



Högskolen
i Innlandet



Giorgia Ausilio, Barbara Zimmermann, Håkan Sand, Camilla Wikenros, Ane Eriksen, Petter Wabakken, Kristoffer Nordli, Erlend Furuhovde, Erling Maartmann, Olivier Devineau, Malin Aronsson & Karen Marie Mathisen

Gränsöverskridande älgförvaltning

- Ekologiska förutsättningar

Oppdragsrapport nr. 11 - 2023

Interreg
Sverige-Norge
Europeiska regionala utvecklingsfonden



Utgivelsessted: Elverum

©Forfatterne/Høgskolen i Innlandet, 2023

Det må ikke kopieres fra publikasjonen i strid med Åndsverkloven eller i strid med avtaler om kopiering inngått med Kopinor.

Forfatteren er selv ansvarlig for sine konklusjoner.
Innholdet gir derfor ikke nødvendigvis uttrykk for høgskolens syn.

I Høgskolen i Innlandets oppdragsserie publiseres både internt og eksternt finansierte FoU-arbeider.

Forsidebilde: Forsidebilde: GPS-merket elgku
Foto: Giorgia Ausilio

ISSN: 2535-4140

ISBN digital utgave: 978-82-8380-408-9

Sammanfattning

Interaktioner mellan rovdjur och bytesdjur formas av flera olika faktorer inklusive typen av landskap som dessa lever i och rovdjurens jaktsätt. I landskap påverkade av människan kan dessa interaktioner förändras av aktiviteter som jakt, skogsbruk och olika typer av markanvändning. I Skandinavien har jakt blivit den främsta dödlighetsfaktorn för älgar (*Alces alces*) under det sista århundradet, men med återkomsten av stora rovdjur såsom björn (*Ursus arctos*) och varg (*Canis lupus*) under senare tid fördelades denna dödlighetsrisk till flera källor.

Målsättningen med denna studie var att: 1) bedöma typen av habitat på de platserna där älgar blev skjutna av jägare under jaktsäsongen respektive dödade av varg både under och efter jaktsäsongen i syfte att jämföra om risken för att dödas av de två olika dödsorsakerna var kopplad till vissa typer av habitat; 2) undersöka om habitatvalet hos GPS-försedda älgar påverkas av den rumsliga och tidsmässiga fördelningen av risken för jakt och vargpredation; och 3) utvärdera dödligheten hos älgkalvar under sommar och vinter i relation till risk från jakt, stora rovdjur (varg och björn) och andra miljövariabler.

Vi fann att platser för jakt-dödade respektive vargdödade älgar skiljde sig på flera olika sätt som var kopplade till typen av habitat i form av ålder och typ av skog, älgtäthet och närhet till bebyggelse. I nästa steg kopplade vi dessa resultat till habitatvalet hos de GPS-försedda älgarna. Under jaktsäsongen undvek älgarna habitat med hög jaktrisk under dagtid medan deras habitatval på natten inte var kopplad till risken att dö från jakt. Efter jaktsäsongen fanns ingen koppling mellan älgarnas val av habitat och jaktrisk varken under dag eller natt. Däremot valde GPS-älgarna habitat med högre risk för vargpredation både under dag och natt samt under och efter jaktsäsongen.

Dödligheten hos älgkalvar under sommaren varierade signifikant mellan det tre olika studieåren men var inte relaterad till risken för vargpredation, björntäthet, klimat- eller miljövariabler. Under vinterperioden var kalvdödligheten positivt kopplad till ökat snödjup och andelen kalhyggen/ungskog i närvaro av varg samt i habitat med ökad jaktrisk.

Sammantaget visar dessa resultat att även om riskerna för både jakt och vargpredation varierade i tid och rum så svarade älgarna huvudsakligen på den starkare, mer förutsägbara dödlighetskällan: jakt. Dessa resultat är sannolikt en effekt av att jakt nu är den dominerande dödsorsaken och som funktionellt har ersatt predation av varg och björn på älg under det senaste århundradet i Skandinavien.

Ämnesord: björn, habitatval, jakt, kalvöverlevnad, predation, täthet, varg, älg

Sammendrag

Gjensidige påvirkninger mellom rovdyr og byttedyr formes av flere ulike faktorer inklusive type landskap de lever i og rovdyrenes jaktmetode. I landskap påvirket av mennesker kan disse interaksjonene endres av aktiviteter som jakt, skogbruk og andre typer av arealbruk. I Skandinavia har jakt blitt den største dødsårsaken for elg (*Alces alces*) i det siste århundret, men med tilbakekomsten av store rovdyr slik som bjørn (*Ursus arctos*) og ulv (*Canis lupus*) i de seneste årene blir dødsrisikoen nå fordelt på flere kilder.

Målet med denne studien var å 1) beskrive habitatet på de plassene der elg ble skutt av jegere i jaktseasonen, og der elg ble drept av ulv både i og etter jaktseasonen, for å finne ut om risikoen for å dø av de to årsakene var koblet til spesifikke habitatstyper; 2) undersøke om habitatvalget til GPS-merket elg påvirkes av fordelingen av jakt- og predasjonsrisiko i tid og rom; og 3) beregne dødeligheten hos elgkalver sommer- og vinterstid i forhold til risiko fra jakt, store rovdyr (ulv og bjørn) og andre miljøvariabler.

Vi fant at plassene der elg ble skutt skilte seg fra plassene der elg ble drept av ulv på mange ulike måter som var koblet til habitat i form av alder og type skog, elg tetthet og nærhet til bebyggelse. I neste steg koblet vi disse resultatene til habitatvalget til GPS-merket elg. I jaktseasonen unngikk elgene habitat med høy jaktrisiko på dagtid, mens deres habitatvalg nattetid ikke var koblet til risiko for å bli skutt. Etter jaktseasonen fantes det ingen kobling mellom elgenes habitatvalg og jaktrisiko, hverken på dagtid eller nattetid. Derimot valgte GPS-elgene habitat med høyere risiko for ulvepredasjon både på dagtid og nattetid i og etter jaktseasonen.

Dødeligheten hos elgkalver sommerstid varierte signifikant mellom de tre ulike studieårene, men var ikke relatert til risiko for ulvepredasjon, bjørnetetthet, eller klima- eller miljøvariabler. I vinterperioden var kalvedødeligheten positivt koblet til snødybde og andelen hogstflater og ungskog innenfor ulverevir, samt til habitat med økt jaktrisiko.

Oppsummert viser disse resultatene at selv om risikoene fra både jakt og ulvepredasjon varierte i tid og rom, så responderte elgene atferdsmessig hovedsakelig på den sterkere og mer forutsigbare dødelighetskilden; jakt. Disse resultatene er sannsynligvis en effekt av at jakt er den dominerende dødsårsaken, som funksjonelt har erstattet predasjon fra ulv og bjørn på elg i løpet av det siste århundret i Skandinavia.

Emnesord: bjørn, elg, habitatvalg, jakt, kalveoverlevelse, predation, tetthet, ulv

Abstract

Predator-prey interactions are shaped by several factors, including landscape features and hunting modes of predators. Within anthropogenic landscapes, humans can reshape predator-prey interactions by influencing the density, behaviour and survival of both predators and prey through activities such as hunting, forestry practices and land use. In Scandinavia, harvest has become the main mortality source for moose (*Alces alces*), and with the return of large carnivores, moose now face mortality risk from multiple sources.

The objectives of this study were to: 1) assess the spatial attributes of hunter-killed and wolf (*Canis lupus*)-killed moose during and after the hunting season to determine if the risks generated by wolves and hunters were contrasting or overlapping; 2) investigate habitat selection of moose in relation to the spatiotemporal distribution of hunting and wolf predation risk; and 3) evaluate moose calf mortality during summer and winter in relation to risk from both humans and large carnivores (wolves and brown bears, [*Ursus arctos*]) and other variables.

Spatiotemporal patterns of hunting and predation risk correlated to both environmental and anthropogenic features. When comparing the spatial characteristics of hunter-killed and wolf-killed moose, we found contrasting risk patterns generated by hunters and wolves. During the hunting season, moose avoided areas of high hunting risk during the day, while their habitat selection was not affected by hunting risk at night. After the hunting season, moose habitat selection was not influenced by hunting risk during the day or at night. Moose selected areas of high wolf predation risk both day and night during and after the hunting season.

Moose calf mortality in summer varied significantly between years but was not related to predation, climatic or environmental variables. In winter, calf mortality correlated positively to snow depth and clearcuts/young forests in the presence of wolves and increased hunting risk. Overall, environmental and anthropogenic features were more important in explaining moose presence and browsing damage than wolf presence.

These results indicate that while both hunting and wolf predation risks varied spatiotemporally, moose responded only to the stronger, more predictable mortality source, i.e. hunting. We conclude that hunting has functionally replaced predation by wolves and bears on moose during the last century in Scandinavia.

Keywords: bear, calf survival, density, habitat selection, harvest, moose, predation, wolf

Förord

GRENSEVILT 2 är ett samarbetsprojekt mellan Sveriges lantbruksuniversitet (SLU), Høgskolen i Innlandet (INN), Länsstyrelsen Värmland, Länsstyrelsen Dalarna, Trysil kommune, Våler kommune och Åsnes kommune. Projektet är finansierat av Interreg Sverige-Norge, Innlandet fylkeskommune, Naturvårdsverket, Miljødirektoratet, Svenska Jägareförbundet, Statsforvalteren i Innlandet, SLU, INN, Länsstyrelsen Värmland, Länsstyrelsen Dalarna, Trysil kommune, Våler kommune och Åsnes kommune. Projektet har utarbetat två vetenskapliga rapporter, en vägledning för gränsöverskridande viltförvaltning (GrenseFORUM), en gemensam kartportal (GrenseGIS), åtta stycken kartberättelser och en film. Dessutom har projektet publicerat en populärvetenskaplig artikel, en vetenskaplig artikel, en doktorsavhandling och videor i projektets [Youtube-kanal](#). Länkar till dessa finns på [projektets hemsida](#). Utöver detta finns slutrapporteringen till Interreg Sverige-Norge där vi redogör för alla aktiviteter inom GRENSEVILT 2:s projektperiod.

Slutrapport

GRENSEVILT 2 – Slutrapport till Interreg Sverige-Norge

Camilla Wikenros, Barbara Zimmermann, Ane Eriksen, Anders Esselin, Maria Falkevik, Pia Knøsen Lund, Øivind Løken, Jonas Nordström, Håkan Sand & Petter Wabakken

Vetenskapliga rapporter

Gränsöverskridande älgförvaltning – Ekologiska förutsättningar

Giorgia Ausilio, Barbara Zimmermann, Håkan Sand, Camilla Wikenros, Ane Eriksen, Petter Wabakken, Kristoffer Nordli, Erlend Furuhovde, Erling Maartmann, Olivier Devineau, Malin Aronsson & Karen Marie Mathisen

Vilt i vind – Pilotstudier om vindkraftutbyggingens påvirkninger på elg, ulv, jerv og elgiegere

Barbara Zimmermann, Camilla Wikenros, Ane Eriksen, Håkan Sand, Petter Wabakken, Cecilia Di Bernardi, Cecilie Dyngeland, Erling Maartmann, Kristoffer Nordli, Erik Berg, Philip Helleberg, Trym Eirik Jakobsen, Signe Lund & Cecilia Miltz

Vägledning

GrenseFORUM – Förslag till samarbetsplattform för en gränsöverskridande viltförvaltning i gränsområdet mellan Värmlands och Dalarnas län i Sverige och Innlandet fylke i Norge

Anders Esselin & Maria Falkevik (red.)

GrenseFORUM – Forslag til samarbeidsplattform for en grenseoverskridende viltforvaltning i grenseområdet mellom Värmlands og Dalarnas län i Sverige og Innlandet fylke i Norge

Anders Esselin & Maria Falkevik (red.), översatt från svenska av Naturdata

Kartportal

GrenseGIS

Kartberättelser

- Om GRENSEVILT
- Viltförvaltning i Sverige och Norge
- Älgvandring
- Älgjakt på rätt tid och plats
- Minskade betesskador i skog
- Älg och varg
- Vargförvaltning i gränsland
- Vilt och vindkraft

Film

GRENSEVILT – En satsning på gränsöverskridande viltförvaltning

Innehållsförteckning

Sammanfattning	4
Sammendrag	5
Abstract	6
Förord	7
Innehållsförteckning	9
1. Inledning	10
1.1 Interaktioner mellan rovdjur och bytesdjur	10
1.2 Det skandinaviska ekosystemet	10
2. Studieområde och metoder	13
2.1 Studieområde	13
2.2 Märkning av älg och varg	14
2.3 Data insamling	15
2.3.1 Studier av vargens predation på älg	15
2.3.2 Räkning av spillningshögar från älg för att beräkna älgtäthet	15
2.3.3 Undersökning av tid och plats för skjutna älgar	15
2.3.4 Överlevnads kontroll av kalvar	15
2.4 Miljövariabler	16
2.4.1 Mänskliga faktorer	16
2.4.2 Björntäthet	16
2.5 Analys av data	16
2.5.1 Jakt- och vargdödade älgar	16
2.5.2 Habitatval hos älg	17
2.5.3 Älgarnas hemområden och rörelsestrategi	17
2.5.4 Dödlighet hos älgkalvar	17
3. Resultat och diskussion	18
3.1 Jakt- och vargdödade älgar	18
3.2 Habitatval hos älg	20
3.3 Dödlighet hos älgkalvar	21
Referenslista	23
Tack	26

1. Inledning

1.1 Interaktioner mellan rovdjur och bytesdjur

Predatorer kan ha både direkta och indirekta effekter på bytesdjur genom att antingen döda byten och/eller inducera beteendemässiga, fysiologiska eller morfologiska förändringar hos bytesdjuren¹⁻³. För att effektivt kunna döda respektive undvika att dödas har rovdjur och bytesdjur utvecklat flera specifika egenskaper. För bytesdjur kan några av dessa mer specifika egenskaper inkludera förändringar i deras val av livsmiljö (habitat) samt av deras rörelse- och aktivitetsmönster. Dessa anpassningar av beteenden hos bytesdjuren har fått benämningen anti-predatorstrategier eller anti-predatorbeteenden^{4,5}. Sådana anti-predatorbeteenden kan dock medföra kostnader för bytesdjuren i form av exempelvis fysiologisk stress och minskat födointag, vilket i sin tur kan påverka bytesdjurens reproduktion och överlevnad⁶⁻⁸.

Risken för att dödas av en predator varierar oftast i tid och rum och påverkas både av typen av livsmiljö, rovdjurens sätt att jaga, tid på dygnet samt av variationer i miljön⁹⁻¹¹. Om predationsrisken är förutsägbar i både tid och rum kan bytesdjuren justera sitt beteende så att detta anpassas till tider och områden med lägre risk. Till exempel, om ett rovdjur mestadels är aktivt på natten, kan bytesdjuren minska exponeringen för predation genom att undvika områden med hög rovdjursaktivitet eller öka sin vaksamhet framför allt under natten. Dessutom kan bytesdjur som lever i områden med flera rovdjur behöva anpassa sig till flera typer av risk som kan vara kopplade till vissa specifika delar av det fysiska landskapet. Dessa olika typer av riskkällor (predatorer) kan för bytesdjuren resultera i antingen överlappande eller kontrasterande risk i både tid och rum^{10,12,13}. Eftersom bytesdjur investerar tid och energi i visa beteenden i syfte att minska risken för att dödas av rovdjur, men som i frånvaron av rovdjur skulle kunna användas till att söka föda eller fortplanta sig, har interaktioner mellan rovdjur och bytesdjur potentialen att påverka bytesdjurens långsiktiga överlevnad och reproduktion.

I de flesta ekosystem påverkar människan interaktioner mellan rovdjur och bytesdjur genom att påverka djurens täthet, beteende, mängden av matresurser samt själva typen av livsmiljö som används av både rovdjur och bytesdjur¹⁴. Människan kan därmed sägas ha blivit en "superpredator"^{15,16} där jakt ofta utgör den främsta orsaken till dödlighet bland många arter av klövdjur¹⁷.

1.2 Det skandinaviska ekosystemet

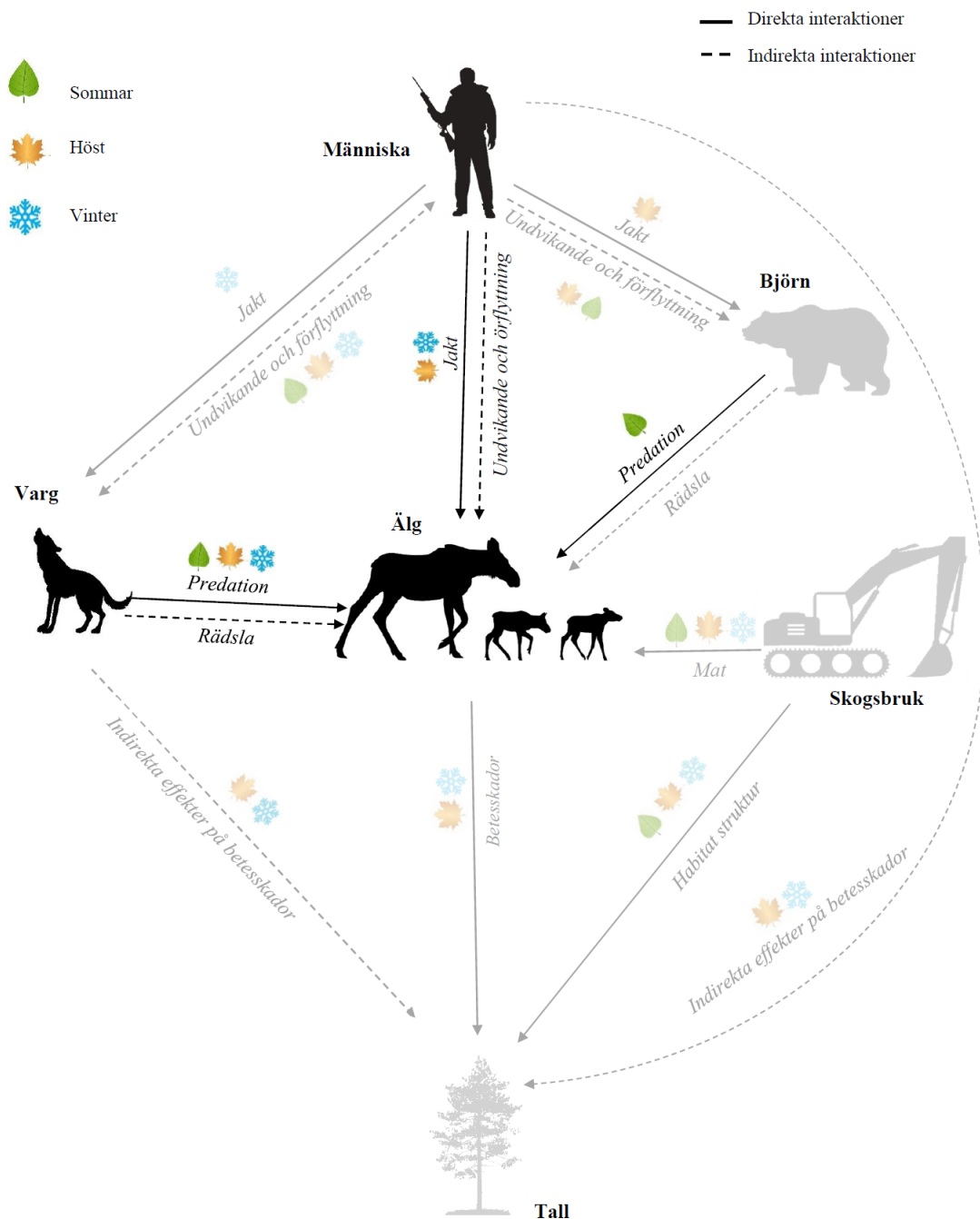
Under de senaste århundradena har den skandinaviska älgstammen (*Alces alces*) haft stora fluktuationer i både antal och utbredning¹⁸. Älg fanns endast i mycket låga tätheter på 1800- och i början av 1900-talet, främst på grund av jaktlig överbeskattnings av populationen. Under 1960- och 1970-talet ökade älgpopulationen dock snabbt i antal främst till följd av ökat mattillgång med det ökade hyggesbruket¹⁸. När väl älgpopulationen började återhämta sig bidrog även frånvaron eller det låga antalet stora rovdjur (varg, *Canis lupus*, och björn, *Ursus arctos*) till den snabba ökningen¹⁹⁻²¹.

Den skandinaviska vargpopulationen minskade kraftigt under 1800-talet främst på grund av en intensiv förföljelse och jakt från människan²². Ungefär samtidigt som älgstammen uppvisade en stark återhämtning i mitten av 1960-talet förklarades vargen "funktionellt utrotad" i Skandinavien²³. I

början av 1980-talet invandrade dock vargar från den finsk-ryska populationen och började reproducera sig de centrala delarna av Skandinavien²³. Sedan dess har vargpopulationen ökat i både antal och utbredning och nådde under vintern 2021/2022 en populationsstorlek på 540 (95 % KI = 427–702) individer²⁴.

Numera är älgar i Skandinavien utsatta för tre stora källor av dödlighet. De utgör den viktigaste viltarten för jägare²⁵, de är vargarnas främsta bytesdjur^{26,27} och i områden med hög björntäthet kan även dessa döda en ansevärd del av kalvarna under tidig sommar²⁸. Älgjakt är en vanlig fritidsverksamhet i Sverige och Norge med historiska och kulturella traditioner med stort ekonomiskt och rekreativt värde^{29,30}. Den vanligaste formen av älgjakt i Skandinavien är användning av löshund för att hitta, ställa eller driva älgar mot postande jägare som befinner sig på förutbestämda platser (älgpass) i landskapet. Som ett resultat av den kraftiga minskningen av vargstammen under 1800-talet har människan gradvis ersatt predationen från varg och blev den primära källan till dödlighet i älgstammen^{18,20,31}. På grund av sin historia är därför Skandinavien ett intressant system för att studera och förstå hur samspelet mellan människan, varg, älg och viktiga foderarter för älg fungerar (Figur 1).

Syftet med denna studie var att: 1) bedöma den fysiska karaktären (typ av habitat) på de platser där älgar blev skjutna av jägare under jaktsäsongen, respektive dödade av varg, både under och efter jaktsäsongen i syfte att jämföra om risken för att dödas av de två olika dödsställorna var kopplad till vissa typer av habitat; 2) undersöka valet av olika habitat bland GPS-försedda älgar i relation till den rumsliga och tidsmässiga fördelningen av risk för att dödas av jägare respektive varg; och 3) utvärdera dödlighet hos älgkalvar under sommar och vinter i relation till risk från både jakt och stora rovdjur som varg och björn samt andra miljövariabler.



Figur 1: Teoretiskt modell av interaktioner mellan människor, vargar, älgar, björnar, skogsbruk och tall i Skandinavien. De svarta linjerna indikerar de interaktioner och processer som är i fokus i denna rapport, medan gråa linjer representerar de interaktioner som inte inkluderades i denna rapport. De gråa figurerna visar trofiska nivåer som endast delvis eller indirekt var involverade (björnspredation och skogsbruk). När det bara finns information om tidsramen för en interaktion mellan en trofisk nivå och en annan betyder det att samma tidsram gäller även för den andra nivån. I detta system kan vargar och människor påverka älgar direkt genom dödande eller indirekt genom att inducera beteendeförändringar. Båda typerna av effekter kan sedan verka vidare genom ekosystemet till lägre trofiska nivåer (till exempel tall) (modifierad från¹⁴).

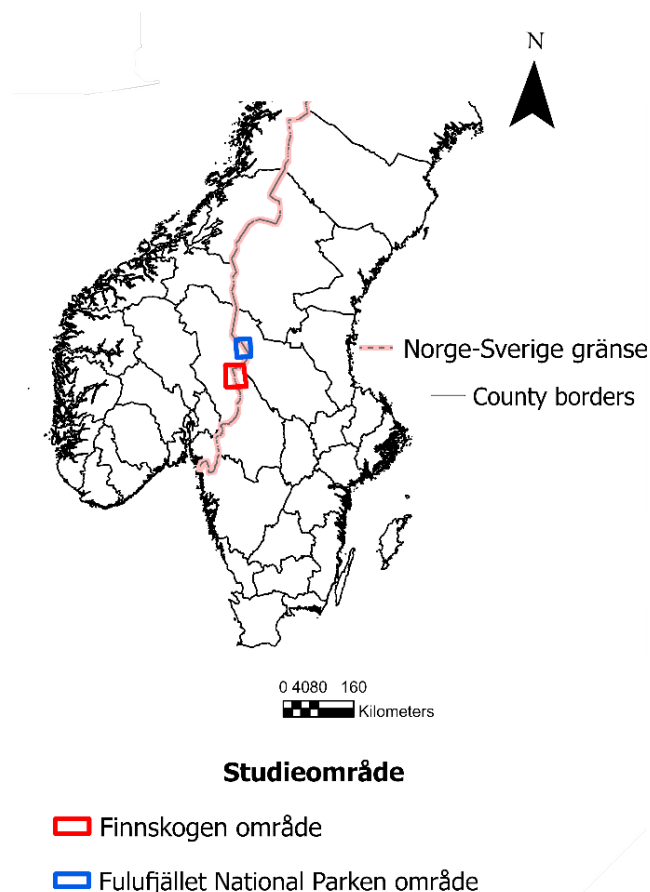
2. Studieområde och metoder

2.1 Studieområde

Studieområdet omfattar Värmlands och Dalarnas län i Sverige samt delar av Våler, Åsnes, Trysil och Elverums kommuner i Norge (Figur 2). I detta område täcker snö i allmänhet marken huvudsakligen mellan december och mars. Ett intensivt skogsbruk har lett till ett omfattande vägnät av mindre grusvägar som tillsammans med större vägar resulterat i en medelvägtäthet på 0,84 km/km² inom studieområdet.

Landskapet består till övervägande del av boreal skog, sammansatt av tall, gran och några få lövfällande arter som björk (*Betula spp.*)^{32,33}. Tall utgör kvantitativt den viktigaste födokällan för älg under vintertiden i Sverige, trots att den är mindre selekterad jämfört med andra mindre vanliga lövträdsarter såsom rönn (*Sorbus aucuparia*), asp (*Populus tremula*) och sälg (*Salix spp.*) men älgar betar även på glasbjörk (*Betula pubescens*) och vårtbjörk (*Betula pendula*)³⁴.

Älgtätheten under vintern inom studieområdet var i genomsnitt 1,3 per km²³⁵. Älgjakten sker inom ett antal förvaltningsområden sammansatta av flera jaktlag se²⁵. I Norge startar jaktsäsongen varje år den 25:e september och slutar den 23:e december, medan den i Sverige började den första veckan i september och slutade den sista februari under studieperioden. På dom 20 åren mellan 2002 och 2022 ökade vargpopulationen i Skandinavien från 22 till 83 familjegrupper och revirmarkerande par^{24,36}.



Figur 2: Geografisk utbredning av de olika studieområdena för den här rapporten. Studier om jakt- och vargdödade älgar och habitatval hos älgar utfördes i Finnskogens studieområde mellan 2018 och 2020. Studien om kalvöverlevnad utfördes i Finnskogens studieområde samt Fulufjällets National Park mellan 2019 och 2022.

2.2 Märkning av älg och varg

Under vintrarna 2018–2021 märktes totalt 52 älgar och 7 vargar i delar av studieområdet där vinteransamlingar av älg förekom i anslutning till riksgränsen mellan Värmland/Dalarna och Innlandet. Av de 52 sändarförsedda älgarna var 41 kor och 11 tjurar. Älgarna och vargarna utrustades med GPS-halsband som var programmerade att ta positioner med jämna intervall från 6 – 24 positioner beroende på frågeställning och tidsperiod. I denna studie begränsade vi oss till GPS-data från älgkor. Vi beräknade areal och omfattningen av älgarnas hemområde och vargarnas revir med hjälp av 100% MCP-metod³⁷. Denna metod avgränsar alla älg- och vargpositioner från ett enskilt djur genom att ansluta de yttersta positionerna med en rad konvexa vinklar. Vi beräknade MCP-arean per säsong (sommar och vinter) samt för hela året.

2.3 Data insamling

2.3.1 Studier av vargens predation på älg

Under 4 studieperioder (4–8 veckor) kategoriserades timmesvisa GPS-positioner för de studerade vargarna i kluster- respektive singelpositioner med hjälp av ArcGIS (ESRI Inc, version 2.9). Ett kluster definierades som två eller flera positioner med ett avstånd av högst 200 m från varandra²⁷. Samtliga kluster genomsöktes efter bytesrester strax efter att vargarna hade lämnat området. Funna bytesrester bestämdes till art, kön, ålder och den mest troliga dödsorsaken fastställdes utifrån ett antal olika kriterier som undersöktes vid respektive kadaver inklusive typen av spår från varg och bytesdjur²⁷. Samtliga funna döda älgar klassificerades som säkert eller troligen dödade av vargar alternativt ej dödad av varg. Från den första vargpositionen på platsen kunde vi grovt bestämma tidpunkten för när älgen dödades.

2.3.2 Räkning av spillningshögar från älg för att beräkna älgtäthet

Vi genomförde spillningsräkningar av älg och rådjur (*Capreolus capreolus*) strax efter snösmältningen i syfte att kartlägga fördelning och täthet av älg och rådjur under vintern i området. Fem provytor på 100 m² placerades i en kvadrat på 50 * 50 meter, och fördelades jämt över hela studieområdet (Finnskogen) med ett medelavstånd på 3,5 km. Varje provyta genomsöktes efter färska spillningshögar dvs efter lövfällningen föregående höst [62].

2.3.3 Undersökning av tid och plats för skjutna älgar

Inom studieområdet kontaktade vi 106 jaktlag och kartlade den exakta platsen för alla älgar som sköts under jaktsäsongerna 2018/19 och 2019/20 med koordinater, datum och tid. Det fanns vissa svårigheter att få reda på den exakta tidpunkten på dygnet då älg sköts, men alla jägare bekräftade att de skjutit älg mellan 08:30 och 18:00.

2.3.4 Överlevnadskontroll av kalvar

Under kalvningssäsongen (maj-juni) använde vi en metod baserad på rullande minimikonvexa polygoner rMCP³⁸ för att skatta tidpunkten för kalvning för respektive älgko med GPS-halsband. När vi identifierat en potentiell kalvning, genomfördes ansmygning och observation av älgkon från marken för att fastställa antalet födda kalvar. Vi väntade minst två dagar efter den förmodade kalvningen före varje kontroll för att ge varje älgko tillräckligt med tid att knyta band till sin/sina nyfödda kalv/kalvar. Varje kalvkontroll utfördes till fots med hjälp av en VHF-mottagare (RX98, Followit, Lindesberg, Sverige) och i vissa fall med drönare. Inom en månad före jaktsäsongens början, kontrollerades varje älgko återigen och antalet kalvar räknades med samma procedur. Slutligen kontrollerades varje älgko en sista gång innan hennes kalv/kalvar stöttes bort av kon (under april följande år). Överlevnadskontrollerna för kalvarna genomfördes under tre år i följd (2019–2022).

2.4 Miljövariabler

De miljövariablerna som vi inkluderade i vår analys var: täckningsgrad av trädkronor, terrängens grad av kupering, snödjup, andel kalhyggen/ungskogar och myrar. Täckningsgraden av trädkronor mättes som andelen av en provyta som täcktes av olika trädslag³⁹. Vi använde Normalized Difference Vegetation Index (NDVI; raster 300*300 m) som ett index för habitatets produktivitet och beräknade den genomsnittliga kumulativa NDVI:n för sommarperioden för varje älgkos hemområde. Terrängens kuperingsgrad härleddes från en digital höjdkarta med en pixelstorlek på 25 m⁴⁰. Vi använde data på kalhyggen/ungskogar och myrar från Corine Land Cover⁴⁰ för att generera avstånd till kalhyggen/ungskogar och myrar. Vi använde kumulativt genomsnittligt snödjup från oktober till mars för varje studieår som ett index för vinterns hårdhet vilket erhöles från Norges vassdrags- og energidirektorat (NVE).

2.4.1 Mänskliga faktorer

Vi inkluderade även variabler för mänskliga faktorer i landskapet. Dessa var: avstånd till huvud- och skogsvägar samt täthet av bebyggelse. Täthet av bebyggelse beräknades som antalet byggnader (hus, stugor, gårdar och andra byggnader) per kvadratkilometer.

2.4.2 Björntäthet

Ett relativt index för björntäthet beräknades för varje år med data från den årliga avskjutningen av björn (både licens och skydds jakt, se www.rovbase.no), med en sökradie på 100 km, och uttryckt som antal skjutna björnar per 1000 km². Tidigare studier i Sverige har visat att tätheten av skjutna björnar är ett bra index på den absoluta björntätheten^{41,42}.

2.5 Analys av data

2.5.1 Jakt- och vargdödade älgar

Vi konstruerade statistiska modeller i syfte att utifrån vargarnas och jägarnas positioner på döda älgar kunna relatera dessa platser till båda miljö- och mänskliga variabler. Vi inkluderade älgtäthet i alla modeller för att ta hänsyn till variationer i den rumsliga fördelningen av älg. I vargmodeller inkluderade vi även vargens nyttjande av olika habitat baserat på deras GPS-positioner. I alla modeller inkluderade vi följande variabler: terrängens kuperingsgrad, avstånd till kalhyggen/ungskogar, avstånd till myrar, täthet av bebyggelse och avstånd till huvud- och skogsvägar. Från dessa modeller kunde vi prediktera risken för att älgar skulle dödas av vargar respektive jägare på en given plats i studieområdet och beräkna separat för höst och vinter (Figur 3). Vi jämförde också de fysiska karaktärerna för platserna för de vargdödade respektive skjutna älgarna med hjälp av logistisk regression. På så sätt kunde vi beräkna den relativa sannolikheten för att en älg skulle bli skjutna eller vargdödad för en given kombination av landskapsvariabler.

2.5.2 Habitatval hos älg

Vi undersökte de GPS-försedda älgarnas habitatval med hjälp av logistisk regression. För varje älg skapade vi ett hemområde för jaktsäsongen och ett efter jaktsäsongen med 95% MCP. Vi genererade slumpmässiga punkter inom varje älgs hemområde för att definiera tillgängliga livsmiljöer och matchade dem mot de faktiska GPS-positionerna. Vi beräknade sedan risken (oddskvoten) att bli dödad av jägare eller varg för varje GPS-position och slumpmässig punkt (baserad på analysen beskriven under 2.5.1). Denna modellprocedur gjordes separat för de fyra kombinationerna av tid på dygnet (dag och natt) och säsong (under och efter jaktsäsong).

2.5.3 Älgarnas hemområden och rörelsestrategi

Vi använde även GPS-positioner från de märkta älgarna för att uppskatta deras hemområden som 100% MCP för respektive individ. MCP beräknades för sommaren (maj – augusti), under jaktsäsongen (september – januari), efter jaktsäsongen (januari – april) och för hela vintern (september – april). Vi använde metoden Net Squared Displacement NSD^{43,44,45} samt i viss mån även visuell inspektion av älgens årliga rörelser för att skilja mellan två olika rörelsestrategier: vandrande och stationära älgar⁴⁶.

2.5.4 Dödlighet hos älgkalvar

För denna analys använde vi data från 39 GPS-försedda älgkor. Vi klassificerade först varje älgs hemområde utifrån närvaron av varg och extraherade medelvärdet av följande variabler: björntäthet, produktivitet, andel kalhyggen/ungskogar, och täthet av skogsvägar. Vinterhemområdena klassificerades med följande egenskaper: närvaro/frånvaro av varg, jaktrisk, älgkons rörelsestrategi (vandrande eller stationär) andel kalhyggen/ungskogar, skogsvägtäthet och snödjup. Vi klassificerade även vinterhemområdena med den genomsnittliga risken för jakt respektive vargpredation. För att undersöka dödligheten hos älgkalvar använde vi generaliserade linjära modeller. Utöver de ovan nämnda miljövariablerna inkluderade vi följande interaktioner: varg*skogsvägtäthet i sommarmodellen, och varg*snö samt varg*kalhyggen/ungskogar i vintermodellen.

3. Resultat och diskussion

3.1 Jakt- och vargdödade älgar

Vi identifierade platsen för totalt 161 och 887 vargdödade respektive skjutna älgar. Denna studie visar att de platserna som jägare och vargar dödar älgar på är kopplade till flera olika landskapsvariabler och kontrasterar med varandra, oavsett lokala variationer i älgtätheten och hur vargarna fördelar sin tid i reviret. Detta tyder på att i landskapet förekommer det vissa fysiska karaktärer som ökar sannolikheten för att jakt från jägare och predation från varg skall ske på just dessa platser troligen genom att påverka utfallet i möten mellan jägare och älg och varg och älg⁹.

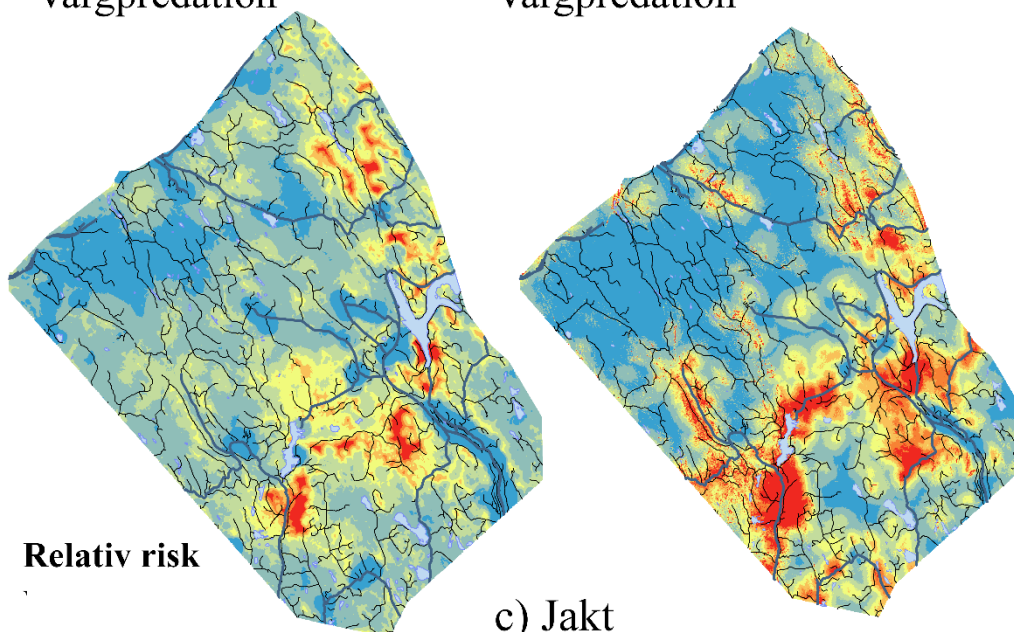
Risken för älgar att dödas av jägare respektive varg varierade över landskapet både i tid och rum (Figur 3). Medan älgar skjuts under dagtid, dödade vargarna älgar huvudsakligen under natten både under och efter jaktsäsongen. Den relativa risken för en älg att dödas under jakt var positivt kopplad till älgtäthet. Däremot var risken lägre i: områden med högre täthet av bebyggelse; i mer kuperade områden, samt i områden med längre avstånd till kalhyggen/ungskog, myrar, samt större vägar och skogsbilvägar. En del av våra resultat överensstämmer med tidigare studier och visar att jägare till övervägande del dödar älgar i öppen terräng (till exempel myrar, kalhyggen)^{10,47} eller i nära anslutning till vägar^{48,49} samt i områden som kännetecknas av låg grad av kupering⁴⁹. Öppna miljöer gynnar jakt, främst på grund av ökad sikt och eventuellt även av säkerhetsskäl. Jakt i närheten av vägar kan också vara fördelaktigt eftersom det underlättar logistiken att både placera ut pass på strategiska platser och för hemtransport av skjutna älgar.

Liksom för skjutna älgar var den relativa risken att dödas av varg under själva jaktsäsongen lägre i områden med högre täthet av bebyggelse och med ökat avstånd till kalhyggen/ungskogar. Däremot ökade risken i områden med högre nyttjandegrad av varg och med ökat avstånd till myrar. Efter jaktsäsongen ökade risken för älgarna att dödas av varg i områden med högre älgtäthet och nyttjandegrad av varg, samt i mer kuperade områden. Däremot var risken lägre i områden med högre täthet av bebyggelse, samt med ökat avstånd till huvudvägar och kalhyggen/ungskog. Dessa resultat visade att den relativa risken för en älg att dödas av varg på en given plats varierade till en viss del under jämfört med efter jaktsäsongen. Dessa skillnader mellan säsonger kan delvis förklaras av förändringar i landskapets produktion av älgfoder och snöförhållanden som påverkar både älgarnas fördelning och vargarnas rörelser. På vintern vandrade älgarna i vårt studieområde till lägre belägna områden där tillgången på föda var högre och snödjupet lägre. Under denna årstid har älgarna även en större tendens att ansamlas i unga tallplanteringar⁵⁰ jämfört med under hösten. Detta leder därmed till en mindre homogen fördelning av älgar i landskapet under vintern, och följaktligen kan vargar välja områden med högre älgtäthet för att öka chansen att finna lämpliga älgindivider. Dessutom kan troligen mer kuperad terräng underlätta för vargarna att initiera och genomföra en överraskande attack på älg. Vi fann vidare att den relativa risken att dödas av varg var högre närmare större vägar jämfört med längre avstånd till dessa vägar, troligen på grund av deras placering längs dalbottnar med minskad snöansamling och högre älgtäthet.

Vi fann vidare att vargpredation och jakt genererade kontrasterande fördelningar av risk för älgar i landskapet. Detta är med säkerhet en konsekvens av de olika jaktmetoderna som används av jägare och vargar. Vargar är rovdjur som kan jaga och förfölja älgar under längre sträckor⁵¹ medan jägare kan använda ett brett spektrum av strategier såsom att locka, passa eller att ansmyga på älg. Den vanligaste jaktmetoden i vårt studieområde är dock användningen av lösa hundar för att hitta, stöta, driva eller ställa älgar så att en stor andel av dessa kan skjutas på förutbestämda platser i landskapet.

a) Jaktsäsong
Vargpredation

b) Efter jaktsäsong
Vargpredation



Relativ risk

< 0.5

0.5 - 1

1 - 1.6

1.6 - 2.4

2.4 - 3.3

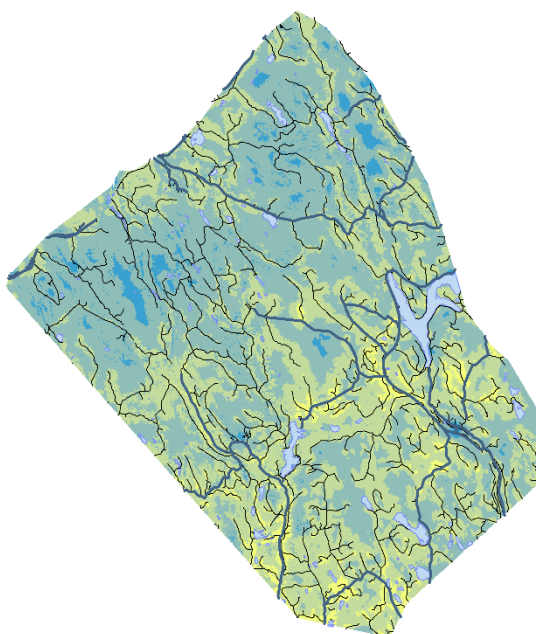
3.3 - 4.3

> 4.3

— Huvudvägar

— Skogsvägar

c) Jakt



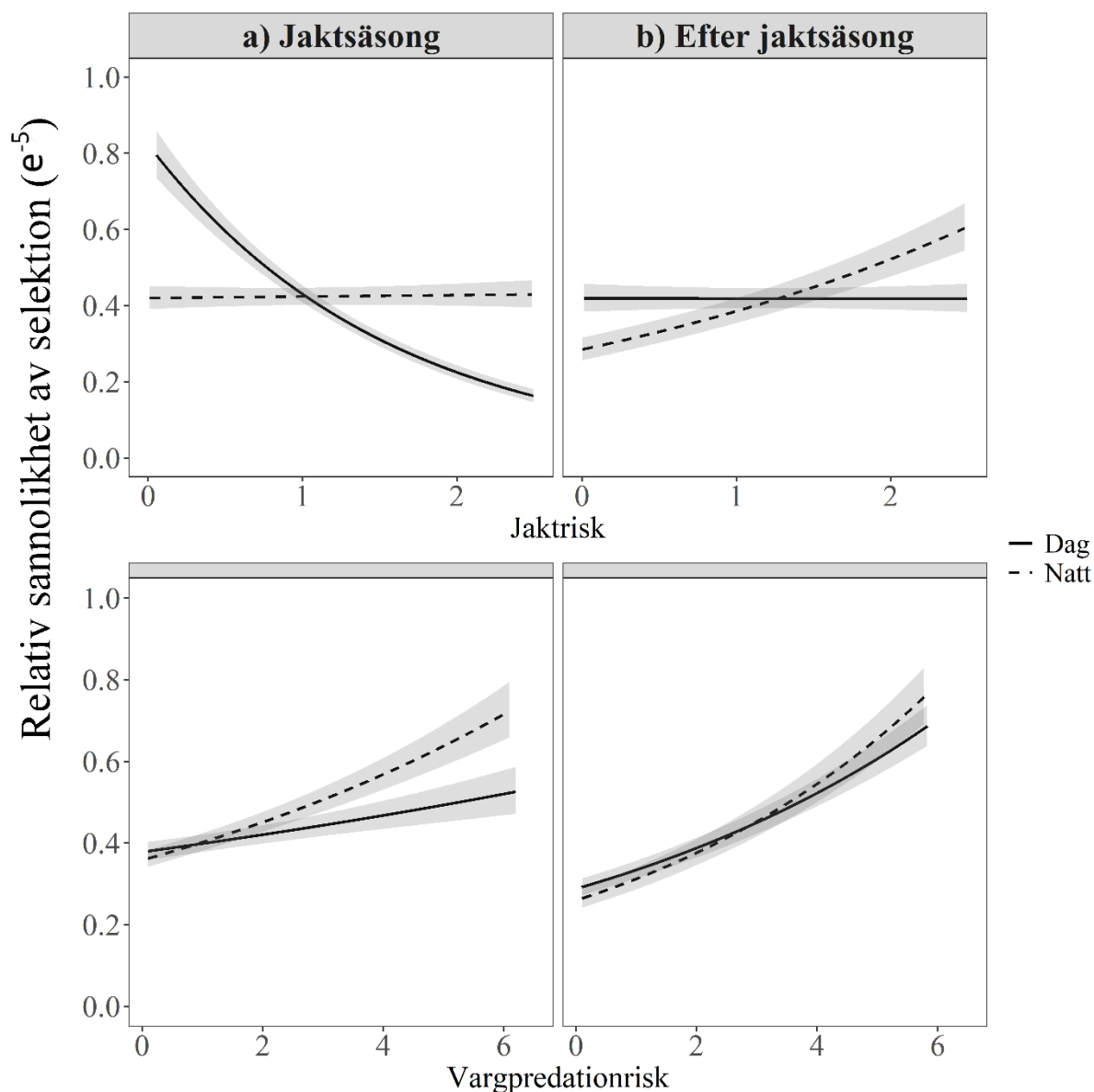
6.5 3.25 0 6.5 13 19.5 26
Kilometers

Figur 3: Skattad risk för att dödas av varg (a) under och (b) efter jaktsäsongen respektive för att dödas under jakt (c). Ett värde på 5 indikerar att det är 5 gånger högre risk i detta område jämfört med den genomsnittliga risken för hela området, medan ett värde på 0,5 anger att det är hälften så stor risk jämfört med den genomsnittliga risken.

3.2 Habitatval hos älg

Under jaktsäsongen valde älgarna att vistas i habitat som karakteriserades av låg risk för att dödas av jakt under dagtid men medan de under natten valde habitat som inte påverkades av jaktrisk (Figur 4a). Efter jaktsäsongen påverkades inte älgarnas val av habitat av jaktrisk (Figur 4b) under dagtid, medan de nu valde habitat med högre jaktrisk på natten (Figur 4b). Våra resultat över älgarnas val av habitat överensstämmer med tesen att bytesdjur bör uppvisa den starkaste responsen mot den mest förutsägbara risken, vilket i av människan dominerade landskap oftast är jakt¹⁴. Risken att skjutas under jakt kan därför förväntas vara den huvudsakliga faktorn som påverkar bytesdjuren under jaktsäsongen samtidigt som denna respons bör minska i betydelse vid tider under dygnet och under året då jakt inte är tillåten¹⁴. Älgarna tycks således kunna anpassa sitt val av habitat och därmed minimera risken att dödas av den starkaste riskfaktorn (jakt) till både den korta (dag och natt) och den längre tidsskalan (under och efter jaktsäsong). Detta resultat styrker tidigare studier som tyder på att bytesdjur kan undvika deras viktigaste jägare mest effektivt genom att justera sin aktivitet över tid snarare än att variera sin rumsliga fördelning^{13,52,53}.

Älgar föredrog habitat med relativt sett högre risk för att dödas av varg både under och efter jaktsäsongen oavsett tid på dygnet (Figur 4a och b), vilket visar att älgarna inte justerade sitt val av habitat för att minska exponering till vargpredation och att de inte ändrade sitt val mellan olika tidsperioder under året. Älgarnas uteblivna respons på risken för att dödas av varg kan delvis vara en konsekvens av födens fördelning i miljön men även av begränsningar av rörlighet på grund av snö under vinterperioden. Sammantaget stödjer vår studie hypotesen om att älgar i Skandinavien är naiva för en nygammal dödsfalla dvs varg jämfört med andra älgpopulationer där varg har förekommit kontinuerligt (till exempel Denali, Alaska). Orsaken till detta förhållande i Skandinavien är sannolikt att jakt funktionellt nästan helt har ersatt predation från varg under det senaste århundradet⁵⁴.



Figur 4: Relativ sannolikhet för val av habitat hos GPS-försedda älgar i förhållande till risk att dödas under jakt eller av varg uppdelat på dag och natt samt under jaktsäsongen (1 september - 15 januari; panel a); och efter jaktsäsongen (16 januari - 1 april; panel b). Data samlades in i norra delen av Värmland, västra Dalarna samt angränsande områden i Innlandet fylke under två på varandra följande vintrar (2018/19 och 2019/20). Den relativa sannolikhet för val av habitat beräknades med hjälp av logistisk regression där älgens GPS-positioner jämfördes med slumpmässiga valda platser inom varje älgens hemområde. Jaktrisk och vargpredationsrisk beräknades med hjälp av funna vargdödade ($N = 161$) och skjutna ($N = 887$) älgar jämfört med de slumpmässigt fördelade platserna (förhållande 1:50).

3.3 Dödlighet hos älgkalvar

Vi använde data från 39 GPS-försedda älgkor för att fastställa om och när dessa kalvade under tre år (2019–2022) och från dessa kunde vi observera totalt 77 födda kalvar. Andelen säsongsvandrande

av dessa älgkor varierade mellan åren och var 47% under 2019, 62% under 2020 och 74% under 2021. Den årliga dödligheten för älgkalvar varierade även den mellan åren och var 42% under 2019, 63% under 2020 och 52% under 2021.

Sommardödligheten för älgkalvar varierade avsevärt mellan åren och var lägst 2019 (8 %) och högst 2020 (42%). Somnardödligheten var inte relaterad till någon av miljövariablerna inklusive närvaron av varg eller tätheten av björn, hemområdets produktivitet, andel hygge/ungskog, täthet av skogsbilvägar eller till älgornas vandringsstrategi (stationär eller vandrande).

Vinterdödligheten för älgkalvar varierade inte avsevärt mellan åren och var 37% under 2019, 36% under 2020 och 30% under 2021. Under vintern ökade kalvdödligheten däremot med ökat snödjup vid närvaro av varg. Djup snö kan försvåra rörligheten för både vargar och älgar, men eftersom den förstnämnda har ett lättare tryck per tassyta undviker de oftast att sjunka lika djupt i snön jämfört med älgar⁵⁵. Därför leder större snödjup generellt till att älgarnas sårbarhet för vargpredation ökar⁵⁶⁻⁵⁸. Dessutom var dödligheten högre i vargrevir med en hög andel hyggen/ungskog, förmodligen för att under senvintern grupperar älgarna sig i sådana områden för att beta på tall, vilket ökar risken att bli dödad av vargar. Dödligheten hos kalvar under vintern var dessutom högre i områden med högre jaktrisk. I vårt undersökningsområde var älgpopulationen delvis vandrande med vissa individer som förflyttade sig mellan högre belägna sommarområden och lägre belägna vinterområden. Vandringsbeteende är vanligtvis ett resultat av att balansera kostnader och fördelar med att stanna kvar i ett område året runt jämfört med att flytta mellan vinter och sommarområden. Älgornas rörelsestrategi var dock inte kopplad till kalvdödlighet under sommarperioden, medan de vandrande älgkorna under vintern uppvisade en något högre dödlighet bland sina kalvar jämfört med stationära älgkor. Detta kan förmodligen förklaras av att vargarna skiftar sina aktivitetsområden under vintern till områden med högre älgtäthet än genomsnittet för hela reviret⁵⁹, vilket oftast är områden där vandrande älgar grupperas i under vintern.

Referenslista

- 1 Lima, S. L. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience* **48**, 25-34 (1998).
- 2 Werner, E. E. & Peacor, S. D. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology* **84**, 1083-1100 (2003).
- 3 Creel, S. & Christianson, D. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in ecology & evolution* **23**, 194-201 (2008).
- 4 Tambling, C. J. *et al.* Temporal shifts in activity of prey following large predator reintroductions. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **69**, 1153-1161 (2015).
- 5 Fortin, D. *et al.* Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology* **86**, 1320-1330 (2005).
- 6 Cherry, M. J., Morgan, K. E., Rutledge, B. T., Conner, L. M. & Warren, R. J. Can coyote predation risk induce reproduction suppression in white-tailed deer? *Ecosphere* **7**, e01481 (2016).
- 7 Morgantini, L. E. & Hudson, R. J. Changes in diets of wapiti during a hunting season. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives* **38**, 77-79 (1985).
- 8 Boonstra, R., Hik, D., Singleton, G. R. & Tinnikov, A. The impact of predator-induced stress on the snowshoe hare cycle. *Ecological monographs* **68**, 371-394 (1998).
- 9 Kauffman, M. J. *et al.* Landscape heterogeneity shapes predation in a newly restored predator-prey system. *Ecology letters* **10**, 690-700 (2007).
- 10 Lone, K. *et al.* Living and dying in a multi-predator landscape of fear: Roe deer are squeezed by contrasting pattern of predation risk imposed by lynx and humans. *Oikos* **123**, 641-651 (2014).
- 11 Palmer, M. S. *et al.* Dynamic landscapes of fear: understanding spatiotemporal risk. *Trends in Ecology & Evolution* (2022).
- 12 Norum, J. K. *et al.* Landscape of risk to roe deer imposed by lynx and different human hunting tactics. *European Journal of Wildlife Research* **61**, 831-840 (2015).
- 13 Gaynor, K. M., McInturff, A. & Brashares, J. S. Contrasting patterns of risk from human and non-human predators shape temporal activity of prey. *Journal of Animal Ecology* **91**, 46-60 (2022).
- 14 Kuijper, D. *et al.* Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **283**, 20161625 (2016).
- 15 Darimont, C. T., Fox, C. H., Bryan, H. M. & Reimchen, T. E. The unique ecology of human predators. *Science* **349**, 858-860 (2015).
- 16 Smith, J. A. *et al.* Fear of the human 'super predator' reduces feeding time in large carnivores. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **284**, 20170433 (2017).
- 17 Allendorf, F. W., England, P. R., Luikart, G., Ritchie, P. A. & Ryman, N. Genetic effects of harvest on wild animal populations. *Trends in ecology & evolution* **23**, 327-337 (2008).
- 18 Lavsund, S., Nygrén, T. & Solberg, E. J. Status of moose populations and challenges to moose management in Fennoscandia. *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose* **39**, 109-130 (2003).
- 19 Cederlund, G. & Markgren, G. The development of the Swedish moose population, 1970-1983. *Swedish Wildlife Research (Sweden)* (1987).
- 20 Lavsund, S. & Sandegren, F. Swedish moose management and harvest during the period 1964-1989. *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose* **25**, 58-62 (1989).
- 21 Østgård, J. Status of moose in Norway in the 1970's and early 1980's. *Swedish Wildlife Research (Sweden)* (1987).

- 22 Persson, J., Brittas, R. & Sand, H. *Vargen: viltet, ekologin och människan*. (Svenska jägareförb., 1998).
- 23 Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O. & Bjärvall, A. The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978-1998. *Canadian Journal of Zoology* **79**, 710 - 725 (2001).
- 24 Wabakken, P. *et al.* Bestandsovervakning av ulv vinteren 2021-2022. (2022).
- 25 Wikenros, C. *et al.* Impact of a recolonizing, cross-border carnivore population on ungulate harvest in Scandinavia. *Scientific Reports* **10**, 1-11 (2020).
- 26 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).
- 27 Sand, H., Zimmermann, B., Wabakken, P., Andr en, H. & Pedersen, H. C. Using GPS technology and GIS cluster analyses to estimate kill rates in wolf-ungulate ecosystems. *Wildlife Society Bulletin* **33**, 914-925 (2005).
- 28 Swenson, J. E. *et al.* Predation on moose calves by European brown bears. *The journal of wildlife management* **71**, 1993-1997 (2007).
- 29 Storaas, T., Gundersen, H., Henriksen, H. & Andreassen, H. P. The economic value of moose in Norway—a review. *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose* **37**, 97-107 (2001).
- 30 Boman, M., Mattsson, L., Ericsson, G. & Kr str m, B. Moose hunting values in Sweden now and two decades ago: The Swedish hunters revisited. *Environmental and Resource Economics* **50**, 515-530 (2011).
- 31 Stubbsj en, T., S ether, B.-E., Solberg, E. J., Heim, M. & Rolandsen, C. M. Moose (*Alces alces*) survival in three populations in northern Norway. *Canadian Journal of Zoology* **78**, 1822-1830, doi:10.1139/z00-132 (2000).
- 32 Antonson, H. *Agriculture and forestry in Sweden since 1900*. (Royal Swedish acad. of agriculture and forestry, 2011).
- 33 Christiansen, L. Skogsstatistisk  rsbok 2014. *Skogsstyrelsen, Skogsstyrelsen* (2014).
- 34 M nsson, J., Kal n, C., Kjellander, P., Andr en, H. & Smith, H. Quantitative estimates of tree species selectivity by moose (*Alces alces*) in a forest landscape. *Scandinavian Journal of Forest Research* **22**, 407-414 (2007).
- 35 Zimmermann, B., Nelson, L., Wabakken, P., Sand, H. & Liberg, O. Behavioral responses of wolves to roads: scale-dependent ambivalence. *Behavioral Ecology* **25**, 1353-1364, doi:10.1093/beheco/aru134 (2014).
- 36 Wabakken, P., Aronson,  ., Sand, H., R nning, H. & Kojola, I. Ulv i Skandinavien: Statusrapport for vinteren 2002-2003. (2004).
- 37 Mohr, C. O. & Stumpf, W. A. Comparison of methods for calculating areas of animal activity. *The Journal of Wildlife Management*, 293-304 (1966).
- 38 Nicholson, K. L. *et al.* Using fine-scale movement patterns to infer ungulate parturition. *Ecological indicators* **101**, 22-30 (2019).
- 39 Fridman, J. *et al.* Adapting National Forest Inventories to changing requirements—the case of the Swedish National Forest Inventory at the turn of the 20th century. *Silva Fennica* **48** (2014).
- 40 Cover, C. L. European Union, Copernicus Land Monitoring Service. *Eur. Environ. Agency* (2018).
- 41 Swenson, J. E., Sandegren, F. & SO-Derberg, A. Geographic expansion of an increasing brown bear population: evidence for presaturation dispersal. *Journal of Animal Ecology* **67**, 819-826 (1998).
- 42 Kindberg, J., Ericsson, G. & Swenson, J. E. Monitoring rare or elusive large mammals using effort-corrected voluntary observers. *Biological conservation* **142**, 159-165 (2009).
- 43 Bunnefeld, N. *et al.* A model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences. *Journal of Animal Ecology* **80**, 466-476 (2011).

- 44 Börger, L. & Fryxell, J. Quantifying individual differences in dispersal using net squared
displacement. *Dispersal ecology and evolution* **30**, 222-230 (2012).
- 45 Singh, N. J., Allen, A. M. & Ericsson, G. Quantifying migration behaviour using net squared
displacement approach: clarifications and caveats. *PLoS One* **11**, e0149594 (2016).
- 46 Sand, H. *et al.* Vandringsmønster hos GPS-førsedde älgar i GRENSEVILT-konsekvenser för
förvaltningen. (2022).
- 47 Ciuti, S. *et al.* Effects of humans on behaviour of wildlife exceed those of natural predators
in a landscape of fear. *PloS one* **7**, e50611 (2012).
- 48 Proffitt, K. M., Gude, J. A., Hamlin, K. L. & Messer, M. A. Effects of hunter access and habitat
security on elk habitat selection in landscapes with a public and private land matrix. *The
Journal of wildlife management* **77**, 514-524 (2013).
- 49 Perry, T. A., Laforge, M. P., Vander Wal, E., Knight, T. W. & McLoughlin, P. D. Individual
responses to novel predation risk and the emergence of a landscape of fear. *Ecosphere* **11**,
e03216 (2020).
- 50 Gundersen, H. Vehicle collisions and wolf predation: Challenges in the management of a
migrating moose population in southeast Norway. *PhD Thesis, University of Oslo* (2003).
- 51 Wikenros, C., Sand, H., Wabakken, P., Liberg, O. & Pedersen, H. C. Wolf predation on moose
and roe deer: chase distances and outcome of encounters. *Acta theriologica* **54**, 207-218
(2009).
- 52 Kohl, M. T. *et al.* Do prey select for vacant hunting domains to minimize a multi-predator
threat? *Ecology letters* **22**, 1724-1733 (2019).
- 53 Smith, J. A., Donadio, E., Pauli, J. N., Sheriff, M. J. & Middleton, A. D. Integrating temporal
refugia into landscapes of fear: prey exploit predator downtimes to forage in risky places.
Oecologia **189**, 883-890 (2019).
- 54 Sand, H., Wikenros, C., Wabakken, P. & Liberg, O. Cross-continental differences in patterns
of predation: will naive moose in Scandinavia ever learn? *Proceedings of the Royal Society
B: Biological Sciences* **273**, 1421-1427 (2006).
- 55 Peterson, R. O. & Allen, D. L. Snow conditions as a parameter in moose-wolf relationships.
Naturaliste canadien **101**, 481-492 (1974).
- 56 Nelson, M. E. & Mech, L. D. Relationship between snow depth and gray wolf predation on
white-tailed deer. *The Journal of Wildlife Management*, 471-474 (1986).
- 57 Post, E., Peterson, R. O., Stenseth, N. C. & McLaren, B. E. Ecosystem consequences of wolf
behavioural response to climate. *Nature* **401**, 905-907 (1999).
- 58 Huggard, D. J. Effect of snow depth on predation and scavenging by gray wolves. *The
Journal of wildlife management*, 382-388 (1993).
- 59 Zimmermann, B. *et al.* Elgvandringer i grenseland med følger for skogbruk, jakt og rovdyr.
(2022).

Tack

Tack till Interreg Sverige-Norge, Innlandet fylkeskommune, Naturvårdsverket och Svenska Jägareförbundet som finansierat GRENSEVILT 2. Vi tackar alla medlemmar i GRENSEVILTs resursgrupp för givande diskussioner och värdefulla synpunkter under projektets gång.

Ett stort tack till märkarteamet för deras stor insats under märkning av varg och älg: Alexandra Thiel, Alina Evans, Amanda Høyer Boesen, Andrea Miller, Boris Fuchs, David Ahlqvist, Jon M. Arnemo, Marianne Lian, och inte minst helikopterpiloter Marcus Göransson från HeliScan och André Arvidsson från Kallax Flyg. Märkningarna hade inte varit möjliga utan vargspårarna Frode Holen, Simen Bredvold, May Britt Tryland, Rune Elnan, Fredrik Perols, Göran Jansson och Per Larsson. Ett tack också till de norska markägarna som gav oss tillstånd att landa med helikopter på deras egendom.

Tack till alla som har bidragit med att kontrollera vargarnas positioner i fält för att finna rester från vargdödade bytesdjur och genomförande av spillningsinventeringar: Alena Bareiss, Guillaume Borquet, Beata Bramorska, Linda Deland, Lisa Dickel, Samira Hohl, Frode Holen, Sam Koss, Anne Loosen, Cecilia Miltz, Claudio Mura, Marti Noguera, Lars Anders Schiøtz, Krister Seljeset, Charles Strong, Ingvild Breistein Svarstad, May Britt Trydal, Juuli Vänni, Erik Versluijs, Ada Viljanen, och Davide de Zen.

Ett stort tack också till alla jägare som har bidragit till studien genom att dela data om avskjutning och dödsplatser för älg. Det hade inte varit möjligt att utföra dessa studier utan eran insats!

Interaktioner mellan rovdjur och bytesdjur formas av flera olika faktorer inklusive typen av landskap som dessa lever i och rovdjurens jaktsätt. I landskap påverkade av människan kan dessa interaktioner förändras av aktiviteter som jakt, skogsbruk och olika typer av markanvändning. I Skandinavien har jakt blivit den främsta dödlighetsfaktorn för älgar (*Alces alces*) under det sista århundradet, men med återkomsten av stora rovdjur såsom björn (*Ursus arctos*) och varg (*Canis lupus*) under senare tid fördelades denna dödlighetsrisk till flera källor.

Målsättningen med denna studie var att: 1) bedöma typen av habitat på de platserna där älgar blev skjutna av jägare under jaktsäsongen respektive dödade av varg både under och efter jaktsäsongen i syfte att jämföra om risken för att dödas av de två olika dödsorsakerna var kopplad till vissa typer av habitat; 2) undersöka om habitatvalet hos GPS-försedda älgar påverkas av den rumsliga och tidsmässiga fördelningen av risken för jakt och vargpredation; och 3) utvärdera dödligheten hos älgkalvar under sommar och vinter i relation till risk från jakt, stora rovdjur (varg och björn) och andra miljövariabler.

Vi fann att platser för jakt-dödade respektive vargdödade älgar skiljde sig på flera olika sätt som var kopplade till typen av habitat i form av ålder och typ av skog, älgstäthet och närhet till bebyggelse. I nästa steg kopplade vi dessa resultat till habitatvalet hos de GPS-försedda älgarna. Under jaktsäsongen undvek älgarna habitat med hög jaktrisk under dagtid medan deras habitatval på natten inte var kopplad till risken att dö från jakt. Efter jaktsäsongen fanns ingen koppling mellan älgarnas val av habitat och jaktrisk varken under dag eller natt. Däremot valde GPS-älgarna habitat med högre risk för vargpredation både under dag och natt samt under och efter jaktsäsongen.

Dödligheten hos älgkalvar under sommaren varierade signifikant mellan de tre olika studieåren men var inte relaterad till risken för vargpredation, björntäthet, klimat- eller miljövariabler. Under vinterperioden var kalvdödligheten positivt kopplad till ökat snödjup och andelen kalhyggen/ungskog i närvaro av varg samt i habitat med ökad jaktrisk.

Sammantaget visar dessa resultat att även om riskerna för både jakt och vargpredation varierade i tid och rum så svarade älgarna huvudsakligen på den starkare, mer förutsägbara dödlighetskällan: jakt. Dessa resultat är sannolikt en effekt av att jakt nu är den dominerande dödsorsaken och som funktionellt har ersatt predation av varg och björn på älg under det senaste århundradet i Skandinavien.