



SLU Grimsö forskningsstation
Institutionen för ekologi
Sveriges lantbruksuniversitet



Høgskolen
i Innlandet

Avskjutning av älg över tid och rum

– effekter av rovdjur och skogsbruk

Camilla Wikenros, Barbara Zimmermann, Håkan Sand, Ane Eriksen, Petter Wabakken & Cecilia Di Bernardi



Interreg
Sverige-Norge

Europeiska regionala utvecklingsfonden



EUROPEISKA UNIONEN



Avskjutning av älg över tid och rum – effekter av rovdjur och skogsbruk

Författare: Camilla Wikenros¹, <https://orcid.org/0000-0002-2825-8834>
Barbara Zimmermann², <https://orcid.org/0000-0001-5133-9379>
Håkan Sand¹, <https://orcid.org/0000-0002-2646-022X>
Ane Eriksen², <https://orcid.org/0000-0002-9073-8812>
Petter Wabakken², <https://orcid.org/0000-0002-3882-924X>
Cecilia Di Bernardi¹, <https://orcid.org/0000-0002-1171-1516>

¹Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för ekologi
²Høgskolen i Innlandet, Institutt for skog- og utmarksfag

Utgivare: Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för ekologi
Utgivningsår: 2022
Utgivningsort: Grimsö
Omslagsbild: Fredrik Saarkoppel

ISBN: 978-91-576-9942-8

Nyckelord: björnpredation, jaktuttag, ungskog, vargförekomst, älgförvaltning

© 2022 Camilla Wikenros, Barbara Zimmermann, Håkan Sand, Ane Eriksen, Petter Wabakken, Cecilia Di Bernardi

Interreg
Sverige-Norge

Europeiska regionala utvecklingsfonden



EUROPEISKA UNIONEN



Høgskolen
i Innlandet



Sammanfattning

Älgjakt och skogsbruk är en viktig del av Inre Skandinaviens kulturarv där nyttjande av skog och älg som naturresurser är sammanlänkade. Älgpopulationen har ökat i antal på grund av ändringar i skogsbruket från plockhuggning till beståndsskogsbruk under mitten av 1900-talet vilket gett älg en ökad tillgång till foder i områden med ungskog. Detta har resulterat i mer jaktmöjligheter. Jakten på älg har både stort ekonomiskt och rekreativt värde medans älgens vinterbete på tall leder till stora förluster för markägare genom försämrad virkeskvalitet och lägre produktion av biomassa. Utöver människans påverkan via skogsbruk och jaktuttag så påverkar stora rovdjur dynamiken hos älgpopulationer. Förvaltning av lokala älgpopulationer till önskad täthet och/eller sammansättning påverkas därför av förekomst av varg och björn, och rovdjurens uttag påverkar i sin tur det möjliga jaktuttaget och dess sammansättning.

Syftet med denna studie är att 1) ge en översikt på älgavskjutningen i Inre Skandinavien på regional och lokal nivå tvärs över riksgränsen, och 2) analysera vilka faktorer som påverkar variationen i avskjutning av älg med fokus på förekomst av rovdjur, effekter av skogsbruk, förekomst av rådjur (varens näst vanligaste bytesdjur efter älg), och i en landskapsgradient. Vi använde avskjutningsstatistik från perioden 1995-2020, inventeringsdata från den årliga varginventeringen, antal skjutna björnar, andel jordbruksmark (index för rådjurstäthet), andel ungskog per år, och latitud för att förklara variationen i avskjutning över tid och mellan olika förvaltningsenheter i Sverige och Norge.

Studien visar en variation i avskjutningen av älg både mellan olika älgförvaltningsområden i Sverige och Norge och inom länderna under de senaste decennierna. Sett över studieperioden för 1995-2017 var den totala avskjutningen i Sverige 50% lägre och i Norge 40% lägre i älgförvaltningsområden som helt överlappade med vargrevir jämfört med områden utan varg. Närvaro av varg och björn påverkade både den totala avskjutningen och andelen kor bland skjutna vuxna.

I de flesta älgjaktområden ökade den totala avskjutningen med ökad andel ungskog vilket troligtvis är ett resultat av en ökad tillgång på foder som dels kan påverka älgtätheten men även fördelningen av älg i landskapet. Rådjurstätheten förklarade däremot inget av variationen i avskjutningen på älg vilket indikerar att rådjurstätheten i Hedmark, Värmland och Dalarna är för låga för att resultera i att vargarna dödar färre älgar. Den totala avskjutningen varierade inte med latitud men ålders- och könssammansättningen av jaktuttaget uppvisade viss variation i relation till latitud i Sverige men mindre i Norge. Ett viktigt resultat från denna studie var skillnaderna mellan Sverige och Norge för de olika älgförvaltningsområdena. En del av variationen kan bero på skillnader i den faktiska miljön som vi inte tagit hänsyn till i denna studie. En annan förklaring kan vara olikheter i förvaltningen av älg både historiskt sett och i nutid. Sammantaget visar denna studie en betydande påverkan av varg och björn på jaktuttaget samtidigt som det årliga jaktuttaget oftast är större (2.4-3.5 gånger) än det uttag som sker från varg.

Nyckelord: björnpredation, jaktuttag, ungskog, vargförekomst, älgförvaltning

Sammendrag

Elgjakt og skogbruk er en viktig del av Indre Skandinavias kulturarv der bruken av skog og elg som naturressurser er koblet sammen. Elgbestanden har økt på grunn av endringer i skogbruket fra plukkhogst til bestandsskogbruk siden midten av 1900-tallet, som har gitt elgen økt tilgang til mat i områder med ungsog. Det har resultert i økt jakttilgang. Jakt på elg har både stor økonomisk og rekreativ verdi, mens elgens vinterbeite på furu leder til store tap for grunneierne gjennom forverret virkekvalitet og lavere produksjon av biomasse. Utover menneskenes påvirkning gjennom skogbruk og jaktuttak påvirker også de store rovdyrene dynamikken i elgbestander. Forvaltningen av lokale elgbestander til ønsket tetthet og/eller sammensetning påvirkes derfor av forekomst av ulv og bjørn, og rovdyrenes uttak påvirker i sin tur det mulige jaktuttaket og dets sammensetning.

Målet med denne studien er å 1) gi en oversikt over elgavskytingen i Indre Skandinavia på regionalt og lokalt nivå på tvers av riksgrensen, og 2) analysere hvilke faktorer som påvirker variasjonen i avskjytningen av elg med fokus på forekomst av rovdyr, effekter av skogbruk, forekomst av rådyr (ulvens nestvanlige byttedyr etter elg), og langs en landskapsgradient. Vi har anvendt fellingsstatistikk fra perioden 1995-2020, overvåkingsdata fra den årlige ulveovervåkingen, antal felte bjørn, andel jordbruksmark som indeks for rådyrtetthet, andel ungsog per år, og breddegraden, for å forklare variasjonen i avskytingen over tid og mellom ulike forvaltningsenheter i Sverige og Norge.

Studien viser en variasjon i avskytingen av elg både mellom ulike elgforvaltningsområder i Sverige og Norge og innenfor landene gjennom de siste tiårene. Sett over studieperioden 1995-2020 var den totale fellingen i Sverige 50% lavere og i Norge 40% lavere i elgforvaltningsområder som helt overlappet med ulverevir, sammenlignet med områder uten ulv. Tilstedeværelsen av ulv og bjørn påvirket både den totale avskytingen og andelen kyr av felte voksne dyr.

I de fleste elgjaktområdene økte den totale avskytingen med økt andel ungsog, noe som trolig er et resultat av økt tilgang til mat som til dels kan påvirke elgtettheten, men også fordelingen av elg i landskapet. Rådyrtettheten forklarte derimot ikke noe av variasjonen i elgavskytingen, som indikerer at rådyrtettheten i Hedmark, Värmland og Dalarna er for lave til at ulven vil ta mindre elg. Den totale elgavskytingen varierte ikke med breddegrad. Alders- og kjønns sammensetningen i jaktuttaket viste noe variasjon i forhold til breddegrad i Sverige, men mindre i Norge. Et viktig resultat fra denne studien var skilnadene mellom Sverige og Norge for de ulike elgforvaltningsområdene. En del av variasjonen kan bero på skilnader i miljøvariabler som vi ikke tok hensyn til i denne studien. En annen forklaring kan være ulikheter i forvaltningen av elg både historisk og i nåtid. Alt i alt viser denne studien en betydelig påvirkning av ulv og bjørn på jaktuttaket samtidig som det årlige jaktuttaket er større (2,4-3,5 ganger) enn det uttaket som skjer fra ulv.

Emneord: bjørnepredasjon, jaktuttak, ungsog, ulveforekomst, elgforvaltning

Abstract

Moose hunting and forestry are important parts of the cultural heritage of Inner Scandinavia, where the use of forests and moose as natural resources are connected. During the middle of the twentieth century, the moose population has increased in numbers due to the introduction of stand forestry practices, which has provided moose with increased access to forage in areas with young forest stands. This has resulted in more hunting opportunities. The moose hunt has great economic as well as recreational value, while the winter grazing of moose on young forest stands leads to large losses for landowners through deteriorating timber quality and lowering biomass production. In addition to the human impact on moose through forestry and hunting, large predators influence the dynamics of moose populations. Local management of moose populations to the desired density and/or demographic composition is therefore affected by presence of wolves and bears, in which predation affects the possible harvest yield and the age and sex composition of harvested animals.

The aim of this study is to 1) provide an overview of moose harvest in Inner Scandinavia at regional and local levels across the Norwegian-Swedish national border, and 2) analyze the factors affecting the variation in moose harvest with a focus on presence of large predators, effects of forestry, occurrence of roe deer (the second most common prey for wolves after moose), and along a landscape gradient. We used harvest statistics from the period 1995-2020, monitoring data from annual census of wolves, number of bears shot annually, proportion of agricultural land (index for roe deer density), proportion of young forest per year, and latitude to explain the variation in moose harvest over time and between different administrative units in Sweden and Norway.

The study shows a variation in moose harvest both between different moose management units in Sweden and Norway and within the countries during the most recent decades. Over the study period 1995-2017, harvest density was on average 50% (Sweden) and 40% (Norway) lower in moose management units completely overlapping wolf territories compared to areas without wolves. The presence of wolves and bears affected both the total harvest and the proportion of adult females out of harvested adult individuals.

In most moose management units, harvest density increased with an increased proportion of young forest, probably due to an increased supply of forage that can affect moose density, but also the distribution of moose in the landscape. On the other hand, the roe deer density did not explain any of the variation in moose harvest, suggesting that roe deer density in Inner Scandinavia is too low to result in a reduction of wolf predation on moose. The total harvest did not vary with latitude, but the age and sex composition of the harvested animals showed some variation in relation to latitude in Sweden but less in Norway. An important result from this study is the differences between Sweden and Norway for distinct moose management units. The observed variation may be partly due to differences in the actual environment that we did not account for, but also due to differences in the moose management, both historically and today. Overall, this study shows a significant impact of wolves and bears on moose harvest, but the annual hunter harvest is usually larger (2.4-3.5 times) than the predation from wolves.

Keywords: bear predation, harvest yield, moose management, presence of wolves, young forest

Förord

GRENSEVILT är ett samarbetsprojekt mellan Sveriges lantbruksuniversitet och Høgskolen i Innlandet och är finansierat av Interreg Sverige-Norge, Hedmark fylkeskommune, Formas och Naturvårdsverket. Projektet har utarbetat sex vetenskapliga rapporter, ett flygblad som sammanfattar svensk och norsk förvaltning av älg, varg och järv, och en digital tidslinje om svensk och norsk viltförvaltning bakåt i tiden. Dessutom har projektet publicerat animeringar av GPS-sändarförsedda älgar, vargar och järvar i projektets [Youtube-kanal](#). Under projektets gång har flera vetenskapliga och populärvetenskapliga publikationer publicerats. En översikt och länkar till dessa för nedladdning finns på [projektets hemsida](#). Utöver detta finns två överordnade rapporter där den första är slutrapporteringen till Interreg Sverige-Norge där vi redogör för alla aktiviteter inom GRENSEVILTs verksamhet. Den andra rapporten summerar de viktigaste forskningsresultaten, arbetet med resursgruppen och kommunikationsarbetet inom GRENSEVILT.

Rapporter, flygblad och digital tidslinje

[GRENSEVILT – slutrapport till Interreg Sverige-Norge](#)

Camilla Wikenros, Barbara Zimmermann, Malin Aronsson, Ane Eriksen, Karen Marie Mathisen, Jens Persson, Håkan Sand & Petter Wabakken

[GRENSEVILT – reduksjon av grensebarrierer for skandinavisk viltforvaltning](#)

Barbara Zimmermann, Camilla Wikenros, Ane Eriksen, Malin Aronsson, Giorgia Ausilio, Karen Marie Mathisen, Kristoffer Nordli, Jens Persson, Håkan Sand & Petter Wabakken

[Forvaltning på tvers – en oversikt over viltforvaltning og -overvåkning i Norge og Sverige](#)

[Viltforvaltning i Sverige og Norge tilbake i tid – digital tidslinje](#)

[Vandringsmønster hos GPS-försedda älgar i GRENSEVILT – konsekvenser för förvaltningen](#)

Håkan Sand, Barbara Zimmermann, Erik Berg, Beata Bramorska, Ane Eriksen, Camilla Wikenros, Giorgia Ausilio, Cecilia Miltz, Laura Niccolai & Petter Wabakken

[Elgvandringer i grenseland med følger for skogbruk, jakt og rovdyr](#)

Barbara Zimmermann, Karen Marie Mathisen, Giorgia Ausilio, Håkan Sand, Camilla Wikenros, Ane Eriksen, Kristoffer Nordli, Petter Wabakken, Malin Aronsson, Jens Persson, Irene Garcia Cuesta, Paige Hellbaum, Ruben Leroy, Anne Loosen, Oliver de Marcenac, Rebecca Partemi, Sara Skybak, Jonas Sveum, Miwa Tajima & Erik Versluijs

[Avskjutning av älg över tid och rum – effekter av rovdjur och skogsbruk](#)

Camilla Wikenros, Barbara Zimmermann, Håkan Sand, Ane Eriksen, Petter Wabakken & Cecilia Di Bernardi

[Predationsstudier på varg inom projekt GRENSEVILT – en jämförelse mellan nya och tidigare studier](#)

Håkan Sand, Barbara Zimmermann, Camilla Wikenros & Petter Wabakken

[Järven i Inre Skandnaviens skogslandskap – områdesbruk, födoval och reproduktion](#)

Malin Aronsson, Jens Persson, Barbara Zimmerman, Johanna März, Petter Wabakken, Rick Heeres & Kristoffer Nordli

[Interaktioner mellan järv, varg och människa – nyttjande av vargdödade klövdjur och slaktrester från älgjakten](#)

Camilla Wikenros, Malin Aronsson, Kristoffer Nordli, Giulia Amato, Giorgia Ausilio, Erik Versluijs & Jens Persson

Innehållsförteckning

1. Inledning	10
1.1. Kulturarv och naturarv	10
1.2. Predation från varg och björn	10
1.3. Skogsbruk i vargområden	11
1.4. Alternativa bytesdjur för varg	12
1.5. Hållbart jaktuttag	12
1.6. Syfte	12
2. Metoder	14
2.1. Studieområde	14
2.2. Avskjutningsstatistik	14
2.2.1. Regional nivå (1995-2017 och 2012-2020)	16
2.2.2. Lokal nivå (2012-2020 och 2016-2020)	16
2.2.3. Jaktareal och jakttid	17
2.3. Förekomst av rovdjur	17
2.3.1. Varg	17
2.3.2. Björn	18
2.4. Skogsbruk	18
2.5. Förekomst av rådjur	18
2.6. Analyser	18
2.6.1. Regional nivå (1995-2017)	18
2.6.2. Regional nivå (2012-2020)	19
2.6.3. Lokal nivå i Sverige (2012-2020)	19
2.6.4. Lokal nivå över riksgränsen (2016-2020)	20
3. Resultat	21
3.1. Regional nivå (1995-2017)	21
3.1.1. Total avskjutning	21
3.1.2. Andel kalv av total avskjutning	21
3.1.3. Andel kor av skjutna vuxna	24
3.2. Regional nivå (2012-2020)	24
3.2.1. Total avskjutning	24

3.2.2.	Andel kalv av total avskjutning.....	25
3.2.3.	Andel kor av skjutna vuxna.....	27
3.3.	Lokal nivå i Sverige (2012-2020).....	29
3.3.1.	Total avskjutning.....	29
3.4.	Lokal nivå över riksgårnsen (2016-2020).....	30
3.4.1.	Total avskjutning.....	30
4.	Diskussion.....	33
4.1.	Avskjutningsmönster över tid och rum	33
4.2.	Predation från varg och björn	33
4.3.	Skogsbruk i vargområden.....	35
4.4.	Alternativa bytesdjur för varg.....	36
4.5.	Likheter och skillnader mellan Sverige och Norge	36
4.6.	Förslag för förbättringar i datainsamling.....	37
	Referenser.....	39
	Tack	42
	Appendix	43

1. Inledning

1.1. Kulturarv och naturarv

Älgjakt och skogsbruk är en viktig del av Inre Skandinavien kulturarv. Nyttjande av skog och älg som naturresurser är sammanlänkade. Övergången från plockhuggning till beståndsskogsbruk under mitten av 1900-talet har gett älgen ökad tillgång till foder i områden med ungskog. Detta har bidragit till att älgpopulationen ökat i antal ¹ till en av de tätaste i världen ^{2,3}. Detta har därmed också resulterat i ökade jaktmöjligheter. Jakten på älg har både stort ekonomiskt och rekreativt värde och ger en ansenlig mängd kött och inkomster till markägare och jägare ^{4,5}. Medan skogsbruket har ett intresse av att begränsa älgtätheten för att minska älgbetesskadorna på kommersiellt viktiga trädarter ⁶ kommer en hög älgtäthet att leda till ökade jaktinkomster. Samtidigt har de stora barrskogsområdena i Inre Skandinavien en särställning när det gäller naturarv, både beträffande klövdjursstammar och förekomst av de fyra stora rovdjuren (björn, varg, lodjur och järv). Till exempel etablerades dagens vargstam i detta område under 1980-talet ⁷ vilket har en påverkan på både älgstammen och möjligt jaktuttag då älg är vargens huvudsakliga bytesdjur ⁸⁻¹⁰.

1.2. Predation från varg och björn

Både predation från stora rovdjur och människans jaktuttag påverkar dynamiken hos klövdjurspopulationer ^{2,11}. Stora rovdjur selekterar ofta för vissa kategorier av bytesdjur och kan därför påverka sammansättningen av individer av olika åldrar och kön i sina bytespopulationer ¹². Förvaltning av lokala älgpopulationer till önskad täthet och/eller sammansättning påverkas därför av förekomst av varg och björn, och effekten av deras predation påverkar i sin tur jaktuttagets storlek och sammansättning ^{12,13}. Men vargen och björnen dödar i huvudsak icke-reproducerande individer (kalvar, 1-åringar och äldre kor) ^{8,14} vilket ger mindre påverkan på älgstammens potentiella tillväxt jämfört med jaktuttaget.

En tidigare studie som genomfördes med data från de första åren efter återkolonisering av varg i Skandinavien (1995-2008) visade att jägare i Sverige

snabbt responderade på den ökade dödligheten i älgpopulationen orsakad av etablering av varg i området ¹⁵. Både den totala avskjutningen och avskjutning av kor minskade under de första åren efter etablering av varg i ett nytt område. Även i områden där det funnits varg under minst 10 år minskade den totala avskjutningen mer än i kontrollområden utan stationär vargförekomst. Denna jaktliga respons kan ibland leda till en större förändring av jaktuttaget än vad som krävs för att kompensera för den ökade dödligheten orsakad av vargens predation ¹⁵. Då förändringar i jaktuttaget har visat sig fungera som en viktig indikator på älgstammens storlek i områden utan vargförekomst ¹⁶ kan ett reducerat jaktuttag, som primärt sker till följd av vargetablering, även tolkas som en större nedgång i älgstammen än vad som i verkligheten är fallet. En nyare studie som spänner över både en längre tidsperiod (1995-2017) och ett större geografiskt område (hela utbredningsområdet av varg i Sverige och Norge) visade att den totala avskjutningen kan minska med upp till 50% inom medelstora vargrevir jämfört med områden utan varg ¹⁰.

Nedgången i jaktuttag var också större i små än i stora vargrevir ¹⁵. Täthet av både varg och älg utgör de viktigaste faktorerna som styr effekterna av vargens predation på älgstammen ⁹. Tätheten av varg är i sin tur beroende av både antalet vargar i ett revir och storleken på befintliga revir. Vargens revirstorlek varierar i stor utsträckning ¹⁷ och är den största osäkerhetsfaktorn vid beräkning av vargtäthet och vargens uttag av älg. Detta är ett resultat av att det inte är ett mål i sig att dokumentera revirens storlek under de årliga inventeringarna av varg. Även om vargar i stora revir dödar ett större antal älgar, tar de en lägre andel av det totala antalet älgar jämfört med vargar i små revir med samma älgtäthet ¹⁸. I områden med stora vargrevir blir det därmed fler älgar kvar för jakt.

I Skandinavien överlappar områden som nyligen koloniserats av varg också med förekomst av björn ¹⁹. Björnpredation på den lokala älgpopulationen kan vara betydande, främst på grund av björnens predation på älgkalvar under våren och försommaren ^{14,20}. Förekomst av både björn och varg har därmed potential att avsevärt minska det möjliga jaktuttaget av älg ^{13,21,22}.

1.3. Skogsbruk i vargområden

Älgens vinterbete på tall leder till stora förluster för markägare genom försämrad virkeskvalitet och lägre produktion av biomassa på de skadade stammarna. Trots riktad avskjutning av älg har höga älgtätheter lett till omfattande älgbetesskador på främst tall. En del forskning har visat att närvaro av varg kan leda till så kallade trofiska kaskader där vargen har effekter även på andra arter i ekosystemet förutom på deras huvudsakliga bytesdjur via predation ²³. Närvaro av varg förväntas i sådana fall minska nivån av älgbetesskador. Detta sker då antingen genom en minskad älgtäthet på grund av predation och/eller en förändring i älgens val av habitat vilket

påverkar dess intag av föda. I två studier utförda i vargens utbredningsområde i Sverige med hjälp av årliga älgbetesinventeringar (Äbin och Riksskogstaxeringen) har det inte kunnat bekräftas att närvaro av varg resulterar i trofiska kaskadeffekter med minskade älgbetesskador på tall^{24,25}. En möjlig förklaring kan vara att bytesdjuren i stället påverkas i betydligt större grad av högt jakttryck och intensivt jord- och skogsbruk.

1.4. Alternativa bytesdjur för varg

Klimat och människans markanvändning via skogsbruk, jordbruk och infrastruktur påverkar utbredningen av olika klövdjursarter, vilket i sin tur påverkar sammansättningen av bytesarter för vargen. Vargens predation på älg beror också på tätheten av alternativa bytesarter, främst rådjur²⁶. I områden där rådjurstätheten överskrider 3 rådjur/km² är rådjur vargens huvudsakliga bytesdjur. Tätheten av rådjur ökar i områden med ökad produktivitet och en större andel jordbruksmark¹⁷.

Förutom direkta effekter av jakt och predation, kan variation i miljön också påverka klövdjurspopulationerna. Tidigare studier har visat geografisk variation i olika livshistoriska egenskaper (till exempel reproduktion) hos älg, och att klimat, landskapets egenskaper, och födotillgång har betydelse för älgbeståndens produktivitet²⁷⁻²⁹. Generellt sett är bytespopulationer med lägre populationstillväxt mer känsliga för vargpredation än populationer med hög tillväxt.

1.5. Hållbart jaktuttag

Jaktsystemet i Skandinavien är organiserat i geografiska förvaltningsområden som använder samma mark, och förvaltar därmed samma älgpopulation, under lång tid. Därmed innefattar detta förvaltningssystem ett incitament för jägare att planera för ett hållbart jaktuttag under ett flerårsperspektiv. Ett jaktuttag under flera år som är större än den årligt hållbara avkastningen kommer att leda till en minskning i älgtäthet och därmed resultera i ett minskat jaktuttag framöver. Men flera faktorer påverkar de förvaltningsmål som sätts för älg per förvaltningsområde, där till exempel ett behov av att minska nivån på älgbetesskador och/eller antalet viltolyckor med älg innebär en medveten strävan att sänka älgtätheten vilket därmed leder till ett minskat jaktuttag på sikt.

1.6. Syfte

Syftet med denna studie är att 1) ge en översikt på älgavskjutningen i Inre Skandinavien på regional och lokal nivå på båda sidor av riksgränsen, och 2)

analysera vilka faktorer som påverkar variationen i avskjutning av älg med fokus på förekomst av rovdjur, effekter av skogsbruk, förekomst av alternativa bytesdjur (till älg), och i en landskapsgradient (latitud). Vi undersökte om det förekommer skillnader mellan olika förvaltningsområden i Sverige och Norge beträffande i) hur närvaro av rovdjur påverkar jaktuttaget, ii) hur jaktuttaget har förändrats över tid i samband med förändringar i rovdjursförekomst, och iii) om det förekommer skillnader mellan länderna beträffande avskjutningsstrategier för älgbestånden.

Det har tidigare visats att de två länderna har olika avskjutningsstrategier beträffande till exempel andelen kalv i jaktuttaget¹⁰. Kalvandelen har varit 40-50% i Sverige under många år, men runt 30-40% i Norge. Vi förväntade oss att kalvandelen i avskjutningen skulle öka i Norge i områden med varg och/eller björn för att spara mer på de reproduktiva individerna, men att man i Sverige inte skulle öka kalvandelen utan hellre skjuta en större andel tjurar av de vuxna för att spara på korna. I mer produktiva områden, i denna studie uttryckt som andel jordbruksmark, förväntade vi oss en mindre effekt av varg på älgstammen då tillgången till alternativa bytesdjur (främst rådjur) är större. I områden med en hög andel ungskog förväntade vi oss en högre avskjutning och en högre andel kalv på grund av ökad fodertillgång och därmed ökad produktivitet i älgpopulationen. Vi förväntade oss det motsatta mönstret med ökad latitud då produktiviteten i älgpopulationen tenderar att minska med ökande latitud.

2. Metoder

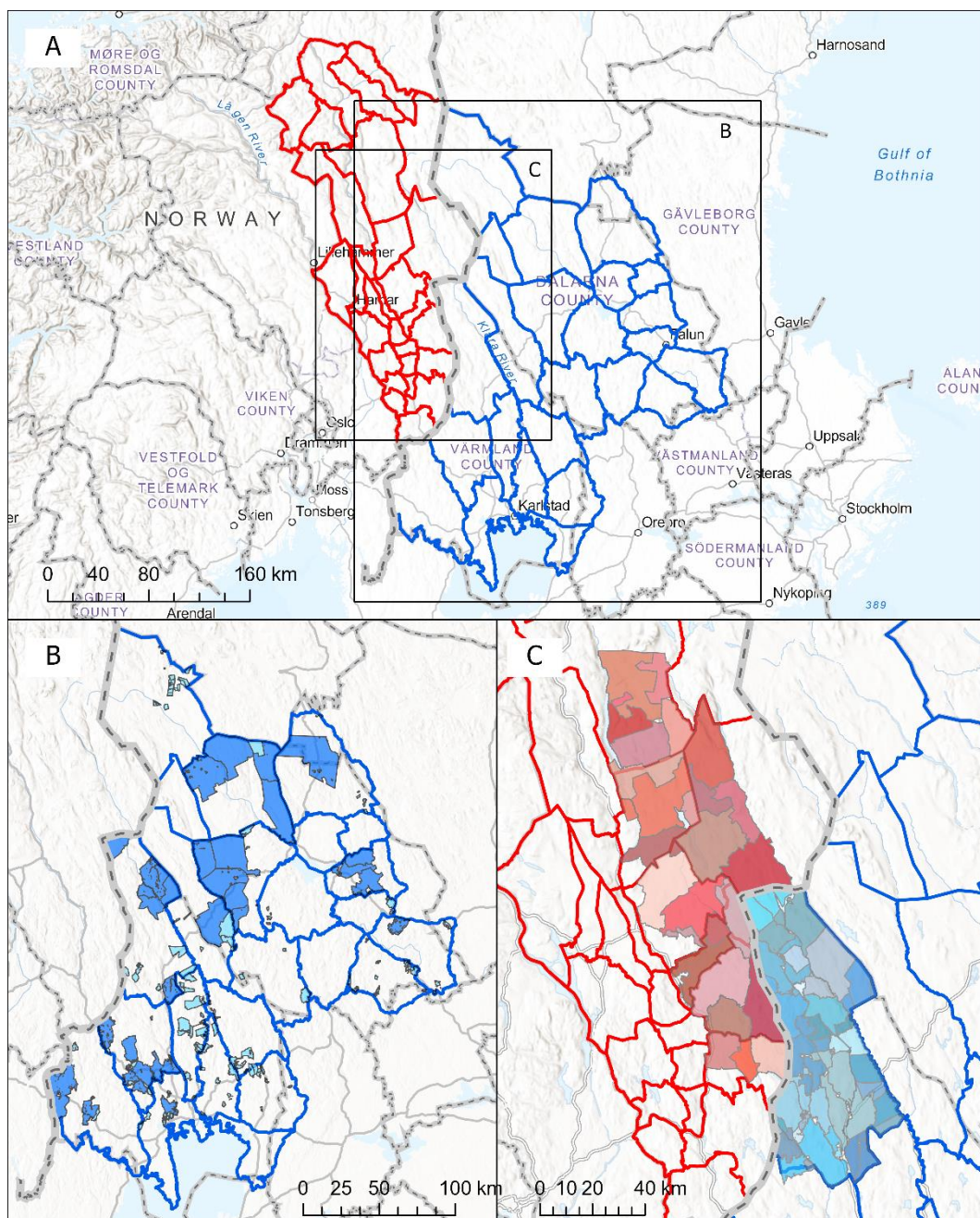
2.1. Studieområde

Studien genomfördes i Inre Skandinavien och omfattar hela Värmlands och Dalarnas län och det som tidigare var Hedmarks fylke i Norge. Inom detta område har vi använt avskjutningsstatistik på älg för förvaltningsområden och jaktområden (Figur 1).

Älgpopulationen i studieområdet är en av de tätaste i Skandinavien ^{2,3}. Under perioden 1995-2020 ökade vargpopulationen i Skandinavien från 3 till 75 stycken revir med ≥ 2 vargar (revirmarkerande par och familjegrupper) ^{7,30}. Av de 75 revir som registrerades under inventeringssäsongen 2020/2021 var 37 helt eller delvis inom studieområdet ³⁰. Björnpopulationen i Skandinavien har skattats till ca 3000 individer årligen (2012-2018) med högst antal under 2015 ³¹.

2.2. Avskjutningsstatistik

Dagens älgförvaltningssystem i Sverige blev infört 2012 och består av älgförvaltningsområden (ÄFO) som kan sträcka sig över länsgränser och kommuner. Varje ÄFO ska förvalta en älgstam i samarbete med markägare, jägare, intresseorganisationer och myndigheter. Varje ÄFO utarbetar en förvaltningsplan som ska godkännas av länsstyrelsen. Ett ÄFO består av älgjaktområden (ÄJO). Älgjakt bedrivs inom tre olika slags områden, älgskötselområden (ÄSO), licensområden och oregistrerad mark. Ett ÄSO ska ha en långsiktig avskjutning på minst 10 vuxna älgar per år och en skötselplan. Ett licensområde ska vara tillräckligt stort för att skjuta minst en kalv per år. På oregistrerad mark får jakt på älgkalv bedrivas under en kort period. Avskjutningen rapporteras via Länsstyrelsernas databas Älgdata (www.algdata.se).



Figur 1. Översikt av de förvaltningsområden och jaktområden som är inkluderade i analyserna med (A) älgförvaltningsområden (ÄFO, blå konturer) i Sverige och kommuner (röda konturer) i Norge, (B) älgjaktområden (ÄJO) uppdelade i älgskötselområden (ÄSO, blå polygoner) och licensområden (turkosa polygoner) i Sverige, och (C) ÄJO (olika blå polygoner) i Sverige och vald (olika röda polygoner) i Norge.

I Norge är det kommunerna som har ansvar för att fastställa tilldelning och rapportera skjutna älgar till ett nationellt register i linje med nationella målsättningar för klövdjursförvaltning. Kommunerna godkänner vald vilket är ett jaktfelt eller en sammanslutning av flera jaktfelt där jakträttsinnehavaren sökt om tillstånd för älgjakt med fastlagd tilldelning baserat på en beståndsplan.

Avskjutningsstatistik från förvaltningsområden på två olika nivåer i Sverige (ÄFO och ÄJO) och Norge (kommuner och vald) (Appendix 1) används för att beskriva utvecklingen i avskjutning på regional (ÄFO och kommuner) och lokal nivå (ÄJO och vald) (Figur 1).

2.2.1. Regional nivå (1995-2017 och 2012-2020)

Förändringar av förvaltningsområdenas gränser över tid och avsaknad av årliga kartor över gränserna i Sverige medförde att data fick delas in i två tidsserier på avskjutning på regional nivå (ÄFO), en för perioden 1995-2017 och en för 2012-2020. Data på avskjutning från förvaltningsområden före 2012 kopplades till de ÄFO som användes 2017 via ett ID på församlingar¹⁰. Alla digitala kartor över jaktområden i Sverige erhöles från Länsstyrelserna. Endast förvaltningsområden där arealen varierade med maximalt 25% och som kunde kopplas till ett ÄFO inkluderades (de som överlappade med två eller flera ÄFO exkluderades) vilket resulterade i att den tillgängliga arealen med avskjutningsstatistik inte är heltäckande per år före 2012 och saknas helt för 15 ÄFO.

På norsk sida använde vi digitala kartor över kommungränser från Statens kartverk. Kommuner som inkluderar Glomma-älven som samtidig är gränsen för den norska ulvesonen, delades in i delkommuner öst och väst om Glomma. Avskjutningsstatistik hämtades från Hjorteviltregisteret (hjorteviltregisteret.no) och Viltrapporten (www.viltrapporten.no). Eftersom det finns en del samarbete mellan kommuner beträffande förvaltning och rapportering av avskjutning, sammanställde vi statistiken på jaktfeltnivå för att kunna ange avskjutning per kommun.

Avskjutning för perioden 2012-2020 analyserades med utgångspunkt från digitala kartor för de ÄFO som gällde 2020 (större ändringar i ÄFO-gränserna har gjorts efter 2017 i både Dalarna och Värmland). Datat laddades ner från Älgdata med valet "Nuvarande gränser". Avskjutningen per kommun i Norge är heltäckande för alla år under 1995-2020. Storleken på de svenska förvaltningsområdena var i medeltal $1875 \pm 280 \text{ km}^2$ ($\pm \text{SE}$, $n = 9$) under perioden 1995-2017 och $1827 \pm 205 \text{ km}^2$ ($n = 24$) under perioden 2012-2020. Storleken på de norska förvaltningsområdena var i medeltal $781 \pm 114 \text{ km}^2$ ($n = 26$) under perioden 1995-2006 och $700 \pm 109 \text{ km}^2$ ($n = 29$) under perioden 2007-2020.

2.2.2. Lokal nivå (2012-2020 och 2016-2020)

Vi använde data från de ÄJO i Dalarna och Värmland som hade samma areal från 2012 till 2020 med utgångspunkt från digitala kartor för 2020 och med avskjutningsmål (≥ 1) för vuxna älgar för alla år. Av totalt 304 ÄJO exkluderades de ÄJO utan avskjutningsmål på minst en vuxen älg varje år under hela studieperioden ($n = 69$) och där jaktarealen inte var samma som under 2020

(maximal skillnad mellan år högst 0.25 km², n = 107). Detta resulterade i 28 ÄSO med en genomsnittlig areal på 243 ± 31 km² och 100 licensområden med en genomsnittlig areal på 14 ± 2 km². Avskjutningsstatistik laddades ner från Älgdata med valet ”Nuvarande gränser”.

För ett mindre studieområde tvärs över riksgränsen (Figur 1) använde vi årliga digitala kartor för ÄJO i Sverige och avskjutningsstatistik laddades ner från Älgdata med valet ”Historiska gränser”. Kartor över norska vald var dels tillgängliga digitalt (Elverum, Våler og deler av Åsnes kommune, Elgregion TRÅ, Statskog), men saknades för stora delar av Trysil kommun och i Grue kommun. Vi digitaliserade de nordligaste valden i Grue och det sydligaste valdet i Trysil med utgångspunkt i papperskartor. Ett stort vald över kommungränser i norra Finnskogen (Sve-Nor) delades längs med kommungränsen mellan Våler och Trysil kommun för att få en mer nyanserad bild av avskjutningen. Avskjutningsstatistik på jaktfeltnivå hämtades från Hjorteviltregisteret och Viltrapporten och tilldelades till de olika valden. De svenska förvaltningsområdena hade en genomsnittlig storlek på 108 ± 18 km² (n = 39) och norska vald en storlek på 209 ± 23 km² (n = 26).

2.2.3. Jaktareal och jakttid

Jaktarealen definierades som all areal med skog, myr och jordbruksmark enligt hur länsstyrelserna i Sverige beräknar jaktarealen. För Norge beräknades jaktarealen enligt den svenska definitionen (i Norge ingår annars inte jordbruksmark i jaktarealen). I Norge börjar jaktsäsongen 25 september och avslutas 23 december, och det har varit några år med försöksjakt under vintern i några utvalda kommuner. Under studieperioden i Sverige började jaktsäsongen den andra måndagen i oktober (förutom i några områden där jakt också var tillåten under tre veckor i september) och avslutades 31 januari i Dalarna och 28/29 februari i Värmland.

2.3. Förekomst av rovdjur

2.3.1. Varg

Vargpopulationen inventeras årligen med gemensamma inventeringskriterier i Sverige och Norge ³². Täthet av varg per förvaltningsområde beräknades i programmet R (R Core Team, version 3.6.353). Varje revir under en inventeringssäsong (oktober-mars) representerades med en cirkel med en radie på 18 km från revirets centrumpunkt. Detta representerar ett medelstort revir (1017 km²) ¹⁷. Som index på vargtäthet användes en parabol-formad kurva som representerar en minskad sannolikhet för närvaro av vargrevir från mittpunkten (1) till 18 km från centrumpunkten (0). En vargtäthet på 0 indikerar frånvaro av vargrevir, värden < 0.5 indikerar att endast delar av förvaltningsområdet är täckt av

vargrevir, 0.5 indikerar att förvaltningsområdet omfattas av medelstora revir och värden > 0.5 indikerar att förvaltningsområdet innehåller vargrevir som är mindre än medelstora revir (en högre täthet av vargrevir)¹⁰. En korttidseffekt av varg definierades som den genomsnittliga tätheten under den innevarande och den föregående inventeringssäsongen (hädanefter kallat varg-index 2 år). För långtidseffekt av varg användes den genomsnittliga tätheten av varg under de senaste fem åren (inklusive den innevarande jaktsäsongen, hädanefter kallat varg-index 5 år). Ett index på 0.5 förväntades att representera en genomsnittlig vargpredation på 0,12 älgar/km² årligen, inklusive cirka 80% kalvar³³.

2.3.2. Björn

Som index på björntäthet användes data på skjutna björnar (licensjakt och skyddsjakt enligt www.rovbase.no) per år (2012-2020). Avskjutning på björn är ett tillförlitligt index för björntäthet och utbredning av björn³⁴. Tätheten av björn beräknades i R med en sökradie på 100 km för varje förvaltningsområde som årlig avskjutning per 1000 km².

2.4. Skogsbruk

Andel ungskog per förvaltningsområde beräknades i R från Global Forest Watch (www.globalforestwatch.org) som summan av andelen hyggen per år under den innevarande och de föregående 11 åren. Valet att inkludera hyggen under löpande 12-årsperioder var ett resultat av att data från Global Forest Watch endast var tillgängligt för perioden 2001-2020 och att vi ville ha data för perioden 2012-2020.

2.5. Förekomst av rådjur

Andelen jordbruksmark per förvaltningsområde användes som ett index för tätheten av rådjur (vargens vanligaste bytesdjur efter älg)¹⁷. Samma värde används för alla år. Andelen jordbruksmark beräknades i R som andelen åker- och betesmark enligt Corine Land Cover klassificeringen (v. 2020_20u1, 2018, CLC-koder = 12, 16, 18, 20, 21, 26).

2.6. Analyser

2.6.1. Regional nivå (1995-2017)

Generella additiva kombinerade modeller (GAMM) användes för att beskriva utvecklingen i avskjutning under tidsperioden 1995-2017. För responsvariabeln

total avskjutning (per km²) användes en Poisson-regression med det totala antalet skjutna älgar som responsvariabel. För responsvariablerna andel kalv av totalt antal skjutna älgar och andel kor av totalt antal skjutna vuxna älgar (fjolingar och äldre) användes logistiska regressionsmodeller. Jaktarealen användes som offset-variabel eftersom förvaltningsområdena varierar i storlek och små områden är mer mottagliga för slumpmässiga ändringar mellan år. Förvaltningsområdenas ID användes som tillfällig variabel för att definiera tidsseriens geografiska tillhörighet. Som förklaringsvariabler inkluderades varg-index (2 år och 5 år) och latitud. Responsvariablerna förändrades inte linjärt över tid och därför inkluderades år som en utjämnande funktion. Latitud inkluderades som utjämnande term men testades även som linjär term. Varg-index inkluderades som linjär term med en förväntad gradvis ändring med förändring i vargtäthet. Land (Sverige, Norge) inkluderades enskilt eller i interaktion med andra variabler. Vi använde AICc-selektion för att jämföra modeller med de två varg-indexen och med latitud som utjämnande och linjär term och valde toppmodellen som den bästa modellen. För att jämföra modellprediktioner för förvaltningsområden med och utan varg användes vi R-paketet *emmeans* version 1.5.1. Alla statistiska analyser genomfördes i R.

2.6.2. Regional nivå (2012-2020)

Linjära kombinerade modeller (LMM) användes för att beskriva utvecklingen i total avskjutning (per km²), andel kalv av total avskjutning och andel kor av skjutna vuxna älgar under tidsperioden 2012-2020. Förvaltningsområdenas ID användes som tillfällig variabel och jaktareal som off-set variabel. De två varg-indexen var korrelerade och vi använde det index som förklarade mest av variationen (lägst AIC) i en modell med en trevägsinteraktion mellan varg, år (tre kategorier: 2012-2014, 2015-2017, 2018-2020) och land (Sverige, Norge). Vi testade sen vilken av variablerna björn-index och andel jordbruksmark som gav lägst AIC i en modell med trevägsinteraktionen mellan varg, år och land. Slutligen testade vi sju modeller med trevägsinteraktionen och olika kombinationer av björn-index/andel jordbruksmark, andel ungskog och interaktionen mellan andel ungskog och land, samt nollmodellen. AICc-selektion användes för att ta fram den bästa modellen.

2.6.3. Lokal nivå i Sverige (2012-2020)

Total avskjutning (per km²) analyserades på samma sätt som för den regionala nivån 2012-2020 men med typ av ÄJO (ÄSO, licensområde) istället för land. I Norge vara avskjutningsdata för vald inte tillgängligt för hela studieperioden och hela studieområdet.

2.6.4. Lokal nivå över riksgränsen (2016-2020)

LMM användes för att beskriva utvecklingen i total avskjutning (per km²) under tidsperioden 2016-2020. Förvaltningsområdenas ID användes som tillfällig variabel och jaktareal som off-set variabel. De två varg-indexen var korrelerade och vi använde det index som förklarade mest av variationen (lägst AIC) i en modell med en trevägsinteraktion mellan varg, år och land. Vi testade sen fyra modeller med trevägsinteraktionen ensam, tillsammans med andel ungskog eller tillsammans med interaktionen mellan andel ungskog och land, samt nollmodellen, och använde AICc selektion för att ta fram den bästa modellen.

3. Resultat

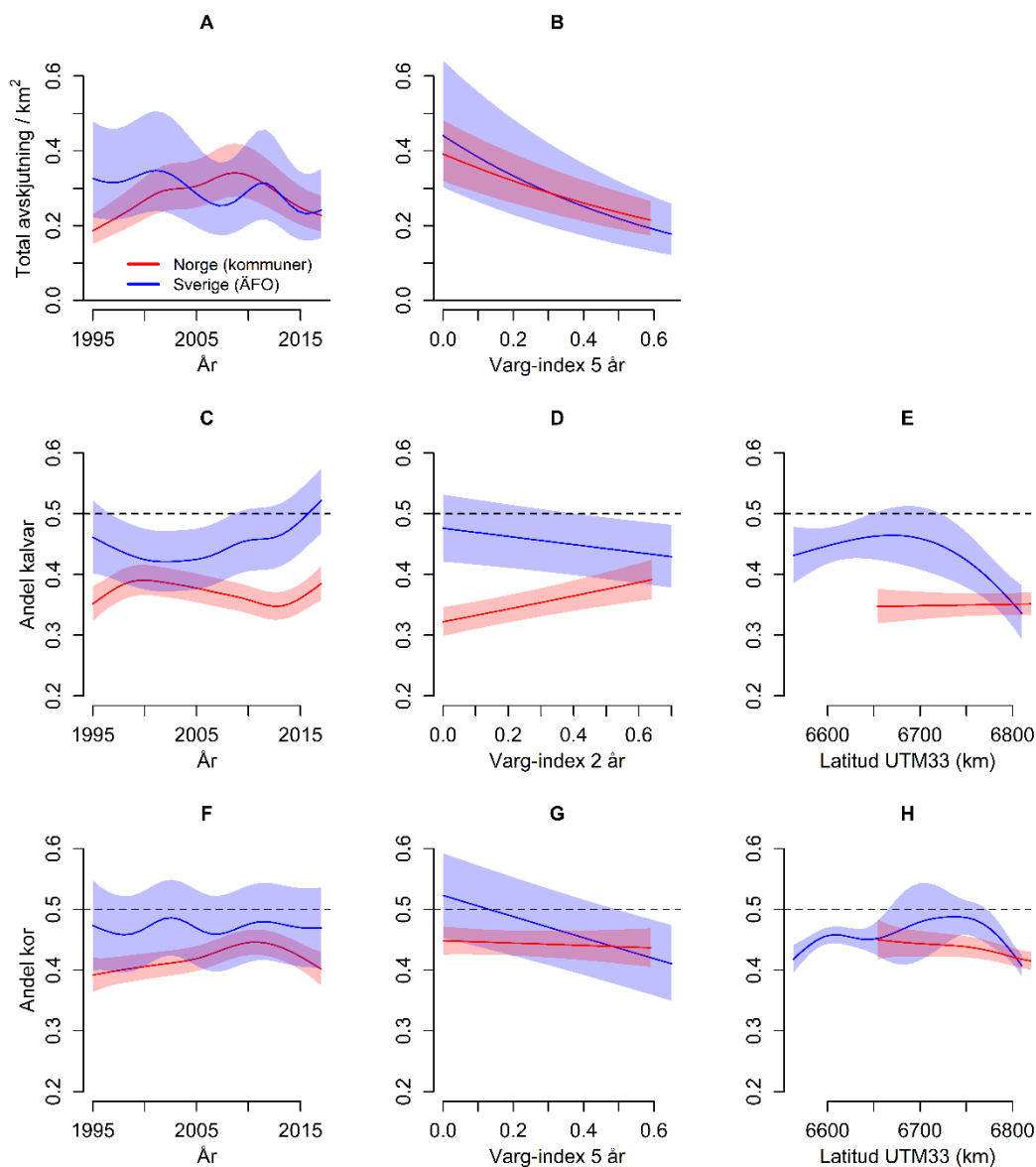
3.1. Regional nivå (1995-2017)

3.1.1. Total avskjutning

Vi använde avskjutningsdata från totalt 822 årliga förvaltningsområden (2 ÄFO i Dalarna och 7 i Värmland, och 29 kommuner (ibland delkommuner) i Hedmarks fylke) under 1995-2017 (saknas data för 1219 årliga förvaltningsområden). Datat inkluderade totalt 112 850 och 156 938 skjutna älgar i svenska respektive norska förvaltningsområdena. Den totala avskjutningen var på jämförbara nivåer i Sverige och Norge, men det tidsmässiga mönstret skilde sig åt mellan länderna (Tabell 1, Appendix 2, Figur 2A). I Norge ökade avskjutningen från 1995 till 2010 och sjönk därefter till ungefär samma nivå under 2017 som 2000. I Sverige fanns två toppar i avskjutningen, en runt 2000 och en annan runt 2010, vardera följt av en minskning som ledde till de lägsta avskjutningarna runt 2008 och 2016 (Figur 2A). Båda länderna visade en minskning i avskjutning under den senaste delen av studieperioden. Varg-indexet på 5 år förklarade sambandet mellan vargförekomst och total avskjutning bättre än varg-indexet på 2 år (Tabell 1). I Sverige var den totala avskjutningen 50% lägre och i Norge 40% lägre i förvaltningsområden som helt överlappade med vargrevir (varg-index 0.5) jämfört med områden utan varg. Den totala avskjutningen varierade inte med latitud (Appendix 2).

3.1.2. Andel kalv av total avskjutning

Andelen kalv av den totala avskjutningen var 35-40% i Norge med en liten ökning under de senaste åren, och ökade i Sverige från 40-45% till drygt 50% under studieperioden (Figur 2C). I motsats till den totala avskjutningen var andelen kalvar starkare associerad med varg-indexet på 2 år än varg-indexet på 5 år. Varg-indexet på 2 år hade en motsatt effekt på kalvandelen i de två länderna (Tabell 1). Förvaltningsområden i Norge som helt överlappade med vargrevir (varg-index 0.5), hade en 1.17 gånger högre andel kalv jämfört med områden utan varg. I Sverige var kalvandelen i förvaltningsområden som helt överlappade med vargrevir 0.92 gånger



Figur 2. Total avskjutning av älg per km^2 (A, B), andel kalv i total avskjutning (C-E), och andel kor av skjutna vuxna (F-H) i Norge (röd, kommuner i Hedmarks fylke) och Sverige (blå, älgförvaltningsområden (ÄFO) i Dalarnas och Värmlands län) från 1995 till 2017 illustrerat över tid (A, C, F) och i relation till varg-index under de senaste 5 eller 2 åren (B, D, G), och latitud (E, H). Figurerna visar medelvärde och 95% konfidens intervall från generella additiva kombinerade modeller (GAMM) utan den tillfälliga variabeln (förvaltningsområdenas ID). Referensvärden är år 2012, varg-index 0.25, och breddgrad 6700 km. Streckade linjer indikerar lika andel av skjutna kalvar och vuxna (C-E) och vuxna kor och tjurar (F-H).

lägre än kalvandelen i förvaltningsområden utan varg (Figur 2D). Kalvandelen var olika i de två länderna vid låga varg-index men hade liknande andel kalv i avskjutningen vid hög vargtäthet (Figur 2D). Kalvandelen var relaterade till latitud i Sverige med lägst andel längst i norr medan i Norge var kalvandelen den samma oavsett latitud (Figur 2E).

Tabell 1. Kandidatmodeller för effekt av varg-index (2år och 5 år), land (Sverige och Norge), år, och latitud från generella additiva kombinerade modeller (GAMM) på total avskjutning av älg (per km²), andel kalv av total avskjutning och andel kor av skjutna vuxna i Sverige och Norge, 1995-2017. X*L visar att variabeln är inkluderad i modellen som en interaktion med land. Förvaltningsområdets ID är inkluderat i alla modeller som en tillfällig variabel. För varje modell visas AICc vikt, frihetsgrader (df) och skillnad i AIC jämfört med den högst rankade modellen ($\Delta AICc$).

Respons	Intercept	Varg2år	Varg5år	Land	År	Latitud	AICc _{vikt}	df	$\Delta AICc$
Total avskjutning	X		X*L	X	X*L		0.34	57	0
	X		X*L	X	X*L	X	0.33	57	0.04
	X		X*L	X	X*L	X*L	0.33	57	0.06
	X		X		X*L		0	56	13.90
	X	X*L		X	X*L	X*L	0	57	197.11
	X				X*L	X	0	55	693.93
	X				X*L		0	55	693.96
	X				X*L	X*L	0	55	693.97
	X						0	39	5175.26
	X			X			0	39	5175.28
Andel kalv av total avskjutning	X	X*L		X	X*L	X*L	0.41	40	0
	X		X*L	X	X*L	X*L	0.30	40	0.61
	X		X*L	X	X*L		0.29	41	0.68
	X				X*L	X*L	0	39	18.44
	X				X*L		0	41	20.59
	X				X*L	X	0	41	20.72
	X		X		X*L		0	42	21.19
	X			X			0	27	160.83
	X						0	28	162.47
Andel kor av skjutna vuxna	X		X*L	X	X*L	X*L	0.89	22	0
	X	X*L		X	X*L	X*L	0.11	22	4.13
	X		X*L	X	X*L		0.02	31	11.83
	X				X*L	X*L	0	23	15.38
	X		X		X*L		0	29	19.19
	X				X*L	X	0	26	20.37
	X				X*L		0	28	24.41
	X			X			0	17	71.73
	X						0	18	72.84

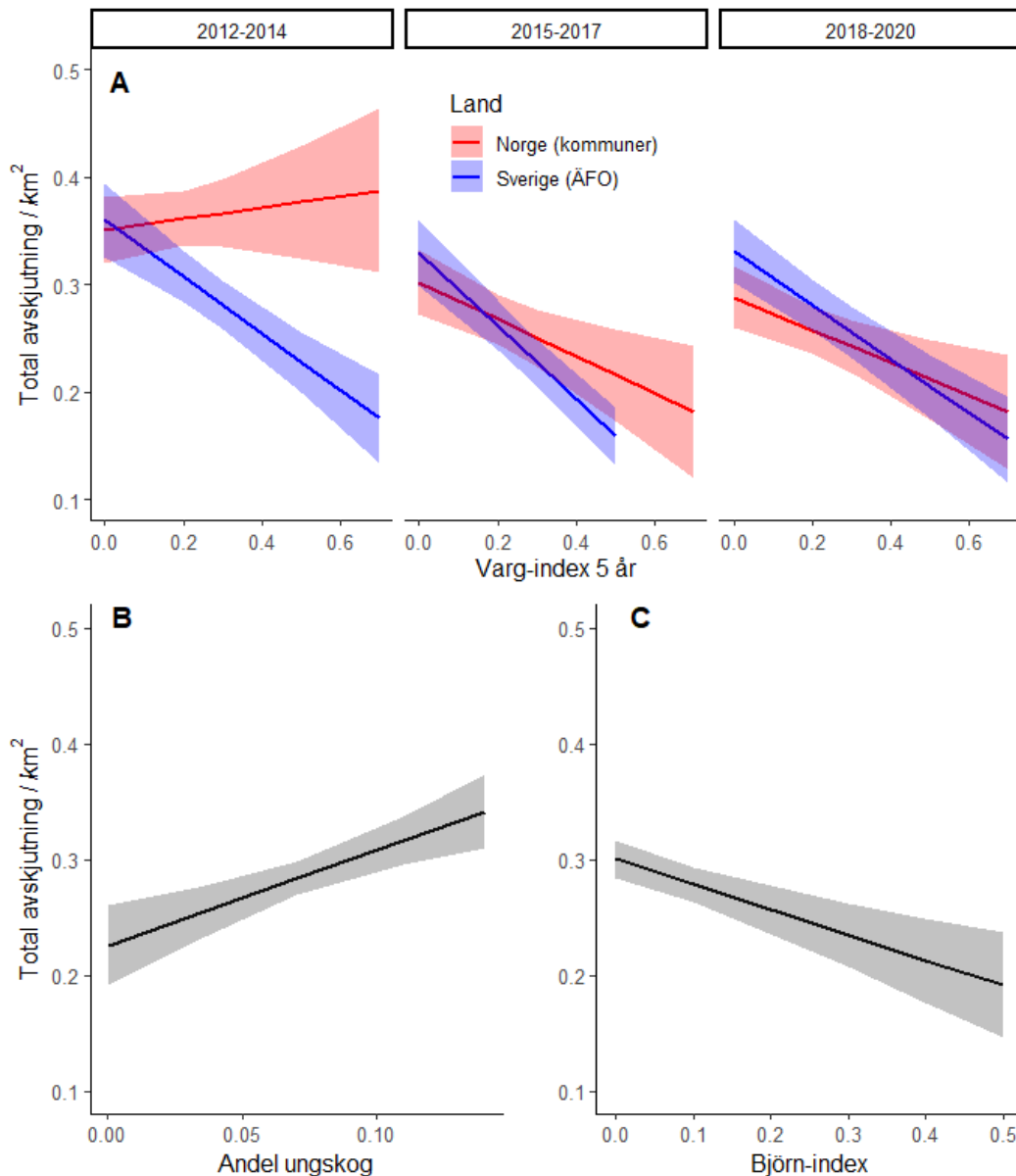
3.1.3. Andel kor av skjutna vuxna

Andelen kor bland skjutna vuxna älgar var generellt högre i Sverige än i Norge. Över tid var mönstret liknande det för den totala avskjutningen men med mindre fluktuationer. Andelen kor av skjutna vuxna nådde sin topp runt 2010 i Norge, och två toppar runt 2003 och 2010 i Sverige (Figur 2F). Varg-indexet på 5 år var viktigare jämfört med varg-indexet för 2 år (Tabell 1) och kopplat till en minskning av andelen skjutna kor i Sverige men inte i Norge (Appendix 2). I Sverige var andelen kor i förvaltningsområden som överlappade helt med vargrevir 0.83 gånger lägre än andelen kor i förvaltningsområden utan varg (Figur 2D). Andelen kor var relaterad till latitud i Sverige med den lägsta andelen i de södra och norra delarna och minskade svagt med ökande latitud i Norge (Figur 2H).

3.2. Regional nivå (2012-2020)

3.2.1. Total avskjutning

Totalt sköts 95 976 och 50 475 älgar i svenska respektive norska förvaltningsområdena under denna 9-årsperiod. Utöver trevägsinteraktionen mellan varg, tidsperiod och land ingick andel ungskog och björn-index i den bästa modellen för total avskjutning (Figur 3, Tabell 2, Appendix 3). Varg-indexet på 5 år förklarade variationen i total avskjutning bättre än varg-indexet på 2 år och björn-indexet förklarade mer variation än andelen jordbruksmark. Avskjutningen minskade i relation till ökande varg-index under de tre tidsperioderna (2012-2014, 2015-2017, 2018-2020) i Sverige och de senaste två perioderna i Norge medans avskjutningen ökade i Norge under den första tidsperioden (2012-2014) med ökat varg-index. Avskjutningen ökade med ökad andel ungskog och minskade med ökat björn-index.



Figur 3. Avskjutning av älg per km² i älgförvaltningsområden (ÄFO) i Sverige (n = 24) och kommuner i Norge (n = 29). Variationen i avskjutning förklarades bäst av förekomst av varg (varg-index 5 år), år (tre kategorier) och land (A) samt andel ungskog (B) och index för björnförekomst (C). Figuren visar medelvärde och 95% konfidens intervall från linjära kombinerade modeller (LMM).

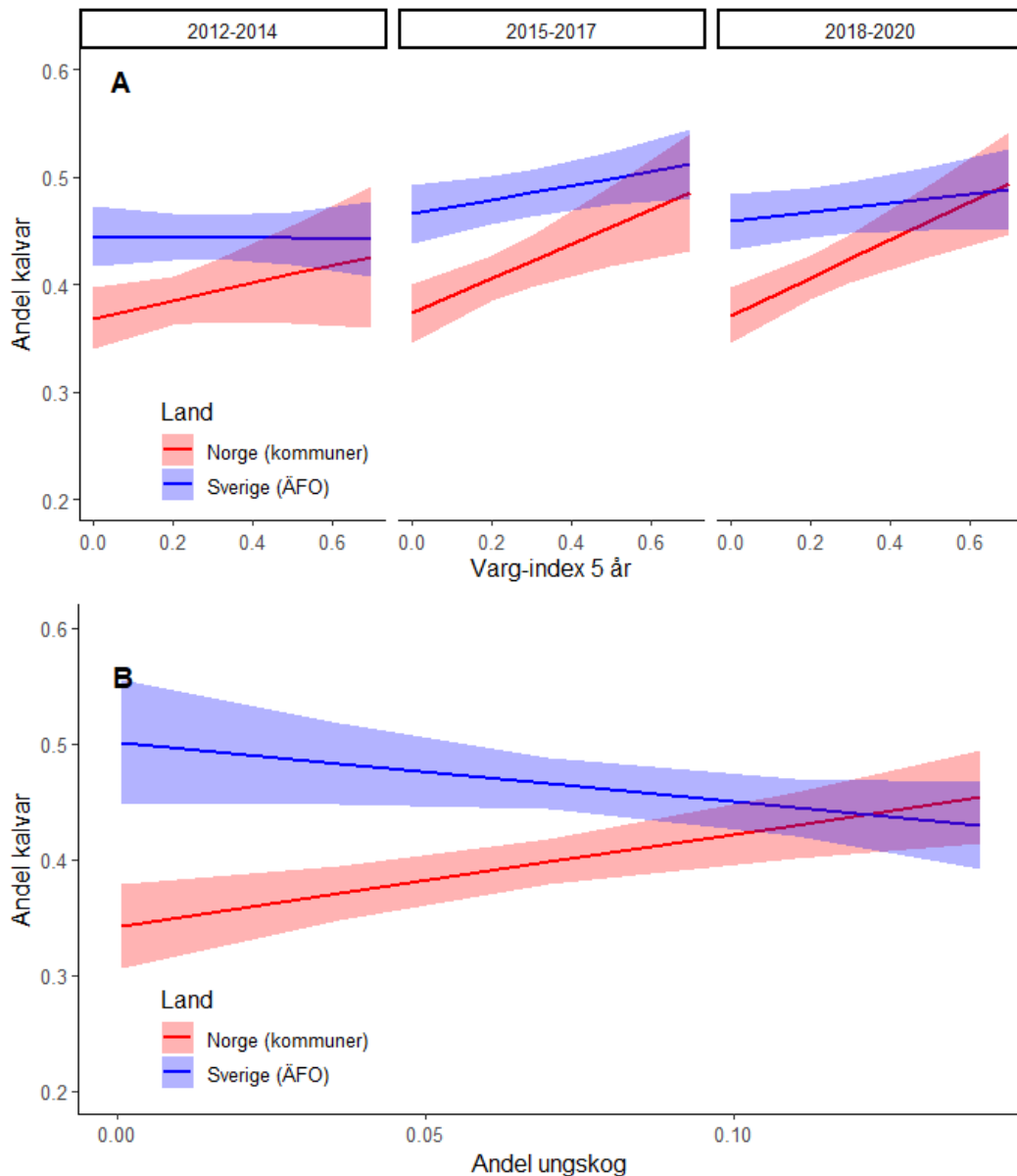
3.2.2. Andel kalv av total avskjutning

Utöver trevägsinteraktionen mellan varg, tidsperiod och land ingick interaktionen mellan land och andel ungskog i den bästa modellen för andel kalv av den totala avskjutningen (Figur 4, Tabell 2, Appendix 3). Varg-indexet på 5 år förklarade variationen i andel kalv bättre än varg-indexet på 2 år. Andelen jordbruksmark förklarade mer variation än björn-indexet men ingick inte i den högst rankade modellen. Andelen kalv i den totala avskjutningen ökade mer med ökat varg-index

i Norge jämfört med Sverige under de tre tidsperioderna. Den högsta kalvandelen förekom i Sverige under 2015-2018. Andelen ungskog hade en motsatt effekt på kalvandelen i de två länderna. För Norge ökade kalvandelen med ökad andel ungskog medans den minskade i Sverige.

Tabell 2. Översikt av de linjära kombinerade modellerna (LMM) för total avskjutning av älg (per km²), andel kalv av total avskjutning och andel kor av skjutna vuxna i Sverige (ÄFO) och Norge (kommuner), 2012-2020. Förklarandevariabler är trevägsinteraktionen mellan varg-index (2 år eller 5 år (V)), år (2012-2014, 2015-2017, 2018-2020 (Å)), land (Sverige, Norge (L)), björn-index, andel jordbruksmark och andel ungskog (ensam eller som interaktion med land). Förvaltningsområdets ID är inkluderat i alla modeller som en tillfällig variabel. För varje modell visas AICc vikt, frihetsgrader (df) och skillnad i AIC jämfört med den högst rankade modellen ($\Delta AICc$).

Respons	Intercept	V*Å*L	Björn	Jord	Ung	Ung*L	AICc _{vikt}	df	$\Delta AICc$
Total avskjutning	X	X	X	-	X		0.52	16	0
	X	X	X	-		X	0.47	17	0.23
	X	X	X	-			0.01	15	7.93
	X	X		-		X	0	16	13.52
	X	X		-	X		0	15	14.29
	X	X		-			0	14	19.47
	X			-			0	3	219.42
Andel kalv av total avskjutning	X	X	-			X	0.52	16	0
	X	X	-	X		X	0.42	17	0.44
	X	X	-	X			0.04	15	5.19
	X	X	-	X	X		0.02	16	6.83
	X	X	-				0	14	9.16
	X	X	-		X		0	15	9.28
	X		-				0	3	152.01
Andel kor av skjutna vuxna	X	X	X	-			0.58	15	0
	X	X	X	-	X		0.23	16	1.84
	X	X	X	-		X	0.17	17	2.41
	X	X		-			0.01	14	8.25
	X	X		-	X		0	15	10.10
	X	X		-		X	0	16	11.40
	X			-			0	3	84.08

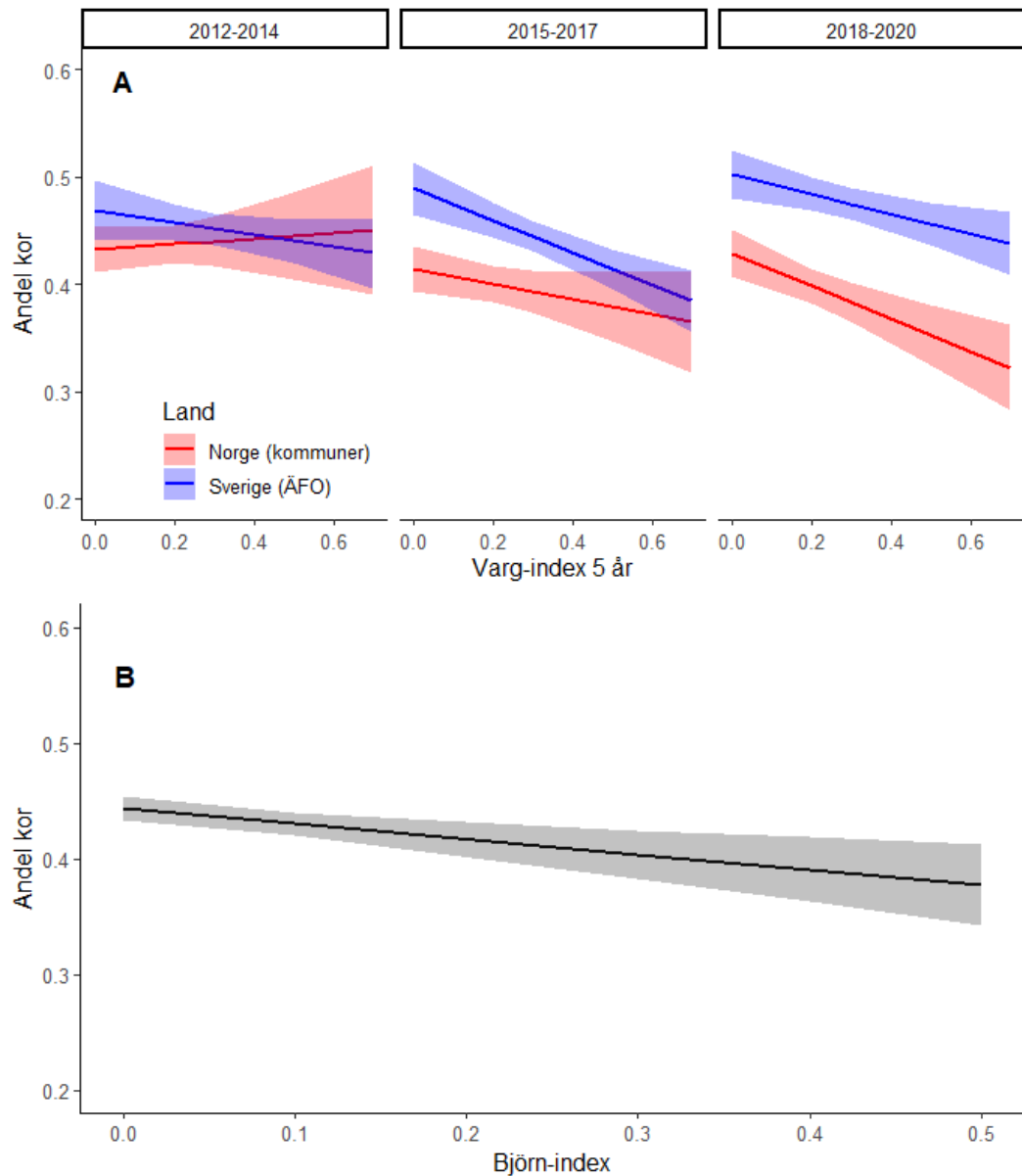


Figur 4. Andelen kalv av total avskjutning av älg i älgförvaltningsområden (ÄFO) i Sverige ($n = 24$) och kommuner i Norge ($n = 29$). Variationen i kalvandelen förklarades bäst av förekomst av varg (varg-index 5 år), år (tre kategorier) och land (A) samt interaktionen mellan land och andel ungskog (B). Figuren visar medelvärde och 95% konfidens intervall från linjära kombinerade modeller (LMM).

3.2.3. Andel kor av skjutna vuxna

Utöver trevägsinteraktionen mellan varg, tidsperiod och land ingick björn-index i den bästa modellen för andel kor av totalt skjutna vuxna älgar (Figur 5, Tabell 2, Appendix 3). Varg-indexet på 5 år förklarade variationen i andel kalv bättre än varg-indexet på 2 år. Björn-indexet förklarade mer variation än andelen jordbruksmark. Andelen kor var på liknande nivåer oavsett varg-index under 2012-2014 men minskade under de följande tidsperioderna med ökat varg-index.

Generellt var andelen kor högre i Sverige än Norge och särskilt under 2018-2020. Andelen kor minskade med ökat björn-index.



Figur 5. Andelen kor av skjutna vuxna älgar i älgförvaltningsområden (ÄFO) i Sverige ($n = 24$) och kommuner i Norge ($n = 29$). Variationen i andelen kor förklarades bäst av förekomst av varg (varg-index 5 år), år (tre kategorier) och land (A) samt index för björnförekomst (B). Figurerna visar medelvärde och 95% konfidens intervall från linjära kombinerade modeller (LMM).

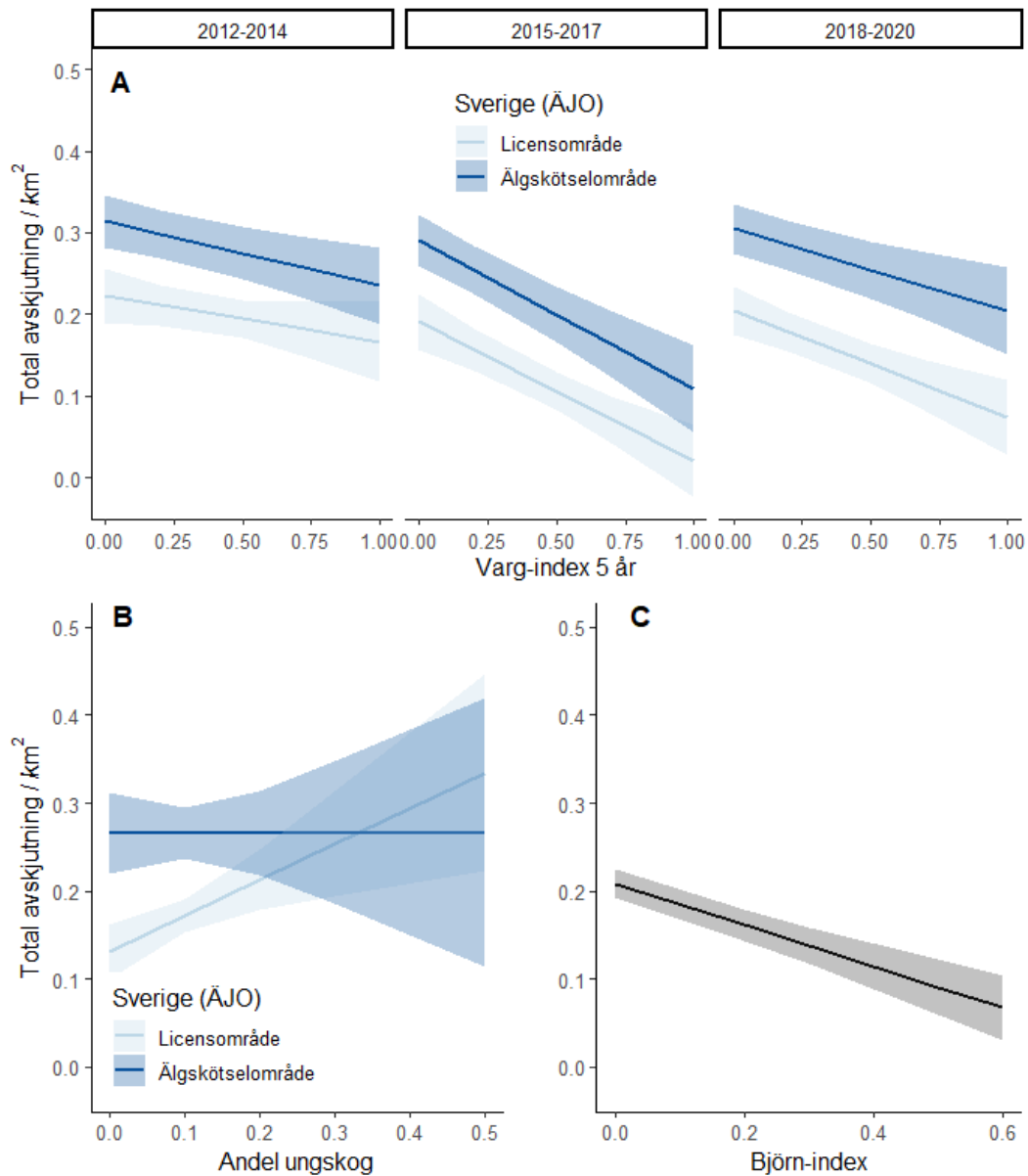
3.3. Lokal nivå i Sverige (2012-2020)

3.3.1. Total avskjutning

Totalt sköts 14 589 älgar i ÄSO och 2 340 i licensområden. Utöver trevägsinteraktionen mellan varg, tidsperiod och ÄJO ingick interaktionen mellan land och andel ungskog, och björn-index i den bästa modellen (Figur 6, Tabell 3, Appendix 4). Varg-indexet på 5 år förklarade sambandet mellan vargförekomst och total avskjutning bättre än varg-indexet på 2 år och björn-indexet förklarade mer variation än andelen jordbruksmark. Avskjutningen var högre i ÄSO än i licensområden. Avskjutningen minskade i relation till ökande varg-index under de tre tidsperioderna i både ÄSO och licensområden men starkast under perioden 2015-2017. Avskjutningen ökade med ökad andel ungskog i licensområden men relativt oförändrad i ÄSO. Avskjutningen minskade med ökat björn-index.

Tabell 3. Översikt av de linjära kombinerade modellerna (LMM) för total avskjutning av älg (per km²) i älgjaktområden (ÄJO) (älgskötselområde (ÄSO) och licensområden) 2012-2020. Förklarandevariabler är trevägsinteraktionen mellan varg-index (2 år eller 5 år i Sverige (V)), år (tre kategorier) och ÄJO (ÄSO eller licensområde), och andel ungskog (ensam eller som interaktion med ÄJO). Förvaltningsområdets ID är inkluderat i alla modeller som en tillfällig variabel. För varje modell visas AICc vikt, frihetsgrader (df) och skillnad i AIC jämfört med den högst rankade modellen ($\Delta AICc$).

Respons	Intercept	V*Å*L	Björn	Jord	Ung	Ung*L	AICc _{vikt}	df	$\Delta AICc$
Total	X	X	X	-		X	0.58	17	0
avskjutning	X	X	X	-	X		0.36	16	0.96
	X	X	X	-			0.06	15	4.52
	X	X		-		X	0	16	49.15
	X	X		-	X		0	15	49.25
	X	X		-			0	14	56.53
	X			-			0	3	223.41



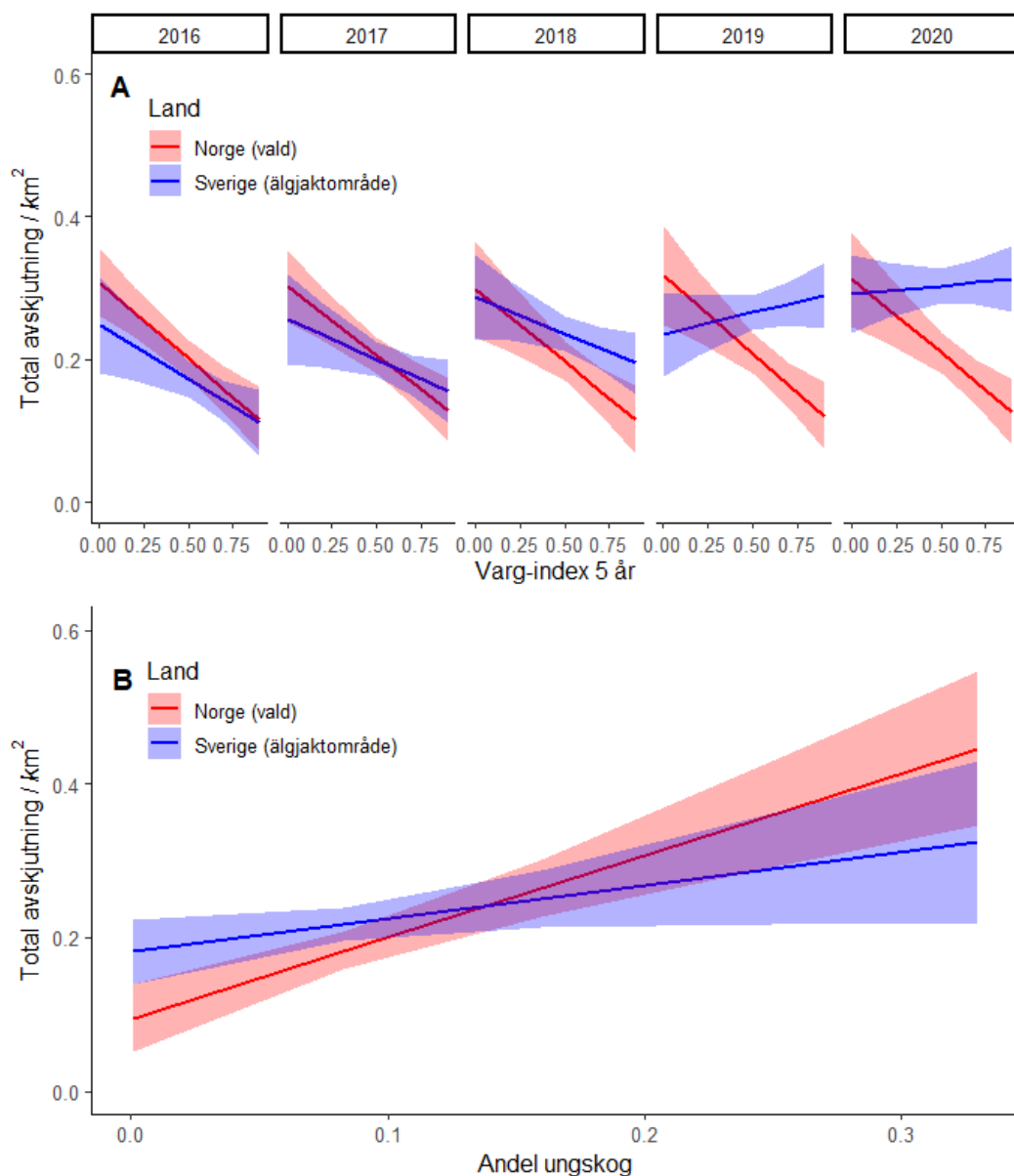
Figur 6. Avskjutning av älg per km² i älgskötselområden (ÄSO, n = 28) och licensområden (n = 100) i Sverige. Variationen i avskjutning förklarades bäst av förekomst av varg (varg-index 5 år), år (tre kategorier) och älgjaktområde (ÄJO) (ÄSO eller licensområde) (A) i Sverige samt interaktionen mellan ÄJO och andel ungskog (B). Figurerna visar medelvärde och 95% konfidens intervall från linjära kombinerade modeller (LMM).

3.4. Lokal nivå över riksgårnsen (2016-2020)

3.4.1. Total avskjutning

För denna 5-årsperiod fanns det årliga data på total avskjutning för 140 områden i Sverige och 94 i Norge (saknas data för 91 årliga förvaltningsområden) inklusive 4 449 skjutna älgar i Sverige och 4 522 i Norge. Utöver trevägsinteraktionen mellan

varg, år och land ingick interaktionen mellan land och andel ungskog i den bästa modellen för total avskjutning (Figur 7, Tabell 4, Appendix 5). Varg-indexet på 5 år förklarade sambandet mellan vargförekomst och total avskjutning bättre än varg-indexet på 2 år. Avskjutning minskade i relation till ökande varg-index under hela tidsperioden i Norge och under de första 3 åren i Sverige. Under de sista två åren i Sverige ökade avskjutningen med ökat varg-index. Avskjutningen låg på ungefär samma nivå under alla år i Norge men ökade med tiden i Sverige. Avskjutningen ökade med ökad andel ungskog i både Norge och Sverige men starkare i Norge.



Figur 7. Avskjutning av älg per km² i älgjaktområden (ÄJO) i Sverige (n = 39) och vald i Norge (n = 26). Variationen i avskjutning förklarades bäst av förekomst av varg (varg-index 5 år), år och land (A) samt interaktionen mellan land och andel ungskog (B). Figurerna visar medelvärde och 95% konfidens intervall från linjära kombinerade modeller (LMM).

Tabell 4. Översikt av de linjära kombinerade modellerna (LMM) för total avskjutning av älg (per km²) i Sverige (ÄJO) och Norge (vald), 2016-2020. Förklarandevariabler är trevägsinteraktionen mellan varg-index (2 år eller 5 år (V)), år, land (Sverige, Norge (L)), och andel ungskog (ensam eller som interaktion med land). Förvaltningsområdets ID är inkluderat i alla modeller som en tillfällig variabel. För varje modell visas AICc vikt, frihetsgrader (df) och skillnad i AIC jämfört med den högst rankade modellen ($\Delta AICc$).

Respons	Intercept	V*År*L	Ung	Ung*L	AICc _{vikt}	df	$\Delta AICc$
Total	X	X		X	0.73	24	0
avskjutning	X	X	X		0.27	23	1.98
	X	X			0	22	18.45
	X				0	3	177.29

4. Diskussion

4.1. Avskjutningsmönster över tid och rum

Syftet med denna studie var att undersöka vilka faktorer som påverkar variationen i avskjutning av älg över tid och rum med fokus på förekomst av varg och björn, effekter av skogsbruk, förekomst av alternativa bytesdjur till älg för vargen, och i en landskapsgradient. Studien visar en variation i avskjutningen av älg både mellan Sverige och Norge och mellan olika förvaltningsområden i Sverige under de senaste decennierna. Resultaten varierar också beroende på den geografiska skalan (regional eller lokal nivå).

Avskjutningen av älg i Sverige var högst under slutet av 1990-talet följt av en minskning i avskjutning fram till åren runt 2008-2012 då det var ytterligare en topp i avskjutningen. Avskjutningen av älg i Norge visar en långsamt ökande avskjutning från mitten av 1990-talet fram till 2009-2010. Därefter har avskjutningen minskat kontinuerligt. Gemensamt för båda länderna är en minskning i avskjutningen mellan åren 2013-2017. Under perioden 2018-2020 var avskjutningen antingen stabil eller ökande (främst i Värmland).

4.2. Predation från varg och björn

En del av variationen i avskjutning över tid och rum kan förklaras av den växande vargstammen med etablering av vargrevir i nya områden och även av en förtätning av vargstammen i vissa områden. Även förekomst av björn resulterar i minskad avskjutning med ökad björntäthet. Förekomsten av björn varierar mycket i studieområdet dels mellan länderna, med låg täthet av björn i Norge jämfört med Sverige, men även mellan Värmland och Dalarna med högst täthet i norra och östra Dalarna.

Sett över hela studieperioden för 1995-2017 var den totala avskjutningen i Sverige 50% lägre och i Norge 40% lägre i förvaltningsområden som helt överlappade med vargrevir jämfört med områden utan varg. Närvaro av varg och björn påverkade både den totala avskjutningen och andelen kor. En minskning i andelen skjutna reproduktiva kor är en strategi för att öka produktionen i

älgpopulationen (för en given älgtäthet) och därmed minska effekten av predation vilket skedde både i Sverige och i Norge. I Sverige ökade andelen kor i avskjutningen under den sista 3-årsperioden, men också i denna period var andelen kor i avskjutningen lägre i områden med högre varg-index. Ökat björn-index ledde dock inte till minskad kalvandel i avskjutningen vilket var oväntat då björnens predation nästan uteslutande är riktad mot årskalvar och sker till största delen före jakten.

Varg och björn har samma huvudsakliga bytesdjur, älg under våren och tidig sommar och man borde därför förvänta sig en effekt på avskjutningen med minskad kalvandel. En nyligen publicerad studie³⁵ som analyserad över 50 miljoner älgobstimmor som samlats in av jägare i Sverige mellan 2000-2017 visade att antalet kalvar per ko minskade med 7% i områden med bara förekomst av björn och 17% i områden som bara hade varg vilket tyder på att vargen har haft en starkare effekt än björnen på rekryteringen av kalv i älgpopulationen. I områden med förekomst av både varg och björn minskade antalet kalvar per ko med 18%. Men både antalet kalvar per ko och älgtätheten minskade under de senaste 20 åren även i områden utan varg och björn vilket tyder på att flera faktorer än predation från varg och björn har påverkat utvecklingen i älgpopulationen och därmed också jaktuttaget. En annan studie utförd i sju fylken i sydöstra Norge under 1997-2015 visade också på en nedgång i avskjutningen även i områden utan stationära vargar³⁶. Detsamma visades i en studie som jämförde avskjutning inuti vargrevir med kontrollområden utan varg i Sverige (1995-2008) där avskjutningen minskade även i kontrollområden men i mindre utsträckning¹⁵. Även om den totala avskjutningen har visat sig vara en god indikator på älgpopulationens storlek så är det oklart om detta även gäller i områden med etableringar av varg eftersom viss överkompensation för vargens predation kan förekomma^{37,38}.

Andra faktorer som påverkar det möjliga jaktuttaget utöver predation kan till exempel vara tillgång på foder och avskjutningsmål vilka varierar i tid och rum. En önskad förvaltningsstrategi kan till exempel vara att minska älgtätheten för att minska älgbetesskador på viktiga betesväxter både med hänsyn till skogsbruk och till den biologiska mångfalden. Överlag är det människan som har det största uttaget av älg och det även inuti de flesta vargrevir. Vargens årliga predationstryck är i genomsnitt 7-8% av älgbeståndet med en variation på 2-12% mellan revir i jämförelse med ett årligt jakttryck på 15-19% (variation på 8-33% mellan revir)¹⁸. Detta ger ett jakttryck som är 2.4-3.5 gånger högre än predationstrycket från varg. Detta stämmer även väl överens med de studier av vargpredationens och jaktens relativa omfattning som genomförts i ett antal vargrevir under de senaste åren (2018-2019)³⁹.

Effekten av varg på avskjutningen var liknande på både den regionala skalan i Sverige och Norge och på den lokala skalan i Sverige med minskad avskjutning med ökande varg-index. Undantaget var de sista två åren (2019-2020) i det mindre

studieområdet som överlappade riksgränsen där avskjutningen ökade med ökat varg-index i Sverige. Detta var dock inte fallet på den norska sidan. En tidigare studie genomförd i huvudparten av vargens utbredningsområde (63 norska kommuner och 61 ÄFO i Sverige (6 län)) visade att en förändring av antalet älg observationer under ett eller flera år ofta resulterade i en motsvarande förändring i jaktuttaget under följande år ³⁸. I norra Värmland ökade antalet observerade älgar under perioden 2012-2017 samtidigt som avskjutningen minskade vilket troligtvis resulterade i både en ökad älgtäthet och avskjutning under de senaste två åren trots närvaron av flera vargrevir.

4.3. Skogsbruk i vargområden

Med ett undantag (ÄSO-nivå i Sverige) ökade den totala avskjutningen med ökad andel ungskog vilket troligtvis är ett resultat av en ökad tillgång på foder för älg som dels kan påverka älgtätheten men även fördelningen av älg i landskapet ^{40,41}. Älgtätheten är högre i skog som är yngre än 30 år jämfört med myrar och äldre skog (> 30 år) ⁴² och skog yngre än 30 år är också prefererat habitat för älg ⁴³. I denna studie klassade vi skog med en ålder på ≤ 12 år som ungskog. Det hade varit önskvärt att inkludera en variabel för andel ungskog som inkluderade skog med en ålder på 20-30 år men data för det fanns inte tillgängligt.

En studie i Sverige som undersökte vargens påverkan på förekomst och täthet av älg, samt indirekta effekter genom förekomst och omfattning av betesskador av älg på tall, fann att förekomst och täthet av älg var högre i vargrevir jämfört med områden utan varg och ökade med tiden sen vargarna först etablerade sig i området ²⁵. Dessutom var sannolikheten för betesskador på tall högre inom vargrevir än utanför, men förekomst av varg hade ingen inverkan på nivån av betesskador. Två tänkbara förklaringar till dessa resultat är att vargar dels väljer att etablera sig i områden med högre älgtäthet och dels att jägarna inom vargrevir minskar avskjutningen av älg för att kompensera för vargens predation på älg ¹⁵. Överlag var andra faktorer än vargförekomst viktigare för att förklara älgens fördelning i landskapet och betesskador på tall ²⁵. Till exempel ökade förekomst och täthet av älg med andelen tall och med ökat avstånd till skogsbilvägar, medan högre älgtäthet och närvaro av gamla betesskador var kopplad till ökad förekomst och nivå av färsk betesskador på tall.

En annan studie i Sverige som undersöka effekten av närvaro av varg på betesskador på tall visade att omfattningen av betesskador ökade vid närvaro av varg och med antal år med vargetablering ²⁴. Men effekten var svag och inte biologiskt relevant. Även i denna studie var andra faktorer än vargförekomst och antal år med vargetablering viktigare för att förklara förekomst och omfattning av betesskador. Till exempel minskade omfattningen av betesskadorna med ökad mängd tall och björk i beståndet.

4.4. Alternativa bytesdjur för varg

Vargens huvudsakliga bytesdjur i den största delen av det nuvarande utbredningsområdet i Skandinavien är älg men i områden med högre täthet av rådjur kan vargens predation skifta mot rådjur ²⁶. Detta beror troligtvis på att rådjur är mindre farliga att attackera jämför med älg. Det finns några dokumenterade fall där varg blivit ihjälsparkade av älg under jaktförsök. Vi förväntade oss därför en mindre effekt av vargförekomst på jaktuttaget av älg i förvaltningsområden med en högre andel jordbruksmark vilket har visat sig vara ett bra index för rådjurstäthet ¹⁷. Andelen jordbruksmark var dock inte med i några av de högst rankade modellerna för varken avskjutning eller sammansättningen av jaktuttaget. En förklaring skulle kunna vara att rådjurstätheten i Hedmark, Värmland och Dalarna är alltför låg för att påverka omfattningen av vargens predation på älg. Tidigare studier har också visat att älg är det huvudsakliga bytesdjuret i denna del av vargarnas utbredningsområde ^{26,39}.

Den totala avskjutningen varierade inte med latitud, men andelen kalv och könssammansättningen bland vuxna djur i jaktuttaget uppvisade viss variation i relation till latitud i Sverige men mindre i Norge. Det är dokumenterat att det förekommer geografisk variation i olika livshistoriekaraktärer hos älg i Skandinavien (kroppstillväxt och reproduktion) som tenderar att vara kopplad till klimatförhållanden och biomassa produktivitet som varierar med latitud ^{11,29}. Generellt tenderar produktiviteten i älgpopulationen att minska mot norr (med ökande latitud) ^{27,44}. Detta mönster bekräftades dock endast delvis av vår responsvariabel (andel kalvar) eftersom denna variabel visade de högsta värdena på mellanliggande breddgrader. Det är också möjligt att andelen kalv i geografiskt skilda älgpopulationer i Skandinavien påverkas av täthetsberoende effekter, det vill säga födokonkurrens vilket försvårar tolkningar av predationens betydelse ³⁵. Älgens produktivitetsgradient tyder också på att vargens inverkan på älgpopulationen kommer att förändras med latitud, vilket har visats för rådjur ⁴⁵.

4.5. Likheter och skillnader mellan Sverige och Norge

Både i Sverige och Norge vidtogs åtgärder för att minska dödligheten i älgstammen (minskad total avskjutning) och för att maximera produktiviteten (lägre andel skjutna kor) som ett svar på ökad täthet av vargrevir. Produktionen av älgkalvar i populationen är till stor del beroende av åldersfördelningen bland älgkorna ^{27,46} och därför medför en avskjutning av individer som har låg sannolikhet att föda kalvar nästa år också en högre framtida tillväxt i älgpopulationen ¹³. Generellt sett innebär en maximering av antalet skjutna älgar att jakten främst bör riktas mot kalvar och denna strategi gäller även i vargrevir ⁴⁷. För att maximera kg kött från jakten gäller en högre andel skjutna vuxna älgar. I den här studien bekräftades en högre andel

kalvar i jaktuttaget i Sverige än i Norge vilket tyder på en starkare prioritering av antal skottillfällen än mängd kg kött i Sverige.

Ett viktigt resultat från denna studie var skillnaderna i vargens påverkan på avskjutningen mellan Sverige och Norge för de olika förvaltningsområdena. En del av variationen kan bero på skillnader i den faktiska miljön som vi inte tagit hänsyn till. En annan förklaring kan vara olikheter i förvaltningen av älg både i ett historiskt perspektiv och i nutid. En tydlig skillnad i avskjutningen mellan länderna är att andelen kalvar var högre i Sverige och den visade en ökande trend över tid fram till 2017 medan den i Norge var relativt konstant och på en lägre nivå än Sverige under perioden 1995-2017. Även andelen kor av totalt antal skjutna vuxna älgar var högre i Sverige än i Norge. I framtida studier är det önskvärt att beakta olika förvaltningsstrategier och inkludera avskjutningsmål för lokala älgpopulationer i olika administrativa enheter på regional (ÄFO och kommuner) och lokal (ÄJO och vald) nivå samt nationella mål.

4.6. Förslag för förbättringar i datainsamling

Det finns ett antal möjliga förändringar som kan göras för att förbättra och öka förståelsen om hur olika älgpopulationer påverkas av förändringar i miljön inklusive till exempel täthet av olika rovdjur och klimatförändringar samt människans jaktuttag. Dessa inkluderar att skapa ett system för att göra data tillgänglig och koppla samman data för avskjutningsmål, faktisk avskjutning och älgobservationer från samma jaktområde under längre tidsperioder. Detta skulle också avsevärt underlätta förvaltningen av älgpopulationer som lever på båda sidor om riksgränsen. Det nya älgförvaltningssystemet i Sverige som infördes 2012 är ett steg i rätt riktning. En stor nackdel är dock att det är svårt att geografiskt koppla samman data från olika jaktområden före och efter 2012. Även i Norge är det svårt att få fram data på långa tidsserier från samma område på olika geografiska skalor. Tillgång till årliga digitala kartor över alla jaktområden i kombination med data på avskjutningsmål, faktisk avskjutning, och älgobservationer skulle underlätta för framtida sammanställningar och analyser.

Att skapa förutsättningar för att följa enskilda jaktområden och göra jämförelser över längre tidsperioder är viktigt för att öka förståelsen för hur olika älgpopulationer påverkas och förändras av olika faktorer. En samordning av metoderna för att beräkna jaktareal och insamling av observationsdata i Sverige och Norge är önskvärt för framtida analyser. Det senare är på gång i och med ändringar i observationsdatat (Sett elg) på norsk sida, där jägarna från och med jaktsäsongen 2018/2019 är uppmanade att rapportera samtliga observationer av samma djur (tidigare var de ombudade att bara rapportera djuret en gång per jaktlag). Den nya metoden är den samma som används i Sverige. Men det är problem med att inte samtliga jaktlag har övergått till den nya metoden och därmed fortsätter att

rapportera med den gamla metodiken. Detta gör det svårt att använda observationsdata i övergångsperioden tills den nya metoden är implementerad av samtliga jaktlag.

Referenser

1. Milner, J. M., van Beest, F. M. & Storaas, T. Boom and bust of a moose population: A call for integrated forest management. *Eur. J. For. Res.* **132**, 959–967 (2013).
2. Lavsund, S., Nygrén, T. & Solberg, E. Status of moose populations and challenges to moose management in Fennoscandia. *Alces* **39**, 109–130 (2003).
3. Jensen, W. *et al.* A review of circumpolar moos populations with emphasis on Euroasian moose distributions and densities. **56**, 63–78 (2020).
4. Storaas, T., Gundersen, H., Henriksen, H. & Andreassen, H. The economic value of moose - a review. *Alces* **37**, 9–107 (2001).
5. Boman, M., Mattsson, L., Ericsson, G. & Kriström, B. Moose hunting values in Sweden now and two decades ago: the Swedish hunters revisited. *Environ. Resour. Econ.* **50**, 515–530 (2011).
6. Edenius, L., Ericsson, G., Kempe, G., Bergström, R. & Danell, K. The effects of changing land use and browsing on aspen abundance and regeneration: a 50-year perspective from Sweden. *J. Appl. Ecol.* **48**, 301–309 (2011).
7. Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O. & Bjärvall, A. The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978-1998. *Can. J. Zool.* **79**, 710–725 (2001).
8. Sand, H. *et al.* Summer kill rates and predation pattern in a wolf-moose system: Can we rely on winter estimates? *Oecologia* **156**, 53–64 (2008).
9. Zimmermann, B. *et al.* Predator-dependent functional response in wolves: from food limitation to surplus killing. *J. Anim. Ecol.* **84**, 102–112 (2015).
10. Wikenros, C. *et al.* Impact of a recolonizing, cross-border carnivore population on ungulate harvest in Scandinavia. *Sci. Rep.* **10**, 1–11 (2020).
11. Solberg, E. J., Saether, B., Strand, O. & Loison, A. Dynamics of a harvested moose population in a variable environment. *J. Anim. Ecol.* **68**, 186–204 (2002).
12. Gervasi, V. *et al.* Predicting the potential demographic impact of predators on their prey: A comparative analysis of two carnivore-ungulate systems in Scandinavia. *J. Anim. Ecol.* **81**, 443–454 (2012).
13. Jonzén, N. *et al.* Sharing the bounty - Adjusting harvest to predator return in the Scandinavian human-wolf-bear-moose system. *Ecol. Modell.* **265**, 140–148 (2013).
14. Swenson, J. *et al.* Predation on moose calves by European brown bears. *J. Wildl. Manage.* **71**, 1993–1998 (2007).
15. Wikenros, C., Sand, H., Bergström, R., Liberg, O. & Chapron, G. Response of moose hunters to predation following wolf return in Sweden. *PLoS One* **10**, (2015).
16. Ueno, M., Matsuishi, T., Solberg, E. J. & Saitoh, T. Application of cohort analysis to large terrestrial mammal harvest data. *Mammal Study* **34**, 65–76 (2009).
17. Mattisson, J. *et al.* Home range size variation in a recovering wolf population: Evaluating the effect of environmental, demographic, and social

- factors. *Oecologia* **173**, 813–825 (2013).
18. Zimmermann, B., Wikenros, C., Eriksen, A. & Wabakken, P. *Elg i ulverevir: Predasjon og elgjakt. Høgskolen i Innlandet*. (2019).
 19. Ordiz, A. *et al.* Wolves, people, and brown bears influence the expansion of the recolonizing wolf population in Scandinavia. *Ecosphere* **6**, 1–14 (2015).
 20. Rauset, G. R., Kindberg, J. & Swenson, J. E. Modeling female brown bear kill rates on moose calves using global positioning satellite data. *J. Wildl. Manage.* **76**, 1597–1606 (2012).
 21. Sand, H. *et al.* *Strategier för beskattning av älg, med och utan rovdjur. Sveriges lantbruksuniversitet*. (2011).
 22. Tallian, A. *et al.* Competition between apex predators? Brown bears decrease wolf kill rate on two continents. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **284**, (2017).
 23. Ripple, W. J. *et al.* Status and ecological effects of the world’s largest carnivores. *Science* **343**, 1241484 (2014).
 24. Gicquel, M., Sand, H., Månsson, J., Wallgren, M. & Wikenros, C. Does recolonization of wolves affect moose browsing damage on young Scots pine? *For. Ecol. Manage.* (2020).
 25. Ausilio, G., Sand, H., Månsson, J., Mathisen, K. M. & Wikenros, C. Ecological effects of wolves in anthropogenic landscapes: the potential for trophic cascades is context-dependent. *Front. Ecol. Evol.* **8**, (2021).
 26. Sand, H., Eklund, A., Zimmermann, B., Wikenros, C. & Wabakken, P. Prey selection of Scandinavian wolves: single large or several small? *PLoS One* **11**, 1–17 (2016).
 27. Sand, H. Life history patterns in female moose (*Alces alces*): The relationship between age, body size, fecundity and environmental conditions. *Oecologia* **106**, 212–220 (1996).
 28. Solberg, E. *et al.* *Elgen i Norge sett med jegerøyne. En analyse av jaktmaterialet fra overvåkningsprogrammet for elg og det samlede sett elgmaterialet for perioden 1966-2004. NINA Rapport*. (2006).
 29. Grøtan, V., Sæther, B. E., Lillegård, M., Solberg, E. J. & Engen, S. Geographical variation in the influence of density dependence and climate on the recruitment of Norwegian moose. *Oecologia* **161**, 685–695 (2009).
 30. Svensson, L. *et al.* *Bestandsovervåking av ulv vinteren 2020-2021. Bestandsstatus for store rovdyr i Skandinavia. Bestandsstatus för stora rovdjur i Skandinavien*. (2021).
 31. Bischof, R. *et al.* Estimating and forecasting spatial population dynamics of apex predators using transnational genetic monitoring. *PNAS* **117**, 30531–30538 (2020).
 32. Liberg, O. *et al.* Monitoring of wolves in Scandinavia. *Hystrix* **23**, 29–34 (2012).
 33. Zimmermann, B. *Predatory behaviour of wolves in Scandinavia*. (PhD thesis, Høgskolen i Hedmark, 2014).
 34. Kindberg, J., Ericsson, G. & Swenson, J. E. Monitoring rare or elusive large mammals using effort-corrected voluntary observers. *Biol. Conserv.* **142**, 159–165 (2009).
 35. Tallian, A. *et al.* The return of large carnivores: Using hunter observation data to understand the role of predators on ungulate populations. *Glob. Ecol. Conserv.* **27**, e01587 (2021).
 36. Wabakken, P. *et al.* *Ulv som skadegjører på bufe, tamrein og hund i Norge: skadehistorikk og skadepotensiale i forhold til ulvens spredningsmønster. Høgskolen i Innlandet*. (2017).
 37. Wabakken, P. *et al.* *Density-dependent dispersal distances of Scandinavian wolves. Report from SKANDULV*. (2015).
 38. Wikenros, C. *et al.* *Tildelt, sett og felt elg i forhold til ulveforekomst i Norge og Sverige. Høgskolen i Innlandet*. (2019).

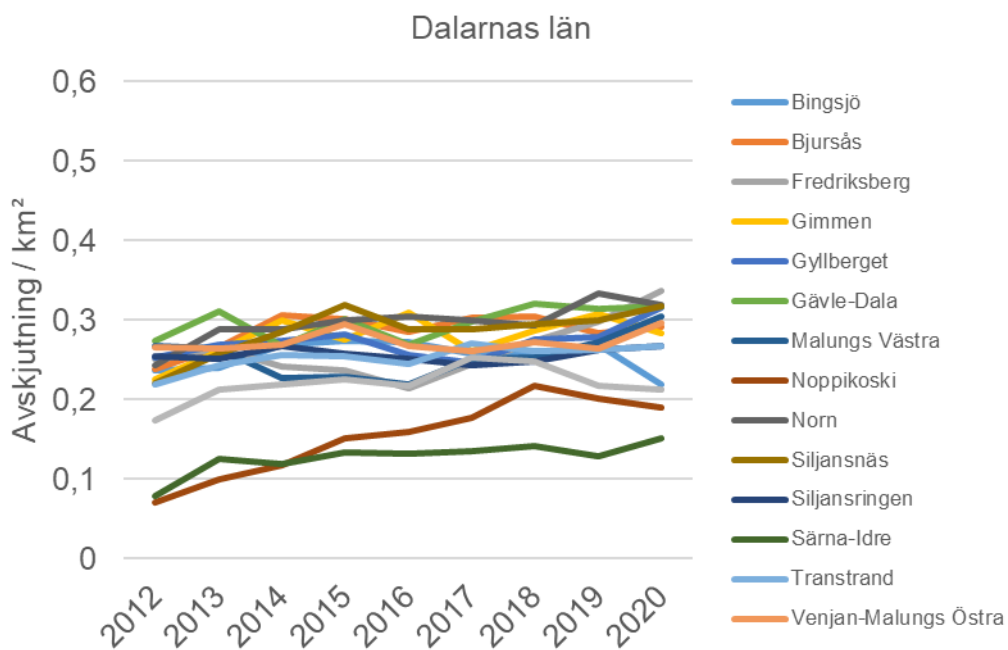
39. Sand, H., Zimmermann, B., Wikenros, C. & Wabakken, P. *Predationsstudier på varg inom projekt GRENSEVILT – en jämförelse mellan nya och tidigare studier. Sveriges lantbruksuniversitet. (2022).*
40. van Beest, F. M., Loe, L. E., Mysterud, A. & Milner, J. M. Comparative space use and habitat selection of moose around feeding stations. *J. Wildl. Manage.* **74**, 219–227 (2010).
41. Zimmermann, B. *et al. Elgvandringar i grenseland med fölger för skogbruk, jakt og rovdjur. Sveriges lantbruksuniversitet. (2022).*
42. Månsson, J. Environmental variation and moose *Alces alces* density as determinants of spatio-temporal heterogeneity in browsing. *Ecography (Cop.)*. **32**, 601–612 (2009).
43. Månsson, J., Kalén, C., Kjellander, P., Andrén, H. & Smith, H. Quantitative estimates of tree species selectivity by moose (*Alces alces*) in a forest landscape. *Scand. J. For. Res.* **22**, 407–414 (2007).
44. Sæther, B.-E. & Hagenrud, H. Life history of the moose *Alces alces*: relationship between growth and reproduction. *Ecography*. **8**, 100–106 (1985).
45. Melis, C. *et al.* Predation has a greater impact in less productive environments: Variation in roe deer, *Capreolus capreolus*, population density across Europe. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **18**, 724–734 (2009).
46. Ericsson, G., Wallin, K., Ball, J. P. & Broberg, M. Age-related reproductive effort and senescence in free-ranging moose, *Alces alces*. *Ecology* **82**, 1613–1620 (2001).
47. Nilsen, E. B. *et al.* Moose harvesting strategies in the presence of wolves. *J. Appl. Ecol.* **42**, 389–399 (2005).

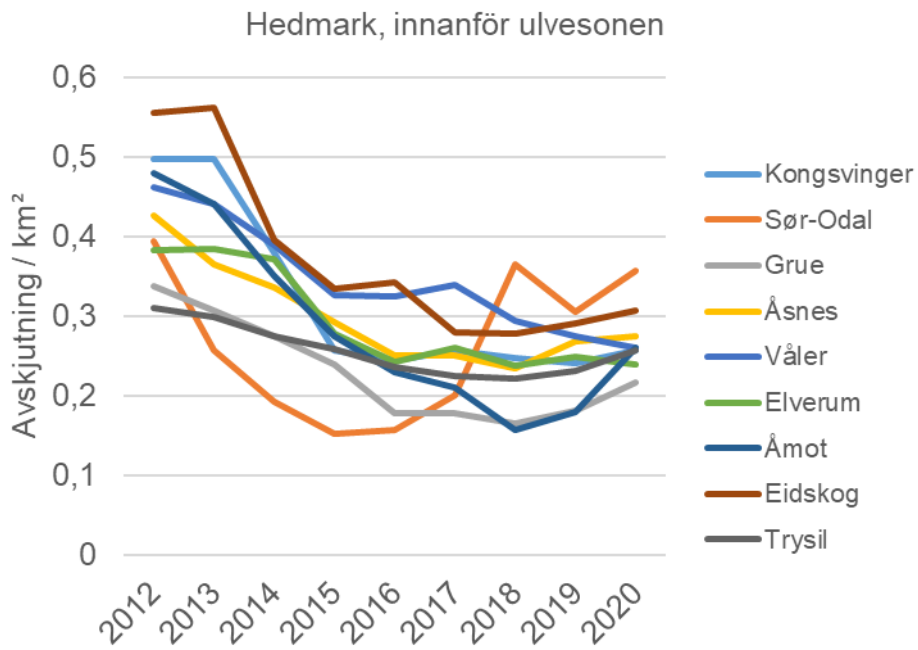
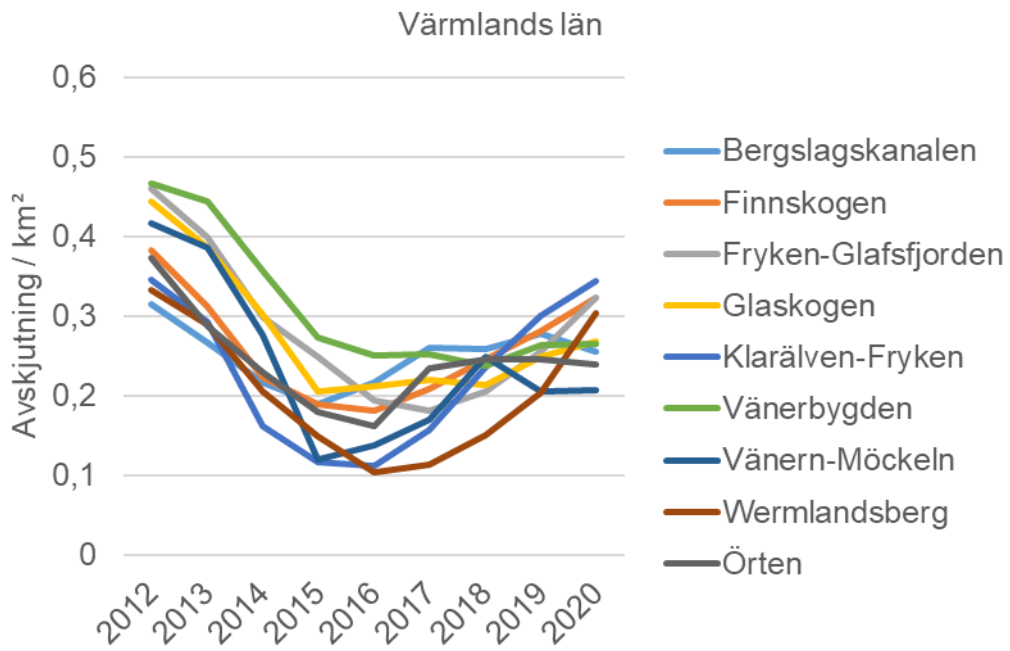
Tack

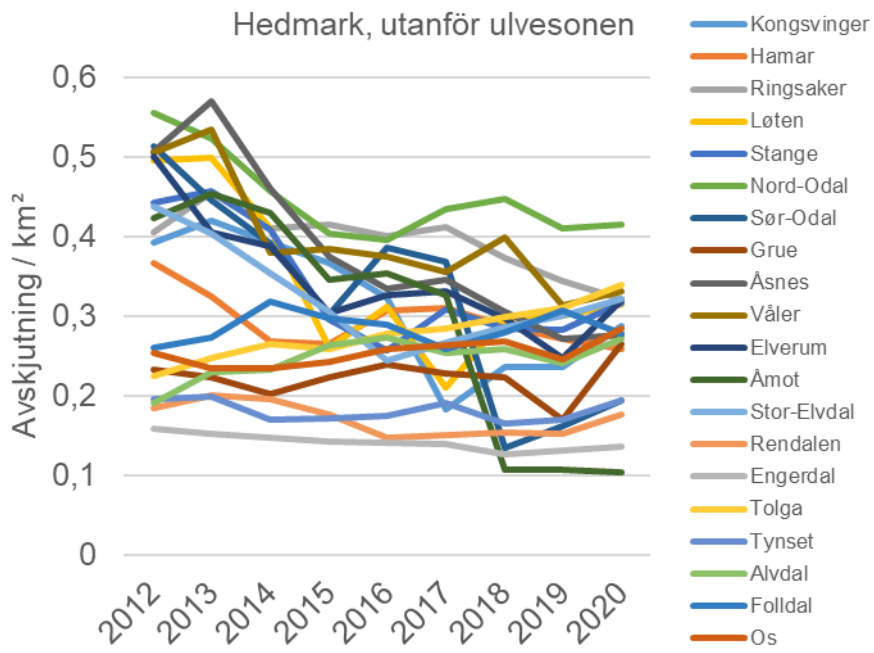
Vi tackar alla medlemmar i GRENSEVILT's resursgrupp för givande diskussioner och värdefulla synpunkter under projektets gång. Ett extra tack till Magnus Nystrand, Maria Falkevik och Håkan Kjørstråd (Länsstyrelsen Värmland), och Jonas Bergman och Jonas Nordström (Länsstyrelsen Dalarna) för hjälp med digitala kartor och annan support rörande avskjutningsstatistik. Tack till Linn Svensson (SLU Viltskadecenter) för data från varginventeringen. Vi tackar Øivind Løken (Trysil kommune), Pia Knøsen Lund (Våler og Åsnes Landbrukskontor), Karin Elise Nilssen (Elverum kommune), Egil Håvard Wedul (Elgregion TRÅ) och Jo Inge Breisjøberget (Statskog) för hjälp med digitala eller tryckta kartor över jaktfelt och vald, samt hjälp med avskjutningsstatistiken. Tack till Interreg Sverige-Norge, Hedmark fylkeskommune, Formas och Naturvårdsverket som finansierat studien.

Appendix

Appendix 1. Visualisering av avskjutning av älg (per km²) i 24 älgförvaltningsområden (ÄFO) i Sverige (Dalarna och Värmlands län) och 29 kommuner i Norge (i och utanför ulvesonen i Hedmarks fylke), under 2012-2020.







Appendix 2. Översikt av de högst rankade generella additiva kombinerade modellerna (GAMM) för total avskjutning av älg (per km²), andel kalv av total avskjutning och andel kor av skjutna vuxna i Sverige och Norge, 1995-2017. Förklarandevariabler är varg-index (2 år och 5 år), land (Sverige och Norge), år, och latitud. Land är inkluderat både som ensam term och i interaktion med andra variabler med Norge som referensvärde. Förvaltningsområdets ID är inkluderat i alla modeller som en tillfällig variabel (ID).

Respons	Förklarande variabel	β	SE	z	p
Total avskjutning	Intercept	-1.0301	0.104	-9.87	<0.001
	Varg _{5år}	-1.0203	0.0690	-14.78	<0.001
	Land	0.00394	0.108	0.036	0.971
	Varg _{5år} *Land	0.146	0.0944	-4.061	<0.001
	Utjämnande term	edf	Ref.df	Chi.sq	p
	År _s *Land Norge	7.408	8.379	1125	<0.001
	Year _s *Land Sverige	8.663	8.965	763	<0.001
	ID _s	37.235	38.000	12879	<0.001
Andel kalv av total avskjutning	Intercept	-0.643	0.0265	-17.59	<0.001
	Varg _{2år}	0.473	0.109	4.35	<0.001
	Land	0.114	0.0848	1.34	0.18
	Varg _{2år} *Land	-0.743	0.147	-5.076	<0.001
	Utjämnande term	edf	Ref.df	Chi.sq	p
	Latitud _s *Land Norge	1.005	1.006	0.074	0.786
	Latitud _s *Land Sverige	1.788	1.803	15.44	<0.001
	År _s *Land Norge	5.469	6.606	36.63	<0.001
	År _s *Land Sverige	5.833	6.998	117.227	<0.001
	ID _s	22.595	36.000	211.434	<0.001
Andel kor av skjutna vuxna	Intercept	-0.299	0.0319	-9.35	<0.001
	Varg _{5år}	-0.0804	0.122	-0.66	0.509
	Land	0.0693	0.146	0.48	0.635
	Varg _{5år} *Land	-0.618	0.193	-3.21	0.00135
	Utjämnande term	edf	Ref.df	Chi.sq	p
	Latitud _s *Land Norge	3.986	4.797	32.50	<0.001
	Latitud _s *Land Sverige	4.202	4.594	42.93	<0.001
	År _s *Land Norge	4.045	4.997	32.22	<0.001
	År _s *Land Sverige	6.295	7.448	14.60	0.052
	ID _s	0.00791	36.000	0.008	0.270

Appendix 3. Översikt av de högst rankade linjära kombinerade modellerna (LMM) för total avskjutning av ülg (per km²), andel kalv av total avskjutning och andel kor av skjutna vuxna i Sverige (ÄFO) och Norge (kommuner), 2012-2020. Förklarandevariabler är varg-index (2 år eller 5 år), år (2012-2014, 2015-2017, 2018-2020), land (Sverige, Norge), björn-index, andel jordbruksmark och andel ungskog (ensam eller som interaktion med land). Förvaltningsområdets ID är inkluderat i alla modeller som en tillfällig variabel.

Respons	Förklarande variabel	β	SE	t	p
Total avskjutning	Intercept	0.303	0.0165	18.399	<0.001
	Varg 5 år	0.0524	0.0682	0.768	0.443
	År 2015-2017	-0.0491	0.0124	-3.965	<0.001
	År 2018-2020	-0.0629	0.0127	-4.945	<0.001
	Land Sverige	0.00879	0.0244	0.361	0.720
	Andel ungskog	0.830	0.218	3.801	<0.001
	Björn	-0.218	0.0513	-4.248	<0.001
	Varg 5 år*år 2015-2017	-0.224	0.0556	-4.0368	<0.001
	Varg 5 år*år 2018-2020	-0.205	0.0543	-3.769	<0.001
	Varg 5 år*Land Sverige	-0.316	0.0802	-3.935	<0.001
	År 2015-2017*Land Sverige	0.0188	0.0181	1.0395	0.299
	År 2018-2020*Land Sverige	0.0339	0.0178	1.907	0.057
	Varg 5 år*år 2015-2017*Land Sverige	0.147	0.0680	2.169	0.0306
	Varg 5 år*år 2018-2020*Land Sverige	0.218	0.0673	3.239	0.0013
Andel kalv av total avskjutning	Intercept	0.309	0.0160	19.329	<0.001
	Varg 5 år	0.0816	0.0587	1.390	0.165
	År 2015-2017	0.00471	0.00916	0.515	0.607
	År 2018-2020	0.002916	0.00971	0.300	0.764
	Land Sverige	0.173	0.0311	5.575	0.0000
	Andel ungskog	0.799	0.243	3.283	0.0011
	Varg 5 år*år 2015-2017	0.0794	0.0411	1.933	0.0539
	Varg 5 år*år 2018-2020	0.0934	0.0406	2.297	0.0221
	Varg 5 år*Land Sverige	-0.0860	0.0681	-1.2635	0.207
	År 2015-2017*Land Sverige	0.0157	0.0132	1.185	0.237
	År 2018-2020*Land Sverige	0.0103	0.0137	0.750	0.454
	Land Sverige*andel ungskog	-1.311	0.389	-3.370	0.0008
	Varg 5 år*år 2015-2017*Land Sverige	-0.00883	0.0497	-0.178	0.859
	Varg 5 år*år 2018-2020*Land Sverige	-0.0454	0.0502	-0.904	0.367
Andel kor av skjutna vuxna	Intercept	0.440	0.01084	40.586	<0.001
	Varg 5 år	0.0261	0.0523	0.500	0.617
	År 2015-2017	-0.0180	0.0121	-1.491	0.137
	År 2018-2020	-0.00365	0.0121	-0.302	0.763
	Land Sverige	0.0363	0.0187	1.938	0.0582
	Björn	-0.132	0.0410	-3.216	0.0014
	Varg 5 år*år 2015-2017	-0.0964	0.0542	-1.777	0.0763
	Varg 5 år*år 2018-2020	-0.178	0.0522	-3.409	0.0007

Respons	Förklarande variabel	β	SE	t	p
	Varg 5 år*Land Sverige	-0.0825	0.0658	-1.254	0.211
	År 2015-2017*Land Sverige	0.0391	0.0176	2.220	0.0269
	År 2018-2020*Land Sverige	0.0375	0.0173	2.166	0.0308
	Varg 5 år*år 2015-2017*Land Sverige	0.00261	0.0662	0.0395	0.969
	Varg 5 år*år 2018-2020*Land Sverige	0.1421	0.0648	2.192	0.0289

Appendix 4. Översikt av den högst rankade linjära kombinerade modellen (LMM) för total avskjutning av älg (per km²) i älgjaktområden (ÄJO) (älgskötselområde (ÄSO) och licensområden) i Sverige, 2012-2020. Förklarandevariabler är varg-index (2 år eller 5 år), år, ÄJO (ÄSO eller licensområde) och andel ungskog (ensam eller som interaktion med ÄJO). Förvaltningsområdets ID är inkluderat i alla modeller som en tillfällig variabel.

Respons	Förklarande variabel	β	SE	t	p
Total	Intercept	0.203	0.0205	9.904	<0.001
avskjutning	Varg 5 år	-0.0560	0.0354	-1.584	0.114
	År 2015-2017	-0.0315	0.0192	-1.640	0.101
	År 2018-2020	-0.0177	0.0182	-0.973	0.331
	ÄJO Älgskötselområde	0.129	0.0307	4.194	<0.001
	Andel ungskog	0.406	0.138	2.941	0.0033
	Björn	-0.235	0.0323	-7.269	<0.001
	Varg 5 år*år 2015-2017	-0.114	0.0401	-2.846	0.0045
	Varg 5 år*år 2018-2020	-0.0747	0.0407	-1.838	0.0664
	Varg 5 år*ÄJO Älgskötselområde	-0.0225	0.0430	-0.525	0.600
	År 2015-2017*ÄJO Älgskötselområde	0.00810	0.0204	0.396	0.692
	År 2018-2020*ÄJO Älgskötselområde	0.00856	0.0195	0.439	0.661
	ÄJO Älgskötselområde*andel ungskog	-0.405	0.234	-1.727	0.0845
	Varg 5 år*år 2015-2017*ÄJO Älgsköt.	0.0112	0.0474	0.237	0.813
	Varg 5 år*år 2018-2020*ÄJO Älgsköt.	0.0526	0.0485	1.0840	0.279

Appendix 5. Översikt av den högst rankade linjära kombinerade modellen (LMM) för total avskjutning av älg (per km²) i Sverige (ÄJO) och Norge (vald), 2016-2020. Förklarandevariabler är varg-index (2 år eller 5 år), år, land (Sverige, Norge) och andel ungskog (ensam eller som interaktion med land). Förvaltningsområdets ID är inkluderat i alla modeller som en tillfällig variabel.

Respons	Förklarande variabel	β	SE	t	p
Total	Intercept	0.207	0.0282	7.340	<0.001
avskjutning	Varg 5 år	-0.213	0.0456	-4.682	<0.001
	År 2017	-0.00533	0.0206	-0.258	0.796
	År 2018	-0.00863	0.0330	-0.261	0.794
	År 2019	0.0100	0.0354	0.283	0.777
	År 2020	0.00501	0.0355	0.141	0.888
	Land Sverige	0.000689	0.0492	0.0140	0.989
	Andel ungskog	1.0664	0.216	4.926	<0.001
	Varg 5 år*år 2017	0.0207	0.0413	0.502	0.617
	Varg 5 år*år 2018	0.00935	0.0583	0.161	0.873
	Varg 5 år*år 2019	-0.00550	0.0608	-0.0905	0.928
	Varg 5 år*år 2020	0.00630	0.0608	0.104	0.918
	Varg 5 år*Land Sverige	0.0611	0.0759	0.806	0.422
	År 2017*Land Sverige	0.0137	0.0422	0.325	0.746
	År 2018*Land Sverige	0.0482	0.0492	0.979	0.329
	År 2019*Land Sverige	-0.0228	0.0517	-0.442	0.659
	År 2020*Land Sverige	0.0387	0.0515	0.752	0.453
	Land Sverige*Andel ungskog	-0.634	0.313	-2.0231	0.0448
	Varg 5år*År 2017*Land Sverige	0.0185	0.0780	0.237	0.813
	Varg 5år*År 2018*Land Sverige	0.0394	0.0885	0.445	0.657
	Varg 5år*År 2019*Land Sverige	0.218	0.0924	2.363	0.0194
	Varg 5år*År 2020*Land Sverige	0.168	0.0926	1.818	0.0710