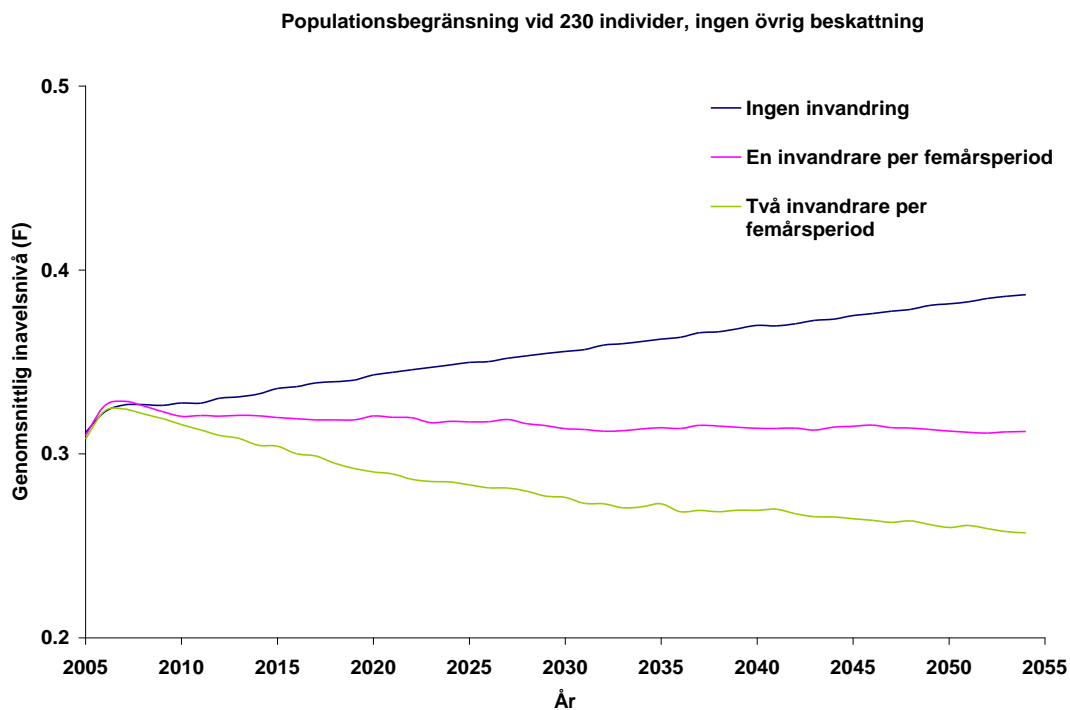
Figure 25: Samma som Figur 24, men enbart resultaten från den mer komplicerade modellen (Modell 3 i Chapron m.fl. 2012). Trösklarna för 5% och 10% utdöenderisk är indikerade i rött.



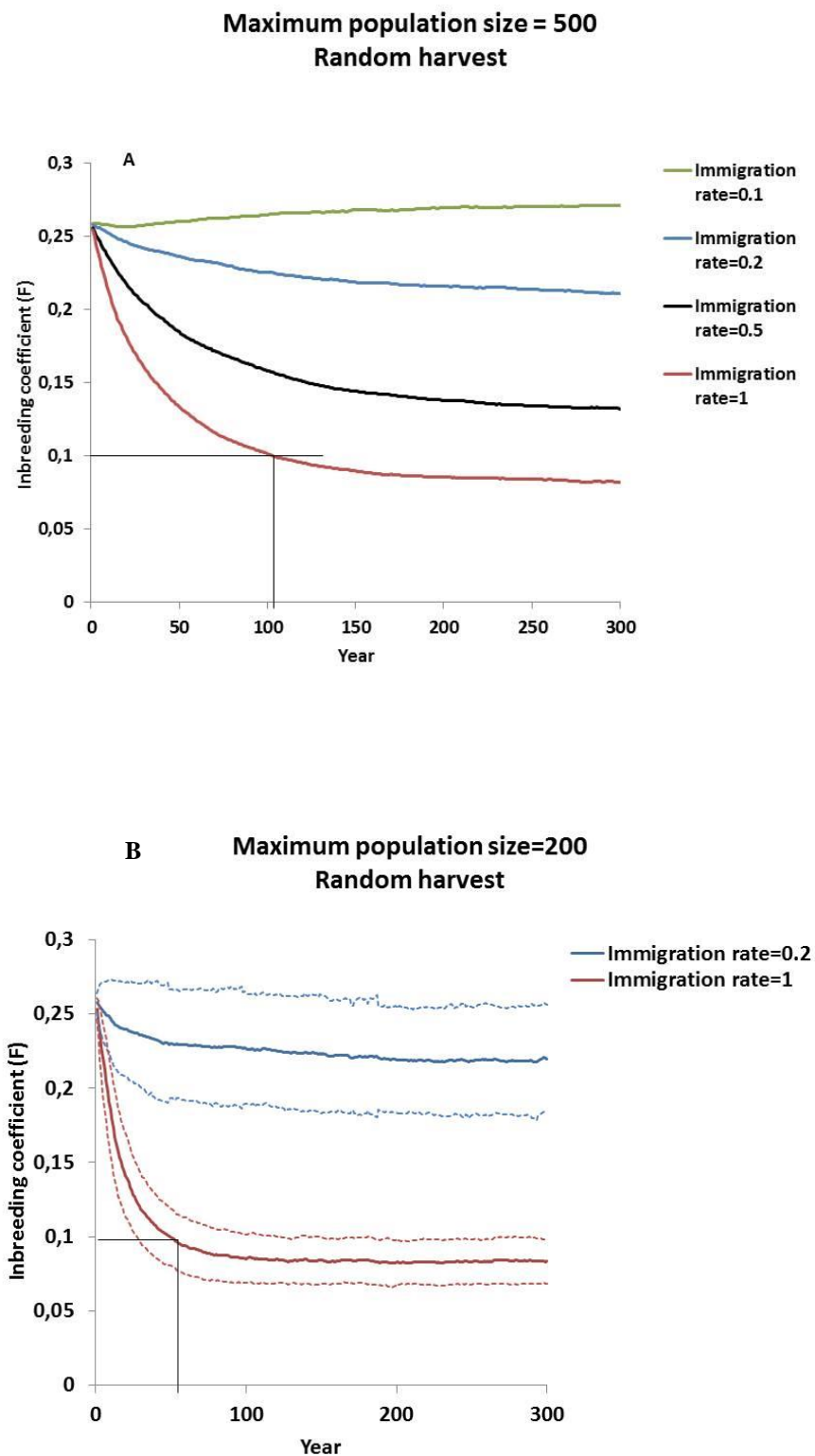
Figur 26. Modellering av demografisk utdöenderisk för den skandinaviska vargpopulationen vid olika katastrofscenarier. De demografiska parametrarna som använts i modellen är desamma som i Figur xx-1. Kurvorna visar en utdöenderisk på 10 % för fyra olika populationsnivåer under olika katastrofscenarier. För en population på 100 djur t.ex. (den översta kurvan) visas att vid en frekvens av katastrofer av 10 per 100 år (dvs. en katastrof var tionde år) får högst 60 % av populationen slås ut varje gång för att utdöenderisken ej ska överstiga 10 %. För en frekvens på 1 eller 2 katastrofer per 100 år kan en population på 100 djur tåla mer än 90 % utslagning utan att utdöenderisken blir högre än 10 %. (Från Chapron m.fl. 2012)



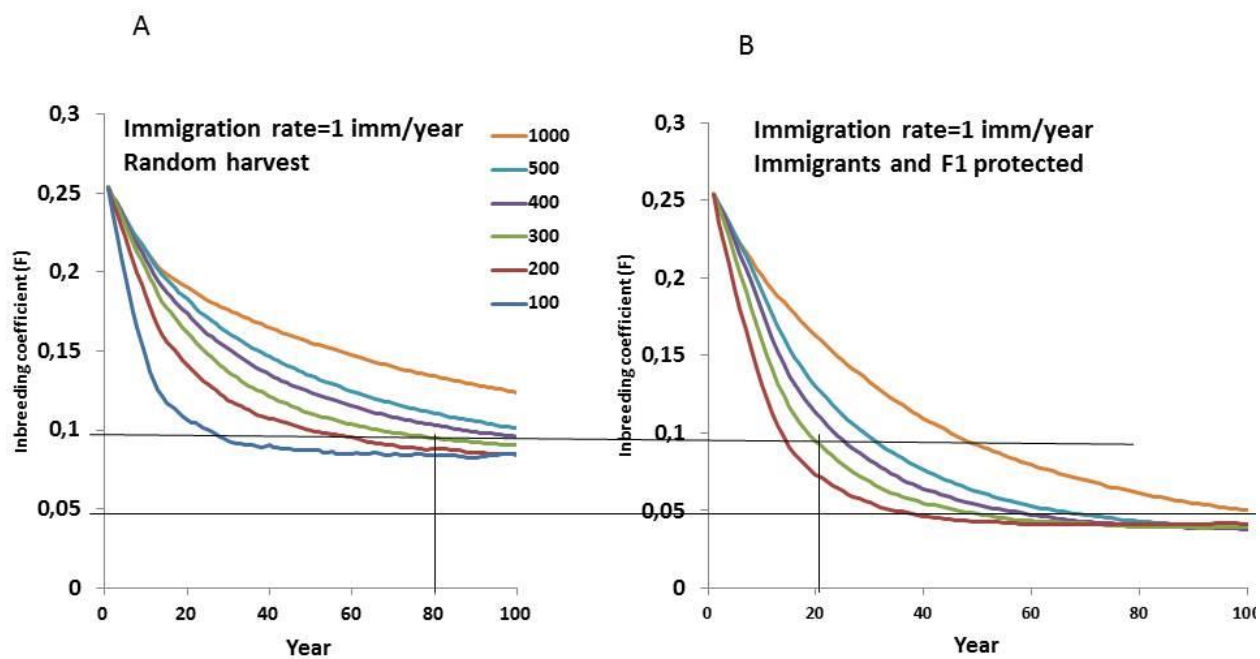
Figur 27. Genomsnittlig inavelskoefficient i populationen som uppnås när jämvikt har uppnåtts mellan genetik drift och olika flöden av invandrare till populationen, enligt populationsgenetisk teori. Jämviktslägena är oberoende av populationsstorlek.



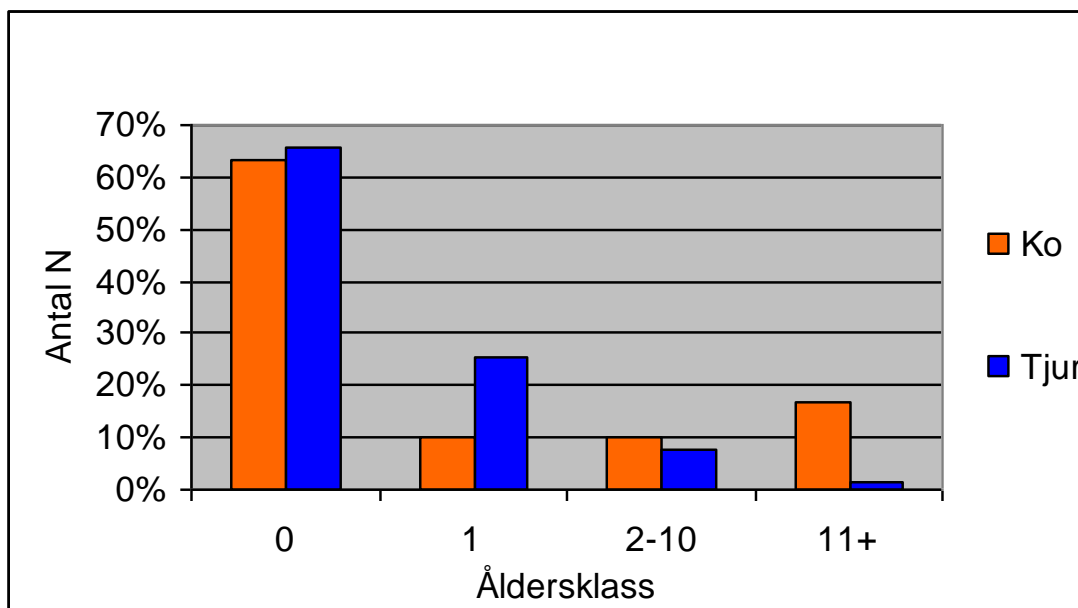
Figur 28. Modellering av utvecklingen av genomsnittlig inavelskoefficient i den skandinaviska vargpopulationen med tiden för olika invandringsscenarier. Modellering startar vid en inavelsnivå på $F=0,31$, år 2005 (från Forslund 2009).



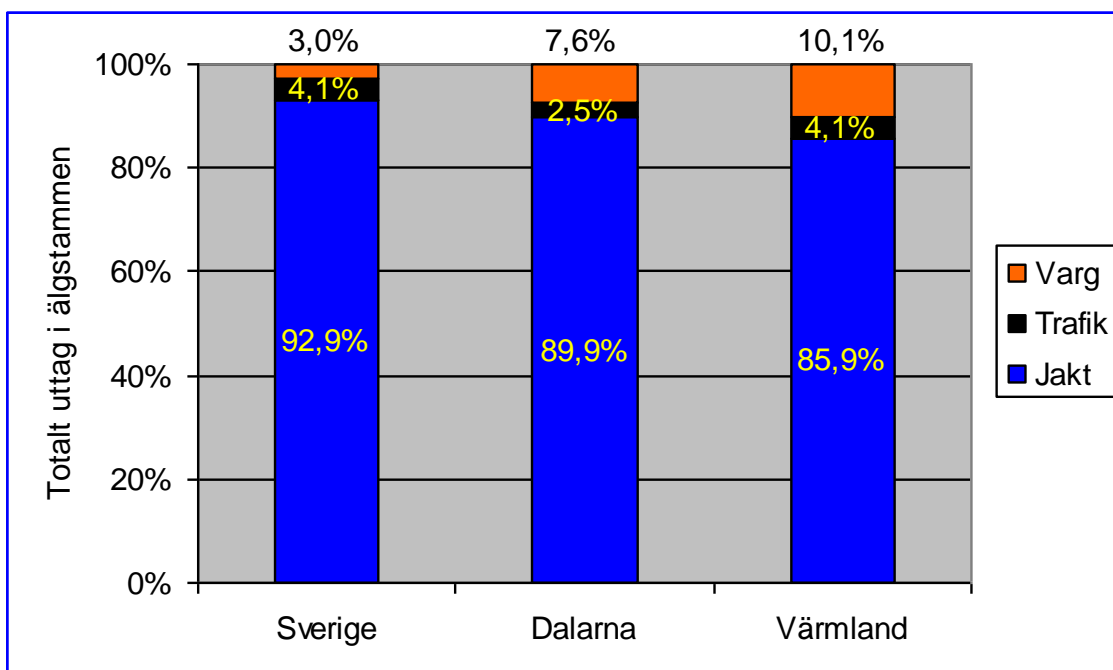
Figur 29. Simulering av den genomsnittliga inavelskoefficientens utveckling 300 år fram i tiden vid två olika migrationsflöden, när populationen regleras till max 500 indivier (A) respektive 200 individer (B).



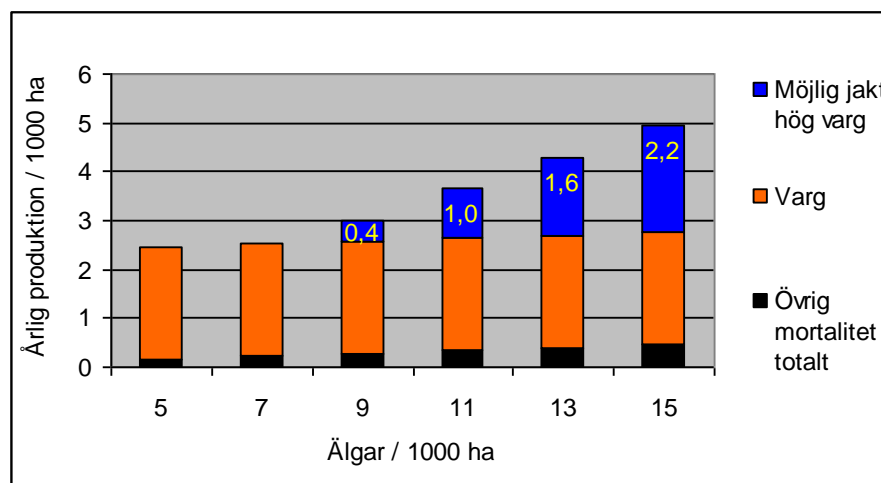
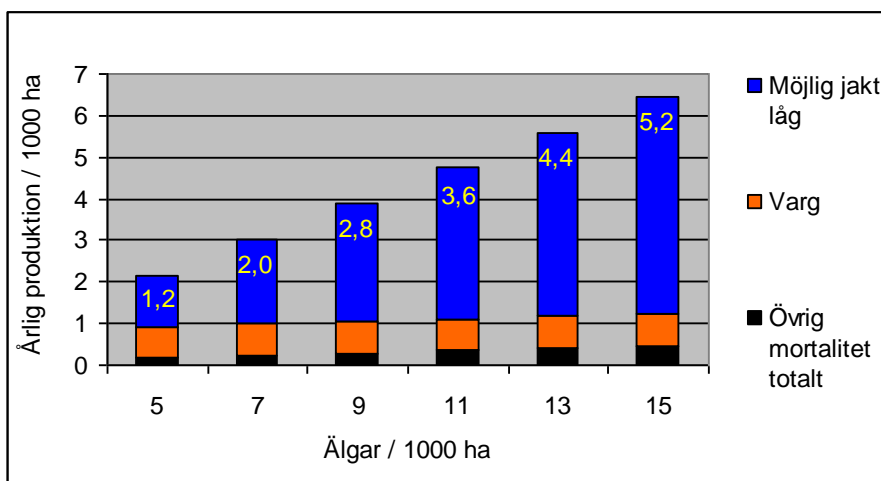
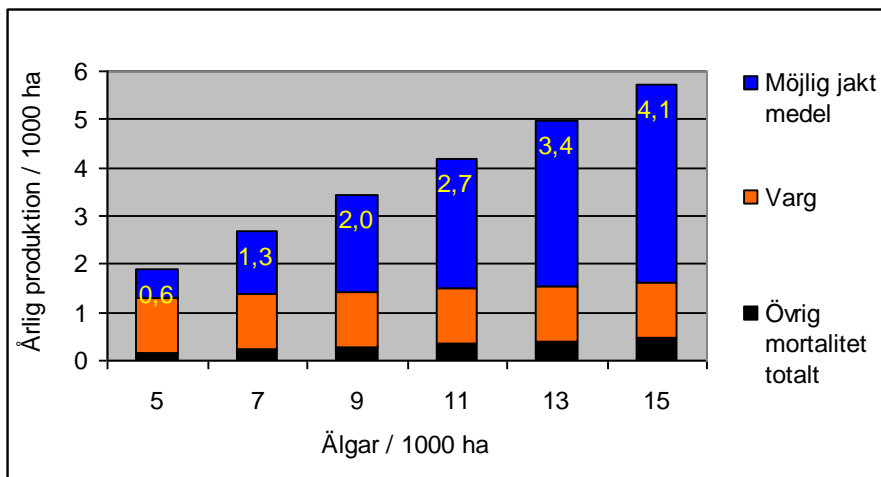
Figur 30. Simulering av den genomsnittliga inavelskoefficientens utveckling 100 år fram i tiden med ett migrationsflöde på en ny migrant per år, vid olika populationstak. I (A) sker regleringen av populationen med hjälp av slumpmässig jakt, i (B) regleras den med selektiv jakt där migranter och deras första generations avkommor skyddas.



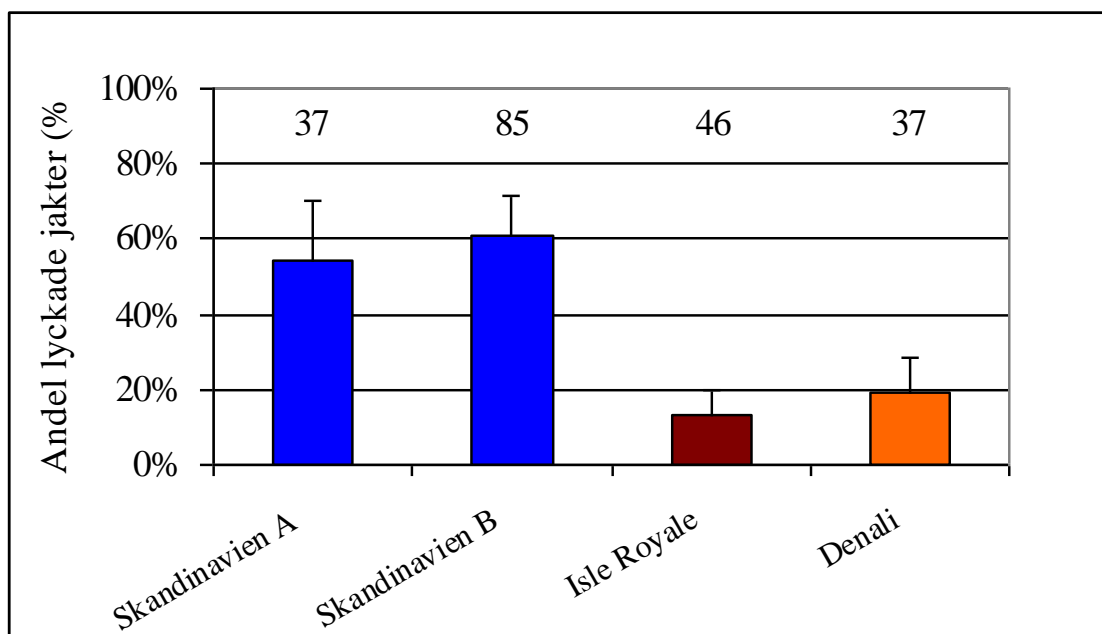
Figur 31. Fördelningen av 209 köns- och åldersbestämda älgar slagna av varg i olika vargrevir under perioden 1998-2003 i Skandinavien.



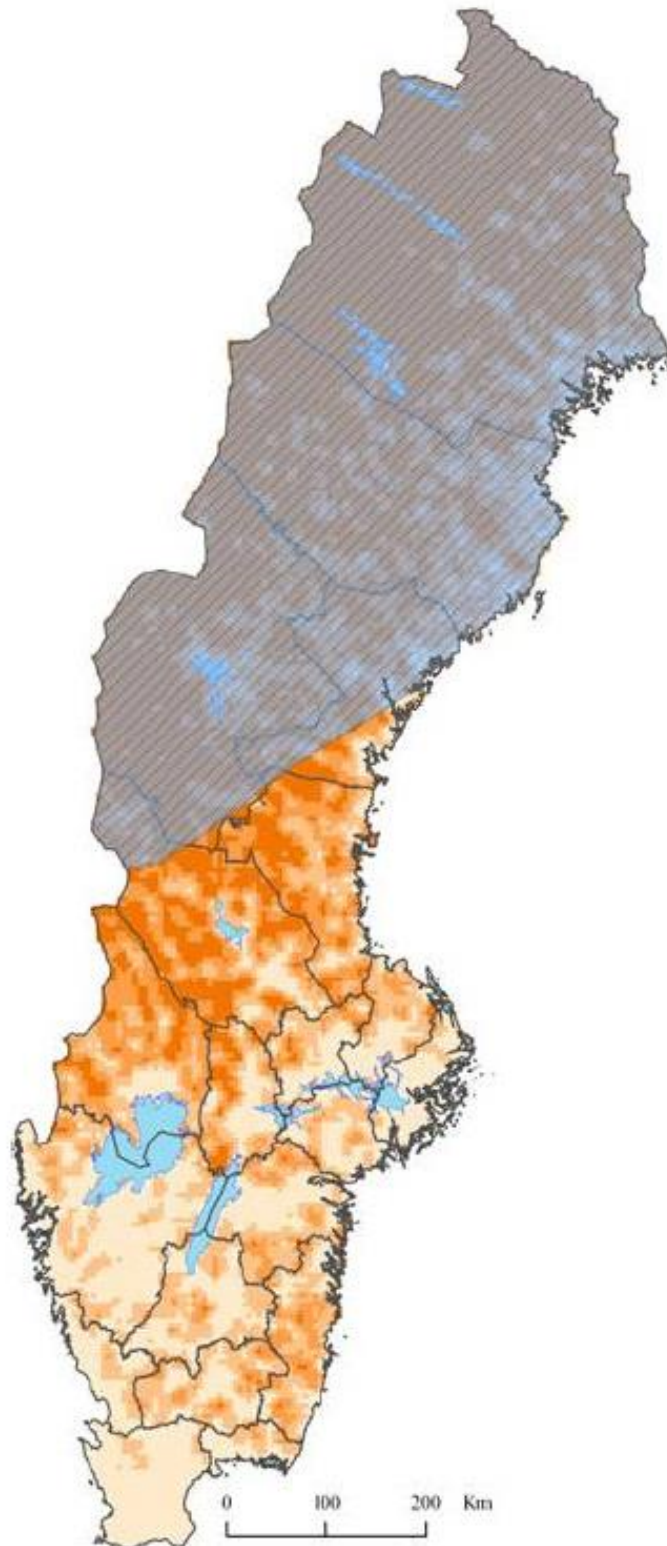
Figur 32. Fördelningen av olika mortalitetsfaktorer såsom jakt, trafik och varg i älgpopulationen på nationell (Sverige) och regional (län) nivå. Beräkningen bygger på data från avskjutning av älg, antal trafikolyckor och vargstammens fördelning och numerär under 2005.



Figur 33 a-c. Möjligt jaktuttag i den lokala älgstammen (inom ett vargrevir) vid olika tätheter av älg och vid olika täthet av varg (revirstorlek) och produktion i älgstammen. Tre olika scenarios har beräknats där vargen uttag representerar en medelsituation (a), en låg-varg situation (b) samt en hög-varg situation (c) inom ett vargrevir. Övrig dödlighet i älgpopulationen (trafik, svält, sjukdom, olyckor etc.) har beräknats utgöra 3% av vuxna älgar och 5% av kalvarna under vintern.

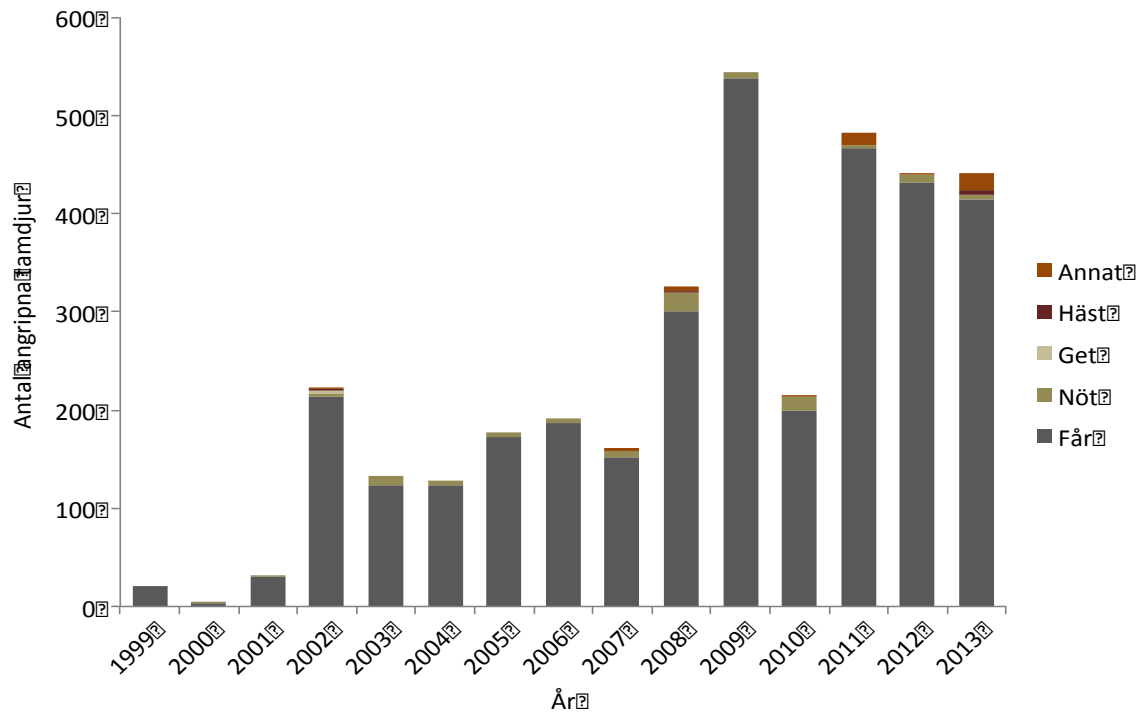


Figur 34. Jaktframgång av varg på älg i Skandinavien och två områden i Nordamerika (Isle Royale, Michigan och Denali, Alaska). Jaktframgången är beräknad som andelen lyckade jakter (minst en älg dödad) av totalt antal registrerade jakter på älg. För Skandinavien har två olika metoder med oberoende data baserade på spårning av varg på snö använts för att beräkna jaktframgång på älg. Antalet observationer (n) för respektive metod och område anges ovanför staplarna.

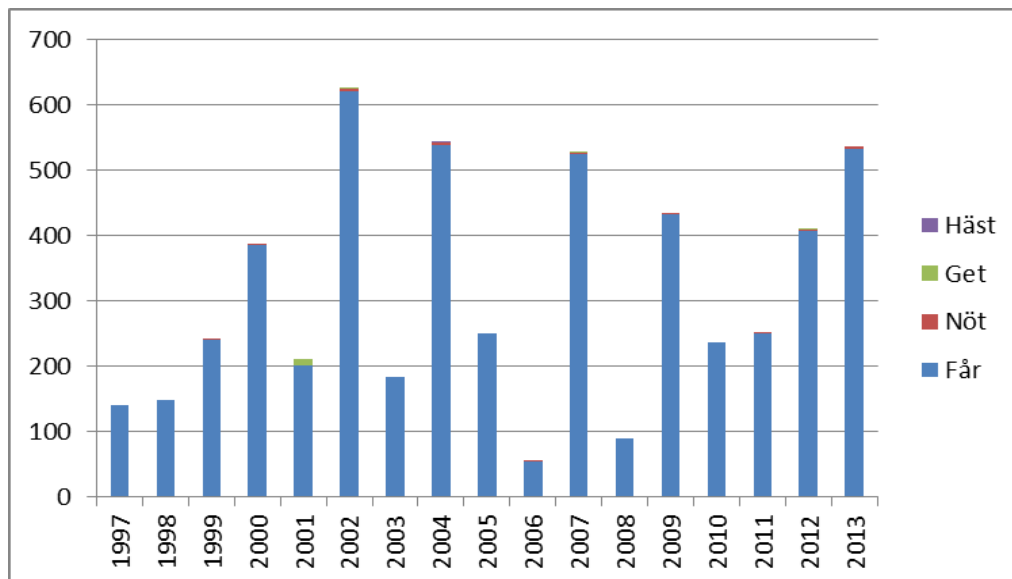


Figur 35. Områden i Sverige (utanför renskötseområdet) med olika sannolikhet för etablering av varg i framtiden. Desto mörkare färg ju högre sannolikhet för etablering.

A

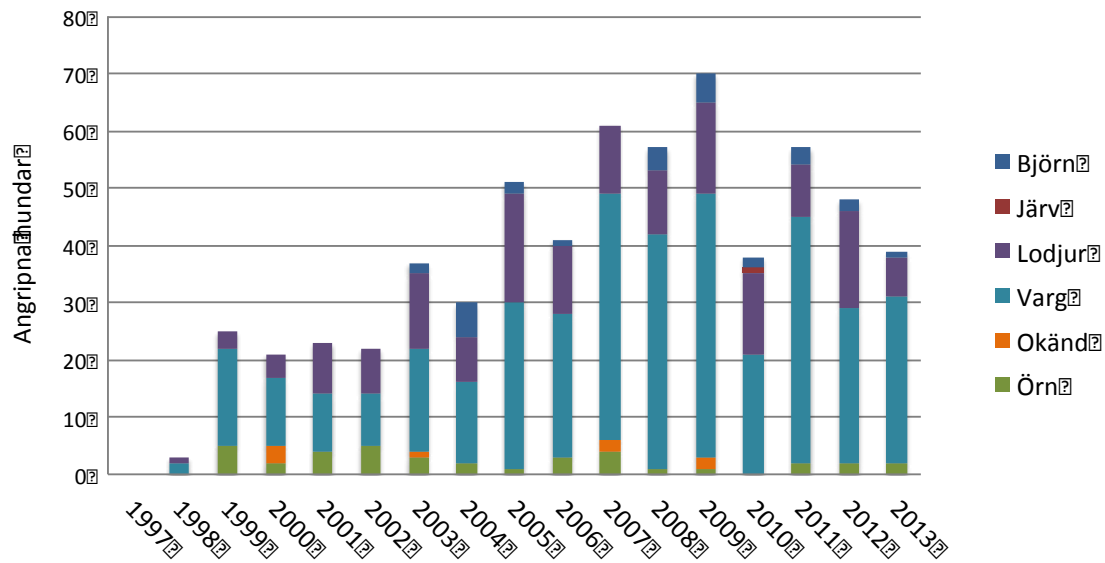


B

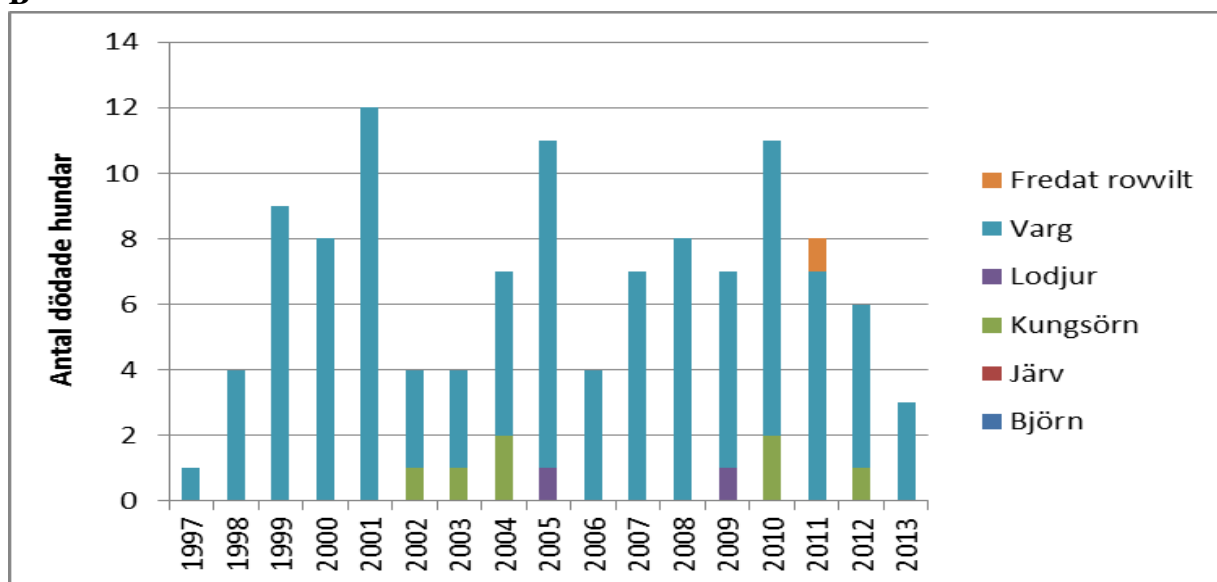


Figur 36. Antalet angripna tamdjur av varg i Sverige 1999 -2013 (A) och i Norge 1997 -2013 (B)

A



B



Figur 37. Antal hundar angripna av fredade rovdjur som dödats, skadats eller saknas efter rovdjursangrepp under perioden 1997-2013 i Sverige (A) och som dödats i Norge (B).

Tabeller

Tabell 1. Antal vargar nymärkta med radiosändare fördelade på kön- och åldersklasser under åren 1998-2014 i Skandinavien. Den totala tiden som olika kategorier av vargar har kunnat följas med radiosändare perioden 1998-12-15 – 2010-04-30 anges som antalet ”vargår”.

År	Tikar		Hanar		Totalt
	Valpar	Vuxna	Valpar	Vuxna	
1998	1	2	4	1	8
2000	1	4	1	5	11
2001	4	1	2	2	9
2002	5	3	1	5	14
2003	2	1	0	3	6
2004	0	2	1	3	6
2005	1	3	1	6	11
2006	2	5	2	2	11
2007	1	1	2	3	7
2008	1	0	0	0	1
2009	4	4	5	8	21
2010	1	5	1	4	11
2011	3	2	2	6	13
2012	0	2	1	3	6
2013	0	3	1	5	9
2014	2	1	4	1	8
N vargar	28	39	28	57	152
N ”vargår”	8,0	90,4	6,4	86,8	191,6

Tabell 2. Genomsnittlig årlig dödlighet (%) för hela perioden 1999-2014 för olika dödsorsaker och uppdelat på olika kategorier av varg. För total dödlighet anges också 95 % konfidensintervall. Observera att samma vargindivid kan förekomma i flera kategorier, efterhand som den blir äldre och går från en social klass till en annan. Därför är summan av kolumnen ”Antal” större än det angivna antalet ”Alla vargar”.

Kategori	Antal	Vargår	Årlig dödlighet						
			N döda	Naturl	Trafik	Leg jakt	Säker illegal	Sannolik illegal	Total dödlighet
Revirhanar	48	70,2	13	5,0	0	2,8	2,6	7,6	17,0±9,6
Revirtikar	48	75,2	19	2,6	2,6	5,8	0	14,1	23,5±10,5
Ad flockvarg	27	13,5	4	23,4	0	0	22,2	0	41,7±14,2
Utvandrare	43	18,7	14	4,8	14,3	18,3	17,0	14,7	53,6±10,1
Valpar	56	14,4	2	2,0	1,9	0	0	0	3,9±5,0
Alla vargar	152	192	52	5,0	2,7	5,7	3,9	10,2	25,0±6,2

Tabell 3. Varpopulationens storlek och tillväxt i Skandinavien beräknat på olika kategorier av varg under perioden 1992 – 2014. Antal individer utgör s.k. bruttosiffror, dvs. populationens storlek vid vinterns början. Efter 2011 räknas inte längre antal individer i familjegrupperna under spårningarna, varför antal individer i flockar och par ej anges. Totalantalet vargar efter 2011 har beräknats genom att multiplicera antal föryngringringa med 10.

År (vinter)	N individer totalt (± = min, max)	N individer i flockar + par	N flockar + par	N för- yngringar	Tillväxt (λ) N individer totalt	Tillväxt (λ) N flockar + par
1991/92	17 ± 1	16	2	2	-	-
1992/93	20 ± 1	17	4	2		
1993/94	28 ± 2	20	4	2		
1994/95	34 ± 5	18	4	2		
1995/96	39 ± 6	21	3	2		
1996/97	49 ± 8	30	7	3		
1997/98	61 ± 11	39	9	4		
1998/99	70 ± 8	52	10	5		
1999/00	74 ± 7	55	13	6	1,06	1,30
2000/01	92 ± 5	79	16	10	1,24	1,23
2001/02	106 ± 6	89	17	10	1,15	1,06
2002/03	92 ± 8	66	17	9	0,87	1,00
2003/04	111 ± 9	89	22	11	1,20	1,29
2004/05	144 ± 8	115	29	14	1,30	1,32
2005/06	151 ± 9	119	29	15	1,05	1,00
2006/07	153 ± 17	122	32	16	1,01	1,11
2007/08	188 ± 22	151	42	19	1,23	1,32
2008/09	233 ± 20	186	41	26	1,24	0,99
2009/10	272 ± 20	217	51	26	1,17	1,23
2010/11	307 ± 18	245	60	31	1,13	1,18
2011/12	295 ± 35		60	28	0,96	1,00
2012/13	380 ± 30		64	38	1,29	1,07
2013/14	400 ± 30		67	40	1,05	1,05
Medel					1,13	1,14

Tabell 4. Årlig storlek på 28 olika vargrevir i Skandinavien i km² beräknat på data från radiomärkta vargar och med tre olika metoder (efter Mattisson m.fl. 2012)

Territory ID	Year	Home range size (km ²) ¹			Social org. ²			Monitoring details ³		
		MCP	OREP	Kernel	Status	Rep. No.	Ind.	Collar	Loc.	
Aamäck	2008-09	1145	1145	944	Pack	Y	5	Fe	GPS	989
Amungen	2005-06	1475	1475	1309	Pack	Y	7	Fe	GPS	818
	2006-07	1243	1243	833	Pack	Y	4	Fe	GPS	459
Bograngen	2000-01	423	374	358	Pack	N	3	Fe/M	VHF	284
	2001-02	720	433	516	Pair	N	2	Fe/M	VHF	210
	2002-03	1211	842	682	Pack	N	3	Fe/M	GPS	3100
Dals Ed-Halden	2002-03	674	559	507	Pack	Y	5	M	VHF	403
Djurskog	2003-04	336	336	221	Pack	Y	5	Fe	GPS	1580
	2004-05	385	385	260	Pack	Y	8.5	Fe/M	GPS	1974
Fulufjället	2009-10	904	690	411	Pack	Y	9.5	Fe/M	GPS	2961
Glaskogen	2002-03	1109	675	734	Pack	N	2	Fe	VHF	147
Grangärde	1999-00	1220	1008	999	Pair	N	2	M	VHF	1849
	2000-01	888	643	567	Pack	Y	5	Fe/M	VHF	759
Gräsmark	2006-07	1607	1607	1088	Pack	Y	5.5	Fe/M	GPS	4615
	2007-08	1638	1638	1089	Pack	Y	5	M	GPS	1517
Gråfjell	2001-02	1476	1273	951	Pack	Y	3	Fe/M	GPS	6470
	2002-03	1310	1116	765	Pack	Y	6	Fe/M	GPS	3651
	2003-04	1268	1268	689	Pack	Y	7	Fe/M	GPS	4538
	2004-05	811	811	481	Pack	Y	6.5	M	GPS	1572
Halgån	2003-04	738	738	466	Pair	N	2	Fe	GPS	1756
	2004-05	784	784	541	Pack	Y	6	Fe	GPS	652
	2006-07	927	927	766	Pack	Y	4.5	Fe	GPS	708
	2007-08	1199	1199	894	Pack	Y	4.5	Fe	GPS	795
Hasselfors	2001-02	793	793	413	Pack	Y	7.5	M	VHF	2156
	2002-03	597	425	313	Pack	Y	4.5	M	VHF	2555
Hedbyn	2010-11	1036	951	830	Pair	N	2	Fe	GPS	1511
Juvberget	2005-06	1341	1115	1083	Pair	N	2	Fe	GPS	863
	2006-07	1276	1113	898	Pair	N	2	Fe	GPS	1101
	2007-08	1211	1043	942	Pair	N	2	M	GPS	950
Kilsbergen	2005-06	750	750	658	Pack	Y	8	M	GPS	616
Kloten	2008-09	576	576	387	Pack	Y	6	Fe	GPS	1150
	2009-10	719	719	452	Pack	Y	6	Fe/M	GPS	3377
<i>Koppang</i>	<i>2004-05</i>	<i>3525</i>	<i>3525</i>	<i>2164</i>	<i>Pair</i>	<i>Y</i>	<i>2</i>	<i>Fe/M</i>	<i>GPS</i>	<i>7119</i>
Leksand	1999-00	953	799	843	Pack	N	3	Fe	VHF	236
	2000-01	1294	1073	1246	Solitary	N	1	Fe	VHF	185
	2001-02	768	652	684	Pair	N	2	Fe	VHF	138
	2002-03	948	948	712	Solitary	N	1	M	VHF	134
Mangen	2002-03	1394	640	729	Pair	N	2	M	VHF	168
	2003-04	892	754	560	Pair	N	2	Fe	GPS	2163
	2004-05	789	644	626	Solitary	N	1	Fe	GPS	1150

Moss	2000-01	684	684	294	Pack	Y	5	M	VHF	2679
Nyskoga	2000-01	855	577	519	Pack	Y	4	Fe/M	VHF	506
	2001-02	1561	1561	1180	Pack	Y	8	Fe/M	VHF	367
	2002-03	1666	1666	1465	Pack	Y	6	M	GPS	179
Riala	2009-10	246	246	120	Pair	N	2	M	GPS	892
	2010-11	271	271	162	Pack	Y	5	Fe	GPS	1946
Rotna	2004-05	1274	1274	784	Pair	N	2	M	GPS	3896
Tenskog	2010-11	1676	1676	1037	Pair	N	2	Fe	GPS	1611
Tyngsjö	2001-02	1349	1349	971	Pack	Y	6	Fe/M	GPS	3212
Ulriksberg	2001-02	1783	1425	1562	Pair	N	2	M	VHF	214
	2002-03	1743	1245	1396	Pair	N	2	Fe/M	VHF	344
	2004-05	2589	1905	1677	<i>Solitary</i>	<i>N</i>	<i>1</i>	<i>M</i>	<i>VHF</i>	<i>577</i>
	2006-07	906	906	670	Pack	Y	7	Fe/M	GPS	2040
	2007-08	904	904	654	Pack	Y	5.5	Fe	GPS	800
Uttersberg	2005-06	399	399	284	Pack	Y	9	M	GPS	3373
	2006-07	329	292	300	Pack	Y	5	Fe	GPS	1251
	2007-08	399	328	307	Pair	N	2	Fe/M	GPS	1480
	2008-09	406	406	304	Pack	Y	4.5	M	GPS	767
Årjäng	2000-01	1882	1882	1080	Pack	Y	6	Fe/M	VHF	1087
	2001-02	1153	901	684	Pack	Y	8.5	Fe/M	VHF	415
	2002-03	1704	1219	1349	<i>Solitary</i>	<i>N</i>	<i>1</i>	<i>Fe</i>	<i>VHF</i>	<i>142</i>

¹ Beräknat med Minimum Convex Polygons 100% (MCP), Objective Restricted Edge Polygon 100% (OREP:

concave polygons), Kernel 95 % (Kernel)

² Förekomst av reproduktion (Y) eller ej (N) i reviret den aktuella sommaren, samt antal vargar snöspårade i reviret den aktuella vintern (No.)

³ Indikerar vilka individer i det revirmarkerande paret som var radiomärkta det aktuella året (Ind., F=tiken, M=hanen), vilken typ av halsband som använts (Collar); samt totala antalet GPS/VHF positioner (Loc.)

Tabell 5. Medelvärden för 63 årliga revirstorlekar (km²) hos 28 olika skandinaviska revir undersökta i perioden 1999 -2011, beräknade med tre olika metoder: Minimum Convex Polygons (MCP), Objective Restricted Edge Polygons (OREP) och fixed Kernels. Två "outliers" togs bort före beräkningen av medelvärdena (MCP: 3525 and 2589 km²)

Home range	Mean	SE	Min	Max
MCP (100%)	1 017	73	259	1 676
OREP (100%)	916	74	259	1 676
Kernel (95%)	708	57	141	1 089

Note: Mean and standard error were based on the number of

unique territories (n = 27).

Tabell 6 a. Vargrevir (flockar och par) på riksgränsen mellan Norge och Sverige perioden 1998/99 – 2009/10, fördelade på i vilket land mer än 50 % av reviret låg. Även antal helnorska revir anges.

	Tot antal gränsrevir	> 50 % i Sverige	> 50 % i Norge	Helnorska revir
98/99	2	1	1	3
99/00	4	3	1	3
00/01	3	2	1	4
01/02	4	3	1	3
02/03	5	4	1	3
03/04	5	3	2	4
04-05	6	4	2	5
05-06	5	2	3	2
06-07	4	3	1	3
07-08	4	3	1	0
08-09	3	0	3	3
09-10	7	4	3	6
10-11	6	3	3	7
11-12	9	5	4	5
12-13	7	4	3	7
13-14	7	5	2	6
Summa	81	49	32	64

Tabell 6 b. Vargrevir där föryngring skett på riksgränsen mellan Norge och Sverige perioden 1998/99 – 2009/10, fördelade på i vilket land mer än 50 % av reviret låg. Även antal helnorska föryngringar samt totala antalet norska föryngringar inkl de revir med huvudvikten i Norge, anges.

	> 50 % i Norge	> 50 % i Sverige	Tot antal gränsrevir	Helnorska föryngr	Tot norska föryngr
98/99	1	1	2	1	2
99/00	1	2	3	2	3
00/01	0	1	2	3	4
01/02	1	1	2	2	3
02/03	0	2	2	2	2
03/04	0	3	3	2	2
04-05	0	2	2	3	3
05-06	2	0	2	2	4
06-07	0	2	2	1	1
07-08	0	1	1	0	0
08-09	1	0	1	3	4
09-10	2	2	4	3	5
Summa	8	17	26	24	33

Tabell 7. Antal vargdödade älgar under vintern i olika revir och år. Predationstakten anges som genomsnittligt intervall i dagar mellan slagna älgar där minimivärden avser endast *säkert* vargdödade älgar medan maximivärden inkluderar både *säkert* och *sannolikt* vargdödade älgar.

Revir	År	Antal vargar	Studieperiodens längd (dagar)	Antal vargdödade älgar	Predationstakt
Gråfjell	2001	2	69	15 – 16	4,3 – 4,6
Gråfjell	2002	2	127	26 – 34	3,7 – 4,9
Gråfjell	2003	6	60	20 – 24	2,5 – 3,0
Tyngsjö	2002	6	83	20 – 24	3,5 – 4,2
Bogringen	2003	2	63	16 – 17	3,7 – 3,9
Nyskoga	2004	4	32	9 – 11	2,9 – 3,6
Jangen	2004	2	59	12 – 14	4,2 – 4,9
Djurskog	2004	5	52	12 – 12	4,3 – 4,3
Ulriksberg	2006	2	56	7 – 9	6,2 – 8,0
Medel / Sum		3,4	601	137 – 161	3,9 – 4,6

Publikationslista Skandulv

Vetenskapliga artiklar (referee-granskade)

1. Arnemo, J.M.; Ahlqvist P.; Andersen R.; Berntsen F.; Ericsson G.; Odden J.; Brunberg S.; Segerstrom P.; Swenson J. E., 2006. Risk of capture-related mortality in large free-ranging mammals: Experiences from Scandinavia. *Wildlife Biology* 12: 109-113
2. 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*).
3. 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
4. Bensch, S., H. Andrén, H-C. Pedersen, H. Sand, D. Sejberg, B. Hansson, M. Åkesson, P. Wabakken and O. Liberg 2006. Selection for Heterozygosity Gives Hope to a Wild Population of Inbred Wolves. *PLoS ONE* 1(1): e72. doi:10.1371/journal.pone.0000072.
5. Björkman, C., Jakubek, E.-B., Arnemo, J. M., Malmsten, J. 2010. Seroprevalence of *Neospora caninum* in gray wolves in Scandinavia. *Veterinary Parasitology* 173, 139–142.
6. Brainerd, S. M., Andrén, H., Bangs, E. E., Bradley, E., Fontaine, J., Hall, Jr., W. H., Iliopoulos, Y., Jiminez, M., Jozwiak, E., Liberg, O., Mack, C., Meier, T., Niemeyer, C., Pedersen, H. C., Sand, H., Schultz, R. N, Smith, D. W., Wabakken, P., & Wydeven, A.P.2008. The Effects of Breeder Loss on Wolves. *J. Wildl. Manage.* 72: 89-98.
7. Chapron, G., Andrén, H. and Liberg, O. 2008. Conserving top predators in ecosystems. *Science* vol. 320: 47.
8. Eriksen A, P Wabakken, B Zimmermann, H P. Andreassen, J M. Arnemo, H Gundersen, J M. Milner, O Liberg, J Linnell, H C. Pedersen, H Sand, E J. Solberg, and T Storaas. 2008. Encounter frequencies between GPS-collared wolves (*Canis lupus*) and moose (*Alces alces*) in a Scandinavian wolf territory. *Ecological Research* 24:547-557.
9. Eriksen A, P Wabakken, B Zimmermann, H P. Andreassen, J M. Arnemo, H Gundersen, , O Liberg, J Linnell, JM Milner, H C. Pedersen, H Sand, E J. Solberg, and T Storaas 2011. Activity patterns of predator and prey: a simultaneous study of GPS-collared wolves and moose. *Animal Behaviour* 81:423-431.
10. Gervasi V., E.B. Nilsen, H. Sand, M. Panzacchi, G.R. Rauset, H.C. Pedersen, J. Kindberg, P. Wabakken, B. Zimmermann, J. Odden, O. Liberg, J.E. Swenson and J.D. C. Linnell. 2011. Predicting the potential for top-down impact of predators on their preys: a comparative analysis of two carnivore-ungulate systems in Scandinavia. *J Animal Ecology*, doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01928.x
11. Gervasi, V, H Sand, B Zimmermann, J Mattisson, P Wabakken and JD Linell (In Press). Landscape structure disentangles predation risk in two sympatric ungulates during wolf

re-colonization. Ecological

12. Gundersen, H., Solberg, E.J., Wabakken, P., Storaas, T., Zimmerman, B. and Andreassen, H.P. 2008. Three approaches to estimate wolf *Canis lupus* predation rates on moose *Alces alces* populations. *European Journal of Wildlife Research* 54: 335-346.
13. 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
14. Karlsson J., H. Brøseth, H. Sand & H. Andren 2007. Predicting occurrence of wolf territories in Scandinavia. *J. Zoology, London*. 272:276-283.
15. Karlsson J., M. Eriksson & O. Liberg 2007. At what distance do wolves move away from an approaching human? *Can. J. Zool.* 85:1193-1197.
16. Karlsson J. and M. Sjöström 2007. Human attitudes towards wolves, a matter of distance. *Biological Conservation*, Volume 137:610-616.
17. Karlsson J. and Ö. Johansson 2010. Predictability of repeated carnivore attacks on livestock favours reactive use of mitigation measures. *Journal of Applied Ecology* 2010, 47, 166–171.
18. Ledin A, Arnemo J M, Liberg, O and Hellman L. 2007. High plasma IgE levels within the Scandinavian wolf population, and its implications for mammalian IgE homeostasis. *Molecular Immunology* (in print).
19. Liberg, O., Andrén, Pedersen, H-C., Sand, H., Sejberg, D., Wabakken, P., Åkesson, M., & Bensch, S. 2005. Severe inbreeding depression in a wild wolf (*Canis lupus*) population. *Biol. Lett.* 1:17-20.
20. Liberg, O., Å. Aronson, S. M. Brainerd, J. Karlsson, H. C. Pedersen, H. Sand, and P. Wabakken. 2010. Integrating research into management of a recolonizing wolf population – the Scandinavian model. In M. Musiani, L. Boitani, and P. Paquet (editors). *The World of Wolves: New perspectives on ecology, behaviour and policy*. University of Calgary Press, Calgary, Alberta, Canada.
21. 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
22. Liberg O, G Chapron1, P Wabakken, H-C Pedersen, NT Hobbs and H. Sand 2011. Shoot, shovel and shut up: cryptic poaching slows restoration of a large carnivore in Europe. *Proc. B.* doi: 10.1098/rspb.2011.1275
23. Linnell, J.D.C., Brøseth, H., Solberg, E.J., & Brainerd, S.M. 2005. The origins of the southern Scandinavian wolf *Canis lupus* population: potential for natural immigration in relation to dispersal distances, geography and Baltic ice. - *Wildl. Biol.* 11: 383-391.

24. Linnell, J. D. C., Solberg, E. J., Brainerd, S., Liberg, O., Sand, H., Wabakken, P., & Kojola, I. 2003. Is the fear of wolves justified? A Fennoscandian perspective. *Acta Zoologica Lituanica* 13: 34-40.
25. Mattisson, J, H Sand, P. Wabakken, V Gervasi, O Liberg, JD Linnell, GR Rauset, HC Pedersen 2013. Home range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental. *Oecologia* DOI 10.1007/s00442-013-2668-x
26. May R, van Dijk J, Swenson J, Linnell J, Zimmermann B, Odden J, Pedersen H, Andersen, R, Landa A. 2008. Habitat differentiation within the large-carnivore community of Norway's multiple-use landscapes. *J. Appl. Ecol.*
27. Merrill, E., Sand, H., Zimmermann, B., McPhee, H., Webb, N., Hebblewhite, M., Wabakken, P. & Frair, J.L., 2010. Building a mechanistic understanding of predation with GPS-based movement data. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 365:2279–2288.
28. Månsson, J, Andren H, & H Sand 2011. Can pellet counts be used to accurately describe åwinter habitat selection by moose *Alces alces*? *European Journal of Wildlife Research*
29. 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
30. Rönnegård, L, Sand H, Andren H, Månsson J and Å Pehrson. 2008. Evaluation of four methods used to estimate population density of moose *Alces alces*. *WILDLIFE BIOLOGY* Volume: 14 Issue: 3 Pages: 358-371.
31. 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
32. Sand H, Wabakken P, Zimmermann B, Johansson Ö, Pedersen HC. and O. Liberg 2008. Summer kill rates and predation pattern in a wolf-moose system: can we rely on winter estimates? *Oecologia* 156, 53-64.
33. 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.
34. Sand, H., Wikenros, C., Wabakken, P., & Liberg, O. 2006. Wolf (*Canis lupus*) hunting success on moose (*Alces alces*): effects of hunting group size, snow depth and age of breeding wolves. *Animal Behaviour*, 72(Part 4): 781-789
35. Sand, H., Wikenros, C., Wabakken, P., & Liberg, O. 2006. Cross continental differences in patterns of predation: Will naïve moose in Scandinavia ever learn ? *Royal Society of London. Proceedings. Biological Sciences*, 273: 1421-1427, 2006.

36. Sand, H., Zimmermann, B., Wabakken, P., Andrén, H. & Pedersen, H.C. 2005. Using GPS-technology and GIS-cluster analyses to estimate kill rates in wolf-ungulate ecosystems. – *Wildl. Soc. Bull.* 33:914-925.
37. 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.
38. Thoresen, S.I., Arnemo, J.M. & O. Liberg. 2009. Hematology and serum clinical chemistry reference intervals for free-ranging Scandinavian gray wolves (*Canis lupus*). *Vet Clin Pathol* 38/2 (2009) 224–229.
39. Vilá, C., Sundqvist, A. K., Flagstad, Ø., Seddon, J., Björnerfeldt, S., Kojola, I., Casulli, A., Sand, H., Wabakken, P. & Ellegren, H. 2002. Rescue of a severely bottlenecked wolf (*Canis lupus*) population by a single immigrant. *Proc. R. Soc. Lond. B* DOI 10.1098/rspb.2002.2184.
40. Wam, H. K. & Hjeljord, O. 2003. Wolf predation on moose - a case study using hunter observations. *Alces* 39: 263-272.
41. Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O. & Björvall, A. 2001. The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978-1998. - *Can. J. Zool.* 79: 710-725.
42. Wabakken P., Sand H., Kojola I., Zimmermann B. Arnemo J. Pedersen H. & O. Liberg 2007. Multi-stage, long-range natal dispersal by a gps-collared scandinavian wolf. *J. Wildl. Manage* 71(5):1631-1634.
43. Zimmermann, B., Storaas, T., Wabakken, P., Nicolaysen, K., Steinset, O. K., Dötterer, M., Gundersen, H. & Andreassen, H. P. 2001. GPS collars with remote download facilities, for studying the economics of moose hunting and moose-wolf interactions. p. 33-38 in Sibblad, A. M. & Gordon, I. J. (eds). *Tracking Animals with GPS*. GPS-conference, Aberdeen 12-13 March 2001.
44. Zimmermann, B., Wabakken, P., Sand, H., Pedersen, H.C., Liberg, O. 2007. Wolf movement patterns: a key to estimation of kill rate? *J. Wildl. Manage* 71(5):1177-1182.
45. Zimmermann B., L. Nelson, P. Wabakken, H. Sand, and O. Liberg (In press). Behavioral responses of wolves to roads: Scale-dependent ambivalence. *Behavioral Ecology*.
46. Zimmermann B., H. Sand, P. Wabakken, O. Liberg and H. Andreassen (In press). Predator-dependent functional response in wolves: From food limitation to surplus killing. *Journal of Animal Ecology*.
47. Wikenros C, H Sand, P Wabakken, O Liberg & H-C Pedersen 2009. Wolf predation on moose and roe deer: chase distances and outcome of encounters. *Acta Theriologica*. 54:207-218.

48. Wikenros C, O. Liberg, H Sand & H Andrén 2010. Competition between recolonizing wolves and resident lynx in Sweden. *Canadian Journal of Zoology*. 88:271-279.
49. Wikenros, C., Sand, H., Ahlqvist, P. & Liberg, O. 2013. Biomass Flow and Scavengers Use of Carcasses after Re-Colonization of an Apex Predator. *Plos One* 8: 1-12
doi:10.1371
50. 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.
51. Wikenros C., H. Sand, R. Bergström, O. Liberg and G. Chapron (In press). Moose Hunters Adaptively Compensates for Predation Following Wolf Return in Sweden. *PlosOne*

Rapporter

1. Andersen, R. Linnell, J.D.C., Hustad, H., & Brainerd, S. M. (eds.). 2004. Large predators and human communities in Norway. A guide to coexistence for the 21st century. NINA Temahefte 25. 48 pp.
2. Andersen, R., Bjerke, T., Brainerd, S., Bruteig, I.E., Brøseth, H., Gjershaug, J.O., Hustad, H., Landa, A., Linnell, J., Nygård, T., Pedersen, H.C., Skogen, K., Solberg, E.J., Svarstad, H., Swenson, J.E., Sæther, B.-E. & Tveraa, T. 2003. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding : Fremtidige FoU - oppgaver knyttet til store rovdyr i Norge. - NINA Fagrapport 67. 14pp.
3. Andrén, H., Liberg, O. & Sand, H. 1999. Predationens inverkan på de naturliga bytespopulationerna. Bilagor till Sammanhållen Rovdjurspolitik - Slutbetänkande SOU 1999:146, 119-182.
4. Andrén H, H Sand, J Månsson, L Edenius och P Kjellander 2011. Ekosystemaspekter på älgförvaltning med stora rovdjur. Rapport Dnr SLU ua.Fe.2011.1.5-711, Sveriges lantbruksuniversitet.
5. Arnemo, J. M., Ahlqvist, P., & Segerström, P. 2004. Biomedical Protocol for Free-ranging Gray Wolves (*Canis lupus*) in the Scandinavian Wolf Research Project. The Norwegian School of Veterinary Science, Tromsø, Norway. Unpublished report.6 pp.
6. Aronson, Å., Wabakken, P., Sand, H., Steinset, O. K. & Kojola I. 2000. Varg i Skandinavien. Statusrapport för vintern 1999/2000. Högskolan i Hedmark, Viltskadecenter, Grimsö forskningsstation, Vilt- og fiskeriforskningen, Oulu. Høgskolen i Hedmark Oppdragsrapport 2, pp. 65.

7. Aronson, Å., Wabakken, P., Sand, H., Steinset, O. K. & Kojola, I. 2001. Varg i Skandinavien. Statusrapport för vintern 2000/2001. Högskolan i Hedmark, Viltskadecenter, Grimsö forskningsstation, Vilt- og fiskeriforskningen, Oulu. Høgskolen i Hedmark Oppdragsrapport 2, pp. 57.
8. Aronson, Å., Wabakken, P., Sand, H., Steinset, O.K. & Kojola, I. 1999. Varg i Skandinavien: statusrapport för vintern 1998-99.- Høgskolen i Hedmark, Rapport nr. 18 - 1999.
9. Brainerd, S. M., Liberg, O., Pedersen, H C., Sand, H., Wabakken, P., Eide, N. E. 2003. Delprosjekt III: Tap av alfa-individer i en ulveflokk – effekter på flokkdynamikk og reproduksjon. Pp. 54-89 in Pedersen, H. C., Brainerd, S. M., Liberg, O., Sand, H., & Wabakken, P. Ulv- Bestandsdynamikk, levedyktighet og effekter av uttak. NINA Fagrappport 61:89 pp.
10. Brainerd, S. M., & Bjerke, T. 2002. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding: Informasjonstiltak om store rovdyr i Norge NINA Fagrappport nr. 69.
11. Brainerd, S. M., & Næss. B. 2003. Holdninger til store rovdyr i utvalgte deltagende kommuner i prosjektet ”Leve med Rovdyr”. Et innspill til arbeidet med den nye rovviltmelding. NINA Minirappport nr. 14. 23 pp.
12. Brainerd, S. M. (Red.). 2003. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding: Konfliktdempende tiltak i rovviltforvaltningen. NINA Fagrappport nr. 66.
13. Brainerd, S. M. & H. Hustad. 2003. Fellingsregimer i norsk rovviltforvaltning. I Brainerd, S. M. (Ed.). 2003. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding: Konfliktdempende tiltak i rovviltforvaltningen. NINA Fagrappport nr. 66.
14. Chapron G., H. Andrèn, H. Sand & O. Liberg 2012. Demographic Viability of the Scandinavian Wolf Population. A report by SKANDULV to The Swedish Environmental Protection Agency.
15. Gangås, K. E., Næss, B., Brainerd, S. M. 2003. Leve med rovdyr. Sluttrapport 2003. NINA Minirappport nr. 13. 51 pp.
16. Haaland, H., Skogen, K., Brainerd, S. M. 2003. Jakt og konfliktreduksjon. In 14-23 i Brainerd, S. M. (Ed.). 2003. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding: Konfliktdempende tiltak i rovviltforvaltningen (Reports for the Large Predator Policy Statement: Measures for mitigating conflict in large carnivore management). NINA Fagrappport nr. 66. (In Norwegian with English summary).
17. Karlsson, J., Sand, H. & Kjellander, P. 2000. Intensivstudier av sänderförsedda vargar under sommaren/hösten 1999. Viltskadecenter, Grimsö, pp. 18.
18. Karlsson, J. & Thoresson, S. 2000. Jakthundar i vargrevir -En jämförelse av jakthundsanvändningen i fem olika vargrevir och statistiken över vargangrepp på hundar 1999/2000. Viltskadecenter, Grimsö.

19. Karlsson, J., Jaxgård, P., Levin, M., Ängsteg, I. 2003. Vargangrepp på tamdjur och hundar: I vilka delar av Sverige blir konflikten störst? Viltskadecenter rapport 2003/3. Grimsö.
20. Karlsson, J. & Thoresson, S. 2001. Jakthundar i vargrevir: en jämförelse av jakthundsanvändningen i fem olika vargrevir och statistiken över vargangrepp på hundar 1999/2000. - Rapport. Viltskadecenter, Grimsö.
21. Karlsson, J., Ahlqvist, P. & Ahlqvist, I. 2000. Försök med knallskott för att öka skyggheten hos varg.- Rapport. Viltskadecenter, Grimsö.
22. Karlsson, J., Sand, H. & Kjellander, P. 2001. Intensivstudier av sändarförsedda vargar under sommaren 1999. - Rapport, Viltskadecenter, SLU, Grimsö.
23. Liberg, O. 2003. Genetiske aspekter av levedyktighetsanalyser for populasjoner (PVA) og minste levedyktige bestand (MVP) for ulv, med spesiell vekt på den nylig etablerte ulvebestanden i Skandinavia: Rapport fra et internasjonalt seminar 1.-3. mai 2002, Färna Herregård, Sverige. Pp. 32-52 In Pedersen, H. C., Brainerd, S. M., Liberg, O., Sand, H., & Wabakken, P. 2003. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding: Ulv- Bestandsdynamikk, levedyktighet og effekter av uttak – NINA Fagrapport 61. 89 sidor.
24. Liberg O. 2005. Genetic aspects of viability in small wolf populations with special emphasis on the Scandinavian wolf population. Report from an international expert workshop at Färna Herrgård, Sweden 1st – 3rd May 2002, The Swedish Environmental Protection Agency, Report no. 5436.
25. Liberg, O. & Aronson, Å. 2007. Utvärdering av länsstyrelsernas inventeringar av lodjur och varg utanför renskötselområdet. Uppdrag från Rovdjursutredningen 2007. Rapport från Grimsö forskningsstation och Viltskadecenter. 66 sidor.
26. Liberg O, Sand H, Wabakken P och H Pedersen 2008. Dödlighet och illegal jakt i den skandinaviska vargstammen. Rapport Grimsö forskningsstation och Viltskadecenter 2008. 42 sidor.
27. Liberg, O., Sand, H., Forslund, P., Laikre, L., Ryman, N., Åkesson, M. & Bensch, S. 2009. Förslag till åtgärder för att stärka den genetiska situationen för den svenska vargstammen. Redovisning av regeringsuppdrag (Dnr 429-8585-08), rapport från Naturvårdsverket.
28. Liberg, O., Sand, H., Chapron, C., Forslund, P., Ahlqvist, P. & Ängsteg, I. 2009. Reglerande beskattning av den svenska vargstammen samt flyttning av varg inom landet för att förstärka vargstammens genetiska situation (Regulating harvest of the Swedish wolf population and translocation of immigrating wolves to improve the genetic status of the population). Rapport till Naturvårdsverket från SKANDULV.
29. Liberg O, Sand H, Forslund P, och G Chapron 2010. Reglerande beskattning av den svenska vargstammen 2011. En rapport till Naturvårdsverket från SKANDULV, Grimsö Forskningsstation, Institutionen för Ekologi, Sveriges Lantbruksuniversitet.

30. Liberg O, Sand H och G Chapron 2010. Ekologiska och praktiska aspekter på flytt av varg. Uppdrag från Naturvårdsverket åt Grimsö/SLU. Rapport från Grimsö forskningsstation
31. Liberg O, H Sand, P Wabakken, G Chapron 2011. Illegal killing of wolves in Scandinavia 1998 – 2011: variation in space and time. A report to World Wide Fund for Nature, WWF, (Sweden)
32. Liberg, O., Sand H. & Åkesson, M. 2011. Development of the genetic relatedness in the Scandinavian wolf population after the Swedish quota hunts in 2010 and 2011. An internal report to the Swedish Government.
33. Liberg, Olof, Håkan Sand, Guillaume Chapron, 2011. Uppdrag från Naturvårdsverket 2010-07-21 åt SLU/Grimsö (Leverantör 1) att svara på 17 frågor angående flytt av varg. Bilaga 1 i "Genetisk förstärkning av den svenskavargstammen. Svar på uppdrag om rutiner för införsel och utplantering av varg i Sverige." Naturvårdsverket, Statens Jordbruksverk och Statens Veterinärmedicinska Anstalt. CM Gruppen AB, Bromma, Sweden
34. Liberg O, G Charpron och H Sand 2011. Beskattning av den svenska vargstammen. Rapport till Naturvårdsverket från Skandulv, Grimsö forskningsstation, Sveriges lantbruksuniversitet
35. Liberg O, H Sand, P Wabakken, G Chapron 2011. Illegal killing of wolves in Scandinavia 1998 – 2011: variation in space and time. A report to World Wide Fund for Nature, WWF, (Sweden)
36. Liberg O. & H Sand 2012. 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.
37. Liberg O. & H Sand 2012. 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.
38. Linnell, J. D. C., Andersen, R. Andersone, Z., Balciauskas, L. , Blanco, J. C. , Boitani, L., Brainerd, S., Breitenmoser, U., Kojola, I. , Liberg, O. , Løe, J. , Okarma, H., Pedersen, H. C. , Promberg, C., Sand, H. , Solberg, E. J., Valdmann, H., Wabakken, P. 2002. Delprosjekt 1. Frykten for ulven: En sammenfatning av ulvens angrep på mennesker. In Linnell, J. D: C: & Bjerke, T: Frykten for ulven: en tverrfaglig utredning.– NINA Oppdragsmelding 722:1-110.
39. Linnell, J. D. C., R. Andersen. Z. Andersone, L. Balciauskas, J. C. Blanco, L. Boitani, S. Brainerd, U. Breitenmoser, I. Kojola, O. Liberg, J. Løe, H. Okarma, H. C. Pedersen, C. Promberg, H. Sand, E. J. Solberg, H. Valdmann, P. Wabakken. 2002. The fear of wolves: A review of wolf attacks on humans. NINA Oppdragsmelding 731:1-65.

40. Linnell, J. D. C. & Bjerke, T. (red.). 2002. Frykten for ulven. En tverrfaglig utredning. NINA Oppdragsmelding 722: 1 – 110.
41. Linnell, J. D. C., Andersen, R., Andersone, Z., Balciauskas, L., Blanco, J. C., Boitani, L., Brainerd, S., Breitenmoser, U., Kojola, I., Liberg, O., Løe, J., Okarma, H., Pedersen, H. C., Promberg, C., Sand, H., Solberg, E. J., Valdmann, H., Wabakken, P. 2002. Rädslor för vargen. SVENSK VERSION.
42. Pedersen, H. C., Brainerd, S. M., Liberg, O., Sand, H., & Wabakken, P. 2003. Ulv- Bestandsdynamikk, levedyktighet og effekter av uttak – NINA Fagrapport 61:89 pp.
43. Pedersen, H. C., Brainerd, S. M., Hjeljord, O., Liberg, O., Sand, H., Wabakken, P., Wam, H. K. 2003. Del I. Bestandsdynamikk og forvaltningsrelevant biologi. Pp. 8-31 i Pedersen, H. C., Brainerd, S. M., Liberg, O., Sand, H., & Wabakken, P. 2003. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding: Ulv- Bestandsdynamikk, levedyktighet og effekter av uttak. – NINA Fagrapport 61:89 pp.
44. Pedersen, H. C., Wabakken, P., Arnemo, J.M., Brainerd, S. M., Brøseth, H., Hjeljord, O., Liberg, O., Sand, Solberg, E., Zimmermann, B. & Wam, H.K. 2005. Rovvilt og Samfunn (RoSa). Det skandinaviske ulveprosjektet SKANDULV. Oversikt over gjennomførte aktiviteter i 2000-2004. - NINA Rapport 117 [78 pp.]
45. Persson, J., Sand, H. & Wabakken, P. 1999. Biologiska karaktärer viktiga för beräkning av livskraftig populationsstorlek. -Rapport Centrum för Biologisk Mångfald, SLU, Uppsala.
46. Sand, H., Liberg, O., Aronson Å., Forslund, P., Pedersen, H-C., Wabakken, P., Brainerd, S., Bensch, S., Karlsson, J., Ahlqvist, P. 2010. Den Skandinaviska Vargen - en sammanställning av kunskapsläget från det skandinaviska vargforskningsprojektet SKANDULV 1998 – 2010: Rapport till Direktoratet for Naturforvaltning i Norge
47. Sand, H., Liberg, O., Aronson Å., Forslund, P., Pedersen, H-C., Wabakken, P., Brainerd, S., Bensch, S., Karlsson, J., Ahlqvist, P. 2010. Den Skandinaviska Vargen - en sammanställning av kunskapsläget från det skandinaviska vargforskningsprojektet SKANDULV 1998 – 2010: Rapport till Direktoratet for Naturforvaltning i Norge.
48. Sand H. N Jonzén, H Andrén, J Månsson, JE Swenson, J Kindberg 2011. Strategier för beskattning av älg, med och utan rovdjur. Rapport Dnr. SLU ua.FE. 2011.1.5-711, Sveriges lantbruksuniversitet.
49. Skogen, K., Haaland, H., Brainerd, S. M. & Hustad, H. 2003. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding: Lokale syn på rovvilt og rovviltforvaltning. En undersøkelse i fire kommuner: Aurskog–Høland, Lesja, Lierne og Porsanger. NINA fagrapport 70.
50. Solberg, E. J., Sand, H., Linnell, J. D. C., Brainerd, S. M., Andersen, R., Odden, J., Brøseth, H., Swenson, J. E., Strand, O., & Wabakken, P. 2003. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding: Store rovdyrs innvirkning på hjorteviltet i Norge: Økologiske prosesser og konsekvenser for jaktuttak og jaktutøvelse. NINA Fagrapport 63.

51. Solberg, E. J. & Brainerd, S. M. 2003. Avbøtende tiltak med hensyn til jaktutøvelse. In Brainerd, S. M. (Ed.). 2003. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding: Konfliktdempende tiltak i rovviltforvaltningen. NINA Fagrapport nr. 66. 103 pp.
52. Vargforskningsprosjektet, Lodjursprosjektet & Viltskadecenter 2000. Årsrapport for 1999. - Grimsö forskningsstation.
53. Vargforskningsprosjektet, Lodjursprosjektet & Viltskadecenter 2001. Årsrapport for 2000/01.- Grimsö forskningsstation.
54. Vargforskningsprosjektet, Lodjursprosjektet & Viltskadecenter 2002. Årsrapport for 2001/02.- Grimsö forskningsstation.
55. Vold, A. S. 2001b. Rapport over en telefonundersøkelse utført av det skandinaviske ulveprosjektet, SKANDULV. Oppdragsrapport til Norges Jeger- og Fiskerforbund/SKANDULV.
56. Wabakken, P., Aronson, Å., Sand, H., Steinset, O. K. & Kojola, I. 1999. Ulv i Skandinavia: Statusrapport for vinteren 1998-99. Høgskolen i Hedmark, rapp. 19/99. 46s.
57. Wabakken, P., Aronson, Å., Sand, H., Steinset, O.K. & Kojola, I. 2001. Ulv i Skandinavia. Statusrapport for vinteren 2000-2001.- Oppdragsrapport nr. 1 - 2001. Høgskolen i Hedmark.
58. Wabakken, P., Aronson, Å., Sand, H., Steinset, O.K. & Kojola, I. 2002. Ulv i Skandinavia. Statusrapport for vinteren 2001 – 2002. Høgskolen i Hedmark, Viltskadecenter, Grimsö forskningsstation, Vilt- og fiskeriforskningen, Oulu. Høgskolen i Hedmark Oppdragsrapport 2-2002, pp. 39.
59. Wabakken, P., Zimmermann, B., Pedersen, H. C., Dötterer, M., Maartmann, E., Steinset, O. K. 2003. Ulv og elg i Hedmark: Elgtettehet og Gråfjellparets uttak av elgstammen vinteren 2001-2002. Rapport. Høgskolen i Hedmark, avdeling for skog- og utmarksfag. 6 s.
60. Wabakken, P., Aronson, Å., Sand, H., Strømseth, T.. & Kojola, I. 2004. Ulv i Skandinavia. Statusrapport for vinteren 2003-2004.- Oppdragsrapport nr. 5 - 2004. Høgskolen i Hedmark.
61. Wabakken, P., Aronson, Å., Strømseth, T.H., Sand, H. & Kojola, I. 2005. Ulv i Skandinavia: Statusrapport for vinteren 2004-2005. Oppdragsrapport nr. 6 – 2005. Høgskolen i Hedmark.
62. Wabakken, P., Aronson, Å., Strømseth, T.H., Sand, H. & Kojola, I. 2006. Ulv i Skandinavia: Statusrapport for vinteren 2005-2006. Oppdragsrapport nr. 2 – 2006. Høgskolen i Hedmark.
63. Wabakken, P., Aronson, Å., Strømseth, T.H., Sand, H., Maartmann, E., Svensson, L. & Kojola, I. 2009. Ulv i Skandinavia Statusrapport for vinteren 2008-2009, Høgskolen i Hedmark Oppdragsrapport nr. 6 - 2009

64. Wabakken P, Aronson Å, Strømseth TH, Sand H, Maartmann E, Svensson L, Flagstad O, Hedmark E, Liberg O og I Kojola 2010. Ulv i Skandinavia: Statusrapport for vinteren 2009-2010, Høgskolen i Hedmark, Oppdragsrapport nr. 4 - 2010
65. Wam, H. K., Hjeljord, O., Dokk, J. G. 2003. Oppdragsrapport: Tilskuddsgjerder og rovdyrskader på bufé i Østfold. NLH - Institutt for biologi og naturforvaltning. 24 s.
66. Wam, H. K., Dokk, J. G. & Hjeljord, O. 2003. Tilskuddsgjerder og rovdyrskader på bufé i Østfold. IBN Oppdragsrapport, UMB, 18 s.
67. Wam, H. K., Hjeljord, O., Dokk, J. G., Glende, E., Jarnæs, I. G., Gustavsen, C. R., Vold, A.-S. & Østreng, O.-C. 2003. Ulv i Østfold 1999-2003 - et sammendrag av resultater fra forskningen. IBN, UMB, 21 s.

Populærvetenskapliga artiklar

1. Ahlqvist, I., Karlsson, J. & Wabakken, P. 1999. Vargdödade hundar. Våra rovdjur 16: 28-31.
2. Arnemo, J.M. 1999. Svenske ulver med radiosender. - Norsk Veterinærtidsskrift 111: 81.
3. Arnemo, J.M. 1999: Radiomerking av ulv: hvorfor og hvordan. - Norsk Veterinærtidsskrift 111: 14.
4. Aronson, Å., & Sand, H. 2004. Om vargens utveckling i Skandinavien under de seneste 30 åren. Skogsvilt III: 47-53.
5. Aronson, Å., Strømseth, T.H., & Wabakken, P. 2009. Lär dig uppfatta vargens urinmarkeringar tydligare. Våra rovdjur 3: 8-9
6. Brainerd, S. M., Pedersen, H. C. 2005. Fakta-ark om ulven. SKANDULV-fakta-ark. <http://skandulv.nina.no>. 17 s.
7. Brainerd, S. M., Linnell, J., Brøseth, H., Solberg, E. J., Pedersen, H. C., Liberg, O., Sand, H., & Wabakken, P. 2006. Den skandinaviske ulven: utsetting eller innvandring? Villmarksliv 4:82-85.
8. Brainerd, S. M., Bakka, D., & Pedersen, H.C. 2006. Ulvejakt i Norge. Norges Jeger- og Fiskerforbund & Norsk Institutt for naturforskning. 36 s.
9. Brainerd, S. M. 2003. Ulvejakt. I Kirkemo, O. (ed.), Jakt, fiske friluftsliv. Kunnskapsforlaget, Oslo.
10. Brainerd, S. M., Karlsson, J., Pedersen, H. C., & Wabakken, P. 2008. Ulvetelefonen – bedre enn ingenting? Jakt & Fiske: 6:74-76.
11. Karlsson, J., & Andrén, H. 2004. Vargar och lodjur – hur går de ihop? Skogsvilt III, Grimsö forskningsstation, Sverige.

12. Karlsson, J., Andrén, H. & Sand, H. 2004. Vad bestämmer antalet vargar och deras utbredning i framtiden? Skogsvilt III, Grimsö forskningsstation, Sverige.
13. Karlsson, J., Eriksson, M., & Liberg, O. 2004. Hur rädda är vargar för människor? Skogsvilt III, Grimsö forskningsstation, Sverige.
14. Karlsson, J. & Jaxgård, P. 2004. Vargangrepp på hundar, Skogsvilt III, Grimsö forskningsstation, Sverige.
15. Karlsson, J., Wabakken, P. & Ahlqvist, I. 1999. Vargdödade hundar – ett problem med många frågetecken. Svensk Jakt 137 (11): 54-62.
16. Karlsson, J., & Brainerd, S. 2008. När ulv angriper hund. Jakt & Fiske 1-2: 34-38.
17. Karlsson, J., & Brainerd, S. 2008. Slik kan ulveangrep hindras. Jakt & Fiske 3: 34-36.
18. Liberg, O. 2003. Krönika: Ekologer kan inte alltid ge sitt stöd åt naturvårdens argument. Om stygga och snälla vargar, mänskliga värderingar och motsättningar. Våra Rovdjur 1/2003: 14-15
19. Liberg, O., Bensch, S., Sand, H., Wabakken, P., Sejberg, D., & Pedersen, H. 2004. Släktskap och inavel i den skandinaviska vargstammen. Skogsvilt III: 76-85.
20. Liberg, O., Sand, H., Pedersen, H-C, Wabakken, P., Bensch, S & Sejberg, D. 2005. Den skandinaviska vargstammen – en släktsaga. Våra rovdjur nr 1/2005: 4-7.
21. Liberg, O., Sand, H., Pedersen, H-C, Wabakken. 2008. Så beräknas dödligheten hos varg. Svensk Jakt Nr 7- 2008: 68-71.
22. Liberg O, Sand H, Wabakken P och H Pedersen 2008. Dödlighet och illegal jakt i den skandinaviska vargstammen. FaktaSkog SLU, Nr 9-2007.
23. Linnell, J. & Brainerd, S. 2003. Berettiget ulvefrykt? Villmarksliv 31(10): 22-26.
24. Persson J. & Sand H. 1998 Vargen - viltet, ekologin och människan. Svenska Jägareförbundet. 128 sidor.
25. Persson, J. & Liberg, O. 1999. Underlag för förvaltning av varg och lodjur. - Viltforum. Svenska Jägareförbundet.
26. Sand H. & Ahlqvist I. 1998. Vargforskning - hur och varför? Våra Rovdjur Nr. 1/98., Dalajägaren 1/98, Värmlandsjägaren 1/98, Jaktsignalen 1/98.
27. Sand, H. & Ahlqvist, P. 1999. De första vargarna märkta i Sverige. -Våra Rovdjur 1/99.
28. Sand, H. 1999. Rapport från vargforskningsprojektet. -Svensk Jakt Nyheter 3/99.
29. Sand, H., Liberg, O., Andrén, H. & Ahlqvist, P. 2000 . Den skandinaviska vargen - en överlevnadskonstnär. -Fauna & Flora 95:2, 2000.

30. Sand, H., Wabakken, P., & Liberg, O. 2004. Vargens biologi: karaktärer och konsekvenser för små populationer. *Skogsvilt III*: 58-65.
31. Sand, H., Wabakken, P., & Liberg, O. 2004. GPS-sändare: en ny era för studier av beteendekologi hos vilda djur. *Skogsvilt III*: 24-29.
32. Sand, H., Liberg, O., Ahlqvist, P., & Wabakken, P. 2004. Vilken inverkan har vargen på älgstammen? *Skogsvilt III*: 66-72.
33. Sand H., Liberg O., Ahlqvist P. & Bernelind T. 2004. Vilka älgar väljer vargen ? Sv. *Jakt Nr. 8-2004*.
34. Sand H., Liberg O., Ahlqvist P. & Wabakken P. 2004. Älgjakten kan hotas i vargområden. Sv. *Jakt Nr. 10-2004*.
35. Sand H, Wikenros C, Wabakken P och O Liberg 2008. Den skandinaviska älgen: Ett lätt byte för vargen. *FaktaSkog SLU, Nr. 8-2007*.
36. Sand H, Johansson Ö, Ahlqvist P och O Liberg 2008. Älgkalvar överst på vargens sommarmeny! *FaktaSkog SLU, Nr. 10-2007*.
37. Sand H. C. Wikenros, O. Liberg 2014. Varför Skandinaviens vargar dödar fler älgar. *Svensk Jakt 6-2014*.
38. Sand H. C. Wikenros, P. Ahlqvist. (Under tryckning). Vargar väljer älgar i sämre kondition än vad jägarna gör! *Hjorteviltet, Norge*.
39. Wabakken, P. 1999. Ulven i Skandinavien ved tusenårsskiftet. s. 9-19 i Brox, K. (red), *Brennpunkt Natur 99*. Tapir forlag, Trondheim.
40. Wabakken, P. 1999. Ulvestammen i Skandinavien øker. *Skog-Skole-Samfunn, Det norske skogselskap*: 10-11.
41. Wabakken, P., Aronson, Å., Steinset, O. K. & Sand, H. 2001. Foreløpig statusrapport om ulv i Skandinavien vinteren 2000-2001. *Miljøkrim 4 (2-3)*: 32-33.
42. Wam, H.K., Glende, E., Østreng, O.C. & Hjeljord, O. 2003. Ulven konkurrerer med jegerne om kalvekvoten. *Hjorteviltet*.
43. Wikenros, C, Sand, H., Ahlqvist, P. & O. Liberg. 2008. Asätare övervakas med kamera. *Svensk Jakt Nr 1-2008*.
44. Wikenros, C., Ahlqvist, P., Sand, H. och Liberg, O. 2009. Vargarnas nattliga liv. *Jaktmarker och Fiskevatten nr2/2009*: 42-43.
45. Wikenros, C., Sand, H., och O. Liberg 2010. Så jagar vargen. *Svensk Jakt Nr 10-2010*.
46. Wikenros, C. Ahlqvist, P., Sand H., & O. Liberg 2010. De fyra stora i Bergslagen. *Fauna & Flora Nr. 3-2010*.

Examensarbeten, hovedoppgaver, diplom arbeten mm

1. Alfredéen A-C. 2006. Denning behaviour and movement pattern during summer of wolves *Canis lupus* on the Scandinavian Peninsula. Examensarbete Nr 164 i Naturvårdsbiologi, Inst. för Naturvårdsbiologi, Sveriges lantbruksuniversitet.
2. Backeryd, J. 2007. Wolf attacks on dogs in Scandinavia 1995 – 2005. Will wolves in Scandinavia go extinct if dog owners are allowed to kill a wolf attacking a dog? Examensarbete nr 175 i Naturvårdsbiologi. Sveriges lantbruksuniversitet.
3. Bernelind T. 2006. Winter prey selection of moose (*Alces alces*) by Scandinavian wolves (*Canis lupus*). Examensarbete Nr 163 i Naturvårdsbiologi, Inst. för naturvårdsbiologi. Sveriges Landbruksuniversitetet.
4. Eriksson T. 2003. Winter activity patterns and behaviour during handling time in the re-establishing wolf population on the Scandinavian peninsula. Examensarbete i Naturvårdsbiologi, Inst. för naturvårdsbiologi. Sveriges Landbruksuniversitetet.
5. Fritzson L. 2007. Vulnerability of moose (*Alces alces*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) to wolf (*Canis lupus*) predation in Scandinavia – does habitat matter? Final Thesis 07/1768, Inst. för Fysik, Kemi och Biologi, Linköpings universitet.
6. Glende, E. 2001. Ulv i Østfold - effekt på bestanden av elg og rådyr. Hovedfagsoppgave, UMB, 29 s.
7. Gustavsen, C. R. 2002. Intensivstudie av radiomerket ulv i Østfold mai 2000 - oktober 2001. Områdebruk og forflytningsmønster gjennom året. Hovedfagsoppgave ved UMB, 57 s.
8. Hamre O. 2006. Spatial and temporal use of forest roads by wolves in Scandinavia during summer. Master of Science thesis, Faculty of Science, Department of Biology University of Tromsø, N-9037 Tromsø.
9. Jarnæs, I. G. 2005. Bevegelsesmønster hos radiomerket ulv i Østfold, 2000 -2001. Hovedfagsoppgave ved UiO, 60 s.
10. Jarstadmarken, S. & Dragland, T. 2002. Stasjonære ulvers arealbruk vinterstid i forhold til bosetting, veger og høyde over havet – en GIS-analyse. Hovedprosjekt, Høgskolen i Gjøvik, 47s.
11. Johansson, K. 2002. Wolf territories in Scandinavia; sizes, variability and their relation to prey density. Examensarbete i Naturvårdsbiologi, Inst. för naturvårdsbiologi. Svenska Landbruks Universitetet, Umeå, 18s.

12. Johansson Ö. 2004. Summer predation patterns of the Scandinavian wolf. Examensarbete i Naturvårdsbiologi, Inst. för naturvårdsbiologi. Sveriges Landbruksuniversitetet.
13. Larsen, F.E. & Helgason, B. 2002. Aktuelle medikamenter brukt til immobilisering av ulv (*Canis lupus*). - Fordypningsoppgave, Norges veterinærhøgskole, Tromsø.
14. Müller, S. 2006. Saisonale Variation im Nahrungsspektrum des Wolfes in Skandinavien. Oder: Was ist wirklich drin im Wolfskot? (Diet composition of wolves (*Canis lupus*) on the Scandinavian peninsula determined by scat analysis. In German, English summary). Diploma thesis. School of Forest Science and Resource Management, Technical University of Munich (Germany).
15. Knappworst, U. 2006. Das Nahrungsspektrum des Wolfes (*Canis lupus*) in Schweden im territorialen Vergleich (Territorial variation in the wolves' diet? - A comparison of 11 territories in Sweden. In German, English summary). Diploma thesis. School of Forest Science and Resource Management, Technical University of Munich (Germany) March 2006.
16. Olsen, M. L. 2003. Causes of mortality of free-ranging Scandinavian graywolves 1977-2003. Project Paper. Norwegian School of Veterinary Science, Department of Arctic Veterinary Medicine, Tromsø. 30 pp.
17. Palm D. 2001. Patterns of predation in the Scandinavian wolf (*Canis lupus*). Examensarbete i Naturvårdsbiologi, Inst. för naturvårdsbiologi. Sveriges Landbruksuniversitetet.
18. Palmqvist S. 2003. Territory size, activity and distance travelled by reproducing and non-reproducing wolves during summer in Scandinavia. Examensarbete i Naturvårdsbiologi, Inst. för naturvårdsbiologi. Sveriges Landbruksuniversitetet.
19. Taylor L. 2010. The Influences of Roads on Wolf Movement on the Scandinavian Peninsula in Summer. Master Thesis Hedmark University, Faculty of Wildlife Management and Forestry, Evenstad, Norway.
20. Vold, A.-S. 2001. Intensiv studie av radiomerket ulv i Østfold, vår/sommer/høst 2000. Områdebruk og adferd i forhold til menneskelig aktivitet og husdyrhold. Hovedfagsoppgave ved UMB, 55 s.
21. Våge, J. & Ziener, A. 2000. Hematologi og serumbiokjemi hos frittlevende skandinavisk ulv (*Canis lupus*). - Fordypningsoppgave. Norges veterinærhøgskole, Oslo.
22. Wam, H. K. 2003. Wolf behaviour towards people – the outcome of 125 monitored encounters. (Ulv og menneske - utfallet av 125 framprovoserte møter). Cand. Scient. Thesis, Agricultural University of Norway, Ås. 42 pp.
23. Wam, H. K. 2001. Norske utmarker som ulvehabitat. En vurdering basert på tilgjengelige byttedyr. Semesteroppgave i Viltforvaltning, Norges Landbrukshøgskole, Ås, pp. 11.

24. Westby A. 2004. Distribution of wolf killed moose during winter in relation to moose winter distribution using new GPS technology. Examensarbete i Naturvårdsbiologi, Inst. för naturvårdsbiologi. Sveriges Landbruksuniversitetet.
25. Wierda N. 2010. Parental care and movement patterns of wolves (*Canis lupus*) during summer. Bachelor Thesis, Hedmark University, Faculty of Wildlife Management and Forestry, Evenstad, Norway
26. Wikenros, C. 2001. Wolf winter predation on moose and roe deer in relation to pack size. Examensarbete i Naturvårdsbiologi, Inst. för naturvårdsbiologi. Sveriges Landbruksuniversitetet.
27. Østreng, O.-C. 2000. Ulv i Akershus og Østfold - sommerdiett og byttedyrselektivitet. Hovedoppgave ved UMB, 41 s.

Faktablad

1. Brainerd, S. M., Pedersen, H. C. 2005. Fakta-ark om ulven. SKANDULV-fakta-ark. <http://skandulv.nina.no>. 17 pp.
2. Brainerd, S., Bakka, D. & Pedersen, H.C. 2005. Jakt på ulv i Norge. Et informasjonshefte fra Norges Jeger- og Fiskerforbund og NINA. 36 pp
3. Heggberget, T., Pedersen, H. C. 2006. Ulv *Canis lupus*. Artsdatabankens faktaark nr. 4. 2 pp.
4. Karlsson, J., & Backeryd, J. 2006. Hur många vargar skulle skjutas samband med angrepp på hund? Faktablad. Viltskadecenter, Grimsö. 4 pp.
5. Liberg O, Sand H, Wabakken P och H Pedersen 2007. Dödlighet och illegal jakt i den skandinaviska vargstammen. FaktaSkog SLU, Nr 9-2007.
6. Sand H, Johansson Ö, Ahlqvist P och O Liberg 2007. Älgkalvar överst på vargens sommarmeny! FaktaSkog SLU, Nr. 10-2007.
7. Sand H, Wikenros C, Wabakken P och O Liberg 2007. Den skandinaviska älgen: Ett lätt byte för vargen. FaktaSkog SLU, Nr. 8-2007.
8. Sand H, Jonzén N, Andren H och J Månsson 2012. Strategier för beskattning av älg. FaktaSkog SLU, Nr. 24-2011.
9. Sand H, Andren H, Swenson J och J Kindberg 2012. Flera jägare på älgpopulationen - predationsmönster hos varg och björn. FaktaSkog SLU, Nr. 25-2011
10. Sand H, Jonzén N, Andren H och J Månsson 2012. Beskattning av älgpopulationer med varg och björn. FaktaSkog SLU, Nr. 26-2011.

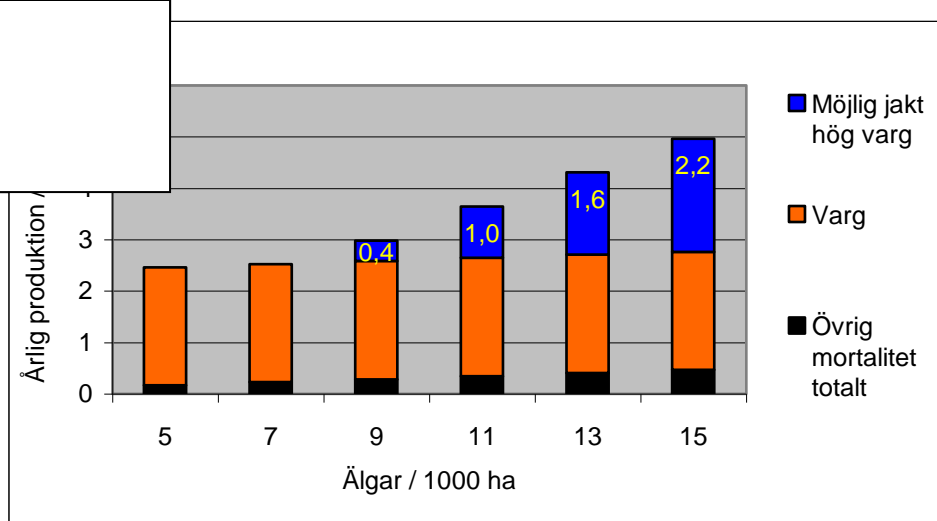
11. Sand H., C. Wikenros, O. Liberg 2012. Är skandinaviska vargar mer blodtörstiga än amerikanska? FaktaSkog SLU, 6-2012.
12. Sand H, C. Wikenros, P. Ahlqvist 2012. Vargar väljer älgar i sämre kondition än vad jägarna gör! FaktaSkog SLU, 10-2012.
13. Sand H., J. Mattisson, O. Liberg 2014. Hur stora revir har vargarna i Skandinavien och vad påverkar detta? FaktaSkog SLU, 6-2014.
14. Sand H., V. Gervasi 2014. Vad påverkar predationsrisken för älg och rådjur inom ett vargrevir? FaktaSkog SLU, 7-2014.
15. Wikenros C, Liberg O, Sand H och H. Andrèn 2010. Lodjur och varg – som hund och katt eller ...? FaktaSkog SLU, Nr. 3-2010.

Muntliga presentationer vid internationella konferenser och workshops

1. Brainerd, S. M., Andersen, R. & Næss, B. 2002. "Living with carnivores" –a program of information and dialogue focused on conflict in rural Norway. Poster presentation abstract, International Bear Conference, Steinkjer, Norway.
2. Brainerd, S. M., Bangs, E. E., Bradley, E., Fontaine, J., Hall, Jr., W. H., Iliopoulos, Y., Jiminez, M., Jozwiak, E., Liberg, O., Mack, C., Meier, T., Niemeyer, C., Pedersen, H. C., Sand, H., Schultz, R. N, Smith, D. W., Wabakken, P., & Wydeven, A.P. 2003. The effects of alpha wolf loss on reproductive success and pack dynamics. World Wolf Congress, Banff, Canada.
3. Brainerd, S. M., & Linnell, J. D. C. 2002. Competition between hunters and large carnivores: a Scandinavian case study. Predator Conservation Alliance 3rd Annual Conference, Mammoth Hot Springs, Yellowstone National Park, 3rd-6th October 2002.
4. Liberg, O., Bensch, S., Pedersen, H. C., Sand, H., Sejberg, D., Wabakken, P. & Åkesson, M. 2003. A complete pedigree and loss of genetic variation in the Scandinavian wolf population. 7th World Wolf Congress, September 26-28, 2003, Banff, Canada.
5. Liberg, O. 2003. Status and trends of wolves in Scandinavia. International meeting on management and conservation of wolf "Living with the wolf 2003". Junta de Castilla y Leon, Segova, Spain (invited talk).
6. Liberg, O., Sand, H., Pedersen, H.C., Wabakken, P., Andrén, H., Bensch, S., Åkesson, M. & Sejberg, D. 2005. Internationales Experten Treffen, Wölfe in Mitteleuropa, Bad Muskau, Tyskland dec 04: Genetic problems for wolf populations in Europe, with a specific view on the Scandinavian wolf population (invited talk).

7. Liberg, O., Sand, H., Pedersen, H.C., Wabakken, P., Andrén, H., Bensch, S., Åkesson, M. & Sejberg, D. 2005. Bialowieza, Bioter Summer School maj 04: Conservation problems for a small wolf population: genetics and poaching.
8. Liberg, O., Sand, H., Pedersen, H.C. & Wabakken, P. 2005. Illegal killing and inbreeding depression - threats to the small Scandinavian wolf population. International Wolf Conference, Colorado Springs, USA.
9. Liberg, O. 2006. Illegal killing and inbreeding depression threaten the small Scandinavian wolf *Canis lupus* population. 14th Nordic Congress of Wildlife research (NKV) 1 - 4 mars 2006, Fuglsö, Danmark.
10. Liberg, O. 2006. Monitoring game species and large predators in Sweden - a joint venture of official managers, hunters, volunteers and scientists. 1st Annual meeting for wildlife research and management in Switzerland 18-19 Aug 2006, Swiss Wildlife Society, Federal Office for the Environment (Invited talk).
11. Liberg, O. 2010. Monitoring wolves in Scandinavia. Conference on "Wolves, people and territories", organized by Large Carnivore Initiative for Europe and the Regione Piemonte, May 24-27 2010, Torino, Italien (invited talk).
12. Liberg, O., Sand, H., Wabakken, P., Bensch, S. & Åkesson, M. 2011. Inbreeding depression and congenital defects in the small recolonized Scandinavian wolf population. – Talk presented at "Genetic status and conservation management of reintroduced and small autochthonous Eurasian lynx *Lynx lynx* populations in Europe". - Workshop organized by Institut für Veterinär-Virologie der Universität Bern, KORA - Koordinierte Forschungsprojekte für Raubtiere and IUCN/SSC Cat Specialist Group. Saanen, Schweiz 24-27 October, 2011. (invited talk)
13. Liberg, O., Sand, H., Chapron, G. & Forslund, P. 2011. Regulating harvest and active genetic improvement of the highly inbred Scandinavian wolf population. – Plenary talk given at "Genetic status and conservation management of reintroduced and small autochthonous Eurasian lynx *Lynx lynx* populations in Europe". - Workshop organized by Institut für Veterinär-Virologie der Universität Bern, KORA - Koordinierte Forschungsprojekte für Raubtiere and IUCN/SSC Cat Specialist Group. Saanen, Schweiz 24-27 October, 2011 (invited talk).
14. Liberg, O., 2012. Wolf ecology, management and conservation in Scandinavia. Plenary talk at the *Canine Science Forum*, Barcelona, Spain 25-27 July 2012 (invited talk)
15. Liberg, O., 2013. The wolf in Scandinavia – problems with the conservation and management. Plenary talk at the First International Wolf Conference at the Wolfcenter in Dörverden, Germany 27-29 Sept. 2014 (invited talk).
16. Liberg, O., Forslund, P., Åkesson, M., Wabakken, P. and Sand, H. 2013. Selective harvest to improve the genetic status of a wolf population. The *2013 International Wolf Symposium: Wolves and Humans at the Crossroads* in Duluth, Minnesota, USA, 10-13 Oct. 2013.

17. Liberg, O., Åkeson, M., Sand, H and P Wabakken. 2014. The genetic dilemma of Scandinavian wolves: Dependence of refreshment from the east. *The International Conference on European Large Carnivores*, Krasny Bor, Belarus, September, 15-18, 2014 (invited talk).
18. Olsen, M. L. 2003. Causes of mortality of free-ranging Scandinavian graywolves 1977-2003. 7th World Wolf Congress, September 26-28, 2003, Banff, Canada.
19. Pedersen H et al. 2003. Home range dynamics in Scandinavian wolves. 7th World Wolf Congress, September 26-28, 2003, Banff, Canada.
20. Sand H, Andrén H., Liberg O. & P. Ahlqvist 2000. Telemetry studies of wolves (*Canis lupus*) in Scandinavia: A new research project. Abstract in: Beyond 2000 – Realities of Global Wolf Restoration. Program and Abstracts. Duluth, Minnesota, USA.
21. Sand H., Wabakken P., Wikenros C., Liberg O., and Pedersen H-C. 2002. Patterns of prey selection by Scandinavian wolves. Abstract and oral presentation in: International Moose Conference, Hafjell, Norway.
22. Sand H. O. Liberg, Ö. Johansson, P. Wabakken, B. Zimmerman, & P. Ahlqvist 2003. Summer predation patterns of Scandinavian wolves. 7th World Wolf Congress, September 26-28, 2003, Banff, Canada.
23. Sand H., Wabakken P., Wikenros C., Liberg O., and Pedersen H-C. 2005 Winter activity patterns and behavior in the re-establishing wolf population on the Scandinavian peninsula. International Wolf Congress, Colorado Springs, USA.
24. Sand H, Liberg O, Andrén H, Wabakken P, Solberg E. and H-C. Pedersen 2005. Wolf-ungulate ecology in Scandinavia. Workshop, Bialoweza, Polen. (Personal invitation).
25. Sand H., Wabakken P., Wikenros C., Liberg O. and Pedersen H-C. 2006 Patterns of predation in the re-establishing wolf population on the Scandinavian peninsula. 14th Nordic Congress of Wildlife research (NKV) 1 - 4 mars 2006, Fuglsö, Danmark.
26. Sand H., Wabakken P., Wikenros C., Zimmermann B., Liberg O. and Pedersen H-C. 2007. Predation ecology of wolves in Scandinavia. IUGB-congress Uppsala, Sweden 2007.
27. Sand H., Zimmermann B., Wabakken P. and H Andreassen 2008. Studying predation and behavior of large carnivores with the use of GPS-collars Workshop on GPS-data application, use and analyses, Trento, Italy 2008. (Personal invitation).
28. Sand H, J Vucetich, B Zimmermann, P Wabakken, C Wikenros, HC Pedersen, RO Peterson, Olof Liberg 2011. Assessing the influence of prey-predator ratio, prey age structure and packs size on wolf kill rates. Oral presentation at the NKV Congress, Reykjavik Island.
29. Wabakken P. et al. 2003. Patterns of dispersal and establishment of wolves in Scandinavia. 7th World Wolf Congress, September 26-28, 2003, Banff, Canada



lies – an example from
lo Springs, USA.

03. Hunting behaviour of
ld Wolf Congress, September 26-

05. Outcome of interactions and
pursuit distances during wolf attacks on moose and roe deer. International Wolf
Conference, Colorado Springs, USA.

33. Wikenros C., Sand H., Wabakken P. & O. Liberg. 2006. Outcome of interactions and chase distances during wolf attacks on moose and roe deer. 14th Nordic Congress of Wildlife research (NKV) 1 - 4 mars 2006, Fuglsö, Danmark.
34. Wikenros, C., Sand H., Liberg, O. & P. Ahlqvist. 2007. Using remote photography to estimate the diversity of scavengers on wolf-killed moose. Poster presentation and abstract at the International Union of Game biologist, August 13-18, Uppsala, Sweden.