

Skandinaviska vargprojektet

– över 25 års forskning



Rapport 8960
ISBN 978-91-620-8960-3
SEPTEMBER 2026

www.naturvardsverket.se/publikationer

Naturvårdsverket

106 48 Stockholm

e-post: registrator@naturvardsverket.se

www.naturvardsverket.se

ISBN 978-91-620-8960-3

© Naturvårdsverket 2026

Grafisk produktion: Kid Collective

Omslag och illustrationer: Studio Flygar

Naturvårdsverkets förord

I den här rapporten presenteras en sammanfattning av över 25 års forskning om varg i Skandinavien. Resultatet är ett unikt kunskapsunderlag som ger en fördjupad förståelse av vargens biologi, ekologi, genetik och populationsutveckling.

Förvaltningen av varg ställer höga krav på kunskap, eftersom den berör såväl ekologiska som sociala och ekonomiska aspekter. I en sådan komplex förvaltningsmiljö är långsiktig forskning en ovärderlig grund för väl avvägda beslut. Under årens lopp har forskningen breddats från grundläggande frågor om artens biologi till vargens beteende, genetiska förutsättningar, populationens dynamik, samspelet med andra arter och vargens roll i ekosystemen. Det finns idag inget annat däggdjur som forskning och förvaltning följer så noga och kunskaperna om vargen har kommit att bidra till utvecklingen av en ekosystembaserad viltförvaltning i stort.

Det omfattande forskningsarbetet som sammanfattas i rapporten är ett exempel på värdet av uthålliga investeringar i kunskapsuppbyggnad.

Genom finansiering från bland annat Viltvårdsfonden, som bygger på intäkter från viltvårdsavgifter, har forskningen kunnat följa vargstammens utveckling under flera decennier, vilket har skapat förutsättningar för analyser och slutsatser som endast är möjliga genom långa tidsserier.

Naturvårdsverkets förhoppning är att den här rapporten ska fungera som en gemensam kunskapsgrund för myndigheter, forskare och andra aktörer med ansvar för, eller intresse av, viltförvaltning såväl lokalt, regionalt, nationellt som internationellt.

Vi vill rikta ett varmt tack till alla forskare och förvaltare som genom sitt arbete har bidragit till den kunskap som presenteras här. Deras insatser har lagt grunden för en bättre förståelse av vargen och dess plats i det skandinaviska landskapet.

Stockholm i september 2026

Fredrik Hannerz

Avdelningschef

Avdelningen för natur och vilt

Redaktörer

Håkan Sand, Camilla Wikenros och Barbara Zimmermann

Författare

Håkan Sand, Sveriges lantbruksuniversitet,
Grimsö forskningsstation, Sverige
hakan.sand@slu.se

Camilla Wikenros, Sveriges lantbruksuniversitet,
Grimsö forskningsstation, Sverige
camilla.wikenros@slu.se

Barbara Zimmermann, Institutt for skog- og utmarksfag,
Universitetet i Innlandet, Norge
barbara.zimmermann@inn.no

Mikael Åkesson, Sveriges lantbruksuniversitet,
Grimsö forskningsstation, Sverige
mikael.akesson@slu.se

Øystein Flagstad, Norsk institutt for naturforskning,
Trondheim, Norge
oystein.flagstad@nina.no

Henrik Andrén, Sveriges lantbruksuniversitet,
Grimsö forskningsstation, Sverige
henrik.andren@slu.se

Kristoffer Nordli, Institutt for skog- og utmarksfag,
Universitetet i Innlandet, Norge
kristoffer.nordli@inn.no

Giorgia Ausilio, Sveriges lantbruksuniversitet,
Grimsö forskningsstation, Sverige
giorgia.ausilio@slu.se

Cecilia Di Bernardi, Sveriges lantbruksuniversitet,
Grimsö forskningsstation, Sverige
cecilia.di.bernardi@slu.se

Ane Eriksen, Institutt for skog- og utmarksfag,
Universitetet i Innlandet, Norge
ane.eriksen@inn.no

Olof Liberg, Sveriges lantbruksuniversitet,
Grimsö forskningsstation, Sverige
olof.liberg@slu.se

Petter Wabakken, Institutt for skog- og utmarksfag,
Universitetet i Innlandet, Norge
petter.wabakken@inn.no

Erling Maartmann, Institutt for skog- og utmarksfag,
Universitetet i Innlandet, Norge
erling.maartmann@inn.no

Författarnas inledning

Det skandinaviska vargforskningsprojektet (SKANDULV) är ett av världens längst pågående forskningsprojekt om varg. Forskningen inleddes vintern 1998, då de första vargarna i Skandinavien försågs med sändare, och projektet etablerades formellt år 2000 som ett samarbete mellan forskningsmiljöer i Sverige och Norge. Sedan dess har arbetet vuxit till ett långsiktigt och gränsöverskridande forskningssamarbete med ett gemensamt mål – att öka kunskapen om den skandinaviska vargstammen.

Genom märkning av individer och ett omfattande fältarbete har vi samlat in data som gett oss unika möjligheter att studera vargarnas liv i detalj. De långa tidsserier som byggts upp har successivt fördjupat vår förståelse av vargens biologi, ekologi och genetiska situation, och samtidigt bidragit till en mer kunskapsbaserad rovdjursförvaltning i Skandinavien.

Det arbete som ligger bakom denna rapport omfattar ett stort antal studier, publikationer och samarbeten – nationellt och internationellt. Många forskare, studenter och fältarbetare har genom åren bidragit till att bygga upp den kunskap som idag

finns samlad om den skandinaviska vargpopulationen. För oss som varit en del av projektet under lång tid är denna rapport också en möjlighet att blicka tillbaka på en forskningsresa som präglats av både vetenskapliga aha-upplevelser och ett nära samspel mellan forskning och förvaltning i Sverige och Norge men även Finland och Danmark.

Denna rapport har tagits fram på uppdrag av Naturvårdsverket och syftar till att ge en samlad och tillgänglig överblick av den forskning som genomförts från projektets start fram till idag. Vår förhoppning är att den ska fungera som ett stöd i förvaltningen, men också som en kunskapskälla för alla som arbetar med, eller är intresserade av, varg och rovdjursfrågor – från myndigheter och intresseorganisationer till studenter och allmänheten.

Vi vill rikta ett varmt tack till alla som bidragit till SKANDULV genom åren – forskare, fältpersonal, studenter, samarbetspartners, praktikanter och finansörer. Utan ert engagemang, tålamod och arbete i fält hade denna rapport inte varit möjlig. Vi vill också särskilt tacka Naturvårdsverket och Miljødirektoratet för deras långsiktiga stöd.

Innehåll

Naturvårdsverkets förord	3
Författarnas inledning.....	5
Kapitel 1: Bakgrund och perspektiv	11
Vetenskapliga produktioner	14
Andra verksamheter.....	16
Kapitel 2: Storlek, utseende och avvikelser.....	18
Vargens systematik	18
Kroppsvikt	19
Utseende och färgteckning.....	20
Ursprung och inavel påverkar avvikelser i pälsfärg	20
Hybridisering med hund kan resultera i avvikande pälsfärg	23
Kapitel 3: Fångst och forskningsmetoder	25
Fångst av varg	26
Provtagning av sövda vargar	26
Vilken information får man från sändarna?.....	27
Besök vid aktiva lyor	28
Studier av vargarnas predation.....	28
Viltkameror.....	29
Döda och obducerade vargar	29
Genetiska analyser.....	30
Kapitel 4: Inventering	31
Spårning på snö och insamling av prover.....	32
Skattning av populationens storlek och utbredning med fångst-återfångstmetodik	34

Kapitel 5: Genetik, inavel och immigration	36
Genetiskt ursprung	38
Inavel i populationen	38
Upptäckt av hybrider mellan varg och hund	40
Förlust av genetisk variation och generationstid.....	41
Hur har det gått för de finsk-ryska immigranterna?	43
Den skandinaviska vargpopulationens långsiktiga överlevnad	44
Kapitel 6: Parasiter, sjukdomar och missbildningar.....	45
Ektoparasiter	45
Endoparasiter	46
Infektionssjukdomar	46
Missbildningar.....	47
Kapitel 7: Social organisering, flockdynamik och områdesutnyttjande	48
Storlek och dynamik i vargflocken	49
Områdesutnyttjande och revirstorlek	51
Rörelsemönster hos varg	54
Kapitel 8: Habitatval	55
Vargens habitatval	55
Val av typ och habitat för lyor	58
Kapitel 9: Utvandring, spridning och etableringsmönster	61
Spridningsmönster baserat på DNA-identifiering.....	62
Etableringsmönster vid parbildning.....	63
Spridningsmönster baserat på GPS-försedda individer.....	64
Ålder för utvandring.....	66
Kapitel 10: Populationsdynamik och demografi	67
Populationstillväxt.....	68
Effekter av jakt på populationstillväxten	70
Reproduktion.....	72
Dödlighet.....	75
Kapitel 11: Vargens predationsmönster.....	82
Studier av vargens predation	83
Vargens predation på älg i områden med björn.....	88
Vargens predation i områden med högre tätheter av alternativa bytesdjur	90
Individuella egenskaper hos vargarna påverkar bytesvalet	93
Vargens nyttjande av kadaver och jaktrester	95

Kapitel 12: Inverkan på bytespopulationerna	96
Metodik för att studera rovdjurens påverkan på bytesdjuren	97
Studier av vargens inverkan på älgstammen med hjälp av sändarförsedda vargar	98
Älgens dödlighet i ett internationellt perspektiv	100
Studier av vargens inverkan på älgstammen med hjälp av älgobservationer	102
Vargens inverkan på älgstammen genom studier av jaktdata.....	103
Uppföljande studier av vargens inverkan på älgavskjutning och älgobs.....	104
Vargens inverkan på andra bytesarter än älg	108
Inverkan av ensamma vargars predation på bytespopulationer	110
Kapitel 13: Vargens jaktframgång och påverkan på älgarnas beteende	111
Vargarnas jaktframgång på älg i Skandinavien och i Nordamerika	112
Älgarnas flyktbeteende vid jakt med löshund	115
Är det jakt eller varg som påverkar älgarnas val av habitat?	116
Kapitel 14: Ekosystemeffekter och interaktioner med andra arter	119
Trofiska kaskader.....	119
Interaktioner mellan olika arter.....	120
Vargen och andra arter i ekosystemet.....	124
Vargens påverkan på andra näringsnivåer i ekosystemet	125
Kapitel 15: Förvaltning	127
Vargens bevarandestatus i Europa.....	127
Omvärdering av vargens skyddsstatus i Europa	128
Utredningar av MVP och GYBS/FRP för varg i Sverige.....	130
En utvärdering av Norges ansvar för den skandinaviska vargpopulationen.....	133
Två nya utredningar för Sverige.....	134
Kapitel 16: Vargen i en antropogen värld.....	136
Habitatkvalitet för varg i teori och praktik.....	137
Hybridisering mellan varg och hund	140
Skador på tamdjur och hundar	142
Kapitel 17: Forskningsbehov	146
Referenser.....	153



Kapitel 1: Bakgrund och perspektiv

Det skandinaviska vargforskningsprojektet (SKANDULV) bildades, med stöd från förvaltande myndigheter, formellt i januari 2000 som ett samarbetsprojekt mellan flera vetenskapliga institutioner i Sverige (Grimsö forskningsstation vid Sveriges lantbruksuniversitet SLU) och i Norge (campus Evenstad vid Høgskolen i Hedmark (nu Universitetet i Innlandet) och Norsk institutt for naturforskning (Trondheim)). Forskningen på varg genom att förse individer med sändare hade dock startat redan i december 1998 i Sverige. I Norge försågs de första vargarna med sändare under 2001.

Huvudfokus under hela forskningsperioden, då som nu, är att ta fram ny kunskap om den skandinaviska (här Sverige och Norge) vargens biologi, ekologi och genetik där fångst, provtagning och användande av olika typer av sändare har varit den huvudsakliga arbetsmetoden. Under hela perioden har inriktningen också varit att forskningen ska bidra med ny kunskap till stöd för rovdjursförvaltningen i Skandinavien.

Under 2024 fick SKANDULV det formella uppdraget, av Naturvårdsverket i Sverige, att skriva en kunskapssammanställning som skulle sammanfatta forskningen på varg i Skandinavien sedan starten och fram till i dag. Vid den tidpunkten hade det gått 10 år sedan den senaste kunskapssammanställningen publicerades 2014. Under perioden från 2014 fram till inlämningen av denna rapport i februari 2026, har ett stort antal nya studier genomförts vilka har genererat en stor mängd ny kunskap till stöd för en hållbar förvaltning. Syftet med denna kunskapssammanställning är att ge en samlad överblick av den forskning och det förvaltningsunderlag som tagits fram sedan projektet startade och fram tills idag. I detta ingår att göra resultaten mer kända, tillgängliga och användbara på olika nivåer i viltförvaltningen både lokalt, regionalt, nationellt och internationellt. Kunskapssammanställningen kan fungera som vetenskaplig grund och stöd i till exempel olika

förvaltningsbeslut, förvaltningsplaner och kommunikationsinsatser. Den kan även användas av dem som på olika sätt arbetar inom eller berörs av vargförvaltningen, exempelvis tjänstemän, ledamöter i viltförvaltningsdelegationerna och i olika intresseorganisationer. Den är också lämplig som kompetensutveckling och i utbildningssyfte samt för en intresserad allmänhet.

Nedan ger vi en sammanfattning av ett antal övergripande forskningshändelser (grön), start av olika typer av studier (blå) samt de första vetenskapliga publikationerna från de olika studierna (lila) från vargforskningens början 1998 till och med 2025 (figur 1.1). Dessa händelser och många andra delar i forskningsprojektet presenteras i detalj i form av text, figurer och tabeller i de följande kapitlen. Rapporten bygger på ett stort antal publikationer som har producerats under hela projektperioden och som omfattar såväl vetenskapliga peer review artiklar som rapporter, populärvetenskapliga artiklar, doktorsavhandlingar, masteruppsatser samt kandidatarbeten. Samtliga kapitel innehåller referenser i löpande text till de artiklar som ligger till grund för de presenterade resultaten, så att läsaren själv har möjlighet att fördjupa sig i de olika ämnen som avhandlas i rapporten.

1998

Forskningsprojektet i Sverige startar formellt genom en koordinering av forskningsresurser från Naturvårdsverket (Viltvårdsfonden och förvaltningsanslag), Svenska Jägarförbundet, Världsnaturfonden (WWF) och Olle och Signhild Enkvist Stiftelse. I december samma år sövs åtta vargar från helikopter varav sju förses med sändare. Vargpopulationen i Sverige och Norge uppgår vid denna tidpunkt till 62-78 individer och är under stark tillväxt med tyngdpunkt i Värmland, Dalarna och Hedmarks fylke (numera Innlandet).

1999

Med hjälp av s.k. VHF-sändare och manuell pejling (triangulering), i kombination med spårning på snö, genomförs de första studierna i fält. Syftet är att följa vargarnas rörelser för att få data på revirens storlek och geografiska belägenhet samt att registrera alla större bytesdjur som vargarna dödat under vissa studieperioder.

2000

SKANDULV bildas formellt som ett samarbetsprojekt mellan flera vetenskapliga institutioner i Sverige (SLU) och i Norge (Høgskolen i Hedmark/ Universitetet i Innlandet) och Norsk institutt for naturforskning (NINA).

2001/2002

Under de följande åren sker en snabb teknisk utveckling av olika typer av sändare för vilda djur vilket resulterar i att de första vargarna märks med s.k. GPS-sändare. Detta innebär att de märkta vargarna kan följas med både högre geografisk noggrannhet och med mer frekvent positionering jämfört med den äldre typen av VHF-sändare vilket ger betydligt större möjligheter att studera vargarnas biologi i detalj.

2002

Under nästan samma tidsperiod sker även en viktig utveckling av metoder för att studera genetik i vilda populationer. För den skandinaviska vargpopulationen resulterar detta i att den första versionen av ett nästan komplett släkträd kan konstrueras och där vargarnas genetiska ursprung och inbördes släktskap kan identifieras. Det möjliggör i sin tur att inavelsnivån kan beräknas för varje enskild individ vilket är ett mycket viktigt genombrott i forskningen på den skandinaviska vargpopulationen och har lett till kunskaper som är unika på vilda djurpopulationer också i ett globalt perspektiv.

2005

De nya GPS-sändarna med sin höga precision på vargarnas rörelser skapar förutsättningar för att identifiera lyornas geografiska belägenhet och detta år sker det första besöket vid en aktiv lya.

Besök vid lyor genomförs ca tre veckor efter valparnas födsel. Valparna räknas, vägs och mäts och hårprover tas för DNA-analys, vilket senare även skapar förutsättningar för att skatta överlevnaden för dessa individer.

2005

Detta år publiceras de första vetenskapliga resultaten över de skandinaviska vargarnas predation under vinterperioden. De visar att tidigare resultat som baserats på den äldre typen av sändare (VHF) har underskattat vargarnas predation. Samtidigt startar även studier av vargarnas predation under sommarperioden, något som den internationella forskningen på stora rovdjur inte tidigare haft möjlighet att studera på samma detaljnivå.

2005

De första resultaten från studier av inavelseffekter publiceras detta år och visar att vargarnas kullstorlek har minskat med ökad grad av inavel. Flera uppföljande studier av inavelseffekter i den skandinaviska vargpopulationen har senare även visat på negativa effekter av inavel på andra individuella karaktärer.

2006

Under detta år påbörjas studier med viltkameror som monterades vid kadaverrester efter vargslagna älgar i syfte att undersöka nyttjandet av kadavren, både av varg och andra arter. Dessa studier kunde senare visa att ett stort antal arter av både fåglar och däggdjur besökte och konsumerade rester från vargdödade älgar.

2006

Samma år publiceras även de första resultaten från en rad studier som undersöker om vargarnas närvaro i ett område (revir) medför effekter på älgarnas beteende. Dessa första studier möjliggjordes genom att kombinera information från GPS-positioner och dokumentation av vargslagna älgar, med registrering av jaktförsök på älg från snöspårningar av varg.

2008

De första resultaten över vargarnas predation under sommartid publiceras, där sök efter dödade bytesdjur vid GPS-positioner sker med samma typ av metodik som under vintern, men även med hjälp av hund i band. Denna studie visade att vargarna har en högre predationstakt under sommaren jämfört med under vintern.

2012

En analys av data på dödlighet och dess orsaker baserat på de radiomärkta vargarna under projektets första 10 år publiceras. Studien visar på en hög årlig dödlighet och att en stor del av denna orsakas av illegalt dödande.

2012

Invigning av nytt DNA-lab på Grimsö sker, och det bidrar till att en betydligt större mängd prover från både den nationella varginventeringen samt från märkta och döda vargar kan analyseras varje år. Detta bidrar i sin tur till ökade möjligheter till uppföljande studier av vargpopulationens genetik, genom att bättre kunna koordinera insamling och analys av prover som samlas in under inventeringsperioden.

2013

Detta år initieras ett mer intensivt och utvecklat samarbete med det skandinaviska björnprojektet. Samarbetet skapar förutsättningar att studera interaktioner mellan radiomärkta individer av bägge arter samt deras påverkan på älgpopulationen. Sedan 2013 har samarbetet mellan forskningsprojekten fördjupats och ett flertal gemensamma studier har publicerats.

2015

De första resultaten publiceras över hur vargens närvaro i olika områden (revir) inverkar på antal och sammansättning av skjutna älgar inom olika licensområden. En jämförelse av jaktuttaget i områden med, respektive utan varg, samt före och efter etablering av varg, visar tydliga effekter av vargens närvaro. De första resultaten från studier av interaktioner mellan varg och björn publiceras.

2017

Fortsatta studier av interaktioner mellan varg och björn publiceras och visar bland annat att björnförekomst har en negativ inverkan på vargens predation på älg. Denna studie involverar även ett samarbete med varg- och björnforskare verksamma i Yellowstone nationalpark i USA. Det innebär att samma frågeställningar kan undersökas i två olika ekosystem där inte minst människans stora påverkan i Skandinavien skiljer systemen åt.

2017

Det svensk-norska Interreg-projektet GRENSEVILT startar. Syftet är att studera interaktioner mellan varg, järv och älg samt att skapa bättre förutsättningar för en gränsöverskridande adaptiv förvaltning av dessa arter, både mellan och inom ländernas administrativa områden. Projektet involverar representanter från både forskning och förvaltning från Sverige (Värmland och Dalarnas län) och Norge (Innlandet fylke) under fyra år.

2018

Start av experimentella studier för att undersöka sändarförsedda vargars reaktion på störning från människa. Den mänskliga störningen innebar att en eller flera personer gick rakt mot sändarförsedda vargar i daglega för att passera dem på ca 50 meters avstånd. Parallellt med detta startar studier av vargar i fält i Skandinavien och i hägn (Wildlife Science Center, Minnesota) för att identifiera olika typer av beteenden med hjälp av sändare som utrustas med speciella rörelsesensorer.

2018

Samma år startar även studier av vargens predation (diet) genom utveckling av en ny metod som påvisar konsumerade bytesarter från DNA i vargspillning. Den nya metoden ger dessutom möjlighet att koppla identifierade bytesarter till specifika vargindivider och deras status (kön, ålder, revirhävande och inavelsgrad). Metoden har stor potential genom att den kan nyttja spillningar som samlas in i samband med länsstyrelsernas årliga varginventering. Den kan därmed öka kunskapen om vargarnas predation i södra Sverige där märkning av varg med sändare är svårt att genomföra.

2020

Projekt "Beiting i rovdyrskogen" (CarniForeGraze), som finansierades av Norges Forskningsråd, startar. Projektet fokuserar på att studera tamdjur på skogs-bete inom den norska förvaltningszonen för varg och björn. Målet med studien är att ta fram förslag till driftsformer för nötboskap och får, som innebär låg dödlighet av rovdjur, ökad skogsproduktion och högre diversitet av pollinatörer.

2020

GRENSEVILT 2 startar med syftet att fördjupa samarbetet i förvaltningen av rovdjur och klövvilt både på regional nivå (mellan län och fylken) och nationellt mellan Sverige och Norge. Andra prioriterade frågeställningar är att öka kunskapen om effekterna av vindkraftsutbyggnad på älg och på olika arter av rovdjur samt om älgjägarnas inställning till förekomst av vindkraftverk på eller i anslutning till de egna jaktmarkerna.

2022

SKANDULV blir en del av projekt Viltsamverkan och inleder ett samarbete med det svenska älgforskningsprojektet (SLU i Umeå) och fördjupar ytterligare samarbete med det skandinaviska björnprojektet i ett studieområde i Gävleborgs län. Fokus i detta projekt är att ta fram kunskap för en s.k. flerartsförvaltning genom att flera forskningsprojekt samarbetar samtidigt som man involverar representanter för förvaltningen i arbetet. Flera arter av stora rovdjur och klövdjur ingår i projektet. Detta år publiceras även de första resultaten som visar vargars respons på experimentella störningsförsök.

2023

Intensifiering av studier av vargens predation sker genom att i samarbete med länsstyrelsernas personal samla in spillningar för dietanalys, främst från vargrevir belägna söder om det ursprungliga utbredningsområdet. Preliminära resultat visar ett betydligt större nyttjande av alternativa bytesdjur, såsom dovhjort, kronhjort och vildsvin, jämfört med det tidigare utbredningsområdet för varg i Svealand och södra Norrland.

2025

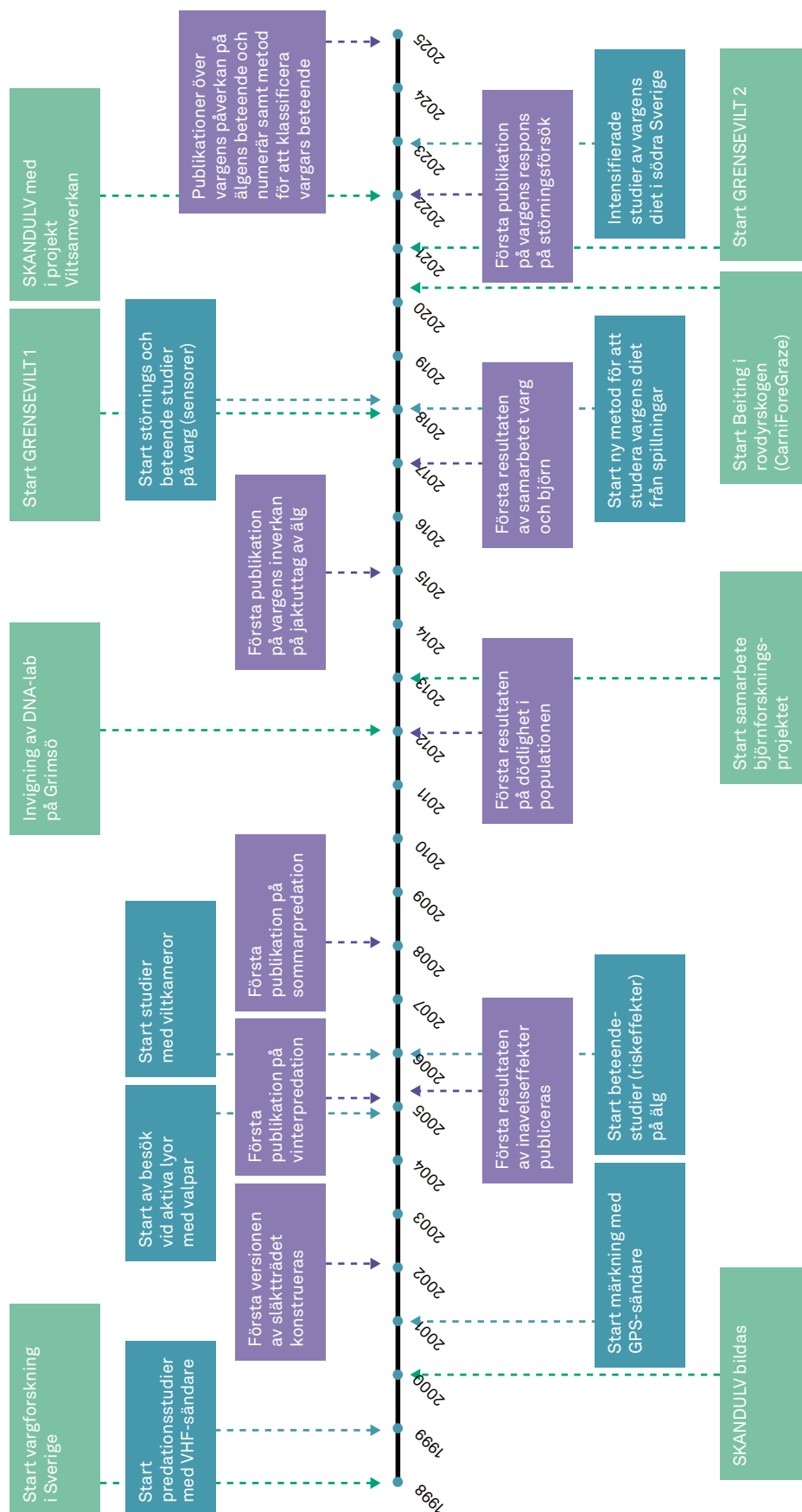
Det utges flera publikationer av studier med fokus på vargens och jägarnas (jaktens) inverkan på älgens beteende, på vargens och jaktens relativa inverkan på älgstammens numerär inom befintliga vargrevir, samt en fördjupad analys av hur förekomsten av vargrevir påverkar jaktuttaget av älg i Skandinavien. Även en metod för att klassificera vargars beteenden från rörelsedata med hjälp av maskinlärningsmodeller publiceras.

Vetenskapliga produktioner

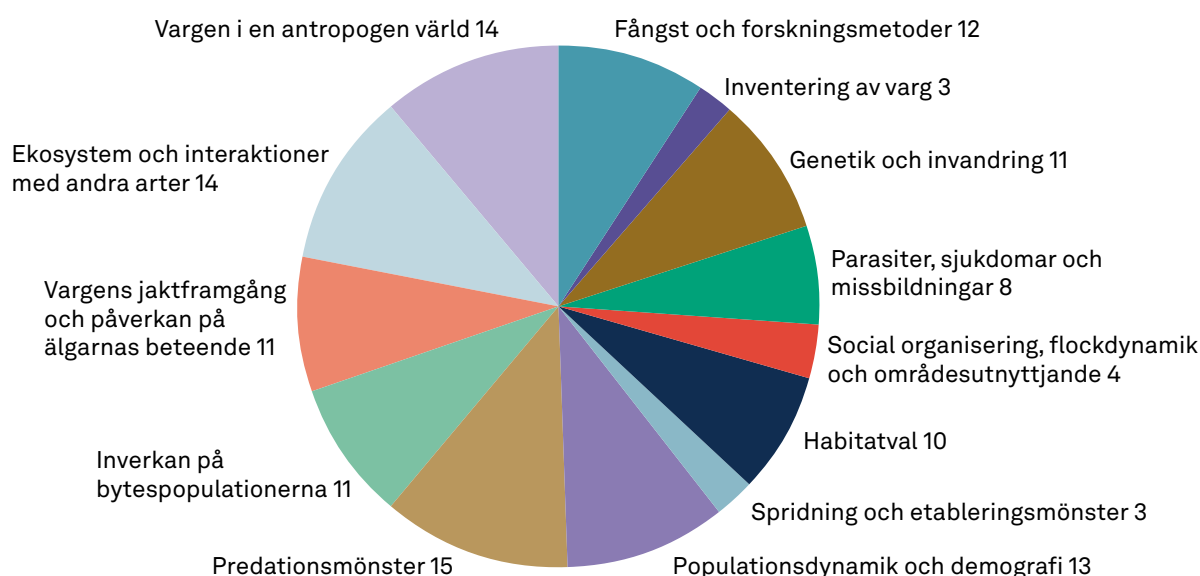
Sedan starten 1998 har SKANDULV producerat olika typer av publikationer såsom peer-review granskade vetenskapliga artiklar (129), doktorsavhandlingar (10), rapporter (175), bokkapitel (42), studentarbeten (77), populärvetenskapliga artiklar (91), debattinlägg (20), samt nyhetsbrev (>70). Av de 175 rapporterna är mer än 40 gjorda på beställning av de nationella viltförvaltningsmyndigheterna Naturvårdsverket och Miljödirektoratet. Samtliga publikationer är samlade på SKANDULVs hemsida (www.slu.se/skandulv) som kontinuerligt uppdateras. De flesta av dessa publikationer kan laddas ner i pdf-format.

De vetenskapliga publikationerna spänner över ett stort antal ämnesområden som oftast är kopplade till olika ekologiska och förvaltningsmässiga frågeställningar, men även till veterinärmedicinska frågor samt olika typer av metodutveckling (figur 1.2). Ett flertal av dessa utgör även jämförande studier med andra populationer av varg i världen, där en eller flera av forskarna inom SKANDULV har samarbetat med forskare inom andra internationella vetenskapliga forskningsmiljöer i Europa och Nordamerika.

Ett stort antal studenter har under årens lopp genomfört sina avslutande egna arbeten (kandidat- och masterarbeten) eller genomfört praktik (internship) inom SKANDULV och flera av dessa arbeten har legat till grund för kommande vetenskapliga publikationer.



Figur 1.1. Schematisk bild över viktiga händelser såsom start av olika projekt (grön), start av olika forskningsområden (blå) och några av de första publicerade resultaten från de olika forskningsområdena (lila) inom SKANDULV från starten 1998 till 2025.



Figur 1.2. Fördelningen av 129 vetenskapliga publikationer i de ämnesområden som tas upp i denna rapport under perioden 2001-2025, producerade av personer verksamma inom SKANDULV. Siffrorna efter varje ämnesområde anger antalet publikationer inom respektive ämnesområde som även utgör olika kapitel i denna kunskapssammanställning.

Andra verksamheter

Sedan mer än 25 år tillbaka anordnar forskningsprojektet årligen det s.k. SKANDULV-mötet. Där träffas under tre dagar forskare, fältpersonal, studenter och personal vid olika förvaltande myndigheter och organisationer i Sverige, Norge, Finland, och under senare år även Danmark. Såväl forskare som förvaltare presenterar och tar del av de senaste forskningsresultaten och ges möjlighet att gemensamt diskutera frågor kopplade till både forskning och förvaltning av varg i Skandinavien. SKANDULV-mötet är en viktig arena för att främja dialog och kunskapsöverföring och för att påskynda att forskningsresultat omsätts i den praktiska förvaltningen.

Under 2023 anordnade SKANDULV den första internationella vargkonferensen i Europa (Wolves Across Borders) i Stockholm med nästan 300 deltagare från 32 länder. Konferensen blev mycket uppskattad och under 2025 hölls den andra konferensen i Nederländerna. Den tredje Wolves Across Borders konferensen är planerad att genomföras i Spanien 2028.

Under perioden 1998-2018 deltog forskare från SKANDULV i det årliga Vargsymposiet som initialt

hölls i Gillhov men senare flyttades till Vålådalen. Vid detta symposium presenterades regelbundet resultat från den pågående forskningen på varg av en eller flera forskare från projektet. Resultat från vargforskningen har också ofta presenterats på Naturvårdsverkets Viltkonferens. I Norge har forskningsresultat presenterats på den årliga "Nasjonal konferanse om rovvilt, beitedyr og samfunn" organiserad av Natur, Plan og Utvikling.

Under senare år har SKANDULV även medverkat till att sprida och tillgängliggöra forskningsresultat med hjälp av digitala tekniker. Till exempel har digitala animeringar avsedda att illustrera olika ekologiska processer producerats (<https://www.youtube.com/@SKANDULV>).

Under 2026 skedde lanseringen av fem korta filmer från projektet i syfte att informera allmänheten och nå nya intressenter med forskningen om den skandinaviska vargen. Under hela forskningsperioden har forskare inom SKANDULV även deltagit och ofta varit föredragshållare i ett mycket stort antal publika möten anordnade av olika myndigheter, lärosäten och intresseorganisationer. Utöver detta har ett stort antal grupper

från olika myndigheter och organisationer även besökt Grimsö forskningsstation, i utbildnings- syfte där forskare från projektet har föreläst och redovisat resultat från den pågående forskningen på varg i Skandinavien. Motsvarande har även

norska myndigheter och organisationer upprepade gånger besökt campus Evenstad vid Universitetet i Innlandet för att bli informerade om och diskutera forskningsresultat från SKANDULV. 🐾



FOTO: Tomas Lundquist/N

Kapitel 2: Storlek, utseende och avvikelser

Sammanfattning

- Vargen (*Canis lupus*) är ett stort rovdjur i hundfamiljen, med cirkumpolär utbredning på norra halvklotet. I Skandinavien tillhör den underarten *Canis lupus lupus*.
- Skandinaviska vuxna hanvargar väger i genomsnitt 47 kg och tikar 38 kg medan valpar under sin första vinter väger 32-38 kg.
- Vargar har ofta gulaktig päls, med en mörkare rygg och svart spets på svansen. Valpar är gråare och har mindre kontrasterad färgteckning.
- Hybridisering mellan varg och hund kan leda till variation i pälsfärg, särskilt svarta individer.
- Den höga inaveln i den skandinaviska populationen har lett till att sällsynta genetiska varianter, som delvis påverkar pälsfärg, blivit mer framträdande.

Vargens systematik

Vargen, med det vetenskapliga namnet *Canis lupus*, tillhör familjen Hunddjur (*Canidae*) inom däggdjursordningen Rovdjur (*Carnivora*). Vargen har en cirkumpolär (norra halvklotet) utbredning på norra halvklotet (figur 2.1). Den varg vi har i Skandinavien är alltså samma art som lever i kontinentala Europa, Asien och i Nordamerika (Ciucci m.fl. 2025). Närbesläktade arter är Nordamerikas prärievarg eller coyote (*Canis latrans*) samt de fyra arter av schakal som finns i Afrika och Mellanöstern, alla av släktet *Canis*. I USA finns också en liten population av den s.k. rödvargen (*Canis rufus*) vars systematiska status är oklar, men många anser den vara en hybrid mellan vanlig varg och prärievarg. Tamhunden härstammar direkt från varg och kan fortfarande betraktas som samma art, även om den har ett eget artnamn (*Canis familiaris*).

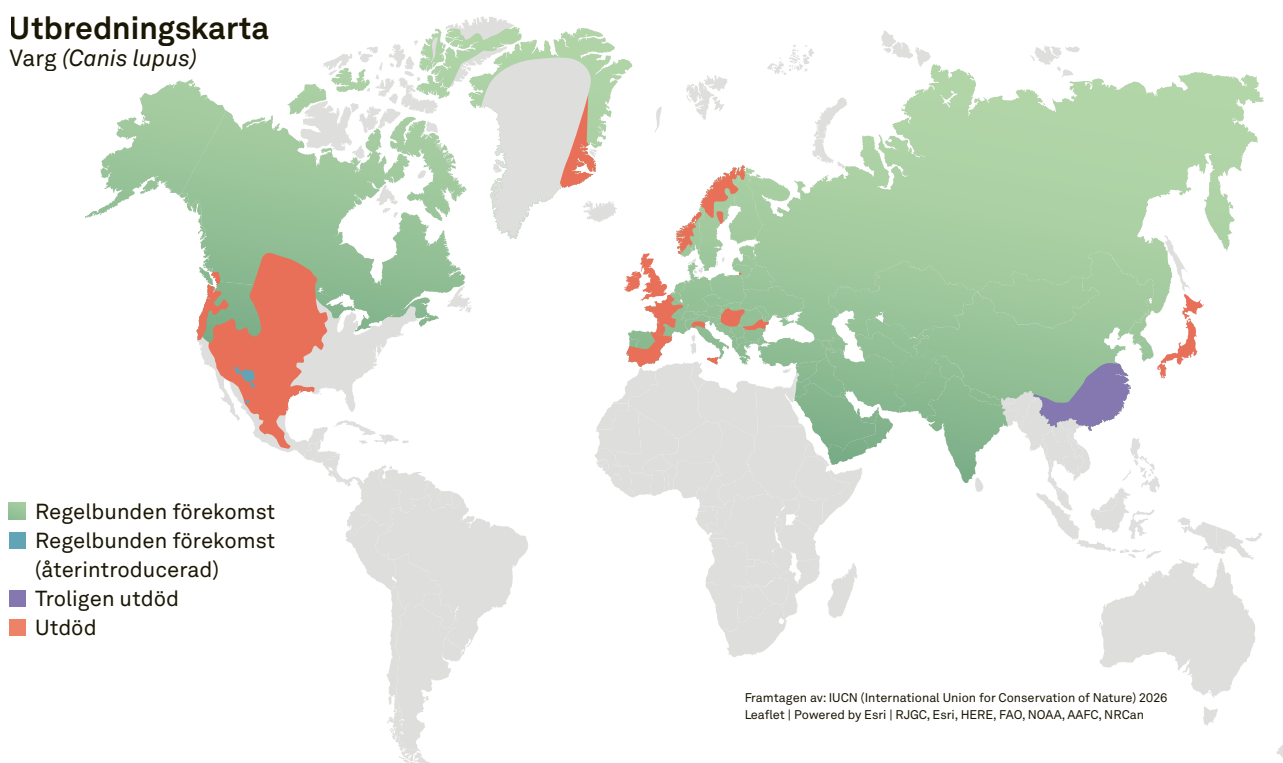
Vargen har av olika forskare indelats i ett varierande antal underarter, baserat på kroppsstorlek och pälsfärg, men karaktärer varierar både mellan och inom de olika underarterna (Mech and Boitani 2003). Kroppsvikten varierar mycket mellan vargar från olika delar av världen. De sydligaste underarterna är generellt mindre än de som lever längre norrut. I nordligaste Sibirien, nordligaste Kanada

och på Grönland är vargarna som regel vita. Svarta vargar är vanliga i Nordamerika men förekommer även sällsynt i Eurasien. Den skandinaviska vargen (såväl den nu vilda populationen, som den som fanns före återetableringen på 1980-talet) räknas till underarten *Canis lupus lupus*, som enligt modern systematik är den underart som förekommer i stora delar av Europa, Centralasien och Sibirien.

Vargen är den mest storvuxna arten inom familjen hunddjur och liknar en mycket stor och högbent hund, med lång kraftig nos, bred skalle, upprättstående något avrundade öron, grov hals, plan rygg och lång hängande buskig svans oftast med svart spets, långa ben som ser smala ut men med mycket stora och kraftiga tassar. Den har samma tanduppställning som tamhund i både över och underkäken (tre incisiver (framtänder)), en canintand (hörntand), samt sex kindtänder (molarer) men tänder och käkar är mycket kraftigare än hos hund. Vargen är generellt sett byggd för långa förflyttningar, huvudsakligen i trav och kan utan svårighet förflytta sig flera mil på några timmar. Data från GPS-försedda individer i Skandinavien visar att vargarna rör sig i medeltal ca 19 km per dygn under sommaren och 14 km per dygn under vintern, men upp till 54 km per dygn har dokumenterats (Björk m.fl. 2026).

Utbredningskarta

Varg (*Canis lupus*)



Figur 2.1. Geografisk utbredning av vargförekomst (*Canis lupus*) i världen baserat på IUCNs rödlista från 2026.

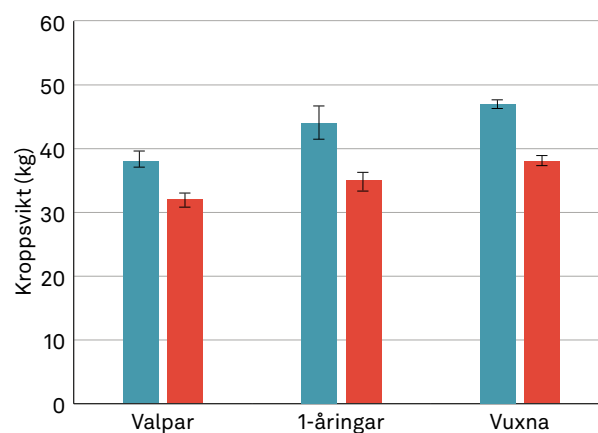
Kroppsvikt

En sammanställning av kroppsvikter hos vargar i Skandinavien mätt vid fångsttillfällen under vintern (huvudsakligen januari-februari) för perioden 1998-2024 visar att vuxna (> 2 år) hanar i genomsnitt vägde 47 kg, (min-max: 38-57) vilket var 23 % mer än vuxna tikar som vägde 38 kg (min-max: 27-46) (figur 2.2). Medelvikten hos ettåriga hanar var 44 kg (min-max: 33-52) respektive 34 kg (min-max: 31-39) för tikar, vilket var ca 8 % lägre än för vuxna vargar. Valpar av hankön vägde i genomsnitt 38 kg (min-max: 32-46) vid fångsttillfället (9-11 månader) medan tikvalpar vägde 32 kg (min-max: 23-42). Valpar uppnår därmed i genomsnitt ca 82 % av den vuxna vikten redan under sin första vinter.

Utseende och färgteckning

Följande text är till stora delar ett utdrag ur Viltskadecenters faktablad: "Den skandinaviska vargens utseende", av Aronson m.fl. 2012. Den skandinaviska vargen har ett relativt homogent utseende. Att bedöma storlek på en varg ute i fält kan ibland vara svårt, speciellt när man inte har

något föremål att relatera storleken till. Även färger kan vara svåra att värdera då de varierar efter ljusförhållandena vilket medför att samma individ kan upplevas skifta i färg vid olika tillfällen (bild 2.1).



Figur 2.2. Kroppsvikter (medel och 95 % KI) av sövda individer (n = 305) i den skandinaviska vargpopulationen från 1998 till 2024, i förhållande till åldersgrupper; vuxna (n = 185), 1-åringar (n = 29) och valpar (n = 91), samt uppdelat på tikar, röda staplar (n = 143) och hanar, blå staplar (n = 162).

Vuxna vargar

De flesta vuxna vargar i vinterpäls uppvisar en mer eller mindre utbredd gulaktig färgton (sand/beige/rostgul-färgad) speciellt på benen, men ofta även på kroppssidorna. Nedre delen av benen och tassarna kan dock hos vuxna vargar vara vita. Buken samt bröstet/bringan är ljusare, ofta vitaktiga. Ryggen, från manken till svansen, är mörkare grå eller svart. Det mörka på ryggen varierar i utsträckning och kan sträcka sig ned på halva kroppssidorna (bild 2.2).

Svansen hos de allra flesta vargar, oavsett ålder, har en svart spets, men hos enstaka djur kan den vara vit. Öronens baksidor är rostfärgade. På vuxna individer är huvudet kontrastrikt tecknat med ett rent vitt parti runt munnen och på kinden (bild 2.3). På avstånd framstår detta parti som den ljusaste delen på en varg. Kontrasten mot mörkare nosrygg och resterande del av huvudet är ofta tydlig med skarp gräns mellan det vita och mörka.

Valpar

Även om valpar under vintertid i genomsnitt är mindre än vuxna individer så kan valpar väga mer under sin första vinter än vuxna individer, varför vikt/storlek inte är något som kan användas för att säkert skilja vuxna djur från valpar vintertid. Den kanske tydligaste skillnaden i proportioner mellan vuxna och valpar är valparnas proportionellt större öron, men karaktären är ändå svårbedömd.

Under sin första vinter uppvisar många valpar en annorlunda färgteckning än vuxna vargar. Under goda observationsförhållanden kan sådana valpar urskiljas vid synobservationer i fält. Överlag är dessa valpar grå och mer kontrastlösa jämfört med vuxna vargar (bild 2.4). Helhetsintrycket är ett mörkare djur med avsaknad av gula toner. Kroppssidor, bog och lår är likaså gråfärgade och mörkare än hos vuxna, även om det hos både vuxna och valpar kan förekomma ett ljusare lodrätt parti bakom bogen. Vidare är buken mörk och gråaktig, ungefär som kroppssidor och rygg. Vuxna vargar har en ljusare, ofta vitaktig buk. Ryggen hos valpar är mörk/svartaktig. Även huvudteckningen är diffusare och mer kontrastlös, men grunddragen överensstämmer med vuxna individers utseende. Det ljusa partiet runt munnen och på kinden är ljust gråaktigt, inte rent vitt, och det ljusa är heller inte lika utbrett som hos vuxna vargar. Gränsen mellan det mörka och

det ljusa är också diffusare. Baksidan av öronen är rostfärgade som hos vuxna vargar. En varg med ett utseende som det ovan beskrivna är möjligt att åldersbestämma till en valp under sin första levnadsvinter. Alla valpar har dessutom en s.k. "valppäls" som skiljer sig lite i strukturen från de vuxna vargarnas päls. Detta är mest framträdande på nacke och manke i form av längre och glesare täckhår som ger pälsen ett spretigt utseende. Vidare har valpar en tillväxtzon på nedersta delen av frambenen, precis vid handleden. Den kan på nära håll ses som en utbuktning/knöl eller "svullnad". Denna karaktär försvinner gradvis vartefter valparna växer och är i princip inte längre synlig vid ett års ålder.

Variationen ifråga om pälsens färgteckning och mönstring är speciellt stor hos valpar, även om vuxna kan uppvisa en viss variation. Detta gör att valpar och vuxna ofta inte kan skiljas åt i fält. Vuxna vargar uppvisar alltid en kontrastrikt huvudteckning i kombination med ljusa kroppssidor/buk samt en mer eller mindre gulaktig – rostgul färgton på ben och flanker. Men även valpar kan ha detta utseende. De valpar som däremot har mörka kroppssidor/buk, diffus huvudteckning samt avsaknad av gula inslag i pälsen är dock möjliga att bestämma som valpar. Innan valparna får sin första vinterpäls (under sommaren och hösten) kan de vara mycket varierande i färgteckning och mönstring.

Ursprung och inavel påverkar avvikelser i pälsfärg

Genetiska processer, såsom genetisk drift och inavel, kan ibland forma fenotypiska (kroppsliga) egenskaper i små och isolerade populationer genom att underlätta förekomst och uttryck av sällsynta genetiska varianter. I Skandinavien har det rapporterats om vargar som uppvisar avvikande pälsfärg som kännetecknas av vita svansspetsar (s.k. hypopigmentering) och för vissa individer även större vita fläckar i pälsen (bild 2.5).

I en nyligen genomförd studie användes data på både pälsfärg (fotodokumentation) och genetik (SNP-genotypning) från ett stort antal individer i populationen för att undersöka förekomsten av avvikande pälsfärg genom att försöka koppla denna till det genetiska ursprunget och nedärvning mellan olika individer (Tabel Brovold 2025).

Analyserna visade att avvikande pälsfärg kan tillskrivas förekomsten av en specifik genetisk variant (MITF-genen) och är sannolikt kopplad till störningar hos de celler som producerar färgämnen, vilket leder till opigmenterade områden och förekomst av hypopigmentering. Ursprunget till denna genetiska variant kunde spåras tillbaka till den tredje grundaren av populationen, som reproducerade för första gången 1991, den s.k. Gillhovshanen. Alla avkommor till denna grundare var bärare av anlaget, medan genvarianten saknades hos det grundande paret (det s.k. Nyskogaparet) och deras avkommor. Detta anlag uppvisade en recessiv nedärvningsmodell, där kopior från båda föräldrarna krävdes för att avvikande pälsfärg

skulle komma till uttryck. Den höga inaveln identifierades som en viktig orsak till denna avvikelse och förekomst i populationen.

Förekomsten av avvikande pälsfärg i en liten och kraftigt inavlad population illustrerar hur minskad genetisk variation, till följd av genetisk drift och inavel, kan forma fenotypiska egenskaper genom att exponera sällsynta recessiva genetiska varianter. Dessa resultat belyser även vikten av genetisk övervakning av små och isolerade populationer, vilket kan ge ett ramverk för att koppla samman demografisk historia och genetiska mekanismer för att besvara frågor relaterade till genetik och bevarande av populationer.



FOTO: VSC/SKANDULV

Bild 2.1. Samma varg fotad samma dag under olika ljusförhållanden.



FOTO: VSC/SKANDULV

Bild 2.2. Sex olika vuxna vargar i vinterpäls. Jämfört med valpar är vuxna vargar mer kontrastrikt tecknade och har ofta en slående gulaktig färg på ben och kroppssidor.



FOTO: VSC/SKANDULV

Bild 2.3. Tre olika vuxna vargar i vinterpäl med typisk huvudteckning: rent vitt parti runt mun och på kinder, skarpt avgränsat mot resterande mörkare delar av huvudet.



FOTO: VSC/SKANDULV

Bild 2.4. Tre olika valpar med en färgteckning som inte ses hos vuxna vargar. Vargar som har detta utseende är under goda observationsförhållanden möjliga att åldersbestämma i fält.

Hybridisering med hund kan resultera i avvikande pälsfärg

En annan orsak till avvikelser i pälsfärg kan vara hybridisering med andra arter i familjen hunddjur, däribland tamhundar. Efter visuella observationer och bilder från viltkameror av svarta vargar (bild 2.6) i ett område i Södermanlands län (det s.k. Biereviret) under hösten 2017, fanns starka misstankar om att det skett hybridisering mellan hund och varg. Efter analyser av ett antal spillningsprover från samma område konstaterades det att det verkligen rörde sig om hybrider mellan hund och varg. Efter beslut om skyddsjakt på dessa individer avlivades totalt åtta vargar i samma område under vintern 2017/18. Samtliga individer analyserades för att fastställa genetisk identitet och utreda om hybridisering med hund, en eller flera generationer tillbaka, kunde påvisas med DNA från dessa

individer (Åkesson m.fl. 2018). Studien visade att två av individerna bedömdes som vuxna och var tidigare kända vargar (G137-17 och G74-17). De resterande sex individerna, alla bedömda som valpar av Statens Veterinärmedicinska Anstalt (SVA), visade tydliga indikationer på att vara första generationens hybrider mellan en hund av hankön och en varg av honkön. Resultaten visade även att modern till valparna var en varg (G74-17) född i reviret Vismen. Vilken hund som parat sig med vargtiken är fortfarande okänt. Obduktion av de skjutna individerna vid SVA visade att dessa hade varierande pälsfärg (bild 2.7a-c) och var i medelgott hull.

Ytterligare ett fall av hybridisering mellan hund och varg i Skandinavien konstaterades ha skett i det s.k. Mossreviret i Norge år 2000 (se kapitel 5 för mer information om detta fall). 🐾



Bild 2.5. Exempel på normal och avvikande pälsfärg hos skandinaviska vargar. Det finns avsevärd variation inom båda fenotypiska varianterna.



FOTO: Länsstyrelsen viltkamera

Bild 2.6. En av bilderna från länsstyrelsens viltkameror, sannolikt föreställande en av de sex varghybriderna (valpar) i området.



FOTO: SVA



Bild 2.7. Bilder på två av varghybriderna (övre bilderna) och på den vuxna vargtiken (modern, G74-17, undre bild) från undersökningen på SVA i december 2017.

Kapitel 3. Fångst och forskningsmetoder



Sammanfattning

- Fångst, märkning och provtagning av vargar har genomförts sedan 1998 och över 200 vargar har sövts och försetts med sändare.
- GPS-sändare ger detaljerad information om till exempel vargarnas rörelsemönster och revirutbredning. Nyare modeller av sändare kan även mäta detaljerade kropps rörelser.
- GPS-positioner kombineras med fältarbete för att studera vargarnas predationsmönster. Spillningsprover analyseras för att få information om diet, inklusive mindre bytesdjur som inte alltid observeras vid fältarbete.
- Besök vid aktiva lyor görs när valparna är ca tre veckor gamla för att bland annat få data på kullstorlek.
- Genetiska analyser kartlägger vargpopulationens släktskap och inavelsnivå, vilket är viktigt för att förstå populationens genetiska status men utgör även ett viktigt verktyg vid inventering.
- Döda vargar obduceras för att undersöka sjukdomar, parasiter och missbildningar. Dessa data kompletterar den övergripande forskningen om vargens ekologi och bevarandestatus.

Fångst av varg

Fångst, märkning och provtagning av vilda vargar har genomförts åren 1998-2024 i SKANDULVs regi och omfattar totalt 168 olika vargindivider (bild 3.1). Utöver dessa forskningsmärkta vargar har förvaltande myndigheter i Sverige (Naturvårdsverket) och Norge (Miljødirektoratet) fångat och försett ytterligare 53 individer med sändare. I dessa fall har frågeställningen primärt varit kopplad till förvaltningsrelaterade frågor till exempel flytt av genetiskt viktiga individer eller att kartlägga vargrevirens utbredning. Av de 221 sövda individerna har 215 försetts med sändare av olika modeller under denna period. Utöver detta har flera av de sändarförsedda vargarna återfångats en till fyra gånger och sändaren har antingen bytts ut till en ny eller tagits av från vargen, vilket resulterat i totalt 312 sövningar.



FOTO: Marianne Linder

Bild 3.1. Sövning av Ulriksbergshanan 2004 från helikopter.

Provtagning av sövda vargar

Metodiken vid fångst, märkning och provtagning följer det biomedicinska protokoll som utformats av Arnemo och Evans (2012, 2017). Fångsten sker uteslutande med hjälp av helikopter och bedövningsgevär, på samma sätt som när man förser andra större däggdjur med sändare. Förutom sändare försetts samtliga sövda vargar med ett elektroniskt läsbart mikrochip för identifiering av individen vid ommärkning eller vid obduktion av döda individer som tappat sin sändare. I de fallen gör den automatiska utlösningmekanismen (s.k. drop off-funktion)

att sändaren faller av vargen. Vid sövningen tas även ett antal morfologiska mått, vargens vikt samt ett antal blodprov för DNA-analys och för undersökning av förekomst av antikroppar och blodkemi. Eventuella skador registreras och individens tandstatus och allmänna hälsostatus bedöms. Från att vargen är sövd, till att all mätning och provtagning samt montering av sändare är genomförd, tar det en till två timmar. Därefter får vargen vakna upp vilket kan ta ytterligare några timmar innan den själv lämnar märkningsplatsen.



FOTO: SKANDULV

Bild 3.2. Fyra olika typer av vargsändare. Till vänster den äldre typen av VHF-sändare och de tre till höger är olika typer av GPS-sändare.

Olika modeller av sändarhalsband

Under de första åren från 1998 fram till 2001 användes uteslutande den äldre typen av sändare som bygger på s.k. VHF-teknik d.v.s. sändare som kontinuerligt skickar ut signaler som kan pejlats med olika typer av mottagare kopplad till en antenn. Denna teknik är mycket arbetskrävande eftersom man behöver vara inom fem till tio km från djuret för att kunna motta signaler och dess riktning från sändaren. Detta bör göras från minst tre olika platser (triangulering), för att få en ungefärlig position på individen.

Från och med 2002 fasades VHF-halsbanden ut och istället började GPS-halsband att användas (bild 3.2). Dessa tar emot signaler från satelliter och beräknar sedan sin egen position med hög noggrannhet enligt ett förvalt tidsschema. Positionerna skickas via GSM-nätet eller satelliter till en dataserver, där informationen lagras och kan hanteras av behörig personal (WRAM, SLU).

Teknikutvecklingen av sändarhalsband har fortsatt kontinuerligt och idag finns möjligheter att förse halsbandet med teknik som med hög precision registrerar djurets kroppsrörelser i olika riktningar (s.k. accelerometer). Vissa sändare kan också automatiskt ändra positioneringsfrekvens när vargen är nära en annan sändare av samma typ, (s.k. proximity-funktion), som antingen kan sitta i ett halsband på ett annat djur (t.ex. andra vargar, bytesdjur eller andra rovdjur) eller vara fast monterad vid en specifik plats. Andra tillval på sändaren kan vara upptagning av både ljud (mikrofon) och bild (kamera) i korta sekvenser. Den första kamera-sändaren applicerades på en vild varg under vintern 2025-26.

Vilken information får man från sändarna?

Märkning av vilda vargar med olika modeller av sändare har visat sig utgöra ett viktigt verktyg för studier av artens biologi och funktion i ekosystemet, men kan även vara en stor hjälp för myndigheter i förvaltningen. För vargpopulationen i Skandinavien bidrar märkning med sändare till att få information om utbredning av olika revir till den årliga inventeringen av vargpopulationen. Utvandrings- och spridningsmönster kan studeras i detalj med den nya modellen av GPS-GSM/

satellitsändare och därmed användas för att göra prognoser om framtida etableringsmönster.

Aktivitetsmönster, val av habitat och olika individers beteende i relation till mänskliga aktiviteter är också områden som kan belysas genom information från GPS-sändare. Sändarna ger även detaljerad information om vargens rörelser vilket kan användas för att studera deras predationsmönster, såsom val av bytesdjur och hur ofta större bytesdjur dödas. I kombination med annan information kan det användas för att beräkna vargens inverkan på bytesstammarna. Utöver detta kan sändarna ge information om reproduktion (kullstorlek, val av plats för lyor), dödlighet och dödsorsaker genom att sändarna även meddelar när en individ har dött (s.k. mortalitetsfunktion).

Data från den s.k. accelerometern i halsbandet som registrerar vargens nackrörelser i tre riktningar flera gånger per sekund, kan användas för att klassificera vargens beteende (Lorand m.fl. 2025). För att göra detta har vargar filmats med samma typ av halsband i fångenskap och därefter matchat beteendet med accelerometerdata som mätts samtidigt. Detta har gjort det möjligt att utveckla en algoritm som nu kan användas för att tolka vilda vargars beteende. Accelerometerdata kan också användas för att beräkna vargars energiförbrukning under förflyttning.



FOTO: Åke Aronson

Besök vid aktiva lyor

Utöver sövningar av vuxna vargar från helikopter, genomförs även besök vid aktiva lyor där platsen för lyan lokaliseras med hjälp av GPS-sändare på någon av de vuxna reproducerande vargarna. Under besöket vid lyan avlägsnar sig de vuxna individerna normalt några km om de är vid lyan vid besöket. Valparna räknas, könsbestäms, vägs och mäts, och ett mikrochip placeras under huden i nackregionen. Slutligen tas ett DNA-prov genom att saliv topsas i munnen. Tiden för besöket vid lyan tar normalt ca en timme. Efter besöket återvänder de vuxna vargarna normalt inom ca 4-6 timmar och flyttar då valparna till en ny lyeplats.



FOTO: SKANDULV



FOTO: SKANDULV

Bild 3.3. Spårning av varg, med eller utan sändare på snö är en viktig metod för att i detalj kunna studera vargarnas beteende (övre bild). Krafsmarkeringar visar att detta är ett revirmarkerande par (undre bild).

Spårning på snö

Sändarna utgör grunden för den forskning som har bedrivits på vilda större däggdjur. Information från sändarna kan även kombineras med spårningar av de sändarförsedda djuren på snö under vintern, vilket ger detaljkunskap om vargarnas beteende, t.ex. val av viloplatser, nyttjande av vägar, hur ofta jaktförsök görs på bytesdjur och andelen av dessa som lyckas (bild 3.3).

Studier av vargarnas predation

Sök efter slagna bytesdjur på GPS-kluster

En stor del av forskningen på varg i Skandinavien har fokuserat på att studera vargarnas predationsmönster och vilka faktorer som påverkar detta. Den huvudsakliga metoden för detta är att under vissa studieperioder kombinera en mer intensiv GPS-positionering, oftast en position per timme under vintern och halvtimmespositioner på sommaren, med kontroller av dessa positioner i fält (Sand m.fl. 2005, Zimmermann m.fl. 2007, Merrill m.fl. 2010).

Under fältarbetet söker man efter olika typer av kadaver, delar av kadaver eller spår (vintertid) som kan indikera att det har skett en dödande attack på ett bytesdjur eller att vargen har uppehållit sig vid kadaverrester från bytesdjur som den inte själv har dödat. Studier under vinterperioden, som oftast sker på snö, ger dessutom möjlighet att spåra vargarna mellan GPS-positionerna vilket ökar möjligheten att hitta slagna bytesdjur (bild 3.4). Vid studier under sommar och höst används oftast en hund (i band) i samband med kontroll av positioner i fält, något som visat sig vara mycket effektivt för att finna platser med endast delar av bytesdjur och blod efter vargdödade mindre bytesdjur.



Bild 3.4. Vargslaget älgkadaver funnet under en predationsstudie.

FOTO: SKANDULV

Styrkan i denna GPS-metodik är att man hittar så gott som samtliga vargdödade större bytesdjur (klövdjur) och att man vintertid kan verifiera att dessa är vargdödade genom olika typer av spår och typen av blödning från bytesdjuren på fyndplatsen. Denna metod skapar dessutom förutsättningar att tidsbestämma när själva dödandet skedde genom att koppla den aktuella platsen till den registrerade tidpunkten för besöket av vargarna. En svaghet är att man sannolikt missar en del mindre bytesdjur som konsumeras helt och hållet och/eller att man inte med säkerhet kan avgöra dödsorsaken för dessa. För att kunna få en rättvis bild av vargens predation på mindre bytesdjur än klövdjur, behöver man istället använda sig av en alternativ metod som bygger på att man analyserar innehållet i spillningar som hittas i samband med spårningar eller vid kontroll av GPS-positioner i fält under studieperioden (se nedan).

Insamling av spillningar och analys av diet

Åren 2018-2022 utvecklades inom SKANDULV en molekylär metod för identifiering av bytesdjur i vargspillning med hjälp av flera artspecifika markörer (DNA) för totalt 18 olika arter som t.ex. klövdjur, tamdjur, mindre däggdjur, skogsfåglar och andra rovdjur (Di Bernardi m.fl. 2021). Den experimentella utvärderingen av metoden genomfördes med utfodringsförsök där vargar i fångenskap (Vildriket, före detta Järvzoo) utfodrades med en känd diet av olika arter av klövdjur. Sedan samlades vargarnas spillningar in och analyserades i syfte att optimera metoden för att kunna påvisa vilken bytesart som hade gett upphov till spillningen (Di Bernardi m.fl. 2023). Denna metod har sedan använts för att från ett stort antal spillningar insamlade i hela Sverige, kunna visa vilka olika bytesdjur vargarna har konsumerat. Metoden är i nuläget ett viktigt komplement till predationsstudier i fält med hjälp av GPS-sändare genom att denna metodik även fångar upp mindre bytesdjur som vargarna konsumerat och som sannolikt underskattas vid studier av deras predation med hjälp av sändarförsedda individer. En begränsning med denna metod är att den inte kan skilja på om bytesdjuret dödade av vargen eller om bytesdjuret dött av andra orsaker, innan vargen ätit av

det. Det finns i nuläget inte heller någon metod för att översätta förekomster av bytesdjur i spillningar till antalet vargdödade bytesdjur.

Spillningsinventering

För att få ett mått på klövviltpopulationernas (älg, kronhjort, dovhjort och rådjur) inbördes täthet i de vargrevir där vi även har genomfört predationsstudier, så använder vi s.k. spillningsinventering. Detta innebär att man under våren räknar antalet färskas (producerade efter senaste lövfällning hösten före) spillningshögar på provytor som systematiskt läggs ut längs sidorna på 1x1 km stora kvadrater. Med information om antal spillningshögar som olika arter av klövvilt producerar i genomsnitt per vinterdygn, kombinerat med studieperiodens längd, kan också klövviltpopulationens medeltäthet under vintern beräknas.

Viltkameror

I forskningen på varg har vi även använt olika typer av viltkameror som oftast har monterats vid kadaver från vargslagna bytesdjur eller vid slaktrester från älgjakten. På detta sätt kan man få kunskap om hur ofta vargarna återbesöker slagna bytesdjur samt vilka andra arter som nyttjar dessa kadaver.

Döda och obducerade vargar

Även om den största delen av kunskapen kommer från sändarförsedda vargar så kan information från omärkta individer som återfunnits döda, utgöra ytterligare en viktig informationskälla för forskningen t.ex. med hjälp av olika analyser vid Statens Veterinärmedicinska Anstalt (SVA) och Naturhistoriska Riksmuseet (NRM). Vid obduktion av döda vargar tas en mängd prover för att undersöka hälsostatus och eventuella sjukdomar, förekomst av parasiter eller olika typer av missbildningar (bild 3.5). Kunskap om vargarnas reproduktionsbiologi kan också erhållas genom att undersöka olika delar av deras reproduktionsorgan.



FOTO: SVA t.v. och Åke Grankvist t.h.

Bild 3.5. Samtliga döda vargar obduceras vid Statens Veterinärmedicinska Anstalt (SVA) i Sverige eller vid Norsk institutt for naturforskning (NINA) i Norge. Vargarna vägs, mäts och provtas och undersökning av kroppen och olika organ genomförs.

Genetiska analyser

Material (vävnad, hår, blod) för genetiska analyser har samlats in från vilda vargar i samband med fångst. Kompletterande material har också samlats in från fallvilt, d.v.s. döda vargar som har inkommit till SVA i Sverige och NINA i Norge. En annan viktig källa för genetiskt material är spillningar, löpblod och urin insamlade i fält under den årliga varginventeringen. Även hår samt saliv från vargdödade tamdjur kan användas för genetiska analyser.

Analysen har utförts vid Lunds universitet, Uppsala universitet, Sveriges lantbruksuniversitet Grimsö forskningsstation och vid NINA (bild 3.6). Ekologisk information från radiomärkta individer har kunnat kopplas mot genetisk information för

att i detalj studera spridning, släktskap, härkomst, inavelsgrad samt effekter av inavel på demografiska parametrar (Vila m.fl. 2003b, Liberg m.fl. 2005, Bensch m.fl. 2006, Åkesson m.fl. 2016, Wikenros m.fl. 2021, Auclair m.fl. 2026). Både demografisk och genetisk information är avgörande parametrar i arbetet med att bygga populationsmodeller som kan användas för att göra prognoser för populationens framtida utveckling samt riskbedömningar av populationens livskraft under olika förvaltningsstrategier. DNA-bestämning av individer har dessutom varit ett ovärderligt verktyg vid den årliga varginventeringen och skattningen av populationens storlek. För en närmare beskrivning av genetiska metoder och terminologi hänvisas till kapitel 5. 🐾

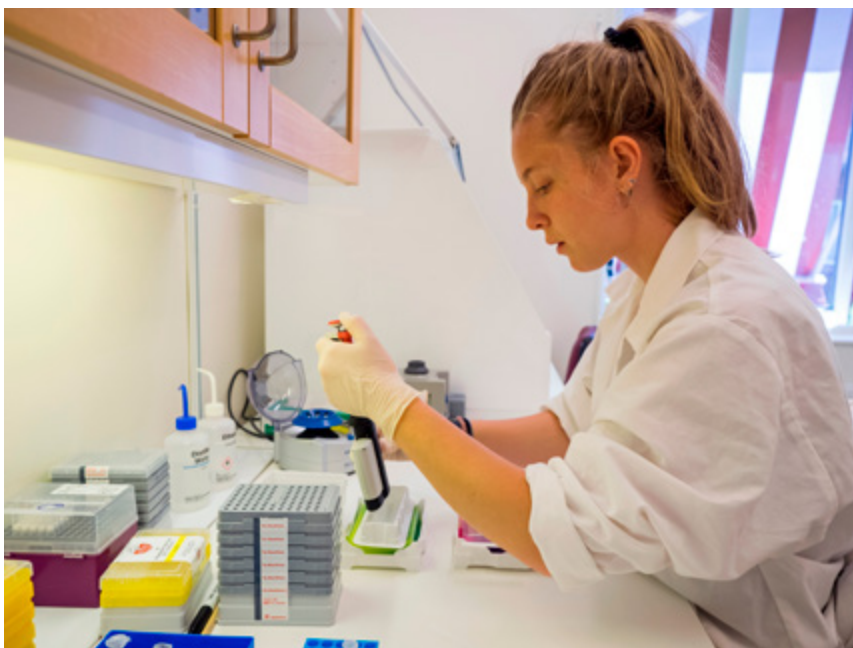


FOTO: SKANDULV

Bild 3.6. Analyser av genetiskt material från varg i laboratorium genomförs genom att först extrahera DNA (t.v.), och därefter följer identifiering av individer och kön genom s.k. PCR-analys (t.h.).

Kapitel 4. Inventering



Sammanfattning

- Inventering av vargpopulationen i Skandinavien har genomförts årligen sedan 1978 baserat på snöspårning. Efter 1998 har det vid olika tidpunkter tillkommit kompletterande metoder, såsom DNA-prover, VHF/GPS-sändare och viltkameror.
- DNA-analys är ett viktigt verktyg för genetisk identifiering av individer och revirtillhörighet och bygger till stor del på insamling av s.k. icke-invasiva prover som spillning, urin och saliv från vargar.
- Inventeringen genomförs gemensamt av myndigheter och allmänheten i både Sverige och Norge med data som sammanställs i en gemensam databas, Rovbase.
- Årliga rapporter från inventeringen publiceras och datat används för att uppskatta populationens storlek och utbredning, samt för att följa förändringar över tid.
- Resultaten används för att sätta mål för förvaltning och för att utvärdera om dessa mål uppnås.

För många vilda populationer av större däggdjur sker en övervakning av populationernas storlek och utbredning genom att man använder olika typer av inventeringsmetodik. Vilken teknik som används beror till stor del på den fysiska miljön som arter lever i, artens beteende och sociala struktur, vilka inventeringstekniker som finns utvecklade för respektive art samt på förvaltningens behov och ekonomiska resurser. Under de senaste årtiondena har det skett en snabb utveckling av olika inventeringsmetoder där DNA-identifiering av individer från olika typer av prover är ett mycket kraftfullt

verktyg för att skatta populationens storlek.

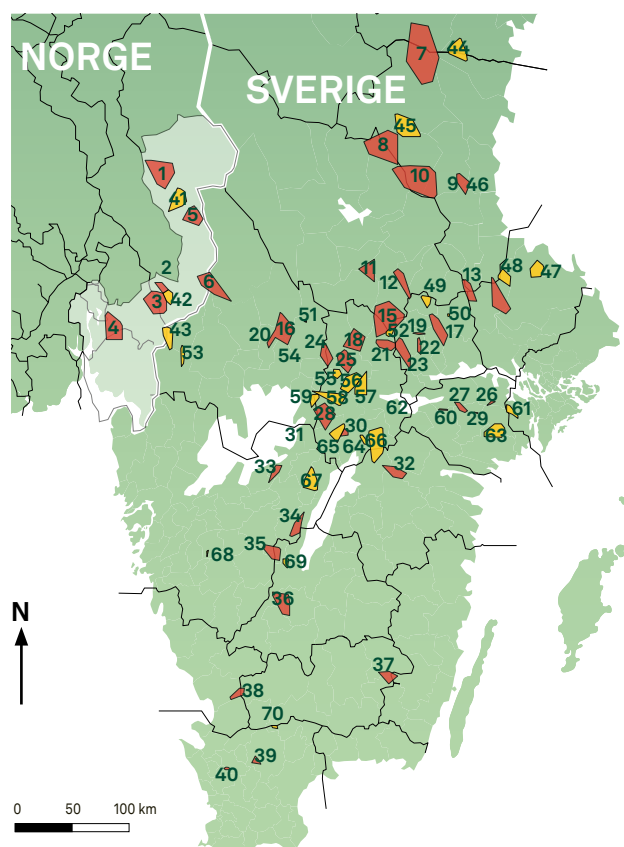
Parallellt har det även skett en utveckling av statistiska metoder som kan appliceras och som kan dra nytta av den stora mängd information som kommer från både prover och själva arbetsinsatsen att samla in dessa prover i fält. Övervakningen av vargpopulationen i Skandinavien är ett bra exempel på hur utvecklingen och integreringen av olika typer av metoder har implementerats och kan användas för att skatta populationens storlek och utbredning med hög precision.

Spårning på snö och insamling av prover

Vargstammen i Sverige och Norge utgör en gemensam skandinavisk population med utbredning över riksgårnsen. Inventeringar av varg genomförs varje vinter (1 oktober – 31 mars) över hela den skandinaviska halvön i både Sverige och Norge sedan vintern 1978 (Wabakken m.fl. 2001). Från inventeringssäsongen 1998/99 kunde även radiotelemetri komplettera inventeringsresultaten och 2001/02 blev DNA-analyser en viktig informationskälla till det släktträd som då kunde utvecklas (Wabakken m.fl. 2001, Liberg m.fl. 2005, 2012a). Så kallade icke-invasiva provtagningstekniker (t.ex. prover från spillning, urin, hår och saliv) har blivit alltmer användbara för att effektivt övervaka en betydande andel av individerna och särskilja olika revir i populationen. Antalet analyserade DNA-prover ökade markant under de första tio åren på 2000-talet. Under senare tid har även s.k. viltkameror blivit ett viktigt verktyg i inventeringen för att fastställa förekomst av vargrevir och föryngringar.

Gemensam rapportering

Från och med inventeringssäsongen 1998/99 har inventeringsresultaten summerats i en gemensam skandinavisk inventeringsrapport (jfr Aronson m.fl. 1999, Svensson m.fl. 2025). Rapporterna redovisar resultaten från inventering av varg i form av populationsuppskattningar för den skandinaviska populationen i sin helhet samt separat för den svenska, respektive norska delen av populationen (www.slu.se/viltskadecenter, www.rovdata.no/). Resultaten redovisas utifrån gemensamma inventeringskriterier (www.naturvardsverket.se) som används i Sverige och Norge. Gemensamt för de två länderna är också användandet av samma databas (Rovbase: www.rovbase.se, www.rovbase.no) för registrering av inventeringsdata och ett gemensamt rapporteringssystem för allmänheten (www.skandobs.se). Målet är att inventeringen görs på samma sätt i båda länderna med gemensam rapportering och presentation av resultaten. Det medför att resultaten är jämförbara mellan år för hela den skandinaviska vargpopulationen samt mellan olika delar av Sverige och Norge (figur 4.1).



SLU Viltskadecenter/Universitet i Innlandet 2024-25

1. Julussa	26. Axsjön	50. Myggsjön
2. Disenå	27. Ulva	51. Bastkullen
3. Setten	28. Vargavidderna	52. Passboberget
4. Østmarka	29. Ösjö	53. Glaskogen
5. Kynna	30. Tiveden	54. Forshaga
6. Kymmen	31. Hjortemossen	55. Gällsjöhöjden
7. Stagelåsen	32. Långbogen	56. Villingsberg
8. Loberget	33. Klyftamon	57. Tysslingen
9. Tönsen	34. Hökensås	58. Örvaremossen
10. Vitaspen	35. Brängen	59. Uppsjön
11. Tansen	36. Mossjön	60. Svartsjön
12. Vargmossen	37. Kosta	61. Sjunda
13. Tinåset	38. Rammen	62. Kilsmo
14. Siggefora	39. Svalemosse	63. Kottsjön
15. Snösjön	40. Söderåsen	64. Mariedamm
16. Forshyttan	41. Risberget-Ulvåa	65. Tiveden 6
17. Hälleskogsbrännan	42. Mangen	66. Fågelmossen
18. Rombohöjden	43. Fjernshöjden	67. Viken
19. Kesberget	44. Ulvsjön	68. Madsjön
20. Björnhöjden	45. Råken	69. Bergaskogen
21. Mjuggsjön	46. Nyängsberget	70. Grims myr
22. Venabäcken	47. Florama	
23. Billingbo	48. Ingsjön	
24. Skarpen	49. Bredmossen	
25. Lillsjöbäcken		

Figur 4.1. Dokumenterade familjegrupper (röda polygoner 1-40) och revirmarkerande par (gula polygoner 41-70) av varg i Skandinavien under inventeringsperioden vintern 2024-2025. En polygon visar det område där revirmarkerande stationära vargar i familjegrupper eller par är dokumenterade i sina respektive revir under perioden 1 oktober-31 mars. Den ljusgröna ytan är den norska vargsonen, d.v.s. området där varg har tillåtelse att etablera sig i Norge. Från Svensson m.fl. 2025.

Länsstyrelserna i Sverige och Statens Naturoppsyn (SNO) i samarbete med Universitetet i Innlandet, Evenstad i Norge är ansvariga för att genomföra inventeringen i fält av varg i Skandinavien. Inventeringen genomförs i båda länderna i samarbete med allmänheten. Länsstyrelserna, samebyarna, Universitetet i Innlandet och SNO ansvarar även för att i fält kontrollera de rapporter om spår och andra observationer som rapporteras in och registreras, t.ex. snöspårningar och insamlade DNA-prover i Rovbase. Viltskadecenter vid Sveriges lantbruksuniversitet ansvarar på uppdrag av Naturvårdsverket för att kvalitetssäkra och sammanställa resultaten på nationell nivå i Sverige, medan Rovdata och Universitetet i Innlandet har motsvarande uppgift i Norge. Norges Miljø- och Biovitenskaplige universitet (NMBU) gör årligen en uppskattning av vargpopulationens storlek i antal individer baserat på en s.k. bayesiansk öppen rumslig fångst-återfångstmodell (Bischof m.fl. 2019, Milleret m.fl. 2025a).

Inventeringens primära mål i Skandinavien är att uppskatta populationsstorleken av varg. Det görs genom att dokumentera antalet revirmarkerande par och familjegrupper (flockar), genetiskt identifiera revirmarkerande vargar i dessa revir, samt att dokumentera vilka par som reproducerat sig på skandinavisk och nationell nivå samt per län och fylke. Utöver detta redovisas invandrade vargar från Finland/Ryssland och den skandinaviska vargpopulationens genetiska status beräknas varje år samt görs en uppdatering av släktträdet (Liberg m.fl. 2005, Åkesson m.fl. 2016, 2024a, b). I Sverige dokumenteras även vargförekomst per sameby vilket är ersättningsgrundande för berörda samebyar. I Norge räknas antalet vargar i familjegrupper och revirmarkerande par, men även ensamma vargar dokumenteras. Det kan vara både övriga stationära vargar eller icke-stationära, s.k. vandringsvargar. Dessa dokumenteras på spårsnö och från DNA-prover som samlats in och analyserats.

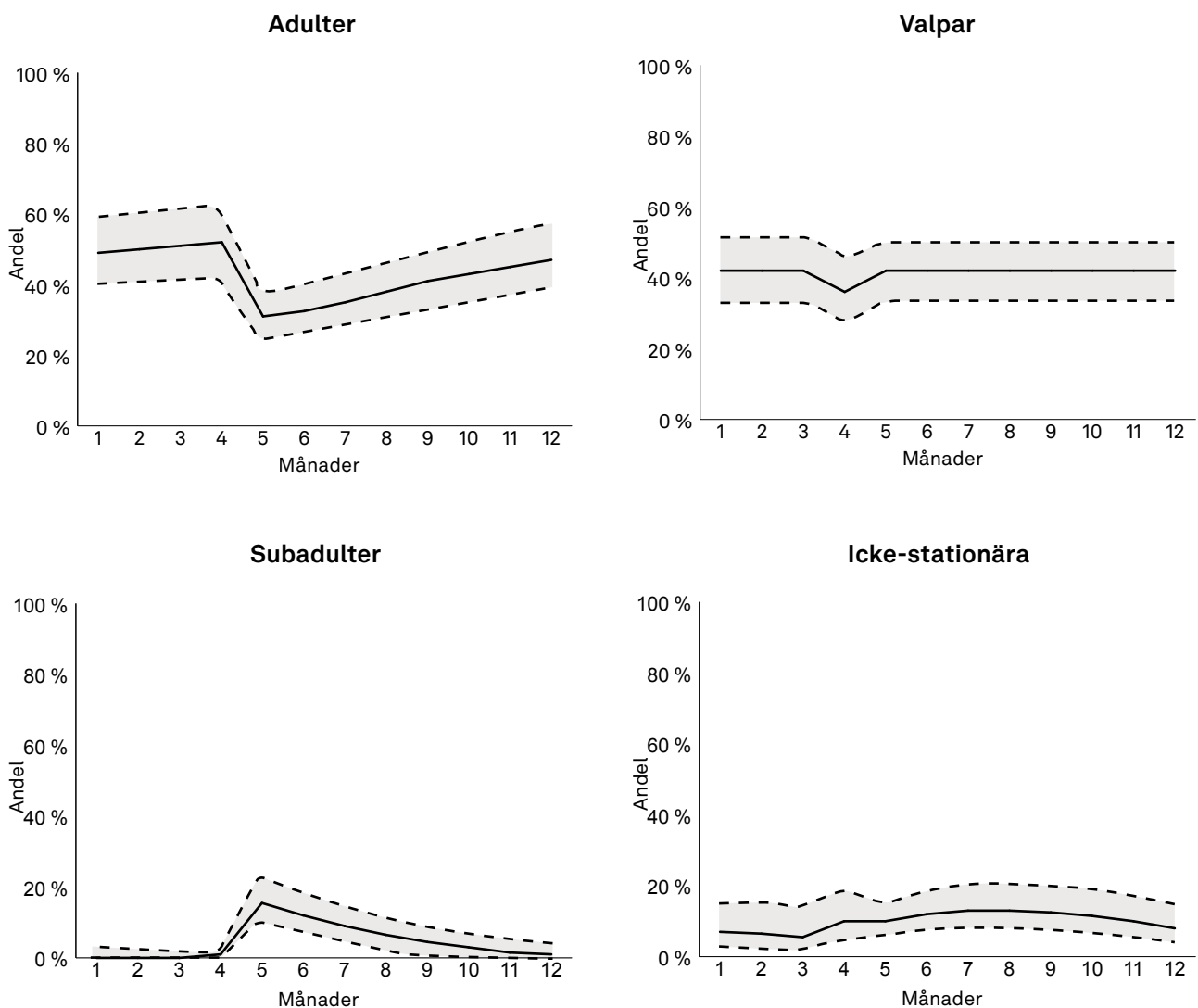
Med en familjegrupp avses minst tre vargar i sällskap, varav minst en varg som revirmarkerar regelbundet. Den vanligaste sammansättningen i en familjegrupp i Skandinavien är ett vargpar (föräldraparet) med årsvalpar men ibland finns även valpar från tidigare kullar kvar i gruppen, oftast ettårningar. Vanligtvis är det endast ett fåtal familjegrupper som inte har årsvalpar, utan endast

äldre valpar. Antalet familjegrupper under vintern är därför nära antalet valpkullar (föryngringar) som föddes under föregående vår. Under vinterperioden kan det dock finnas föryngringar som inte är en familjegrupp, t.ex. årsvalpar och/eller valpar från tidigare kullar utan föräldradjur kvar i reviret. Med ett revirmarkerande vargpar avses ett vargpar som inte åtföljs av årsvalpar eller äldre valpar.

Data som samlats in i fält används för att göra en beräkning av populationens storlek i antal individer. Hela populationen omfattar individer i familjegrupper och par, övriga stationära vargar samt vandringsvargar (Chapron m.fl. 2016). Huvuddelen (ca 85 %) av populationen utgörs dock av vargar i familjegrupper och par (figur 4.2). Då beräkningen av populationens storlek avser hela inventeringsperioden är även de vargar som dött under inventeringsperioden inkluderade i siffran. Den skandinaviska populationens storlek och den del av populationen som är i Sverige beräknas genom att antalet dokumenterade föryngringar multipliceras med en omräkningsfaktor som i detta fall är 10 samt med tillhörande osäkerhet (konfidensintervall). Metoden, som finns beskriven i Svensson m.fl. (2014), är baserad på insamlad data under inventeringssäsongerna 2000/01-2002/03 och har sedan dess använts vid populationsuppskattningar både för varg i Skandinavien och separat för Sverige. De gränsöverskridande reviren fördelas vid summeringen av resultaten med hälften av varje revir till Sverige och hälften till Norge. Detta gäller även föryngringar i gränsrevir vid beräkning av populationens storlek (se kapitel 10 för diagram över populationsutvecklingen).

Vilka prover och information samlas in?

Inventeringen baseras på data från snöspårningar av varg samt insamling av prover för DNA-bestämning av art och individ. Prover som samlas in i fält kan utgöras av spillning, löpblod, och/eller urin från spårningar eller saliv från varg t.ex. vid angrepp på hundar eller tamboskap. Även prover (blod, vävnad) från döda och sövda vargar insamlas systematiskt och analyseras för fastställande av individ. En viktig del av inventeringen är att kontrollera rapporter från allmänheten om vargspår. Samtliga data från spårningar och analysresultat från insamlade DNA-prover läggs in i den gemensamma databasen Rovbase.



Figur 4.2. Inomårsvariation i den skandinaviska vargpopulationens ålders- och livsstadiestruktur angett som andel (%) av populationen som tillhör respektive livsstadie för adult, subadult, valpar och icke-stationära vargar. Den svarta heldragna linjen visar medelvärdet, och det grå området mellan de streckade linjerna markerar det 95-procentiga kredibilitetsintervallet. Från Chapron m.fl. 2016.

Skattning av populationens storlek och utbredning med fångst-återfångstmetodik

Sedan 2017 har Norges Miljø- og Biovitenskaplige universitet utvecklat statistiska metoder som möjliggör en populationsuppskattning av vargpopulationen med hjälp av de DNA-prover som samlas in i fält och analyseras inom ramen för den årliga inventeringen beskriven ovan. Utöver dessa prover används även data och resultat från andra informationskällor såsom t.ex. sökingsinsats i olika områden som registrerats i databasen Rovbase i Sverige och

Norge. Kärnan av det analytiska ramverket utgörs av en bayesiansk öppen rumslig fångst-återfångstmodell (OPSCR) (Bischof m.fl. 2019, 2020).

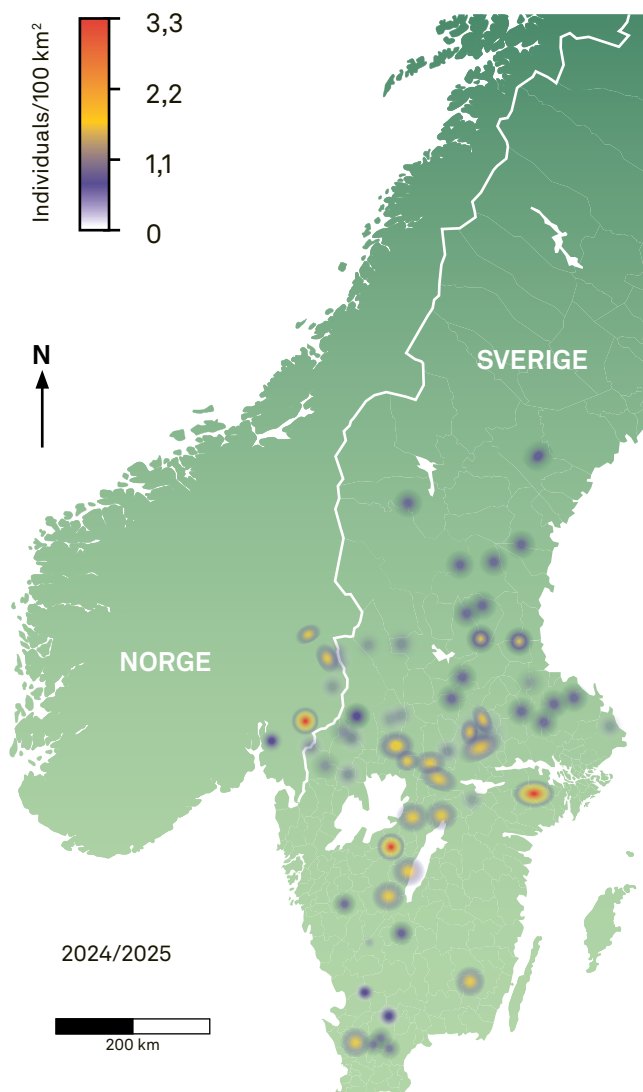
Dessa modeller använder den rumsliga och tidsmässiga informationen som finns i den upprepade genetiska identifieringen av individer för att uppskatta olika populationsparametrar, inklusive rumsliga skattningar av populationens storlek och andra parametrar. Tillvägagångssättet tar hänsyn till det faktum att alla individer i populationen inte kan identifieras och djurens rörelser d.v.s. det faktum att individer kan förekomma i flera förvaltningsenheter (län och fylken) eller länder. Förutom detta

och flera andra antaganden (Bischof m.fl. 2019) medför OPSCR-metoden möjligheten att kartlägga täthet, uppskatta överlevnad och rekrytering samt ge mått av osäkerhet för dessa skattningar (Bischof m.fl. 2019, 2020, Milleret m.fl. 2025a). Denna metod skattar antalet individer inom det huvudsakliga utbredningsområdet i Skandinavien (figur 4.3).

Utvärdering av inventeringen

En utvärdering av inventeringen av antalet familjegrupper och reproduktionstillfällen under elva inventeringssäsonger gjordes för åren 2005-2016 (Åkesson m.fl. 2022a). Under denna tidsperiod

räknades totalt 343 revir med familjegrupper och i 323 (94 %) av fallen hittades antingen ett par eller en familjegrupp i samma område som året innan. I 14 fall dokumenterades annan vargförekomst året innan och i endast sex fall saknades helt uppgifter om stationära vargar i området från året innan. Detta innebär att det sannolikt var få reproduktionstillfällen som kunde ha missats året innan ett revir med en familjegrupp först identifierades. Bland 328 reproduktionstillfällen som identifierades under studien, kunde 318 (97 %) verifieras inom ett år, medan resten uppdagades senare efter att avkommor identifierats från DNA. Detta innebär att det var få par som reproducerade sig och där avkommor inte kunde verifieras under den efterföljande inventeringsperioden från reproduktionstillfället. Sammantaget ger studien stöd för att denna metod att inventera vargar i Skandinavien ger tillförlitliga uppgifter om det årliga antalet familjegrupper och reproduktionstillfällen. Detta är en förutsättning för förvaltande myndigheter att kunna sätta specifika mål med avseende populationens storlek och utbredning och att i efterhand utvärdera om dessa mål är uppfyllda. 🐾



Figur 4.3. Vargtäthet baserad på individuella utnyttjandefördelningar i hela studieområdet i Skandinavien år 2024/25. Från Milleret m.fl. 2025a.

Kapitel 5. Genetik, inavel och immigration

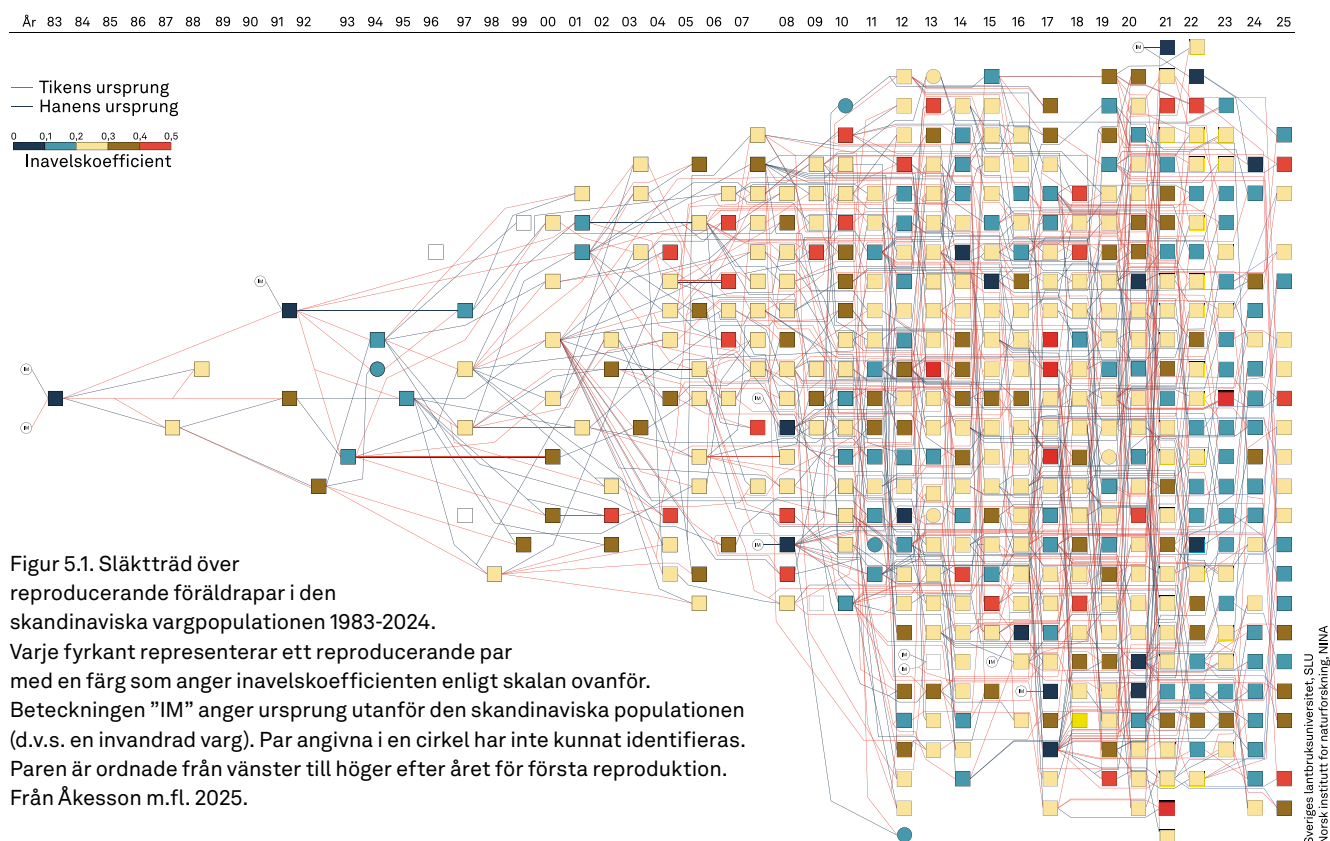
Sammanfattning

- Skandinavien har den mest omfattande genetiska kartläggningen av vargpopulationer i världen. Sedan 1983 har 3330 vargar fått genetisk identitet med föräldraskap identifierat för 99 % av dem. Detta har lett till ett nästan komplett släktträd för hela populationen, vilket uppdateras årligen.
- Den nuvarande skandinaviska vargpopulationen härstammar ursprungligen från tre invandrande vargar från Finland/Ryssland på 1980- och 90-talet.
- Invandringen har haft stor betydelse för att minska inavlen i populationen. Genom åren har invandrande vargar bidragit med högre reproduktionsframgång jämfört med avkommor till de ursprungliga grundarna.
- Populationen har hög inavel, vilket kan leda till genetiska problem som missbildningar, minskad reproduktionsframgång och lägre överlevnad.
- Det har förekommit två fall av hybridisering mellan varg och hund men genom den genetiska kartläggningen har man kunnat identifiera dessa.
- Mellan 2010 och 2025 har 44 finsk-ryska vargar dokumenterats i Skandinavien. De flesta av dem har inte lyckats reproducera sig, men de som gjort det har haft positiv inverkan på populationens genetiska status och tillväxt.
- För att säkerställa vargpopulationens långsiktiga överlevnad behöver det finnas ett kontinuerligt genflöde mellan den skandinaviska och den östliga populationen.

Den genetiska kartläggningen av den skandinaviska vargpopulationen är unik i ett internationellt forskningsperspektiv. Ingen annan studie på varg eller i övrigt på stora rovdjur i världen har en så omfattande kunskap om släktskapet mellan samtliga individer i populationen, som den i Skandinavien. Under perioden 1983 till och med april 2025 har 3330 vargar födda i Skandinavien getts en genetisk identitet. Föräldraskap och genealogi finns för 3293 vargar (99 %) d.v.s. båda föräldrarna och deras släktskap med andra individer har identifierats. Denna information finns samlad i ett så gott som komplett släktträd (eng. "pedigree") för hela populationen (figur 5.1). Släktträdet uppdateras varje år i samband med att den årliga inventeringsrapporten för varg i Skandinavien färdigställs.

Vi kan identifiera fyra faktorer/händelser som har varit viktiga för möjligheten att ta fram denna information:

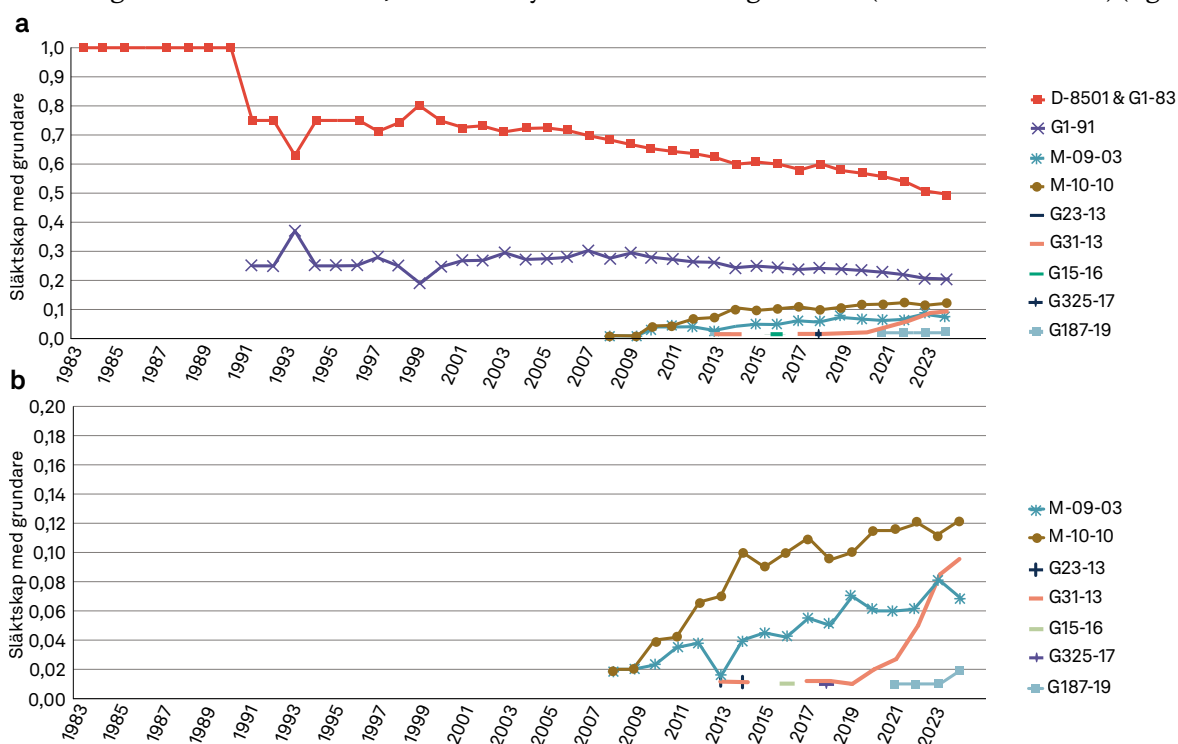
1. Vargen var funktionellt utrotad (inga reproduktioner) från Skandinavien i slutet av 1970-talet, vilket innebär att den nuvarande populationen nybildades genom invandring av tre individer från Finland/Ryssland under tidigt 1980- och 90-tal.
2. Det togs redan från början vävnadsprover (SVA, NRM) på alla döda vargar som återfanns när den nya populationen etablerade sig under 1980-talet.
3. En ny DNA-teknik gjorde det möjligt att identifiera föräldrar till funna individer.
4. Den genetiska sammansättningen hos alla reproducerande vargar i populationen gjorde det möjligt att rekonstruera ett omfattande släktträd redan 2002 (Liberg m.fl. 2005, 2024).



Figur 5.1. Släkttred över reproducerande föräldrapar i den skandinaviska vargpopulationen 1983-2024. Varje fyrkant representerar ett reproducerande par med en färg som anger inavelskoefficienten enligt skalan ovanför. Beteckningen "IM" anger ursprung utanför den skandinaviska populationen (d.v.s. en invandrad varg). Par angivna i en cirkel har inte kunnat identifieras. Paren är ordnade från vänster till höger efter året för första reproduktion. Från Åkesson m.fl. 2025.

Under denna tid hade populationen vuxit till ca 100 vargar som genetiskt härstammade från bara tre invandrande individer; det första paret i Nyskoga (1983) i norra Värmland och en hane i Gillhov (1991) i östra Jämtland. Sedan 2008 har ytterligare fyra invandrande vargar bidragit genetiskt till populationen. En hane i Galven/ Prästskogen från och med 2008, en hane i Kynna

(Norge) 2008, en tik i Tiveden 2013 samt en hane i norska Setten som reproducerade sig först 2021. Ända sedan hanen i Gillhov reproducerade sig har dessa immigranter visat sig bidra genetiskt i högre grad jämfört med andra reproducerande vargar i populationen. Detta beror delvis på en högre reproduktionsframgång för avkommor till immigranterna (Åkesson m.fl. 2016) (figur 5.2).



Figur 5.2. Det årliga relativa genetiska bidraget från (a) reproducerande immigranter och deras ättlingar mellan åren 1983 och 2024 med förtydligad illustration för de senaste sju immigranterna (b).

Det finns även indikationer på att grundarnas genetiska bidrag i populationen ökar även efter att deras avkommor slutat reproducera sig. Det beror på en högre reproduktionsframgång även för senare generationers ättlingar till immigranterna, vilket delvis kan förklaras av att par och familjegrupper med första generationens avkommor (F1:or) har fredats i större utsträckning i samband med jaktbeslut.

Det finns dock ytterligare tre immigranter som reproducerat sig i Skandinavien, vars avkommor inte har bidragit genetiskt till den nuvarande populationen. Det har dessutom sedan år 2000 fram till och med 2025 registrerats totalt 47 invandrade vargar som inte reproducerat sig i Skandinavien. Alla dessa har antingen bekräftats som döda eller är förmodat döda eller har återvänt till den finsk/ryska populationen.

Genetiskt ursprung

Under många år har både allmänhet och olika intressegrupper spekulerat kring ursprunget till den nuvarande skandinaviska populationen och i vilken utsträckning den bär på genetiskt material från hund som ett resultat av tidigare hybridisering. Sådana frågor har tidigare undersökts med hjälp av ett relativt begränsat antal genetiska markörer, men resultaten är likväl tydliga: Den skandinaviska vargpopulationen kan härledas tillbaka till ett fåtal immigranter, så kallade grundare, som visat sig ha finskt eller ryskt ursprung. Det finns ingen inblandning av hund under senare tid (Vila m.fl. 2003a). Dessa resultat bekräftades av en omfattande utredning om den skandinaviska vargpopulationens genetiska ursprung publicerad av en grupp forskare vid NTNU Vitenskapsmuseet (Trondheim, Norge) under 2021 (Stenøien m.fl. 2021). Dessa forskare fick i uppdrag att leda ett samarbete, som med hjälp av hela genomsekvenser undersökte de skandinaviska vargarnas ursprung och graden av hybridisering mellan hund och varg. Studien inkluderade insamlade prov från vargar i hela artens utbredningsområde under både modern och historisk tid, samt från olika hundraser.

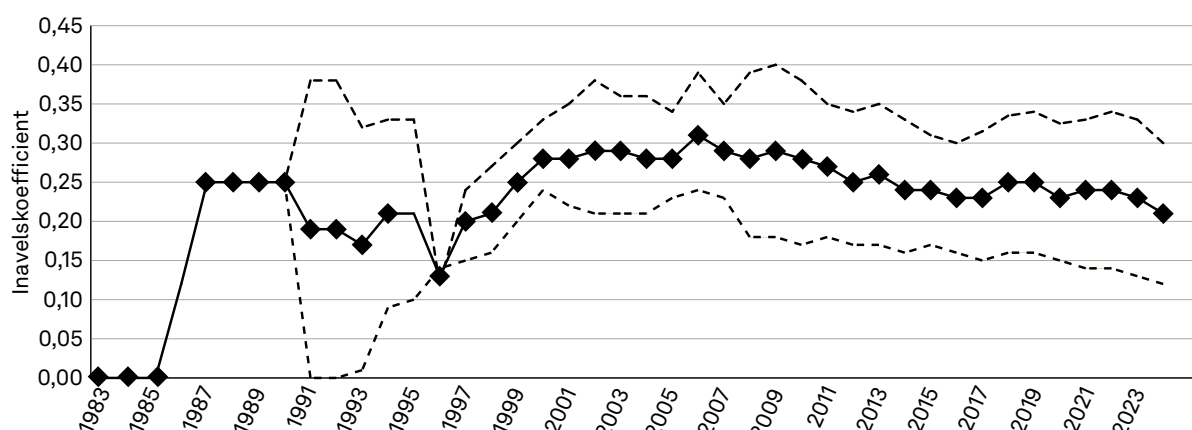
Resultaten visade att den norsk-svenska vargpopulationen genetiskt sett är mest lik den finska, närmare bestämt den delpopulation som idag

främst finns i sydvästra Finland. Man fann inte stöd för att den ursprungliga skandinaviska vargpopulationen, som utrotades någon gång före 1970, hade bidragit genetiskt till den nuvarande populationen. Däremot fann man att vissa vargar som fortfarande hålls i djurparker i Finland och Sverige var genetiskt mer lika den historiska populationen än den nuvarande populationen. Djurparker kan alltså ha den sista kvarlevan av denna nu utdöda population. Man fann också att moderna vargar i Skandinavien hade bland de lägsta nivåerna av inkorsade hund-specifika DNA-varianter jämfört med andra vargpopulationer i världen. Resultaten bekräftade också att den skandinaviska populationen är mer inavlad än vargar i många andra delar av världen. I ytterligare en studie av den genetiska härkomsten av vargar som invandrat till Skandinavien visar resultaten att de sannolikt har kommit från både Ryssland och Finland (Åkesson m.fl. 2022b).

Inavel i populationen

Den skandinaviska vargpopulationen fram till idag bär på DNA från endast två tikar och fem hanar. Med så få grundare finns risken att inavelseffekter fortsatt kommer påverka olika kroppsliga karaktärer hos vargarna. Därför är det viktigt att fler obesläktade vargar reproducerar sig i Skandinavien. Tack vare det kontinuerligt uppdaterade släktträdet har individernas inavel uppskattats med en koefficient som varierar från 0 (där föräldrar är obesläktade), 0,5 motsvarande till självbefruktnings eller tre generationers syskonparning, till 1 motsvarande avsaknaden av genetisk variation, d.v.s. genomgående homozygot arvsmassa motsvarande s.k. kloning. Exempelvis har avkommor från helsyskon med obesläktade föräldrar inavelskoefficienten 0,25.

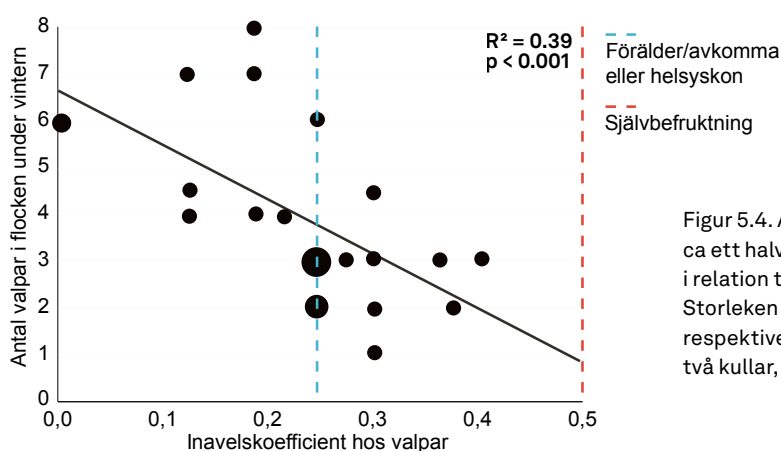
En kontinuerlig uppdatering av släktträdet skapar dessutom förutsättningar för att identifiera nya reproducerande immigranter. Den genomsnittliga inavelskoefficienten för valpar i familjegrupper var 0,21 under inventeringssäsongen 2024/25. Detta är det lägsta värdet sedan 2005 då det var 0,32 och minskningen beror på immigration under den senaste 20-årsperioden, samt en förvaltningsstrategi att skydda genetiskt viktiga individer i befintliga revir söder om renbetesområdet (figur 5.3).



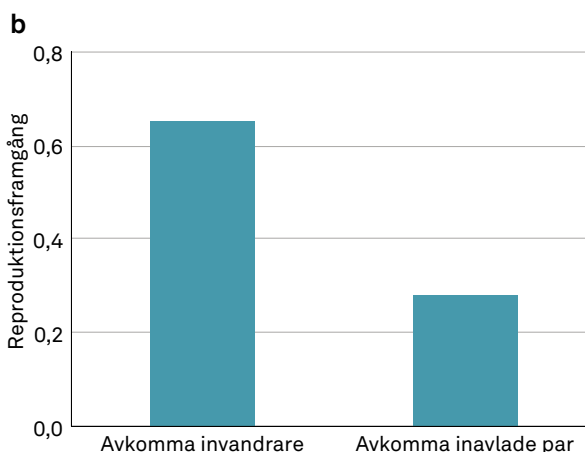
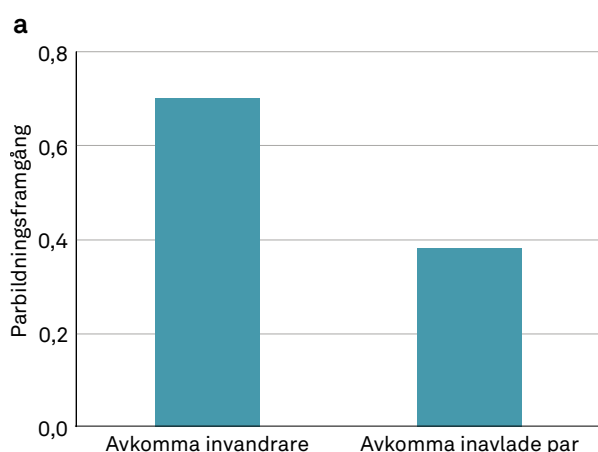
Figur 5.3. Den genomsnittliga inavelskoefficienten för reproducerande par under åren 1983 till 2024. Den heldragna linjen anger medelvärden och de streckade linjerna anger ett statistiskt konfidensintervall. Från Åkesson m.fl. 2025.

En konsekvens i en liten population med hög inavel är att individer löper risk att bära på ärftliga defekter och därmed drabbas av s.k. inavelsdepression, vilket har bekräftats i ett flertal studier av skandinaviska vargar. En analys av kullstorlek vid en ålder av 7-10 månader visade att denna minskade med ökad inavelsnivå (Liberg m.fl. 2005, figur 5.4). Frekvensen av missbildningar i skelettet hos den

skandinaviska vargpopulationen visar ett positivt samband med ökad inavel (Reikkönen m.fl. 2013). Det har även visats att individer med lägre inavel har lyckats reproducera sig i populationen i större utsträckning än de med högre inavelsgrad (Bench m.fl. 2006, Åkesson m.fl. 2016, figur 5.5) och att högre inavelsgrad är kopplad till senare ålder för första reproduktion för tikar (Wikenros m.fl. 2021).



Figur 5.4. Antalet valpar per kull under vintern (när valparna var ca ett halvår gamla) för förstagångsreproducerande vargpar, i relation till valparnas inavelskoefficient för respektive kull. Storleken på punkterna representerar provstorleken för respektive punkt (stor punkt = fyra kullar, mellanstor punkt = två kullar, liten punkt = en kull). Från Liberg m.fl. 2005.



Figur 5.5. Parbildnings- (a) och reproduktionsframgång (b) hos avkomor till invandrade individer samt avkomor från skandinaviska inavlade (inavelskoefficient > 0,25) par. Modifierad från Åkesson m.fl. 2016.

En annan studie visade att frekvensen av kryptorchism, vilket är en typ av missbildning som innebär att den ena eller båda testiklarna hos hanen ligger kvar i bukhålan i vuxen ålder i stället för att som i normalfallet, före könsmognaden ha flyttat ned i pungen, låg på ca nio procent i populationen (Smeds m.fl. 2024). Analyserna tydde på att denna karaktär är kopplad till ett stort antal olika gener men man fann inga bevis för att karaktären skulle vara kopplad till inavelsgraden mellan olika individer i populationen. Däremot fann man att missbildningen var associerad med X-kromosomen hos de undersökta hanarna d.v.s. att den är kopplad till den genetiska sammansättningen hos modern.

Hur kan inaveln minskas?

Det finns olika bedömningar bland forskare om hur stor invandring av obesläktade individer från närliggande populationer det krävs för att en liten population som den skandinaviska vargpopulationen ska förbli genetiskt livskraftig. En generell tumregel tycks dock vara att minst en ny obesläktad individ införlivas med populationen per generation. Generationstiden hos varg kan variera lite mellan olika populationer, beroende på bl.a. genomsnittlig livslängd och ålder vid könsmognad. Preliminära beräkningar visar att generationstiden hos vargar i den skandinaviska populationen ligger på omkring fyra år (Flagstad m.fl. under bearbetn.). Det skulle innebära att det i genomsnitt krävs att minst en ny obesläktad varg vart fjärde år ansluter sig till den befintliga populationen och reproducerar sig för att reducera inavelsnivån mot en ökad livskraft.

Sedan år 2008 har fyra reproducerande immigranter bidragit genetiskt till den nuvarande populationen, motsvarande i snitt ungefär en vart fjärde år. Effekten av dessa immigranter är att inaveln de senaste åren minskat, men fortfarande ligger på en högre nivå i förhållande till andra vargpopulationer i Europa (Hindrikson m.fl. 2017). En fortsatt kontinuerlig invandring kommer därför vara nödvändig

för att ytterligare reducera inavelsnivån i den skandinaviska vargpopulationen.

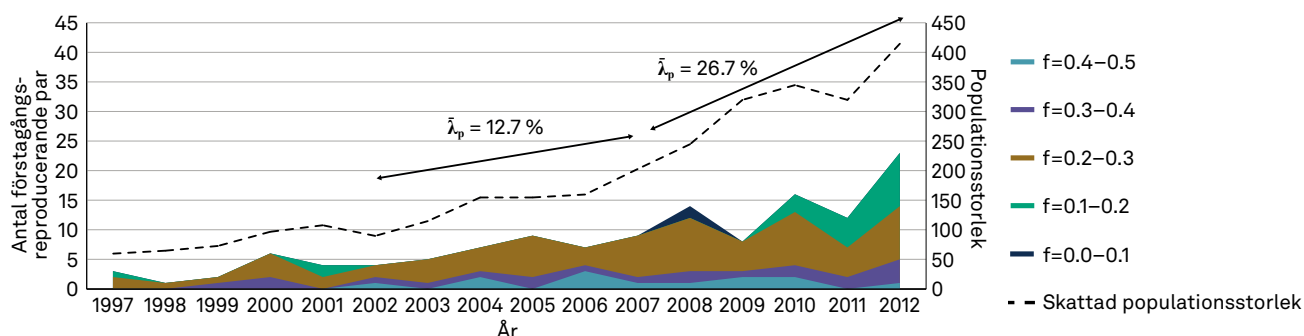
Positiva effekter av invandrare

De två invandrarna som kom till Skandinavien åren 2007/08 (Kynna- och Galven-hanarna) har haft en starkt positiv effekt på populationstillväxten (Åkesson m.fl. 2016). En undersökning av hur deras avkommor klarade sig i jämförelse med avkommor från de övriga samtida vargflockarna, visade att de valpar som föddes i de s.k. Kynna- och Galven-reviret var överlägsna i att både skaffa partners, etablera revir och lyckas producera valpar (figur 5.6), (Åkesson m.fl. 2016).

Upptäckt av hybrider mellan varg och hund

Den detaljerade genetiska kartläggningen av alla reproducerande individer i den skandinaviska vargpopulationen är av stort värde, även för frågeställningar som inte direkt har att göra med inaveln och dess konsekvenser. En sådan viktig aspekt är möjligheten att upptäcka förekomsten av hybrider mellan varg och hund (Vila m.fl. 2003a). Hunden som art härstammar direkt från varg och de två arterna kan även få fertila avkommor.

Förvaltningsmyndigheterna i Sverige och Norge är angelägna om att behålla vargpopulationen fri från inblandning av hund och det är därför viktigt att snabbt kunna identifiera samtliga fall av hybridförekomst. Med hjälp av de årliga genetiska analyserna har man kunnat konstatera hybridisering mellan varg och hund vid två tillfällen i den nuvarande skandinaviska vargpopulation. Det första inträffade i det s.k. Moss-reviret i södra Norge 1999 och den andra i det s.k. Bie-reviret i Södermanland 2017. I båda fallen gjordes lyckade försök att avliva alla hybridvalpar. Den årliga kartläggningen av de reproducerande vargarnas DNA-profiler har visat att ingen hybridvalp har bidragit genetiskt till den nuvarande populationen.



Figur 5.6. Årlig populationsstorlek och inavelskoefficienter (f) för förstagsreproducerande par i den skandinaviska vargpopulationen från 1997 till 2012. Inavelskoefficienterna avser de för avkommor i kullar till förstagsreproducerande par. Pilarnas vinklar representerar den genomsnittliga årliga populationstillväxten före och efter 2008, då de två invandrarna först reproducerade sig. Från Åkesson m.fl. 2016.

Andra användningsområden för släktträdet och de genetiska analyserna

En ambition från de svenska och norska förvaltningsmyndigheterna är att varje inventeringssäsong ta prov från och identifiera alla revirhävande vargar i den skandinaviska populationen. Det görs framförallt i syfte att kunna särskilja par i närliggande revir från varandra, påvisa förekomst av familjegrupper och få en uppfattning om de olika revirens geografiska utbredning. Samtidigt får man information om identitet, kön och föräldraskap för insamlade och DNA-analyserade prov. Med sådana data är det möjligt att undersöka och testa olika aspekter av vargarnas biologi, särskilt gällande reproduktionsframgång, beteenden och social organisation. Exempel på detta är spridningsmönster (Liberg m.fl. under bearbetn.), val av partners, inavelsundvikande beteende, parbildningarnas varaktighet (Milleret m.fl. 2017), skilsmässofrekvens och byte av partner, flockdynamik (Nordli m.fl. 2023) och reproduktiv framgång på individnivå (Åkesson m.fl. 2016). Ett annat exempel är att man kan utnyttja den genetiska identiteten för att få fram årliga värden på frekvensen av försvunna revirhävande vargar som en grov indikator på dödlighet bland vuxna individer i populationen.

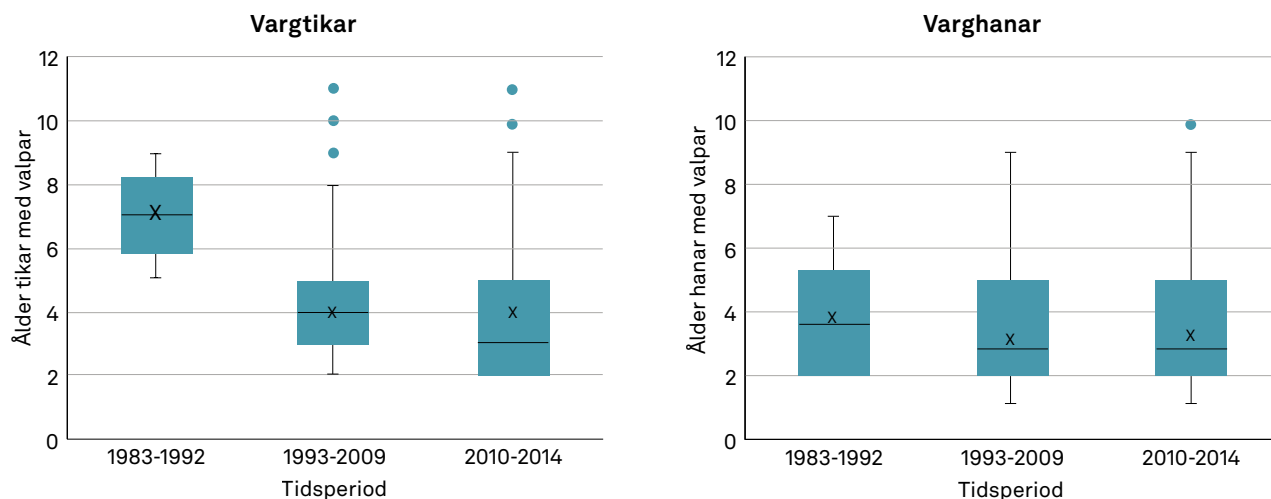
Vidare kan denna typ av genetisk information användas för att kartlägga det som kallas individuella livshistoriestrategier såsom ålder för övergång mellan olika stadier i livet och vilka val som görs. Detta kan till exempel vara om och när unga individer lämnar föräldrareviret eller eventuellt stannar kvar och hur långt individerna utvandrar innan de finner en partner och etablerar revir. Andra exempel är ålder för första reproduktion, byte av revir och partner, antal reproduktiva år och total livslång reproduktiv framgång, samt i vissa fall även orsak

och ålder för dödsfallet. För vissa livshistoriekaraktärer går det också att identifiera vilka faktorer som kan förklara variationen i olika strategier mellan individer.

Förlust av genetisk variation och generationstid

I små och geografiskt isolerade populationer är genetisk drift (d.v.s. slumpmässig förändring i en populations genetiska sammansättning) högre i jämförelse med större populationer. I den starkt inavlade skandinaviska vargpopulationen har denna process lett till förlust av genetisk variation (Åkesson m.fl. 2022b, Viluma m.fl. 2022) och ackumulering av skadliga genvarianter (Smeds och Ellegren 2023). Generationstiden avgör hur snabbt sådana genetiska förändringar sker och fungerar alltså som en klocka för genetiska förändringar, där en kortare generationstid ger snabbare förändringar. Bland skandinaviska vargar har man tidigare antagit en generationstid på fem år men empiriska data har inte tidigare använts för att uppskatta denna viktiga parameter.

I en pågående studie uppskattades den genomsnittliga generationstiden i den skandinaviska vargpopulationen under perioden 1983-2014 till 3,9 år (95 % CI 3,8-4,0). Tikar hade längre generationstid än hanar: 4,1 (95 % CI 3,9-4,2) resp. 3,7 (95 % CI 3,5-3,8) år. Sett över tre tidsperioder (1983-1992, 1993-2009 och 2010-2014), minskade generationstiden för tikar avsevärt efter den tidigaste perioden från ca. sju år till ca. fyra år under de senaste två perioderna (figur 5.7). För hanar var skillnaden i generationstid under de olika perioderna inte statistiskt säkerställd.



Figur 5.7. Generationstid i den skandinaviska vargpopulationen, beräknad som genomsnittlig ålder för reproducerande individer under tre tidsperioder. Den svarta linjen i resp. box visar medianvärden, medan krysset visar genomsnittsvärden.

En generationstid på 3,5-4 år är 20-30 % kortare än vad som antagits tidigare och förväntas leda till snabbare förlust av genetisk variation och högre ackumulering av skadliga genvarianter. Åtgärder för att motverka dessa processer inkluderar en population som är stor nog att förhindra genetisk drift och en högre immigrationstakt från Finland och Ryssland. Baserat på en studie över vargarnas livskraft (Bruford 2015) fastslogs att en populationens storlek i Skandinavien på 300 individer och en immigrationstakt på minst en reproducerande varg per generation (då antagen till 5 år) var tillräckligt för att bibehålla den genetiska variationen på en "acceptabel" nivå, motsvarande 95 % av den då funna genetiska variationen under en period på 50-100 år.

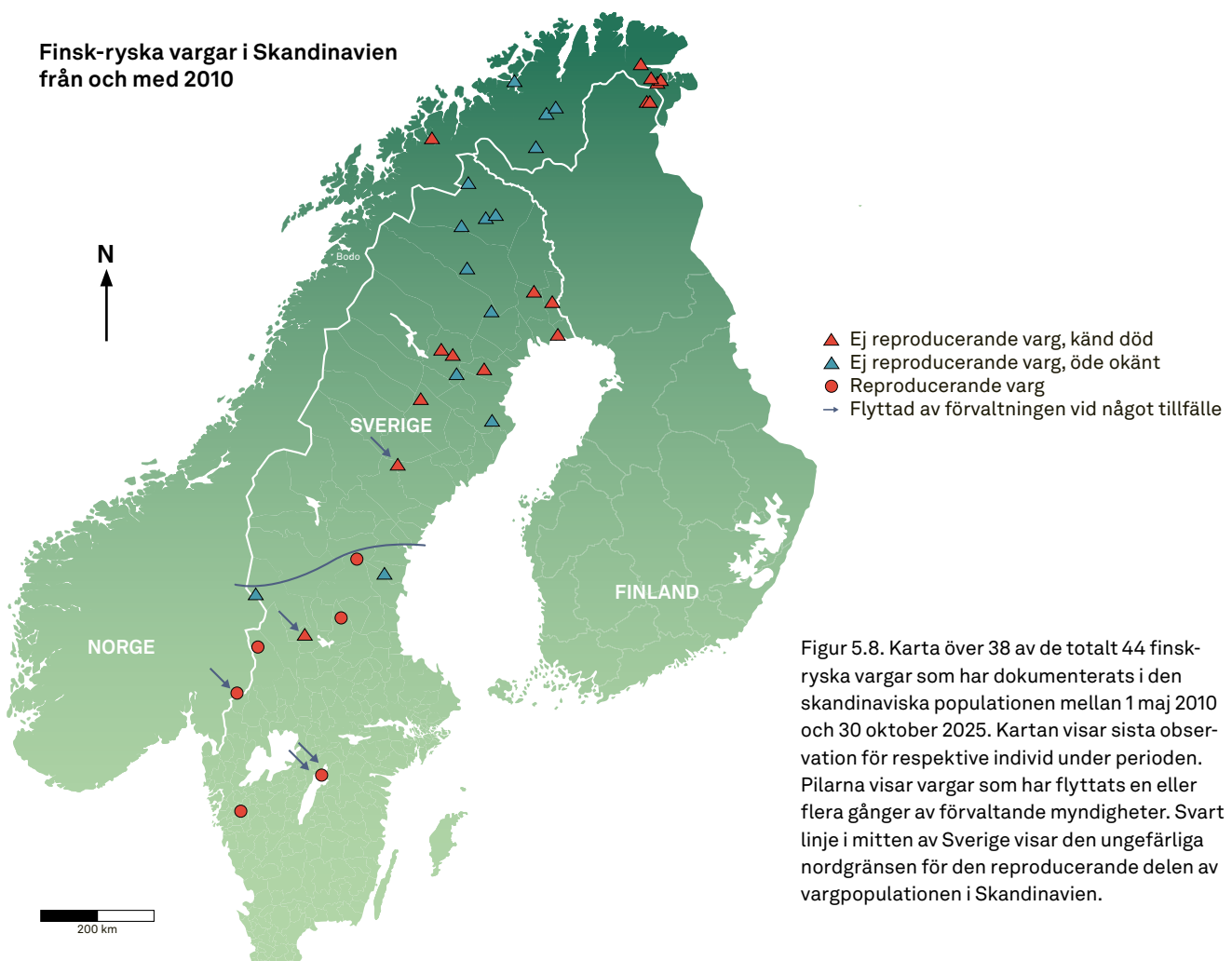
Den genetiska variationen i den skandinaviska vargpopulationen begränsas till den som totalt tio vargar bidragit med sedan 1983. Under en längre period utan reproducerande immigranter (1993-2007) minskade den genetiska variationen och potentiellt skadliga genvarianter ackumulerades i populationen (Viluma m.fl. 2022, Smeds och

Ellegren 2023). Sedan 2008 har frekvensen av reproducerande immigranter dock varit högre med knappt en immigrant vart tredje år, vilket möter det nuvarande riktvärdet på minst en reproducerande immigrant vart femte år för en genetiskt hållbar population. Kriteriet bygger dock på en antagen generationstid på fem år.

Även om de nya beräkningarna visar att generationstiden bland skandinaviska vargar snarare är ca. fyra år, uppfylls dock fortfarande kravet på minst en reproducerande immigrant per generation under perioden efter 2008. Sedan 2008 har endast fyra av de sju reproducerande immigranterna fått avkommor som i sin tur har reproducerat sig. Under perioden 2008-2025 bidrog alltså bara fyra immigranter genetiskt till dagens population, motsvarande 1,2 individer vart femte år, eller en individ per generation enligt den nya bedömningen av generationstid på ca. fyra år.

Sammantaget visar resultaten att rådande förvaltning sedan 2008 har lyckats uppnå kriteriet med invandringen av minst en reproducerande

Finsk-ryska vargar i Skandinavien från och med 2010



Figur 5.8. Karta över 38 av de totalt 44 finsk-ryska vargar som har dokumenterats i den skandinaviska populationen mellan 1 maj 2010 och 30 oktober 2025. Kartan visar sista observation för respektive individ under perioden. Pilarna visar vargar som har flyttats en eller flera gånger av förvaltande myndigheter. Svart linje i mitten av Sverige visar den ungefärliga nordgränsen för den reproducerande delen av vargpopulationen i Skandinavien.

immigrant vart femte år i Skandinavien. Samtidigt finns det anledning att se över detta riktvärde med anledning av att generationstiden nu bedöms vara lägre än tidigare samt att dödligheten bland flera reproducerande immigranter och deras avkommor har varit hög. Ytterligare en faktor som bör beaktas är att inte alla immigranter är obesläktade (Kardos m.fl. 2018), vilket i så fall betyder att det krävs en högre immigrationstakt per generation.

Hur har det gått för de finsk-ryska immigranterna?

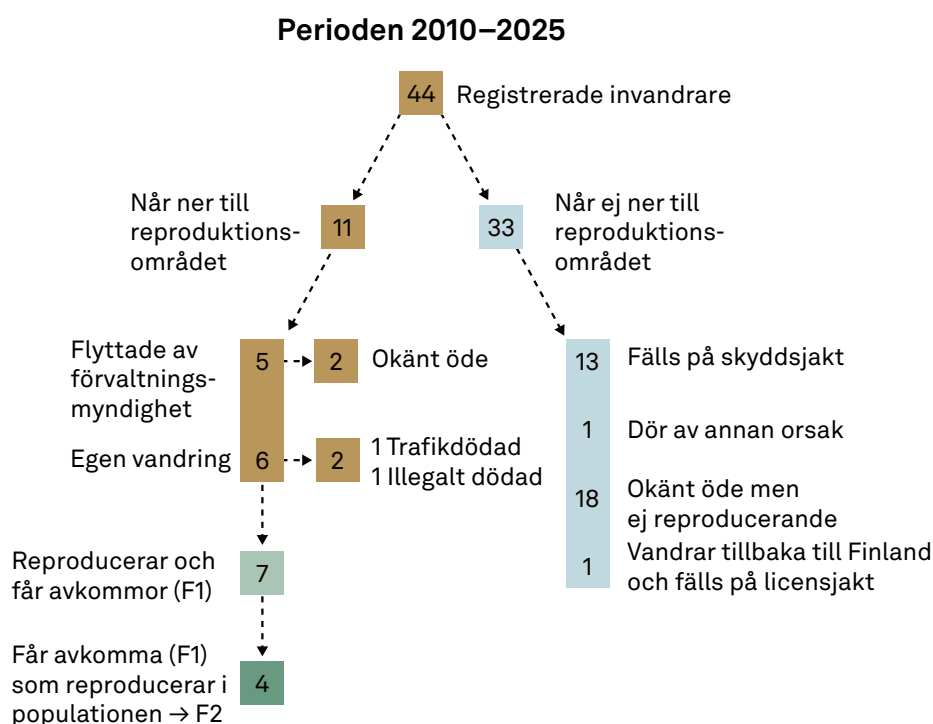
Under perioden 1 maj 2010 till 30 oktober 2025 har 44 olika finsk-ryska immigranter dokumenterats på den skandinaviska halvön (figur 5.8). Inflödet har varit kontinuerligt och under de flesta reproduktionscykler har en till fem nya vargar identifierats i populationen. Alla finsk-ryska vargar utom en har identifierats genetiskt via olika former av insamlade DNA-prov, t.ex. spillning, urin, blod eller så har vävnads- eller salivprov tagits från en död varg. En av vargarna har endast indirekt dokumenterats då en valp till vargen kunde identifierats genetiskt i populationen.

Av de 44 finsk-ryska vargarna har 33 inte lyckats nå det område på den skandinaviska halvön där det

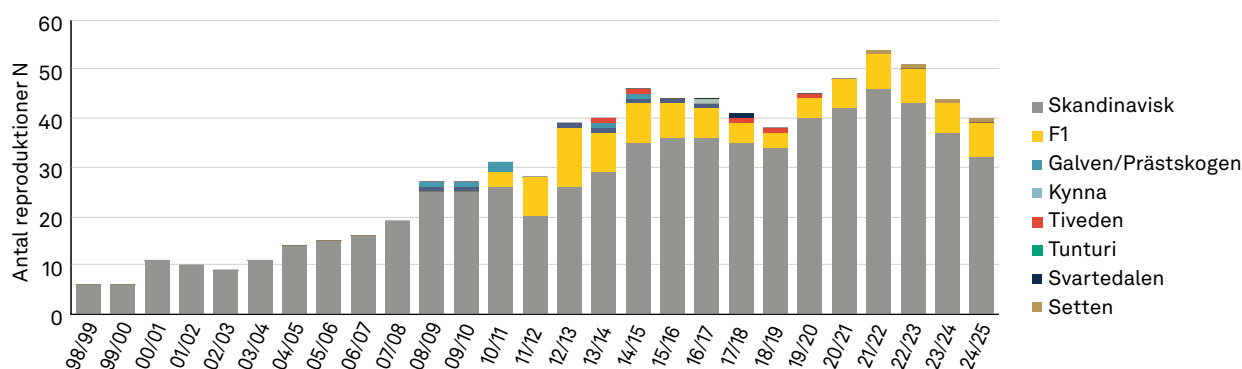
finns reproducerande vargar (figur 5.9). 13 av dessa 33 fälldes vid skyddsjakt i renskötselområdet. En av dem dog av annan orsak, en vandrade tillbaka till Finland och fälls på licensjakt och för resterande 18 är ödet okänt, d.v.s. efter att de dokumenterats i norra Sverige eller Norge har inventeringen inte fångat upp dem någon annanstans. Sannolikt har de antingen dött eller gått tillbaka över gränsen till Finland eller Ryssland.

Elva av de 44 finsk-ryska vargarna har emellertid genom egen vandring (sex) eller genom flytt (fem) av förvaltande myndigheter nått fram till området med reproducerande vargar (figur 5.9). En av de elva blev trafikdödad och en blev illegalt dödad. En vargtik flyttades vid flera tillfällen söderut från renskötselområdet, men vandrade varje gång tillbaka norrut, där den till sist bildade ett revirmarkerande par med en hanvarg som sköts vid skyddsjakt. Tiken försvann sedan av okänd orsak innan hon hann reproducera sig. En annan varg vandrade genom Sverige och in i Norge, flyttades inom Norge och vandrade därefter till Sverige och försvann därefter av okänd orsak.

Sju av de finsk-ryska invandrarna lyckades reproducera sig och tillsammans har de gett upphov till 23 valpkullar, varav 19 från och med 2010 till och med 2024 (figur 5.10). Dödsorsaken för sex



Figur 5.9. Flödesschema som visar vad som har hänt med de 44 invandrade vargarna som har registrerats i Skandinavien under perioden 2010 - 2025.



Figur 5.10. Antal reproduktioner av de olika finsk-ryska vargarna, reproduktioner av F1:or samt reproduktioner av övriga skandinaviska vargar i populationen. Reproduktioner av F2:or inkluderas i kategorin skandinaviska.

av de reproducerande vargarna som inte längre återfanns i populationen är okänd. Den sjunde (Setten) dokumenterades i livet senast i augusti 2025.

Avkommor till de finsk-ryska vargarna

Antal valpkullar efter var och en av de finsk-ryska vargarna varierar från en till sju. Även om det är sju finsk-ryska vargar sedan 2010 som har reproducerat sig så är det endast avkommor (s.k. F1:or) från fyra som i sin tur har fått avkommor (s.k. F2:or). Så många som 19 av de 23 valpkullarna mellan 2008-2024 kommer från fyra av de reproducerande vargarna. Från de tre finsk-ryska vargar som endast producerat en eller två valpkullar har endast en F1:a (efter Tunturi) återfunnits i ett eget revir. Vargen fälldes dock senare tillsammans med sin partner vid licensjakt i Norge, utan att ha reproducerat sig.

Det är inte möjligt att exakt ange hur många valpar (F1:or) som totalt har producerats i de 23 valpkullarna födda av immigranter. Det beror på att även om det i reviren under vintern har gjorts snöspårningar som visar hur många individer som gick i sällskap, så överlever inte alla valpar från födsel fram till vintern. Dessutom är inte alla F1-avkommor i ett revir som registreras under en given vinter eftersom avkommor från en tidigare kull kan stanna kvar hos föräldrarna som ettåringar eller äldre.

En summering av hur många avkommor till invandrande individer som har identifierats genetiskt visar på 114 olika individer från de 23 valpkullarna. Trettiofem (31 %) av de 114 genetiskt kända avkommorna (F1:or) har i sin tur reproducerat sig och gett upphov till minst 480 andra generationens avkommor (F2:or) efter de finsk-ryska vargarna.

Sex F1:or har hittats i revirmarkerande par utan att ha reproducerat sig eller som ensamma stationära

vargar. Det innebär att 73 (64 %) av den första generationens avkommor inte har lyckats etablera ett eget revir och bilda par. Några av vargarna i den sistnämnda kategorin är dock ännu unga och kan fortfarande etablera revir och reproducera sig. Av de 114 F1:orna är 34 (30 %) dokumenterat döda på grund av skyddsjakt, licensjakt, trafik eller annan dödsorsak.

Den skandinaviska vargpopulationens långsiktiga överlevnad

En finsk-rysk varg som ger upphov till avkommor (F1:or) som i sin tur sedan reproducerar sig och får avkommor (F2:or) räknas som en grundare i den skandinaviska vargpopulationen. Dagens skandinaviska vargpopulation som startade på 1980-talet härstammar därmed från totalt sju finsk-ryska invandrade vargar (grundare), varav fyra återfinns bland de 44 finsk-ryska vargar som vi redovisat ovan. För att bidra till gynnsam bevarandestatus i Sverige, enligt redovisning från Naturvårdsverket (NV-02945-15), behöver en finsk-rysk varg tillsammans med en skandinavisk varg, ge upphov till minst en valpkull med egna avkommor (F1:or) i Sverige eller i Norge. Sju av de 44 finsk-ryska invandrade vargarna som funnits i populationen sedan 2010 uppfyller det kravet men endast fyra av dem har bidragit med en reproducerande avkomma. Enligt Naturvårdsverkets redovisning behöver dessa reproduktioner även ske jämnt fördelat över tid med minst en ny reproducerande finsk-rysk varg per varggeneration (se ovan). De sju reproducerande immigranterna har fördelat sig någorlunda jämnt över tid och bidragit med två, tre respektive en reproduktion under de femårsperioder som studieperioden berör. 🐾

Kapitel 6. Parasiter, sjukdomar och missbildningar

Sammanfattning

- SVA i Sverige och Veterinærinstituttet i Norge ansvarar för att undersöka och genomföra obduktioner av döda vargar.
- Vanliga ektoparasiter på vargar är loppor, fästingar, löss och kvalster. Skabb, orsakad av kvalstret *Sarcoptes scabiei*, leder till hårfall och hudförändringar, särskilt hos valpar. En undersökning av döda vargar visade att 5,6 % av vargarna i Skandinavien hade skabb.
- Vargar kan bära på flera inälvsmaskar, t.ex. *Taenia hydatigena* (bandmask) och *Echinococcus granulosus* (hundens dvärgbandmask). Dvärgbandmasken förekommer sällan i Sverige medan enstaka fall har påvisats hos vargar i Finland.
- Virussjukdomar som rabies och valpsjuka förekommer hos varg men rabies är extremt sällsynt och har inte påvisats bland svenska vargar sedan slutet av 1800-talet.
- Vertebral anomali (rygggradsförändringar) drabbar 17 % av vargarna och 16 % av vargarna uppvisar tandavvikelse. Dessa förändringar kan vara relaterade till inavel.
- Kryptorkism (där testiklarna inte vandrar ner i pungen) finns hos 9 % av undersökta döda hanvargar.

I Sverige har Statens Veterinärmedicinska Anstalt (SVA) på uppdrag av Naturvårdsverket, ansvaret för att hälsoövervaka vargpopulationen genom att ta emot, undersöka och analysera prover och döda vargar som skickas in av framförallt länsstyrelserna och polisen. SVA utför obduktioner och provtagningar för att identifiera sjukdomar, kontrollera hälsa och åldersbestämma djuren. I Norge genomförs samma typ av undersökningar av Statens Naturoppsyn (SNO) som är en del av Miljødirektoratet och ansvarar för omhändertagandet av döda rovdjur, inklusive vargar. Själva obduktionen och analyserna utförs sedan av relevanta institutioner, främst Veterinærinstituttet (motsvarande SVA i Sverige).

En sammanfattning av de senaste årens obduktioner av vargar fällda under licensjakt i Sverige visar att det generella hälsoläget överlag är gott för de undersökta individerna och de fynd som gjorts följer mönstret för vad som setts tidigare i den svenska vargpopulationen. Nedan följer en genomgång av olika sjukdomar och smittor som påträffats hos vargar i Europa och vad som hittats hos svenska vargar som undersökts av SVA.

Ektoparasiter

De flesta ektoparasiter hos vargar är leddjur, såsom loppor, fästingar, löss och kvalster. Även om de flesta parasiter inte ger allvarliga symptom kan vissa leda till dödlig sjukdom och de flesta smittar mellan individer (Kreeger 2003). Hudkvalstret (*Sarcoptes scabiei*) som orsakar skabb, och hundlus (*Trichodectes canis*) är två av de mest frekventa ektoparasiterna hos varg i Europa (Brand et al. 1995).

Sarkoptes kvalster orsakar omfattande irritation och klåda då de lever i överhuden och drabbade vargar uppvisar vanligtvis kraftigt hårfall och



Bild 6.1. Obduktion av varg.

FOTO: SVA

förtjockning av huden. Försämrade kroppskondition är vanligare hos valpar än hos vuxna. Sjukdomen förekommer över hela världen och parasiten uppvisar liten värdspecifitet, vilket innebär att den kan överföras mellan olika arter (Brand m.fl. 1995).

Skabb rapporteras regelbundet på vargar i Skandinavien. I en studie undersöktes den geografiska fördelningen och överföringen av denna parasit inom vargpopulationen genom att analysera 269 obduktionsrapporter och utföra en serologisk undersökning av 198 serumprover insamlade från 145 vilda vargar mellan 1998 och 2013 (Fuchs m.fl. 2016). Den serologiska undersökningen visade en kontinuerlig närvaro av antikroppar mot skabb i populationen. Närvaron av antikroppar bland samtliga fångade vargar var 10,1 % (95 % KI: 6,4 % -15,1 %). Skabb som diagnos vid obduktion var 5,6 %, men själva dödsorsaken var vanligen svält, död i trafik eller jakt. I den södra delen av utbredningsområdet var närvaron av antikroppar högre, vilket kan ha samband med högre tätheter av rödräv. Vargtikar hade lägre förekomst av antikroppar än hanar, men för båda könen ökade sannolikheten med flockstorleken. Återfångade individer kunde förändras från att uppvisa antikroppar mot skabb till att inte göra detta, vilket indikerar att det kan ske ett tillfrisknande från skabb. Frånvaron av antikroppar hos valpar (8-10 månader) och förekomsten av individer med och individer utan antikroppar i samma flock, indikerar att den huvudsakliga överföringen av *S. scabiei* sker mellan olika arter (troligen från räv till varg) i denna vargpopulation. På populationsnivå har skabb troligen liten effekt på tillväxten och dynamiken i den skandinaviska populationen. Heterogena infektionsmönster på flocknivå i kombination med betydelsen av individbaserade faktorer (kön, flockstorlek) och nord-syd-gradienten för närvaro av antikroppar, tyder på låg sannolikhet för varg-till-varg-överföring av *S. scabiei* i Skandinavien.

Endoparasiter

Europeiska vargar är värdart för minst 20 arter av nematoder (rundmaskar), 11 cestoder (bandmaskar) och fyra trematoder (sugmaskar) (Figueiredo m.fl. 2019). Bland inälvsmaskar är den vanligaste bandmasken *Taenia hydatigena*, följt av *Echinococcus*

granulosus (hundens dvärgbandmask). Jämfört med *E. granulosus*, verkar människor vara delvis motståndskraftiga mot infektion av andra *Echinococcus spp.*, speciellt med *E. multilocularis* (rävens dvärgbandmask) trots dess höga och endemiska förekomst i vissa områden (Gottstein m.fl. 2001). Vargar i de östra delarna av Finland har visat sig, att i viss utsträckning, bära på hundens dvärgbandmask, vilket väckt farhågor om att invandrande vargar kan sprida den till Sverige. Före 2010 undersöktes ett urval av de obducerade vargarna och från 2010 har alla obducerade vargar undersökts för dvärgbandmask. Rävens dvärgbandmask har inte påvisats hos någon varg, medan två vargar obducerade 2012 hade hundens dvärgbandmask. Efter 2012 har inte fler fall hittats. I nuläget bedömer SVA att förekomsten av dvärgbandmask är ytterst sporadisk i landet. Historiskt sett, i början av 1900-talet, fanns hundens dvärgbandmask i landet främst hos renar och renvallande hundar, men de senaste 50 åren har endast ytterst sällsynta fall hos mellanvärdarna ren och älg upptäckts. Några fall av hundens dvärgbandmask har nyligen hittats hos enstaka älgar i Norge.

Överföring av den encelliga protozoparasiten *Neospora caninum* mellan vilda och tama djur, har fått ett visst intresse under de senaste åren. På grund av det nära släktskapet mellan varg och hund, har det föreslagits att varg är en slutvärd för parasiten då den når sin sexuella mognad och förökar sig. I en studie i Skandinavien undersöktes närvaron av antikroppar mot *N. caninum* hos varg och eventuella geografiska mönster av infektionen (Björkman m.fl. 2010). Undersökningen baserades på blodprover från 109 vargar mellan 1998 och 2009 inom SKANDULV. Fyra (3,7 %) av de undersökta vargarna testades positivt vid första provtagningen. Alla prover togs under 2005 på olika platser och av båda könen. Från en varghane togs tre prover under en sjuårsperiod. Inga antikroppar upptäcktes vid den första provtagningen 1998, när han var cirka åtta månader gammal, men när nya prov togs vid fem och sju års ålder fann man förekomst av antikroppar. Resultaten tyder på att *N. caninum*-infektion förekommer hos skandinaviska vargar. Det är oklart hur vargarna fick smittan.

Infektionssjukdomar

De mest relevanta virussjukdomarna hos vargar inkluderar rabies, valpsjuka, parvovirus, smittsam leverinflammation, papillomatos och hundens coronavirus. Rabies är en virussjukdom hos däggdjur orsakad av ett Lyssavirus inom familjen *Rhabdoviridae*. I Europa har rödräven varit den huvudsakliga vektorn för rabies sedan 1945, men fall som involverar mårhundén har snabbt ökat, särskilt i nordöstra Europa (Holmala och Kauhala 2006). Av alla vilda djur med rabies i Europa under perioden 1990-2018, var 0,3 % av fallen hos vargar. Inga fall av rabies hos varg har upptäckts i Sverige sedan slutet av 1800-talet.

Missbildningar

Förekomst av olika medfödda anomalier/avvikelser undersöktes för 171 skandinaviska vargar under en 32-årsperiod mellan 1978 och 2010 (Reikkönen m.fl. 2013). Av 171 obducerade vargar hade 29 (17 %) någon form av ryggradsförändring (vertebral anomaly). Den vanligaste medfödda anomalin på ryggkotor var s.k. lumbosacral transitional vertebrae (medfödd missbildning av ländkotor). Av 131 vargar vars tandegenskaper undersöktes, uppvisade 21 (16 %) någon form av tandavvikelse. Förekomsten av anomalier ökade från 13 % till 40 % under studieperioden. Möjligheten att upptäcka denna ökning underlättades sannolikt av att man hade beaktat

flera typer av anomalier. Många av dem är sannolikt associerade med inavel eller någon annan form av genetisk förändring i populationen. Däremot gjordes inga jämförelser av den observerade frekvensen anomalier på varg i denna studie med motsvarande data från andra populationer.

Kryptorkism är en medfödd missbildning där en eller båda testiklarna inte vandrar ner till pungen utan istället blir kvar i bukhålan eller ljumsken. Om bara en testikel vandrat ner till pungen kan individen ändå reproducera sig. En sammanställning av obducerade hanvargar vid SVA åren 2002-2024 och som inkluderade fler individer än den som genomfördes av Petersen m.fl. (2021), visade att 9 % av dessa var kryptorkida. Efter att ett flertal fynd av kryptorkism har gjorts på vargar fällda vid licensjakterna, undersöktes om och i så fall hur denna missbildning är kopplad till genetiken hos den svenska vargpopulationen. Dessa undersökningar fann dock inget tydligt samband mellan olika genuppsättningar hos grundarna av vargpopulationen och förekomsten av kryptorkism (Smeds 2024). Analyserna tydde däremot på att denna karaktär är kopplad till ett stort antal olika gener men man fann inga bevis för att karaktären skulle vara kopplad till inavelsgraden mellan olika individer i populationen. Däremot fann man att missbildningen var associerad med X-kromosomen hos de undersökta hanarna d.v.s. att den är kopplad till den genetiska sammansättningen hos modern. 🐾



Kapitel 7. Social organisering, flockdynamik och områdesutnyttjande



Sammanfattning

- Vargar lever vanligtvis i familjegrupper (flockar) där vuxna reproducerande par försvarar sitt revir mot andra vargar.
- De flesta valpar lämnar födelsereviret vid ungefär ett års ålder och blir ensamma vandrande individer tills de hittar en partner och bildar ett eget revir.
- I Skandinavien varierar flockarnas storlek vintertid mellan 2 och 12 individer.
- Revirens storlek beror på faktorer som tillgången på föda och den geografiska miljön, där reviren är större i mer nordliga och högre belägna områden. Revirstorleken hos sändarindivider varierade från 259 km² till 1676 km².
- Vargar i Skandinavien rör sig ofta 14-20 km/dag, men har uppmätts röra sig upp till 54 km/dag.
- Rörelsemönster hos vargar påverkas både av tid på året och den yttre miljön, som till exempel täthet av bytesdjur och björn, vilket leder till variation i hur långt vargarna dagligen förflyttar sig.

Vargen är en grupplevande art där det sociala systemet bygger på att gruppen (flocken), som oftast består av familjemedlemmar där de vuxna reproducerande djuren och deras avkommor i olika årskullar, aktivt försvarar sitt hemområde (revir) mot andra grupper av vargar. Den grundläggande enheten i en flock är det vuxna reproducerande

paret som lever tillsammans med avkommor från innevarande år (valpar) och/eller tidigare år (ett-åringar och äldre).

När valparna når en ålder av minst nio månader lämnar de vanligtvis sitt födelserevir och blir s.k. ensamma vandrande individer under en tid tills de antingen hittar ett eget område där de väntar på en

partner eller hittar en varg som redan är stationär i ett område (revir). När de ensamma utvandrande vargarna hittar en partner bildar dessa det som kallas revirmarkerande par. Nästkommande vinter sker oftast parning och på våren föds då valpar och paret blir tillsammans med valparna en familjegrupp, även kallad vargflock. Om någon av de vuxna vargarna i flocken dör, så stannar den kvarvarande individen antingen kvar i området och bildar ett nytt par med en annan individ eller vandrar till nya områden för att hitta en ny partner (se kapitel 9 om spridning).

Att vargar lever i flockar tros bero på en kombination av faktorer såsom ökad överlevnad hos valparna, vilket dels kan vara en följd av att det finns fler vargar i flocken som kan förse dem med mat och möjligheter till social inlärning, och dels genom att större flockar bättre kan försvara den egna flocken mot andra vargar (Packard 2012, Cassidy m.fl. 2015). Större flockar kan också öka effektiviteten i jakten på bytesdjur. Ensamma vuxna vargar kan dock döda stora byten på egen hand. Det är dessutom oftast bara ett fåtal vargar i stora flockar som aktivt deltar i attacker på bytesdjur. En ytterligare förklaring till att vargar lever i grupp kan vara att detta minimerar förlusten av bytesdjurens biomassa som annars skulle gå till andra arter (asätare) och därmed även kostnaden för att ha flera individer i flocken (Vucetich m.fl. 2004).

Storlek och dynamik i vargflocken

Flockstorleken sett över hela vargens utbredningsområde, tenderar att variera avsevärt både inom och mellan vargpopulationer, från 2 till >15 vargar, beroende på storlek och mängd bytesdjur samt vargtäthet (Mech och Boitani 2003). Den största flockstorleken som någonsin rapporterats i Europa är 16 (Nakamura m.fl. 2021) även om europeiska vargflockar sällan består av mer än 10 individer utan betydligt oftare av 4-6 vargar under vintern.

I Skandinavien uppgår flockstorleken under vintern i medeltal till lite mer än fyra individer om man räknar med både revirmarkerande par och flockar. Om man endast räknar med grupper som består av tre eller fler individer (d.v.s. där oftast reproduktion har skett tidigare) så är flockstorleken ca. sex individer. Dessa flockar består oftast av valpar från den senaste reproduktionen under

föregående vår, men någon eller några ettåringar från en tidigare reproduktion kan också förekomma. Den största flocken som har registrerats i Skandinavien under vintern uppgår till 12 individer (Wabakken m.fl. 2019, Svensson m.fl. 2019, 2021).

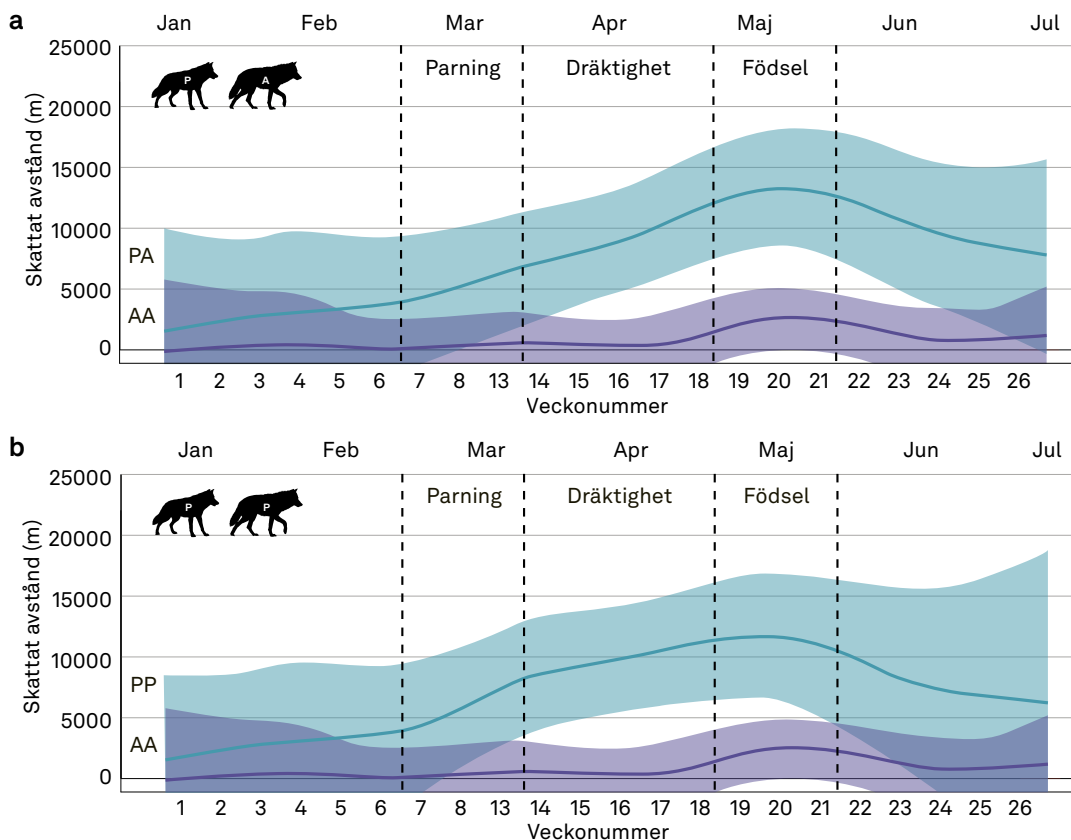
Tabell 7.1. Registrerad flockstorlek (medel + standardavvikelse) i Skandinavien från ett antal (n) olika revir under perioden 1978 till 2011. Modifierad från Ciucci m.fl. 2025.

Tidsperiod	Flockstorlek medel ± sd	Min-Max	n	Referens
1978-1997	6,3 ± 1,6	4-9	21	Wabakken m.fl. 2001
2001-2008	4,1 ± 2,2	2-9	10	Sand m.fl. 2012a
1999-2011	4,3 ± 2,3	2-10	60	Mattisson m.fl. 2013
2001-2011	4,4 ± 2,4	2-9	22	Zimmermann m.fl. 2015

* i Wabakken m.fl. 2001 ingick endast flockar med fler än 2 individer i beräkningen av flockstorlek

Den sociala organisationen hos olika arter har stor inverkan både på populationsdynamiken och den geografiska fördelningen av individer i populationen. Hos grupplevande arter som varg finns normalt ett starkt släktskap mellan gruppmedlemmarna men släktskap är inget heltäckande skydd mot olika typer av konkurrens inom gruppen. En vanlig missuppfattning om varg är att individerna lever tätt tillsammans i flocken under större delen av året. Detta är dock en sanning med modifikation eftersom de flesta av vargflockarnas medlemmar under vissa perioder på året vanligtvis är uppdelade på flera olika gruppkonstellationer.

I en studie i Skandinavien användes 14 års data på GPS-försedda individer från 65 olika flockar (Nordli m.fl. 2023). Med dessa data undersöktes den rumsliga och tidsmässiga sammanhållningen i dessa flockar under vinter/vår/sommar (januari till juli) inklusive två viktiga reproduktionsperioder, parning och födsel. Under parningsperioden i februari-mars höll de vuxna reproducerande vargarna tätt ihop, medan valparna levde alltmer åtskilda från det vuxna paret (figur 7.1). Efter parningsperioden tillbringade valparna ännu mer tid åtskilda från det vuxna paret fram till nästa födelseperiod, då de flesta valparna (då ettåringar) permanent lämnade sitt uppväxtrevir. Detta mönster är sannolikt en effekt av den konkurrens om föda som växande valpar utövar på sina föräldrar under det första levnadsåret, när dessa behöver prioritera sin egen konsumtion och kondition för att kunna maximera sin kommande reproduktion.



Figur 7.1. Avstånd mellan olika kategorier av individer i flocken för det vuxna paret (AA, lila, a och b), förälder-valp (PA, blå, a) och valp-valp (PP, blå, b), i förhållande till månad och veckonummer. Heldragna linjer är skattade medelvärden över tid, och de mörkare områdena visar 95 % konfidensintervall. Streckade vertikala linjer indikerar intervallet för födsel av valpar och där parningsperioden beräknas genom att subtrahera dräktighetsperioden på 64 dagar från födsel. Modifierad från Nordli m.fl. 2023

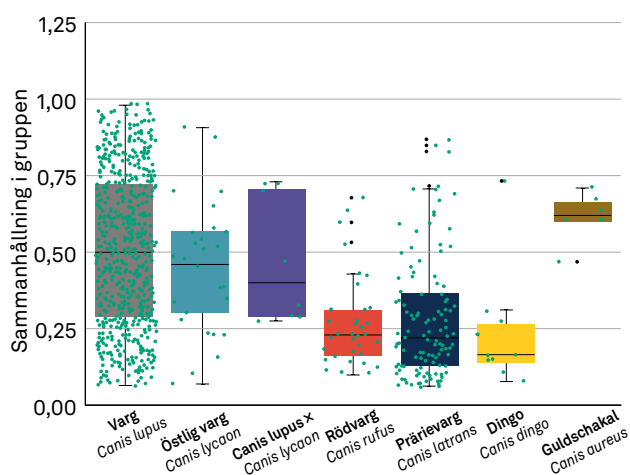
Studier av flockdynamik bland olika arter av grupplevande rovdjur

I en omfattande global studie bidrog SKANDULV med data för att undersöka sammanhållningen mellan individer hos sex olika arter av grupplevande rovdjur inom släktet *Canis* fördelade på 15 länder och fyra kontinenter. Med hjälp av GPS-sändare uppskattades hur mycket av tiden som par av individer inom sociala grupper (flockar och par) tillbringade tillsammans och olika hypoteser testades om de bakomliggande drivkrafterna för sammanhållning (Benson m.fl. 2025).

Resultaten visade att dessa par varierade kraftigt i andelen av den totala tiden som de tillbringade tillsammans (5 %-100 %) under olika delar av året samt att tiden varierade både i förhållande till individuella egenskaper och den fysiska miljön (figur 7.2). Majoriteten av datan kom från tre arter av vargar (*Canis lupus*, *Canis lycaon*, och *Canis rufus*) samt från prärievargar (*Canis latrans*). För dessa arter var sammanhållningen

inom sociala grupper störst mellan de två reproducerande individerna och varierade under året i och med att olika sociala aktiviteter förändrades. Mellan de olika arterna visade vargar en starkare sammanhållning mellan individer i gruppen jämfört med prärievargar.

Sammanhållningen bland vargar minskade med ökad mänsklig påverkan i landskapet och med större klimatvariation, vilket understryker utmaningarna med att bevara sociala rovdjur i en föränderlig värld. Sammanfattningsvis visade studien att sammanhållningen inom sociala grupper varierade starkt både inom och mellan olika *Canis*-arter eftersom individer reagerar olika på förändrade ekologiska miljöer såsom födoresurser, konkurrens, och mänskliga störningar. Studien visar även att graden av sammanhållning hos grupplevande rovdjur är en mycket plastisk komponent av djurs socialitet, vilket belyser de ekologiska och evolutionära mekanismer som ligger bakom ett grupplevande beteende.



Figur 7.2. Diagram som visar sammanhållningen mellan individer av grupplevande hunddjur 2003-2019, uppskattade från GPS-data. Svarta linjer i rutorna är medianvärden, rutorna begränsas av 25:e och 75:e percentilen (interkvartilintervallet), felstaplarna inkluderar de största värdena inom $1,5 \times$ interkvartilintervallet, svarta cirklar är värden utanför $1,5 \times$ interkvartilintervallet och gröna cirklar är alla datavärden. Modifierad från Benson m.fl. 2025.

Områdesutnyttjande och revirstorlek

Ett hemområde är det område som en individ eller grupp av individer använder för olika behov såsom födosök, vila, förflyttningar, parning och interaktioner med andra arter. Hur stora hemområden olika arter utnyttjar för sina behov kan variera från några få kvadratmeter för små arter, till många tusen kvadratkilometer för större däggdjur. För däggdjur brukar hemområden ofta beräknas och anges som den ytan individen eller gruppen använder under ett år, s.k. årshemområden.

Även inom arter förekommer en betydande variation i hur stora områden olika individer eller grupper av individer använder. Denna variation i områdesutnyttjande är kopplad både till ekologiska faktorer såsom livsmiljöns beskaffenhet och sociala faktorer. Exempel på faktorer i miljön av betydelse kan vara bördighet och typ av växtlighet. Exempel på sociala faktorer kan vara tätheten i populationen, ålder och kön hos djuren, samt den sociala organisationen hos arten ifråga. Kunskap om storleken på individernas hemområden är viktig för frågor som rör bevarande och förvaltning av den aktuella arten eller populationen. Till exempel kan storleken på hemområdena användas för att beräkna tätheten och antalet individer i populationen, vilket i sin tur kan användas för att avsätta tillräckligt stora förvaltningsområden. Hemområdenas storlek kan

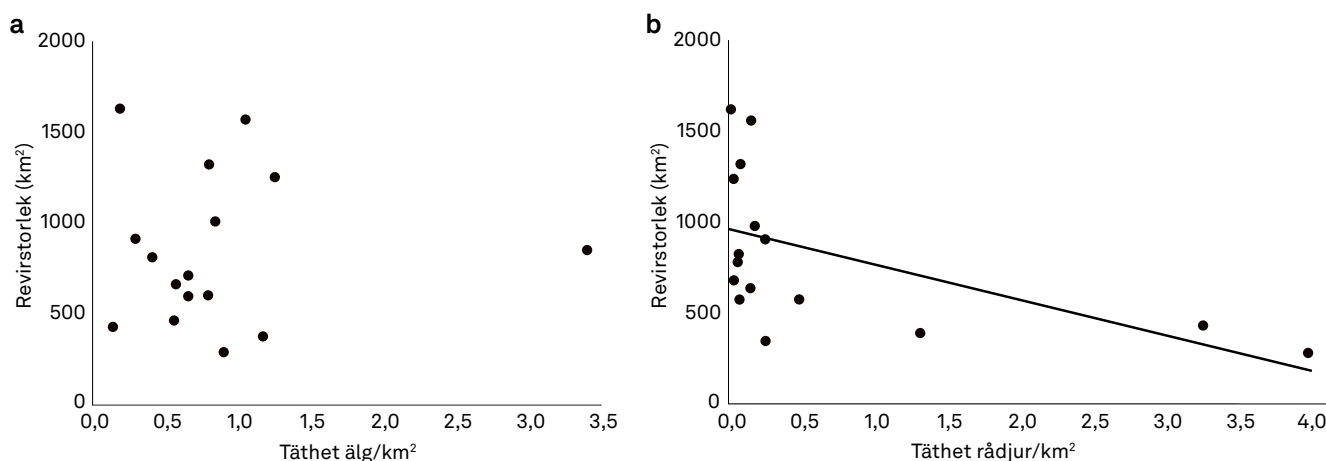
även användas vid beräkningar av vilket predationstryck en predator kan komma att ha på sina bytespopulationer. Om djuret eller en grupp av individer aktivt försvarar sitt hemområde mot andra individer av samma art brukar man tala om revir.

Revirstorlek i Skandinavien

I en studie undersöktes storleken på ett antal vargrevir i Skandinavien och vilka faktorer som påverkade denna (Mattisson m.fl. 2013). Storleken på reviren påverkar tätheten av varg och därmed vargens inverkan på bytespopulationer. I studien hade vi tillgång till data från sändarförsedda djur, som insamlats åren 1999-2011, från totalt 43 stationära, revirmarkerande, vuxna vargar från 28 olika flockar. Revirens storlek på årsbasis visade på stor variation mellan olika flockar och varierade mellan 259 och 1676 km² med en medelstorlek på 1017 (SE $\pm$ 74) km². Reviren var relativt stabila med ett genomsnittligt geografiskt överlapp på 84 % mellan år.

För 16 revir hade vi tillgång till data på tätheten under vintern av älg och rådjur som skattats med hjälp av spillningsinventeringar under våren. För älg varierade tätheten inom vargreviren mellan 0,86 och 1,74 älgar per km² med undantag av ett revir där tätheten skattades till 3,4 älgar per km² och som sannolikt utgjorde ett vinterkoncentrationsområde för älg. Tätheten för rådjur varierade betydligt mer och låg mellan 0 och 4,0 individer per km². Det fanns inget samband mellan vargarnas revirstorlek och tätheten av älg i de olika reviren (figur 7.3a). Revirstorleken minskade däremot med ökande tätheter av rådjur (figur 3b). Vid lägre tätheter av rådjur (< 0,1 per km²) uppgick revirens storlek i medeltal till 600-1700 km² medan högre tätheter av rådjur (> 1 per km²) resulterade i revirstorlekar om ca 250-400 km².

I en utvidgad analys av totalt 63 årliga vargrevir (där ett revir bidrog med flera olika år) undersöktes, förutom betydelsen av tätheten av rådjur, även betydelsen av andra faktorer som flockstorlek, tätheten av vargrevir, tätheten av olika typer av vägar, andelen jordbruksmark samt latitud och höjd över havet. Denna analys visade att tätheten av rådjur samt latitud och höjd över havet uppvisade de starkaste sambanden med vargrevirens storlek. Storleken på reviren ökade med ökande nordlig breddgrad i Skandinavien, i högre belägna



Figur 7.3 a och b. Sambandet mellan revirstorlek och älgtäthet (a) och rådjurstäthet (b) för 16 olika vargrevir i Skandinavien. Från Sand m.fl. 2014a.

områden och med minskande tätheter av rådjur.

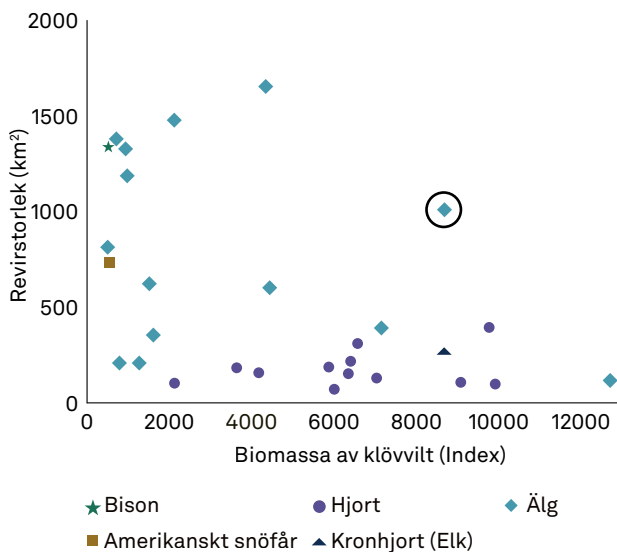
Trots att vargpopulationen ökade ca fyra gånger i storlek (från 78 till 295 individer) under studieperioden och att antalet angränsande revir (ett alternativt sätt att mäta täthet) varierade mellan noll och fem, så fanns inget samband mellan revirstorlek och täthet i vargpopulationen. Det är troligt att tätheten i populationen under studieperioden ännu inte hade nått den nivå där konkurrensen mellan flockar var så hög att det medförde en begränsning av revirens utbredning. Det fanns inte heller några bevis för att flockstorlek eller flockens sammansättning hade någon betydelse för storleken på reviret.

Sammantaget tyder resultaten på att vargens revirstorlek i Skandinavien huvudsakligen påverkas av en produktivitetsgradient i miljön, där reviren blir mindre i mer bördiga marker längre söderut, som relativt sett har högre tätheter av rådjur och andra klövdjur och som ofta består av en högre andel odlad mark. Den totala mängden biomassa av älg och rådjur inom reviren var relativt stabil längs denna gradient. Det tyder på att tillgången på bytesdjur mätt som en enda enhet (bytesbiomassa) inte kan förklara variationen i revirstorlek i Skandinavien. Även om en del av variationen kunde förklaras med ovan nämnda skillnader i miljön så fanns det fortfarande en stor variation mellan olika revir som inte kunde förklaras med de variabler som fanns med i analysen.

Revirstorlek i ett internationellt perspektiv

Revirstorleken hos varg varierar inte bara inom Skandinavien utan även till stor del mellan och inom populationer i resten av vargens utbredningsområde. I Skandinavien finns revir som till storleken är jämförbara med andra vargpopulationers, belägna i såväl centrala Europa (små revir) som norra Kanada och Alaska (stora revir).

Vilken är då den bakomliggande förklaringen till den stora variationen i arealutnyttjande mellan olika populationer? En hypotes är att tillgången på föda är den drivande faktorn i vargens arealutnyttjande. Resultaten från Skandinavien tyder på att vargrevirens storlek även påverkas av andra faktorer än endast antal och typ av bytesdjur. I en jämförelse med data från Nordamerika visar data att de skandinaviska vargarnas revir är större än vad man kan förvänta sig utifrån den totala mängden bytesdjur som finns i området (bytesbiomassa). Till exempel hade vargar i en nordamerikansk population endast en tredjedel så stora revir som de i Skandinavien trots samma täthet av älg (figur 7.4). Detta visar att mängden bytesdjur i nuläget inte är en begränsande faktor för vargarna i Skandinavien. En möjlig förklaring till den stora variationen i revirens storlek mellan olika populationer i världen är att revirstorleken snarare påverkas av vargens möjlighet att döda olika kategorier av djur hos den dominerande bytesarten, än av antalet bytesdjur i sig själv.



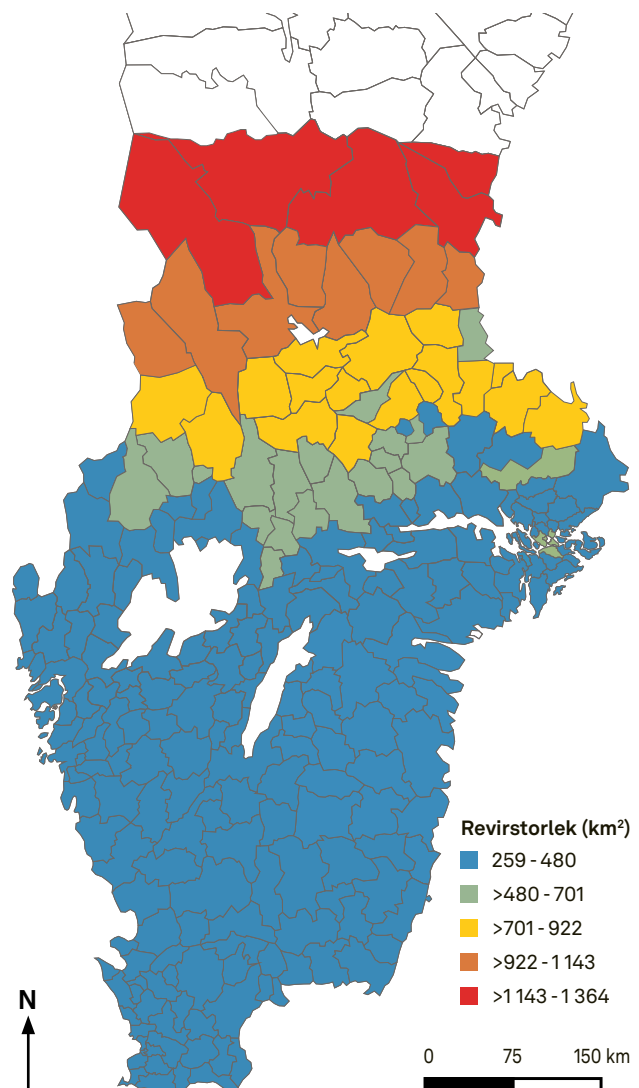
Figur 7.4. Sambandet mellan revirstorlek i medeltal och bytesbiomassa för ett antal vargpopulationer i Nordamerika samt Skandinavien (cirkel) uppdelat på populationer med olika typer av huvudsakliga bytesdjur. Från Mattisson m.fl. 2013.

Älgen är ett stort bytesdjur i förhållande till vargen och kräver därmed en betydligt större ansträngning för att dödas än det mindre rådjuret. För det senare tycks vargens val av individer i stort sett vara proportionellt mot förekomsten i populationen. Det betyder att i stort sett alla individer i rådjurspopulationen är potentiella bytesdjur för vargen medan endast ca hälften av älgindividerna är det. Vargarna väljer framförallt unga och gamla älgar. Jaktframgången styrs troligen också av miljön, där vissa områden/habitat är mer fördelaktiga för att vargen ska lyckas med sina attacker medan andra områden är mer fördelaktiga för bytesdjuret för att undkomma dessa attacker. Skillnader i tillgängligheten av bytesdjur, både beroende av art och miljörelaterad jaktframgång, kan då eventuellt förklara en del av de globala skillnaderna i vargens revirstorlek.

Konsekvenser för förvaltningen

En konsekvens av resultaten från ovan nämnda studie är att den biologiska bärkraften för varg är betydligt högre i de sydligare delarna av Skandinavien där tätheterna av rådjur och andra typer av klövdjur, som kronhjort, dovhjort och vildsvin, är avsevärt högre än i vargpopulationens kärnområde i norra Svealand. Detta innebär i sin

tur att revirens storlek vid en framtida kolonisation av mer sydligt belägna områden i landet kommer att bli betydligt mindre än i vargens nuvarande utbredningsområde, vilket i sin tur lokalt leder till högre tätheter av varg (Rodríguez-Recio m.fl. 2022, figur 7.5). Det förhållandet i kombination med de betydligt högre tätheter av tamdjursbesättningar som förekommer i dessa områden kan leda till ökande konflikter mellan människor och varg.



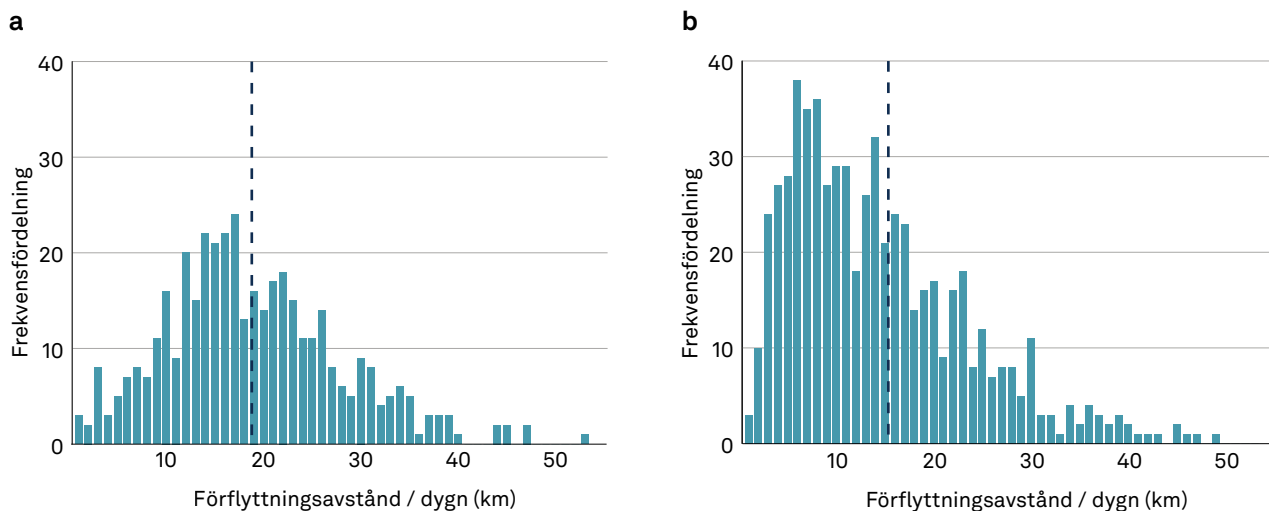
Figur 7.5. Beräknad revirstorlek för varg i hela utbredningsområdet i Sverige. Resultaten bygger på det funna sambandet mellan revirstorlek och täthet av hjortdjur (älg, rådjur, kronhjort, dovhjort) samt nordlig breddgrad. Modifierad från Rodríguez-Recio m.fl. 2022.

Rörelsemönster hos varg

Generellt formas djurens rörelsemönster av fördelningen av resurser, såsom mat (bytesdjur) och vatten, men även av landskapets topografi, t.ex. korridorer och barriärer som påverkar möjligheterna till energisparande förflyttning. I en studie undersöktes både vilka individuella- och miljöfaktorer som var kopplade till variationen i dagliga förflyttningssträckor hos 20 sändarförsedda vargar i Skandinavien under åren 2001-2019 (Björk m.fl. 2026).

Den dagliga genomsnittliga dygnsförflyttningen var 19,4 (variation: 1-54) km under sommaren och 13,8 (variation: 1-48) km under vintern (figur 7.6). Den kortare förflyttningssträckan under vintern är sannolikt kopplad till den ökande energikostnaden

som det medför att förflytta sig i snö. På sommaren var förflyttningsavståndet positivt korrelerat med tätheten av björn, storleken på reviren, samt med antalet angränsande revir. Under vintern var den dagliga genomsnittliga förflyttningssträckan negativt relaterad till både tätheten av rådjur och graden av fragmentering i reviret. Resultaten visar att skandinaviska vargar anpassar sina dagliga rörelseavstånd främst till variationer i den yttre miljön som täthet av bytesdjur och björn, samt till närvaron av angränsande vargrevir och landskapets struktur i miljön och i mindre utsträckning till variationer i individuella karaktärer såsom reproduktiv status och inavelsnivå. 🐾



Figur 7.6. Fördelningen över förflyttningsavstånd från 406 dygn under sommaren (a) och 614 dygn under vintern (b) från totalt 20 GPS-försedda individer där sändaren har tagit en position varje timme. Från Björk m.fl. 2026.

Kapitel 8. Habitatval

Sammanfattning

- Vargen är en habitatgeneralist och kan leva i många olika miljöer från arktiska områden till tropiska skogar.
- I Skandinavien föredrar vargar att etablera revir i skogsområden med låg mänsklig befolknings-täthet och de undviker mänskliga objekt som större vägar, särskilt dagtid.
- Vargar väljer ofta att etablera revir i områden som liknar deras uppväxthabitat, särskilt när de sprider sig kortare avstånd från sitt födelserevir.
- De använder ofta skogsbilvägar och isbelagda sjöar/vattendrag under vintern för effektiv förflyttning inom sitt revir, särskilt på natten och väljer ofta viloplatser i branta områden med hög trädtäckning, långt från bebyggelse och vägar.
- Lyorna där vargar föder sina valpar är ofta belägna i olika utgrävda hålrum eller under stora stenblock.

Djurens val av livsmiljö (habitatval) sker på flera rumsliga skalor, vanligtvis beskrivna som fyra olika nivåer som djuren väljer att leva på (Johnson 1980). Populationer har ett utbredningsområde (nivå 1) medan individer väljer att etablera hemområden (nivå 2). Individer väljer även att spendera olika mycket tid i olika typer av habitat inom dessa hemområden (nivå 3). Djuren kan dessutom välja att använda specifika habitat för olika typer av aktiviteter, t.ex. födointag, vila och reproduktion (nivå 4).

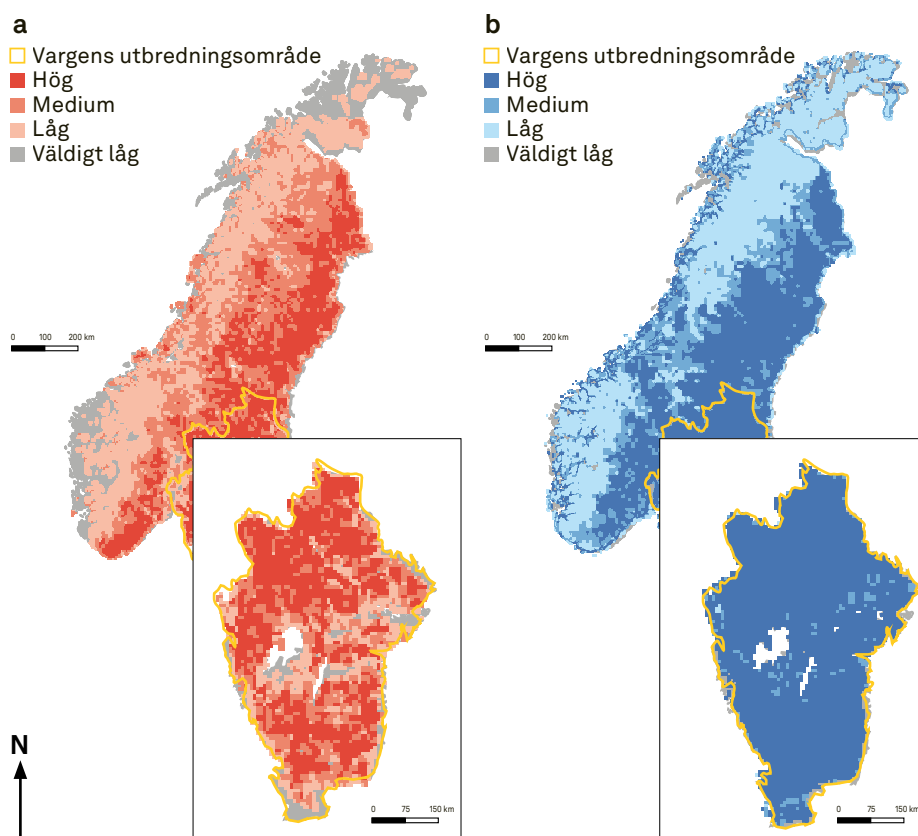
I vilket habitat inom dessa hemområden som djuren väljer att spendera sin tid för olika typer av aktiviteter, beror på faktorer som tillgänglig föda (t.ex. bytesdjur), landskapets utseende (sluten eller öppen terräng) samt interaktioner inom och mellan olika individer, grupper av individer (t.ex. flockar) eller mellan olika arter. Dessa interaktioner kan påverka individernas val och fördelning av tid i olika livsmiljöer.

Vargens habitatval

Vargen är en habitatgeneralist som kan leva i många olika typer av habitat från arktiska områden till boreala skogar, öppna jordbruksområden, tätbefolkade områden och till områden med tropiskt klimat. Ett flertal studier har genomförts på skandinaviska vargar för att undersöka omfattningen av lämpliga habitat samt att beskriva deras preferenser för vissa typer av habitat. Som underlag till undersökningarna

har antingen befintliga data från den årliga inventeringen på revirens belägenhet använts och/eller positionsdata från sändarförsedda individer.

I en studie av revirens belägenhet i utbredningsområdet (habitatval på nivå 1) togs hänsyn till både biotiska och antropogena variabler för att identifiera olika gradienter av habitatens lämplighet, men också risk till följd av olika typer av mänskligt orsakad dödlighet. Resultaten visade att vargar potentiellt kan leva i stort sett i vilket område som helst i Skandinavien om man endast ser till de biotiska faktorerna (Rodríguez-Recio m.fl. 2018, figur 8.1a). Om man även beaktar politiska beslut om vargpopulationens utbredning blir bilden en helt annan. I det senare fallet undantas i praktiken hela norra halvan av Sverige (renskötselområdet) och 94 % av Norges yta (utanför ulvezonen). Om man dessutom beaktar antropogena, s.k. riskfaktorer (trafik, legal jakt, illegalt dödande), framgår att stora delar av vargens utbredningsområde även innefattar en relativt hög årlig risk för dödlighet av olika slag (figur 8.1b). På landskapsnivå visar resultaten att vargreviren oftast, men inte alltid, är lokaliserade till områden med hög andel skog kombinerad med låg mänsklig täthet. Tätheten av bytesdjur tycks vara av mindre betydelse vilket kan tolkas som att i stort sett alla områden i Skandinavien har god eller mycket god tillgång på bytesdjur.



Figur 8.1. Prediktiva kartor över Skandinavien och vargens utbredningsområde i söder som visar: (a) karta över fördelning över biologiska förutsättningar för vargrevir (röd), (b) sannolikhet för dödlighet orsakad av trafik, skydds jakt och illegalt dödande (blå). Modifierad från Rodríguez-Recio m.fl. 2018.

Väljer utvandrande vargar revir av samma typ som uppväxtreviren?

Utvandring av individer från uppväxtområdet och etablering i ett nytt område är en viktig mekanism i dynamiken hos alla populationer. Att för en utvandrande individ komma till en helt ny typ av miljö kan medföra svårigheter för individen. Om den däremot har möjlighet att välja en miljö som liknar den som den har haft under uppväxten, så skulle det kunna förbättra förutsättningarna för individen. Detta skulle i så fall vara ett fördelaktigt beteende och därmed ha genetisk grund. Denna hypotes har föreslagits kunna förklara olika typer av utvandringsmönster hos stora rovdjur, men få studier har funnit stöd för detta.

I en studie undersöktes om miljöegenskaper i utvandrande vargars val av revir påverkades av uppväxtrevirets miljöegenskaper genom att följa upp utvandrande vargar över tid i den skandinaviska vargpopulationen (Sanz-Pérez m.fl. 2018). Miljöegenskaperna i uppväxtreviret jämfördes med de i revir som samma vargar senare etablerade sig i samt med andra områden som var tillgängliga för vargen att etablera sig i längs utvandringsvägen.

Dessa miljöegenskaper jämfördes för 271

utvandrande vargar med ett känt etablerat uppväxtrevir (genom identifiering med hjälp av DNA) med deras senare etablerade revir. Vargar med relativt kort spridningsavstånd tenderade att etablera sig i områden som liknade naturtypen i uppväxtreviret mer än vad som kunde förväntas av slumpen, medan vargar som utvandrade längre avstånd inte uppvisade samma mönster. Detta mönster återfanns hos både tikar och hanar men var mer uttalat hos tikar.

Beteende och habitatval i relation till mänskliga objekt och infrastruktur

Vargars beteende och val av habitat påverkas inte bara av yttre faktorer utan varierar även mellan individer som har olika personlighet formad av både nedärvda och inlärd egenskaper. Det betyder att olika vargindivider kan förväntas uppvisa en stor variation i hur de reagerar på olika typer av antropogena (mänskligt skapade) objekt i miljön t.ex. vägar, byggnader, öppna områden.

I en studie kategoriserades vuxna vargars individuella beteende längs en gradient från undvikande till uppsökande av antropogena objekt i landskapet, baserat på dess tillgänglighet i vargens närmiljö

d.v.s. revir (Carricondo-Sanchez m.fl. 2020). GPS-positioner från 52 olika vuxna vargindivider under perioden 2001-2017 användes för att beskriva habitatvalet för respektive individ. Dessutom undersöktes om variationen i habitatval kunde förklaras av olika faktorer såsom årstid, tid på dygnet, ålder, kön och andra revirspecifika egenskaper.

Vargar uppvisade konsekvent, med liten individuell variation, ett undvikande av mänskliga bosättningar och stora vägar. Efter att ha korrigerat för säsong, tid på dygnet och latitud var det liten variation i habitatvalet mellan olika individer, vilket visar att alla vargar hade liknande rörelsemönster och i allmänhet undvek antropogena objekt i landskapet.

Ett aktivt uppsökande beteende av antropogena objekt var sällsynt med undantaget att mer än hälften av vargarna uppvisade ett uppsökande beteende för skogsbilstigar, sannolikt genom att dessa kan användas för energieffektiv förflyttning inom reviret, både på sommaren (Zimmermann m.fl. 2014) och vintern (Veenbrink m.fl. 2026). Vargarna föredrog generellt områden med låg täthet av byggnader och under dagtid uppvisade de större undvikande för dessa objekt än under natten, sannolikt för att minimera möten med människor. Vargarna, speciellt tikarna, uppvisade högre grad av undvikande av antropogena objekt under sommaren än under vintern, troligen för att minska risken för mänsklig störning under lyeperioden. Det relativt sett mindre undvikandet av antropogena objekt under vinterperioden kan troligen vara en effekt av att älg och rådjur då uppvisade högre tätheter närmare dessa objekt till följd av snöförhållanden.

Effekter på habitatval i närvaro av björn

När flera arter av stora rovdjur som delvis konkurrerar om samma resurs, t.ex. bytesdjur, lever i samma område, kan det påverka arternas inbördes val av habitat. Det kan på så sätt bidra till att minska effekterna av konkurrens mellan arterna. Stora rovdjur är av särskilt intresse i sammanhanget eftersom deras interaktioner ofta medför konsekvenser för andra arter i ekosystemet.

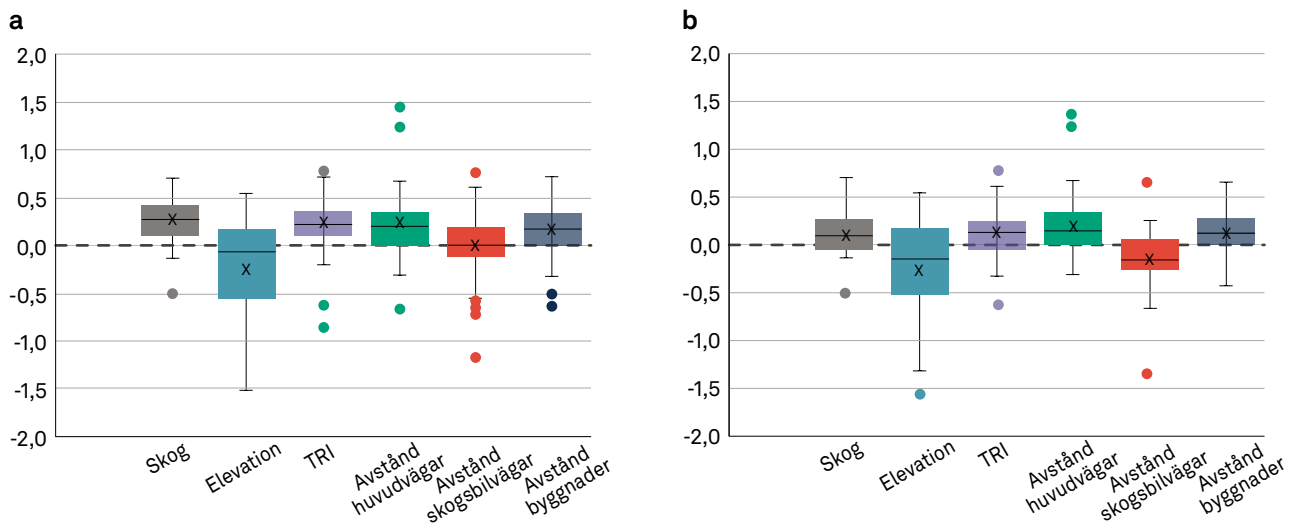
I en studie jämfördes rörelsemönstret hos 53 björnar och sju vuxna vargar utrustade med GPS-halsband som levde i samma område. Graden av segregation (skillnad) analyserades i deras habitatval inom sina hemområden både på senvintern och

på våren/försommaren när konsumtion av bytesdjur (älgkalvar) överlappar varandra som mest (Milleret m.fl. 2018). Habitatskillnader mellan björn och varg var större än förväntat jämfört med slumpen. Vargar tenderade att i högre omfattning än björnar, välja habitat baserat på älgthet, ungskog och oländig terräng, vilket sannolikt återspeglar de olika kraven hos allätare (björn) och köttätare (varg). Liksom i tidigare studier fann man att båda arterna i allmänhet undvek antropogena objekt (större vägar och byggnader) livsmiljöer, i synnerhet under dagtid.

I en uppföljande studie jämfördes habitatvalet hos 25 vargar i 22 olika revir där vissa av flockarnas revir var belägna i områden med höga tätheter av björn medan andra flockar levde i områden utan eller med låga tätheter av björn (Ordiz m.fl. 2020b). Vargarna valde generellt att vistas i skogsområden och i oländig terräng och undvek landskapselement som var relaterade till människor, d.v.s. vargar valde områden längre bort från huvudvägar och byggnader. Detta mönster var likartat oavsett användning av alla GPS-positioner eller begränsning av dessa till när vargarna förflyttade sig i reviret (figur 8.2). Vargarna valde generellt även att vistas i lägre belägen terräng på vintern, särskilt i områden med hög täthet av björn, vilka också karaktäriseras av generellt högre elevation. En förklaring till beteendet kan vara att vargarna primärt väljer områden med högre tätheter av älg under vintern, vilket i sin tur är ett resultat av älgarnas säsongsvandringar till lägre belägna områden (lägre elevation) med mindre snödjup. I övrigt fanns inga tydliga effekter av björntäthet på vargarnas habitatval till skillnad från tidigare studier.

Nyttjande av isbelagda vattendrag under vintern

Vargens områdesnyttjande är på många sätt kopplade till olika typer av vattendrag, framförallt under vintern då många av dessa är isbelagda och kan nyttjas för förflyttningar inom reviret. I en studie som omfattade data från 71 sändarförsedda vargar i 44 olika revir undersöktes habitatvalet i förhållande till vattendrag, tid på dygnet och tid under vinterhalvåret (Veenbrink m.fl. 2026). Vargarna valde aktivt att till stor del färdas på sjöar och andra typer av frusna vattendrag under vintern och deras nyttjande av dessa var 2,2 gånger vanligare under perioder med is jämfört med isfria perioder under



Figur 8.2. Boxdiagram över selektionskoefficienter (Y-axel) bestämda med resursselektionsanalys (RSF) utförda på revirnivå för miljövariablerna: skog, elevation, oländig terräng (TRI), avstånd till huvud- och skogsblvägar samt avstånd till byggnader med användning av (a) alla GPS-positioner och (b) endast GPS-positioner under förflyttning. För varje variabel visar boxen den första och tredje kvartilen, den horisontella linjen är medianen och korset är medelvärde. Modifierad från Ordiz m.fl. 2020b.

vintern. Vargarnas benägenhet att färdas på sjöar var lägre under dagtid än under nattetid. Deras rörelsehastighet ökade med 20-40 % när de färdades på isbelagda ytor, vilket var jämförbart med när de färdades på skogsblvägar. Perioder eller områden med djup snö resulterade generellt i minskad rörelsehastighet men inte mer på isbelagda ytor än i andra typer av habitat. Studien visar att vargar nyttjar frusna vattendrag som korridorer för att underlätta sina rörelser i reviret under vintern, men kanske även för att minska risken för möten med människor.

Val av viloplatser

Vargar i Skandinavien tillbringar mycket av sin tid med att vila vilket mestadels sker under dagtid eftersom de jagar och äter större delen av tiden på natten. De dödar ofta stora byten som kan ta flera dagar att konsumera och behöver hitta viloplatser som inte är alltför långt från det slagna bytesdjuret, men där de kan vila ostört. I en nyligen genomförd studie (Wilhelmsen m.fl. und. granskn.) valde vargar sina viloplatser på ett genomsnittligt linjärt avstånd på över fem km från bytesdjuret men att detta varierade från 0 till över 20 km. De valde ofta branta områden, belägna i syd- eller västlig riktning med hög trädtäckning, långt från byggnader och vägar. Viloplatserna var i allmänhet längre bort från antropogena objekt och i högre terräng än den plats där bytesdjuren dödades och konsumerades.

Val av typ och habitat för lyor

När vargar föder sina valpar är dessa i ett tillstånd som kräver omvårdnad och skydd och vargar har därför utvecklat ett beteende där födseln sker i lyor. Dessa lyor kan variera mycket i utseende, form och belägenhet och nyttjas normalt under de första tre till sex veckorna av valparnas liv. Valparna tillbringar uteslutande tiden i lyan under de första veckorna efter födseln.

Under åren 2005-2023 dokumenterade vi belägenheten hos 40 olika aktiva varglyor i utbredningsområdet genom att följa en eller båda de vuxna sändarförsedda vargarna (Johnsen Bronndal 2024, Droghei m.fl. und. granskn.). Från dessa data utvärderade vi lyornas position i förhållande till habitatet och vägnätet i den omgivande miljön. Lyorna placerades oftast i relativt brant terräng med tät skog, långt från bebyggelse och större vägar. Typen av lya varierade från hålrum mellan stora stenblock och överhäng (45 %) till utgrävda myrstackar (10 %), sandjord (5 %) eller i anslutning till större liggande trädrötter eller större träd (18 %) (bild 8.1). Några av lyorna var även placerade i mer eller mindre öppen terräng (10 %). För fem (12 %) av lyorna gjordes ingen klassificering av typ. De flesta var dock skyddade från regn och väl dolda i terrängen så att man utan vetskap om dem inte hade kunnat identifiera dessa som varglyor.



FOTO: SKANDULV

Bild 8.1. Olika typer av de 40 aktiva varglyor som besöktes under studien omfattande (a) utgrävt hålrum under stenblock, (b) lya i öppen myrstack, (c) vid roten av större träd (d) lya utgrävd i sandjord, (e) lya utgrävd i myrstack samt (f) utgrävd lya under trädrötter som tidigare använts av björn.

Val av habitat hos unga vargar på vandring i relation till infrastruktur

Under utvandnings- och spridningsfasen tar sig unga vargar in i okända områden och deras färdvägar följer ofta både naturliga och antropogena landskapskorridorer som dalar och vägar. Under perioden 2003-2023 följdes 42 GPS-försedda vargar inom sina uppväxtrevir samt under delar av, eller hela perioden för deras vandring från uppväxtreviret till att de blev stationära. Resultaten visar att unga vargar under spridningsfasen i allmänhet undviker infrastruktur och närhet till bebyggelse och öppna områden, särskilt dagtid och när de förflyttar sig genom områden med hög mänsklig påverkan (Eriksen m.fl. 2018, Gugu 2025). De utvandrande vargarna uppvisade ett särskilt starkt undvikande beteende för antropogena objekt

(byggnader, anläggningar etc.) när de rörde sig mot platser där de senare skulle tillbringa längre perioder, som vid daglegor eller vid kadaver från bytesdjur.

Under sina vandringar valde vargarna ofta skogsbilvägar, speciellt på natten, men undvek skogsbilvägar i områden med hög mänsklig påverkan. Under natten fanns inget tydligt undvikande av större vägar vilket visar att vargarna ofta använder vägar för effektiv förflyttning så länge risken för att möta människor är låg. Under dagtid uppvisade vandrande vargar ett starkare undvikande att korsa större vägar, öppna områden och områden med hög mänsklig aktivitet, jämfört med under natten, sannolikt för att undvika människor. Vi fann inga bevis för att unga vandrande vargar som grupp söker mänsklig aktivitet i större utsträckning jämfört med stationära vargar.

Däremot fanns några enstaka fall där unga vargar under spridningsfasen hamnade i områden med mycket hög mänsklig aktivitet, t.ex. i tät bebyggelse och nära stora trafikleder (bild 8.2). Tolkningen av dessa resultat är att unga vargar i spridningsfasen i allmänhet undviker människor på samma sätt som

stationära vuxna vargar gör. Men när de färdas över långa avstånd i jakt på ett ledigt revir och en partner så händer det att de ibland korsar större vägar eller hamnar i mer tätbefolkade områden där risken för upptäckt av människor är hög. 🐾

a



b



Bild 8.2. GPS-positioner från en GPS-försedd ungvarg (M1704) under spridningsfasen vid riksväg 73 nära Stockholm (a). Den unga vargtiken passerade ett köpcenter kl. 23:01 den 7 juni 2017 (b). Från Eriksen m.fl. 2018.

Kapitel 9. Utvandring, spridning och etableringsmönster

Sammanfattning

- Utvandring, spridning och etablering är en viktig process för unga vargar när de lämnar sina födelserevir för att etablera ett eget revir.
- Utvandringen sker normalt när vargar är ett år gamla och sammanfaller ofta med födseln av nya valpar.
- Primär utvandring sker när unga vargar lämnar sina födelseområden medan sekundär utvandring beskriver när vuxna vargar byter område och bildar ett nytt revir, ofta som en följd av partners död.
- Spridningsavstånden varierar där hanar i genomsnitt sprider sig längre än tikar. Spridningsavståndet minskar dock med ökande täthet av vargrevir.
- Inavel påverkar spridningen där mer inavlade individer sprider sig kortare avstånd.
- Vargar kan utvandra långa sträckor, över 1000 km, innan de etablerar revir, men det är stor variation mellan individer.
- Utvandringens mönster påverkas av geografin, där vargar födda i Norge ofta vandrar österut till Sverige eller Finland.
- Incestuösa parbildningar förekommer i olika konstellationer både mellan föräldrar och avkommor och mellan syskon.

Utvandring och spridning av unga individer från uppväxtområdet till nya områden är en viktig fas i livet som påverkar både den ekologiska och evolutionära dynamiken i populationer samt utgör den huvudsakliga mekanismen för genflöde både inom och mellan populationer (Clobert m.fl. 2013).

Vi skiljer mellan två typer av utvandring. Primär utvandring kan definieras som ”den rörelse en individ gör från sitt födelseområde till den plats där den reproducerar sig eller skulle ha reproducerat sig om den hade överlevt och hittat en partner” (Howard 1960). Sekundär utvandring definieras som när en vuxen reproduktiv individ flyttar från ett område till ett annat område. Hos vuxna vargar sker detta oftast som en respons på att partnern har förolyckats. För det unga djuret består spridningsdelen oftast av tre faser, 1) utvandring, d.v.s. valet mellan att stanna eller lämna det egna födelseområdet, 2) spridning, d.v.s. att vandra genom okänt land i jakt på en ny plats och 3) etablering på en ny plats där reproduktion så småningom kommer att ske om individen överlever

tillräckligt länge (Clobert m.fl. 2013). Denna spridningsperiod i livet hör till de mest riskfyllda och karakteriseras av hög dödlighet.

Ett generellt mönster hos däggdjur är att könen skiljer sig åt vad gäller spridningsavstånd och att hanar vanligtvis sprider sig längre än honor (Lidicker 1975). Den primära faktorn som antas påverka när och i vilken omfattning utvandring/spridning sker är konkurrens om resurser som begränsar reproduktionen. Andra faktorer som kan påverka denna process är inavelsundvikande och habitatval. Typen av socialt system (monogami kontra polygami) har också föreslagits påverka vilket kön som sprider sig längst men resultaten är tvektiga (t.ex. Mabry m.fl. 2013). Nyligen har även genetik uppmärksamats som en faktor som kan påverka spridningsavstånd (Saastamoinen m.fl. 2018).

En av vargarnas typiska egenskaper är att de kan vandra långa sträckor innan de etablerar ett eget revir, vilket för vargen som art har bidragit till en av de största geografiska utbredningarna av landlevande däggdjur i världen. Det finns många

uppgifter om individer som vandrat mer än 1000 km, inklusive vargar från Skandinavien (Wabakken m.fl. 2007). Avstånden för vargar som lyckas etablera sig i ett nytt revir är dock generellt kortare. Från Finland rapporterade Kojola m.fl (2006) att medianavståndet mellan mittpunkterna i uppväxtreviret och det nya reviret var 109 km för hanar och 99 km för tikar. Från studier i Yellowstone rapporterade Jimenez m.fl. (2017) något kortare avstånd, men med en liknande könsskillnad d.v.s. 100 km för hanar och 88 km för tikar samt att det genomsnittliga spridningsavståndet minskade med ökande lokal täthet.

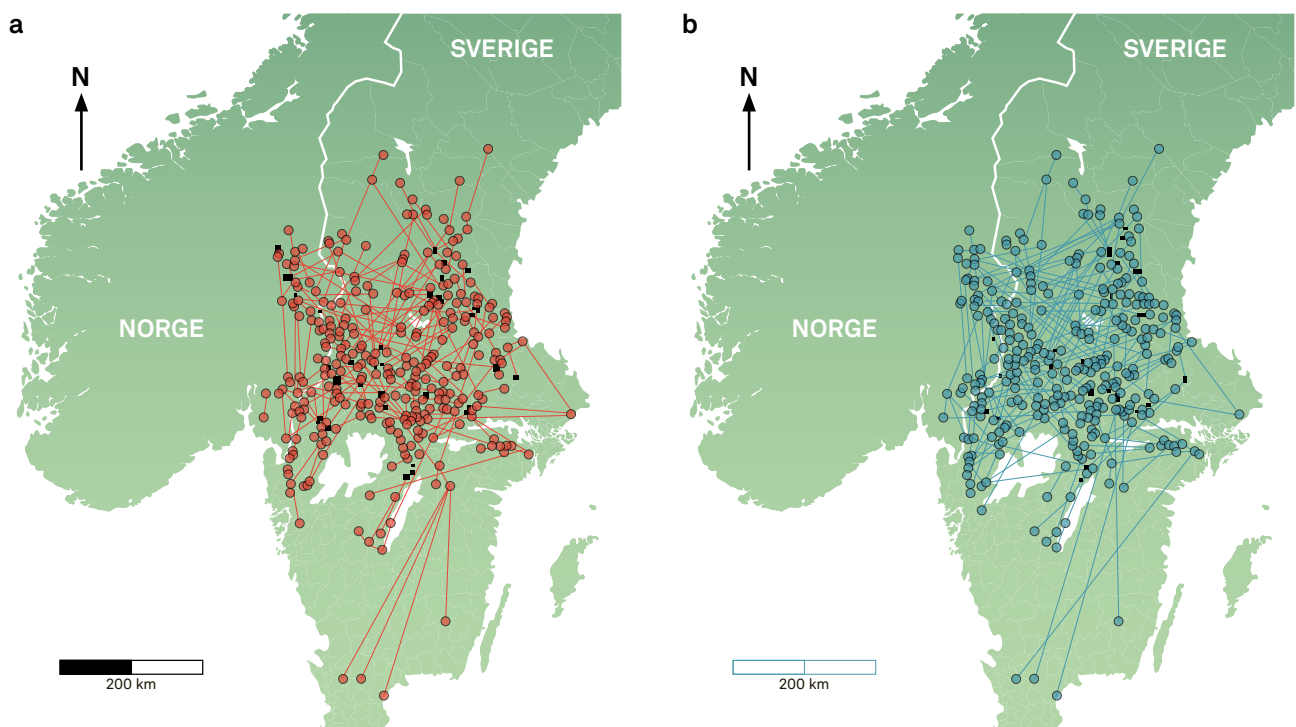
Spridningsmönster baserat på DNA-identifiering

I Skandinavien har kombinationen av en detaljrik årlig inventering av populationen tillsammans med en kartläggning av de revirhävande individernas genetiska profil, skapat unika förutsättningar att studera spridningsmönster och parbildning på hög detaljnivå. I en undersökning gjordes analyser av hur spridningsavstånd påverkas av både individuella och populationsspecifika faktorer och omfattar ett dataset av totalt 542 registrerade parbildningar (revir) under perioden 1998-2022 (Liberg m.fl.

under bearbetn.). Skillnaden mellan utvandringsavstånd hos primära och sekundära parbildningar undersöktes samt etableringsmönster vid parbildningar för 57 fall av incestuösa parningar, d.v.s. mellan förälder-avkomma eller mellan syskon.

Bland de 542 registrerade parbildningarna ingick 417 unika tikar och 433 unika hanar. I 125 (23 %) fall etablerade sig en tik i mer än en parbildning under sin livstid och i 109 (20 %) fall gjorde en hane detsamma. I 350 (65 %) fall föregicks tikarnas etablering av en utvandring från födelsereviret. Av dessa var 345 primära parbildningar och 5 var sekundära parbildningar (figur 9.1a-h). I resterande fall (35 %) övertog tiken föräldrarnas revir och blev själv revirhållande tik. I 457 fall (84 %) föregicks hanarnas etablering av en utvandring från födelsereviret. Av dessa var 416 primära parbildningar och 41 var sekundära parbildningar.

Spridningsavståndet från födelsereviret till bildandet av ett nytt revir för primära parbildningar var generellt längre hos hanar än hos tikar (hanar: 134 km, variation 11-476 km; tikar: 95 km, variation 12-424 km). Spridningsavståndet för sekundära parbildningar var kortare jämfört med primära spridningsavstånd för båda könen, men längre hos hanar än tikar (hanar: 43 km, variation 10-275 km; tikar: 30 km, variation 12-60 km).



Figur 9.1. Spridningsavstånd för tikar (röd, a) och hanar (blå, b) från födelserevir (svart fyrkant) till etablering av eget revir med reproduktion (cirkelar) under perioden 1999-2022.

Spridningsavståndet hos både hanar och tikar minskade med ökande lokal täthet av vargrevir mätt som antalet vargrevir inom olika avstånd från själva uppväxtreviret, men påverkades inte av det geografiska läget av födelse- och reviret i populationen (mätt som avståndet mellan centrum av födelse- och reviret och populationens centrum).

Däremot påverkade inavelsnivån spridningsavståndet för båda könen hos dessa utvandrare där ökande inavelsgrad resulterade i kortare utvandringsavstånd. Från första generationens avkomma till finsk-ryska vargar (F1:or), till vargar med en genomsnittlig inavelsnivå i populationen, minskade utvandringsavståndet med i genomsnitt 50 % för tikar och med 24 % för hanar.

Spridningsavstånd hos individer som ej lyckades bilda revir

Vi registrerade även spridningsavstånd för 384 vargar (257 hanar, 127 tikar), som hittats och rapporterats döda utanför sina hemrevir, innan de lyckades bilda ett eget revir. Den största andelen av dessa dog till följd av licensjakt/skyddsjakt, bekräftad eller misstänkt illegalt dödande, trafikolyckor och andra olyckor (t.ex. drunkning, att de dödats av älg eller av annan varg) eller sjukdomar. Det genomsnittliga spridningsavståndet för alla icke-stationära revirhävande vargar var betydligt längre (hanar: 267 km, variation 24-1056 km; tikar: 181 km, variation 17-565 km, jämfört med de individer som hade bildat ett revirhävande par, sannolikt som ett resultat av att dessa inte fann någon lämplig partner.

Etableringsmönster vid parbildning

Med hjälp av samma dataset som ovan kunde även olika typer av parbildning i relation till spridningsmönster, kön och släktskap undersökas och beskrivas. Framförallt kunde olika typer av incestuösa parbildningar identifieras och beskrivas samt hur dessa var relaterade till spridningsmönstret för de två individerna och flockens sammansättning i deras födelse- och revir.

Ankomstordning till nya revir

I 95 fall fanns data från båda individerna i nyetablerade par, såsom plats och datum för den sista registreringen, innan individen nådde fram till det nya reviret, samt information om den första platsen och datumet efter att den etablerade sig i det nya

reviret. I 15 fall (16 %) skilde sig ankomstdatumet i det nya reviret mellan de två individerna med mindre än 30 dagar, vilket gör att det inte med säkerhet går att bestämma vem som var först att etablera sig. Av de återstående 80 fallen anlände tiken först i 55 (69 %) fall, och hanen anlände först i 25 fall (31 %).

Det fanns ingen skillnad mellan könen gällande antalet dagar de väntade på en partner. Den genomsnittliga väntetiden för tikar var 262 dagar (median 134, n=25), och 284 dagar (median 169, n=55) för hanar. I nio fall väntade en tik i mer än ett år, och i fyra fall väntade en hane i mer än ett år innan parbildning skedde. Den tik som väntade längst till parbildning fick vänta 2908 dagar (åtta år, i det s.k. Florarnareviret) och motsvarande för en hane var 1756 dagar (4,8 år, i det s.k. Kosta- och reviret). Båda dessa fall inträffade i utkanten av utbredningsområdet.

Incestuösa parbildningar

Under samma period dokumenterades totalt 57 fall av incestuösa parningar, inklusive 14 far-dotter, sex mor-son och 37 fall med syskonparningar (syster-bror parningar). En av far-dotterparningarna inträffade inte i dotterns födelse- och revir, utan efter att båda individerna hade utvandrat till ett nytt område. Två parningar mellan helsyskon/halvsyskon inträffade i föräldrarnas revir efter att föräldrarna hade dött, medan 35 (29 helsyskon, sex halvsyskon) inträffade efter att båda syskonen hade utvandrat från sitt födelse- och revir och etablerat sig tillsammans i ett nytt revir (se ovan). Det finns ingen information om huruvida några av syskonen i dessa 35 par utvandrat tillsammans från föräldrarnas revir. I sex fall var tiken ensam kvar från en tidigare parbildning och i tre fall var hanen ensam kvar. Åtminstone i dessa nio fall har individerna utvandrat separat till sina gemensamma revir. Slutligen dokumenterades fyra fall av parning mellan far och styvdotter och två fall av parning mellan mor och styvson.

Tabell 9.1. Antal incestuösa parbildningar (revir) av olika typ av totalt 542 registrerade parbildningar under perioden 1998-2022 i den Skandinaviska vargpopulationen.

Typ av parning	Antal (n)	Andel
Totalt antal incestuösa	57	10,5 %
Far – dotter	14	2,6 %
Mor – son	6	1,1 %
Helsyskonparning i nytt revir	29	5,3 %
Halvsyskon i nytt revir	6	1,1 %
Helsyskon i föräldrareviret	2	0,4 %
Far – styvdotter	4	
Mor – styvson	2	

Tikar visar starkare ortstrohet än hanar där tikar i större utsträckning stannar kvar i uppväxtreviret eller i ett etablerat revir efter att hanen har dött. Detta gäller både frekvensen av vuxna tikar som parar sig med en utvandrande/inkommande hane (113 tikar, 45 hanar), och unga tikar som parar sig med en utvandrande hane i uppväxtreviret (52 tikar, 12 hanar).

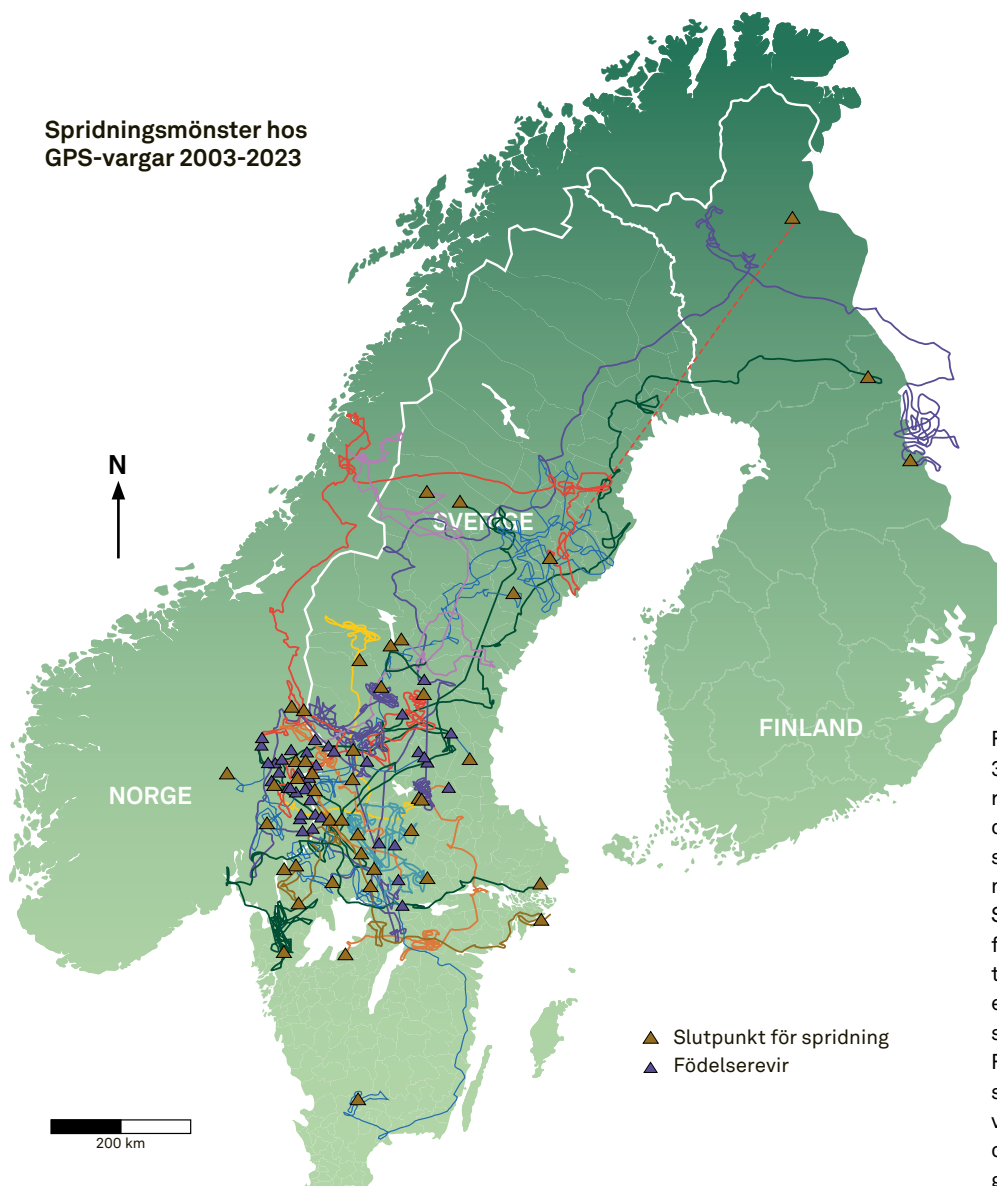
Sekundär spridning och parbildning

Vid 17 (41 %) av de 41 fallen där en sekundär parbildning skedde, bildade hanen par med en änka, vilket var nästan dubbelt så många fall som förväntat, baserat på andelen änkor och övriga tikar i populationen. I två av de fem (40 %) fallen där tikar genomförde en sekundär parbildning skedde det med en sekundärt utvandrande hane.

Spridningsmönster baserat på GPS-försedda individer

Förutom de spridningssträckor som kunde registreras från att kombinera inventeringsdata med individuella DNA-profiler för olika parbildningar och döda återfunna individer, har ett mer detaljerat utvandringsmönster hos ett antal individer kunnat följas med hjälp av GPS-sändare. Dessa individer försågs med GPS-sändare i sina uppväxtrevir under det första levnadsåret, d.v.s. under valpstadiet (8-11 månaders ålder). Med hjälp av sändarna gick det att följa när deras utvandring från uppväxtreviret började och i detalj hur vandringen skedde tills de blev stationära och bildade ett eget revir eller tills deras död innan parbildning skedde (figur 9.2).

Spridningsmönster hos GPS-vargar 2003-2023



Figur 9.2. Spridningsvägarna för 31 vargar som GPS-märkts i sina respektive nationella revir i Norge och Sverige. Kartan visar linjer som illustrerar de enskilda spridningsvägarna mellan positionerna. Små (lila) trianglar representerar födelsereviret och stora (bruna) trianglar visar där individen dog, etablerade sig eller befann sig när sändaren slutade att fungera. För en individ visar den röda streckade linjen skillnaden mellan var sändaren slutade att fungera och var individen senare avlivades genom skydds jakt.

Utvandringsavstånd

Liksom för de spridningsavstånd som baseras på DNA-analyser av individer varierar GPS-baserade spridningsavstånd avsevärt mellan olika individer. Av 42 GPS-försedda vargar var det linjära förflyttningsavståndet från födelseområdet till deras sista position 224 km i medeltal och varierade från 13 km till 1014 km. Vargarna färdades med en genomsnittlig hastighet av $13,2 \pm 4,5$ km/dag baserat på fyratimmars GPS-intervall mellan positionerna (Gugu 2025). Tiden från utvandring från det egna reviret till att vargen kunde klassificeras som stationär uppgick i genomsnitt till 166 dagar för tikar och 178 dagar för hanar.

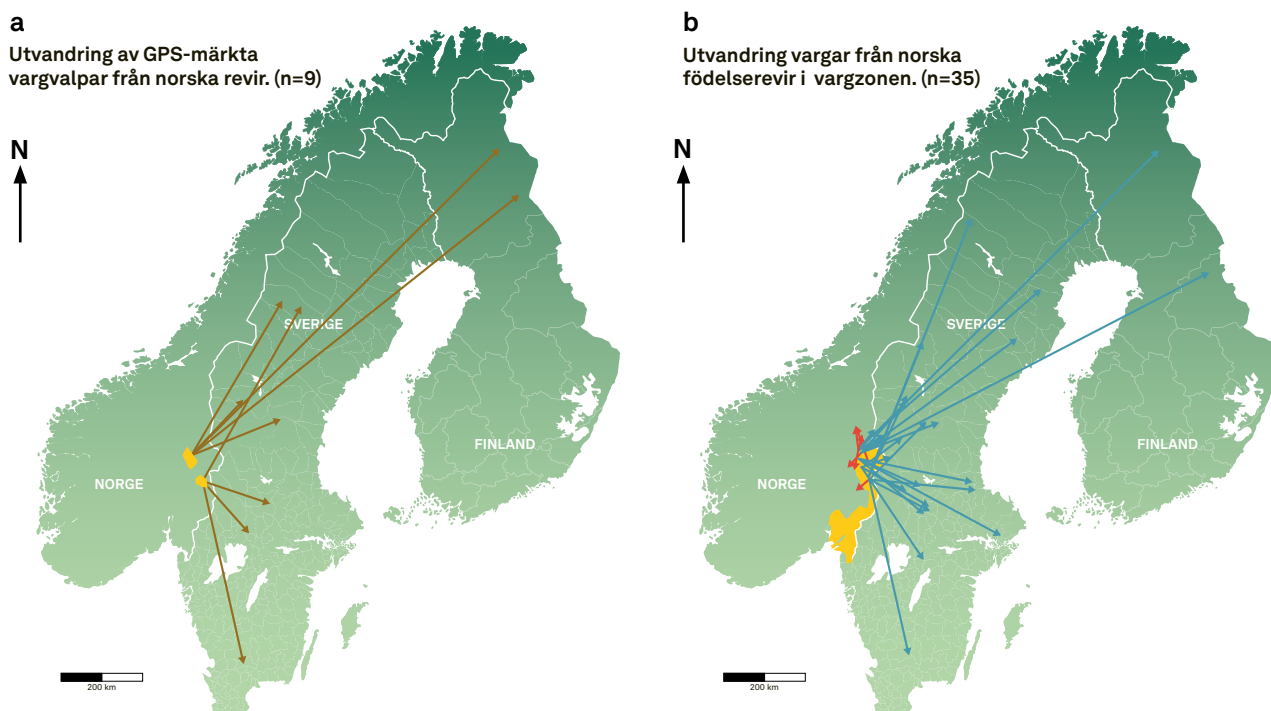
Utvandringsmönster

De flesta vargar som vandrar till potentiella konfliktområden utanför vargzonen i södra Norge är födda i Sverige. Detta gäller i synnerhet de som vandrar till södra Norge utanför Innlandet fylke och den s.k. vargzonen som är det område i Norge där fast förekomst av vargrevir är tillåten. I en studie av döda vargars ursprung under perioden 1998-2016 var 53 av totalt 56 identifierade vargar svenskfödda, tre var födda i gränsområden och ingen kom från de 41

vargkullar registrerade i helt norska vargrevir under samma tidsperiod som var associerade med vargzonen (Wabakken m.fl. 2017).

Unga vargar födda i helnorska revir öster om älven Glomma i Norge utvandrade nästan alltid österut. Endast en av 40 vargar som under en 20-årsperiod dödades i Norge i direkt samband med angrepp på boskap under betessäsongen var född i ett helt norskt vargrevir inom vargzonen. En slutsats är därför att antalet kullar i den norska vargzonen verkar vara av minimal betydelse för omfattningen av angrepp av varg på frigående får i södra Norge, så länge reproduktionen sker inom vargzonen.

Motsvarande resultat finns för de utvandrade vargar som föddes och försågs med sändare i helnorska revir kopplade till den norska vargzonen. Ingen av dessa migrerade västerut till potentiella skadeområden i södra Norge. Dessa vargar hade däremot en stark tendens att lämna Norge och migrera österut, främst till Sverige, men även till Finland (figur 9.3a). Fler uppdaterade resultat i den aktuella studien, som även inkluderar 35 DNA-identifierade döda vargar, visar huvudsakligen samma spridningsmönster för vargar som har vuxit upp i och utvandrat från helnorska revir (figur 9.3b).



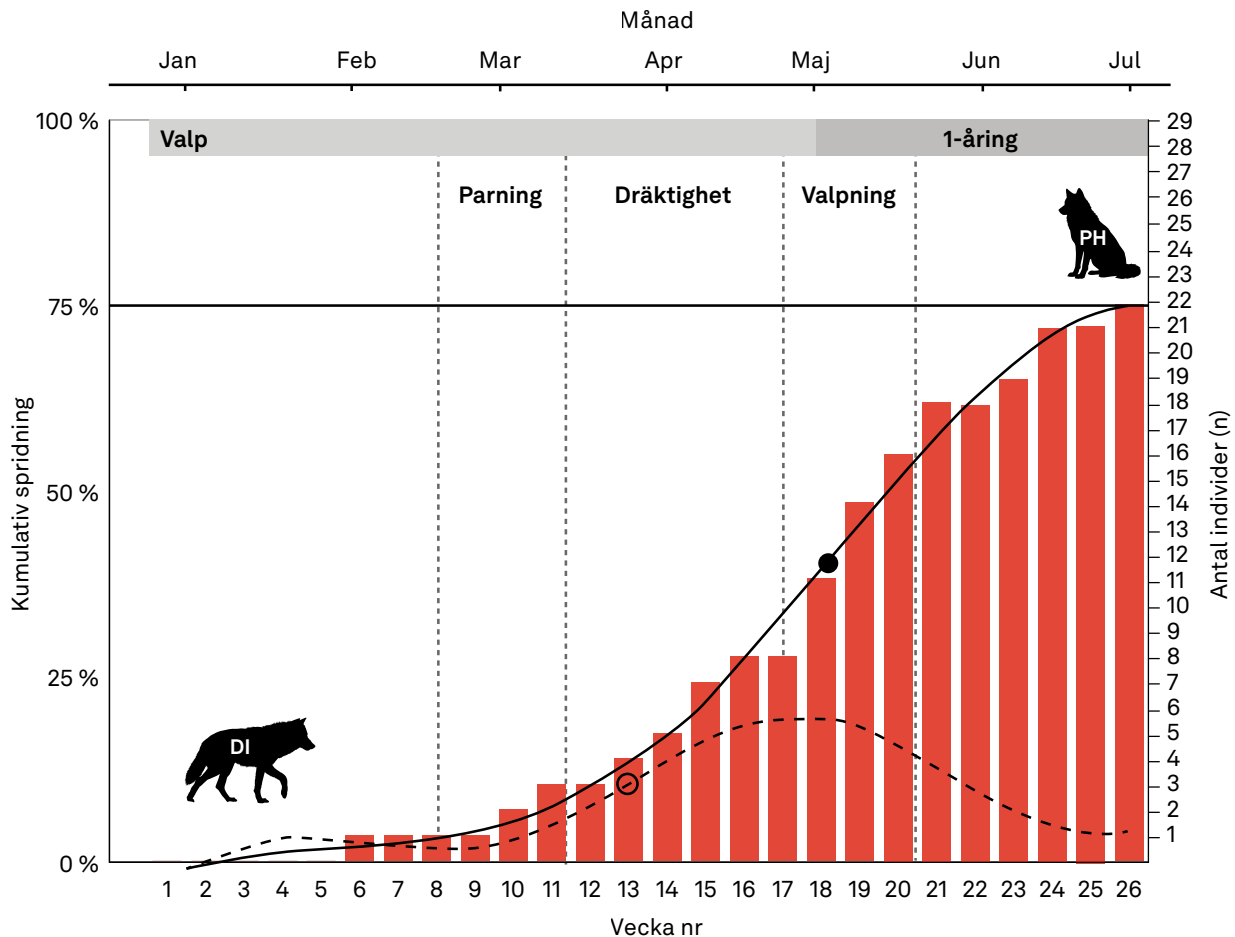
Figur 9.3. Utvandringmönster bland nio vargar som föddes och radiomärktes som valpar i helnorska vargrevir i den norska vargzonen under 2002-2014 (a). Utvandring av 35 vargar födda 2001-2013 inom helnorska revir med kopplingar till området för den nuvarande norska vargzonen och som har bekräftats döda och har identifierats genom DNA-analyser eller radiomärkning av vargar under perioden 2001-2017 (b). Blå pilar i figur b illustrerar vargar som emigrerat till Sverige och Finland/Ryssland och röda pilar visar vargar som utvandrat till södra Norge utanför vargzonen. Från Wabakken m.fl. 2017.

Ålder för utvandring

I en studie av Nordli m.fl. (2023) undersöktes tidpunkten (ålder) för utvandring från det egna uppväxtreviret för 30 valpar som fångats och försetts med GPS-halsband i uppväxtreviret. 29 av de 30 valparna med GPS-halsband kunde klassificeras som antingen utvandrande eller kvar i uppväxtreviret. GPS-halsbandet på två valpar fungerade inte men DNA-analys bekräftade att minst en av dem stannade kvar i det ursprungliga reviret. Utflykter utanför uppväxtreviret var vanligast i mitten av mars, medan utvandningsfrekvensen var som högst i början av maj, d.v.s. den högsta frekvensen för utvandring sammanföll med

födelse av en ny valpkull och när de utvandrande individerna var ett år gamla (figur 9.4).

Det tidigaste datumet för utvandring var den 9 februari och första veckan i maj hade 50 % av alla valpar utvandrat, vilket motsvarade en årlig spridningstakt på 38 % för valpar. Under första veckan i juli hade alla 22 utvandrande valpar (76 %) permanent lämnat sina födelserevir. Bland dessa uppvisade 12 (54 %) extraterritoriella beteenden (figur 9.4). Inga av de GPS-försedda syskonen utvandrande tillsammans eller längs samma utvandningsväg. De återstående sju valparna (24 %) stannade kvar i uppväxtreviret åtminstone fram till början av den följande vintern (figur 9.4). 🐾



Figur 9.4. Kumulativ frekvensfördelning av ålder för utvandring (visas som månader och veckonummer) för 29 skandinaviska vargvalpar under studieperioden. Det övre skuggade området indikerar när avkomor betraktas som valpar (ljusgrå, <1 år) respektive 1-åringar (mörkgrå), baserat på medianfödelsedatumet den 1 maj. Den horisontella linjen (76 %) visar tidpunkten då alla utvandrande valpar/1-åringar permanent lämnat sitt födelserevir före 14 månaders ålder. Valpar (n=7) som stannade kvar i födelsereviret fram till deras andra vinter (ca. 1,5 år) omfattade 24 %. Streckade vertikala linjer indikerar parningsperioden och en dräktighetsperiod på 64 dagar. Den streckade, böjda linjen, visar frekvensfördelningen för extraterritoriella utflykter och den vita cirkeln indikerar när denna typ av extraterritoriellt beteende är som vanligast (18 mars). Den heldragna, svarta, böjda linjen visar den kumulativa frekvensen av spridning och den svarta cirkeln indikerar den förutspådda tidpunkten då denna är som högst (1 maj). Modifierad från Nordli m.fl. 2023.

Kapitel 10. Populationsdynamik och demografi



Sammanfattning

- Vargar har en hög reproduktiv potential jämfört med andra stora rovdjur. En vargtik kan få upp till 40-60 valpar under sin livstid.
- Den skandinaviska vargpopulationen nådde över 500 individer 2014. Efter 2014 har tillväxten varit ojämn med både positiv och negativ tillväxt de senaste åren.
- För att upprätthålla en stabil vargpopulation behövs en balanserad jaktstrategi som tar hänsyn till både naturlig dödlighet och dödlighet orsakad av människan.
- Vargar blir könsmogna vid 10 månaders ålder men föder oftast sina första valpar vid två års ålder. Kullstorleken är i medeltal ca 5 valpar men med en betydande dödlighet fram till deras första vinter.
- GPS-sändare och DNA-analyser är viktiga verktyg för att dokumentera vargars dödsorsaker och årlig överlevnad.
- En stor del av dödligheten bland vuxna revirmarkerande individer sker till följd av okända orsaker men som i många fall sannolikt är relaterat till illegalt dödande.
- Hög årlig dödlighet i populationen (>35 %) har under de senaste 10 åren bromsat vargpopulationens tillväxt.

Jämfört med andra stora rovdjuren i Sverige är den potentiella reproduktionskapaciteten hög hos varg. Den totala livstidsreproduktionen för en björn-, järv- eller lodjurshona uppgår maximalt till ca 15-20 ungar (Tallian och Kindberg 2025, Rauset m.fl. 2015, Gaillard m.fl. 2014). En vargtik kan däremot producera upp till ca 40-60 valpar under en livstid (Mech och Boitani 2003). Detta medför även att vargen har en betydligt högre årlig potentiell populationstillväxt (> 40 %) jämfört med de andra stora rovdjuren i Skandinavien (< 25 %).

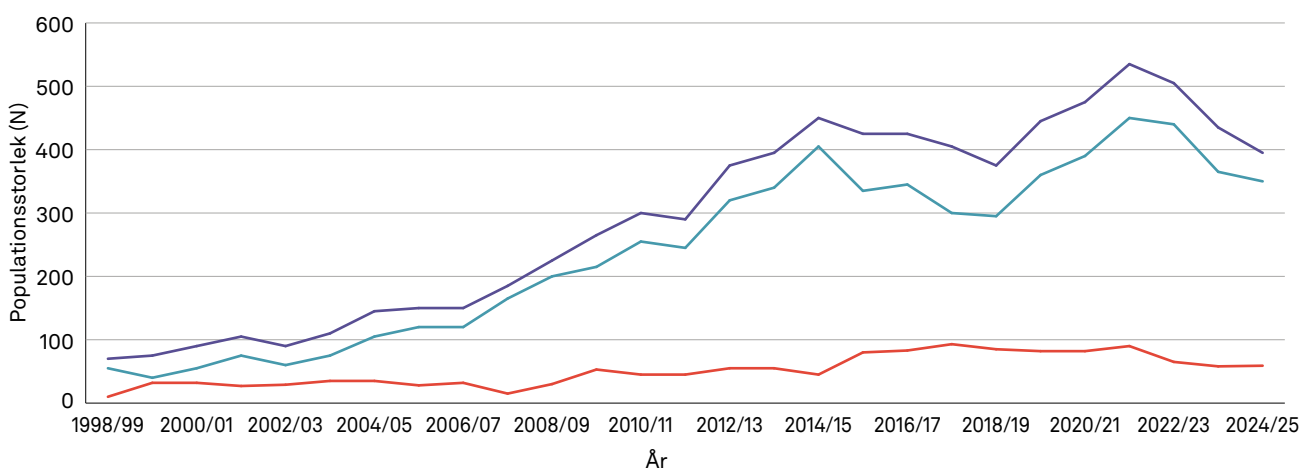
Hög tillväxt i vargpopulationer sker oftast när dessa (åter)etablerar sig i nya eller gamla områden, där tätheten av bytesdjur är hög och där dödlighet orsakad av människan, såsom legal jakt, illegalt dödande och trafik, är låg. Exempel på detta är återintroduktionen av varg i Idaho, USA som startade med att ca. 30 vargar infördes under åren 1995 och 1996. Populationen ökade sedan av egen kraft till 850 individer 2008, vilket motsvarar en årlig genomsnittlig populationstillväxt på 32 % (Idaho Wolf Monitoring Progress Report 2011).

Ett exempel från Europa är vargpopulationen i Tyskland, som etablerades i början av 2000-talet genom naturlig invandring från Polen. År 2024/25 hade denna population vuxit till ca 274 revir (~1500-2000 individer), vilket motsvarar en genomsnittlig årlig tillväxt på 24 % (Reinhardt m.fl. 2025).

Populationstillväxt

Med start från den första verifierade reproduktionen 1983 har den skandinaviska vargpopulationen sedan början av 1990-talet haft en nästan obruten tillväxt fram till 2014, då den nådde drygt 500 individer (figur 10.1). Därefter vände tillväxten nedåt i Sverige fram till 2018 och de senaste sju åren har den pendlat mellan positiv och negativ tillväxt. I Norge däremot ökade stammen något 2015 och har därefter varit relativt konstant, förutom de senaste åren då den har minskat något. Eftersom den svenska delpopulationen är avsevärt större (ca. 85 % av den totala populationen i Skandinavien) än den norska, återspeglas dynamiken i Sverige tydligt i den totala skandinaviska populationen, om än något dämpat.

Sett över hela perioden från 1983 till 2024, har den skandinaviska populationen vuxit med i genomsnitt 12 % ($\lambda=1,12$) per år, men detta innefattar även perioder med ingen eller negativ tillväxt såsom under 1980-talet och perioden 2014-2024. Orsaken till den begränsade tillväxten under 1980-talet kan främst förklaras av bristen på reproduktiva partners, en s.k Allee-effekt, (Wabakken m.fl. 2001), medan den begränsade tillväxten under det senaste årtiondet till stor del kan förklaras av både ett ökat legalt jaktuttag och illegalt dödande.



Figur 10.1. Populationsutveckling av varg under perioden 1998/1999 till 2024/2025 för den skandinaviska populationen (lila), den svenska delpopulationen (blå) samt den norska delpopulationen (röd). Populationsstorleken per 1 oktober för respektive år inkluderar funna levande och döda vargar under inventerings-säsongen 1 oktober till 31 mars. Populationsskattningarna är hämtade från de årliga nationella inventeringsrapporterna som produceras av SLU Viltskadecenter (Sverige) och Rovdata och Universitetet i Innlandet (Norge).

— Skandinavien
— Sverige
— Norge

Tillväxten för enskilda år under perioden 1998/99 -2024/25, den period då det genomförts systematiska årliga inventeringar, varierar från -13 % till +31 % per år.

Om antalet dokumenterade reproduktioner summeras i populationen från starten 1983 fram till och med 2024, så uppgår dessa till totalt 840. Minimiantalet identifierade individer med hjälp av DNA-analys uppgår till 3261. Det totala antalet vargar som funnits sedan 1983 är säkerligen större, då det inte är sannolikt att alla individer är hittade. 109 individer som utgörs av 51 immigranter, 25 individer med rekonstruerat ursprung och 33 individer som inte kunnat kopplas till någon reproduktion i släktträdet ingår inte i denna siffra.

Populationstäthet

Tätheten av varg i Skandinavien, beräknat på respektive läns totala yta i Sverige och på den s.k. vargzonen i Norge, uttryckt som ett genomsnitt för perioden 2014/15 till 2023/24, ligger generellt i intervallet 0-5 individer per 1000 km² (tabell 10.1). De högsta lokala tätheterna uppnåddes inventerings-säsongen 2021/22 i Örebro län (6,8) och Värmlands län (6,0). Lokalt kan dessa tätheter vara betydligt högre (20-30/1000 km²), t.ex. inom enskilda revir eller när flera revir angränsar till varandra (Milleret m.fl. 2024). I jämförelse med vargpopulationer i Nordamerika som påverkas lite av människan eller populationer i mellersta och södra Europa är dock dessa regionala tätheter låga. Tätheter av varg i vissa områden som t.ex. i Yellowstone i USA och södra Europa kan uppgå till 70-90/1000 km² (Fuller m.fl. 2003, Ciucci m.fl. 2025).

Vargparens varaktighet

Vanligtvis håller vargpar i Skandinavien ihop under hela sin livstid efter parbildningen och separerar endast om någon av individerna dör. Ett intakt par kan producera upp till 12-13 kullar under sin livstid, om båda de vuxna föräldradjuret uppnår maximal ålder. Generellt sett är det dock mycket ovanligt att båda individer i ett vargpar överlever så länge, i synnerhet i en population som den skandinaviska där människan har stor påverkan på vargarnas överlevnad. Om en individ i paret dör i förtid är det däremot normalt att den överlevande individen bildar ett nytt reproducerande par med en annan individ vilket normalt sker inom 1-2 år. I en studie undersöktes livslängden för 153 olika

vargpar som registrerats av länsstyrelserna och SNO i Norge vid de årliga inventeringarna i den skandinaviska populationen. En analys genomfördes i vilken utsträckning olika faktorer påverkade antalet år som en specifik parkonstellation varade (Milleret m.fl. 2017). Den vanligaste tiden (median) från parbildning till upplösning var tre vintrar i följd (d.v.s. två år) och den längsta tiden var nio år. Två fall har registrerats där samma par har reproducerat sig nio gånger (Nyskogareviret 2000/01-2008/09 och Kesberget 2016/17-2024/25). I båda fallen bör åldern på de reproducerande individerna ha varit minst 11 år den vinter paret registrerades sista gången, vilket är en ovanligt hög ålder för varg i den skandinaviska populationen. Sannolikheten för att ett skandinaviskt vargpar ska överleva och hålla ihop från en vinter till nästa är 67 %.

Orsakerna till upplösning av vargpar i den skandinaviska vargpopulationen var mestadels mänskligt relaterade, d.v.s. legal jakt (37 %), verifierat illegalt dödande (9 %) och trafikrelaterade orsaker (2 %). Naturliga faktorer som sjukdom och ålder, stod för 8 % av de upplösta parbildningarna. De återstående 44% skedde till följd av okända orsaker, där en betydande del sannolikt kan förklaras av illegalt dödande. Generellt skedde upplösning tidigare för de par som blev utsatta för legal jakt än av övriga orsaker. Separationer, där båda parterna i paret levde efter att paret upplösts, verkar vara

Tabell 10.1. Genomsnittlig täthet, samt min- och maxvärden, av varg per 1000 km² under åren 2014/2015 till 2023/2024 uppdelat per län i Sverige och för vargzonen i Norge. Data baseras på skattningar av antalet individer per län eller region enligt inventeringar från fångst-återfångst modeller. Data från Milleret m.fl. 2024.

Rovdjursregion/län	Täthet/1000 km ²	Min/1000 km ²	Max/1000 km ²
Mellersta			
Dalarna	2,5	2,0	2,9
Gävleborg	2,6	1,2	3,9
Örebro	5,3	3,0	6,8
Stockholm	0,8	0,4	1,3
Uppsala	1,0	0,6	1,6
Värmland	5,0	3,8	6,0
Västmanland	4,4	2,8	5,4
Västra Götaland	0,7	0,2	5,4
Södra			
Blekinge	0,2	0,0	0,4
Halland	0,2	0,0	0,5
Jönköping	0,5	0,1	1,3
Kalmar	0,1	0,1	0,3
Kronoberg	0,3	0,1	0,6
Östergötland	0,7	0,2	1,1
Skåne	0,4	0,0	1,6
Södermanland	2,1	0,5	5,2
Norge			
Vargzonen	3,3	2,2	4,4

ovanligt hos varg. I studien av Milleret m.fl. (2017) rapporterades inga alls men en senare analys har visat att detta har skett vid ett flertal fall i populationen.

Analysen av Milleret m.fl. (2017) visade också att det geografiska läget för reviren hade en starkare effekt på risken för parens upplösning, än faktorer som var kopplade till olika människorelaterade variabler, såsom täthet av vägar eller befolkningstäthet i reviret. Risken för parens upplösning ökade med avståndet från populationens kärnområde. Denna risk ökade även svagt med hanens inavelsnivå och ålder medan tikens inavelsnivå och ålder inte hade någon effekt. Mekanismen bakom dessa resultat är inte känd men kan möjligen förklaras av en lägre överlevnad hos mer inavlade hanar. Ett annat resultat av studien är att det inte gick att finna något stöd för att tätheten av revir påverkade tiden för parens sammanhållning, vilket kan tyda på att revirstrider med dödlig utgång inte var en viktig faktor. Det fanns heller inget stöd för att tätheten av vargarnas viktigaste bytesdjur älg, påverkade vargparets sammanhållning.

Effekter av jakt på populationstillväxten

För en population som i stor utsträckning regleras av jakt kan man beräkna tillväxttakten på två olika sätt, dels den realiserade och dels den potentiella

tillväxttakten. Realiserad tillväxttakt visar den i verkligheten funna, medan potentiell tillväxttakt visar hur populationen hade förväntats tillväxa om den inte hade utsatts för någon jakt alls. Om man har en välfungerade adaptiv viltförvaltning kan man hålla populationen på en relativt konstant nivå med hjälp av jakt. Den realiserade tillväxten (λ_r) blir då nära 1, medan den potentiella tillväxttakten (λ_p) motsvarar jaktuttaget.

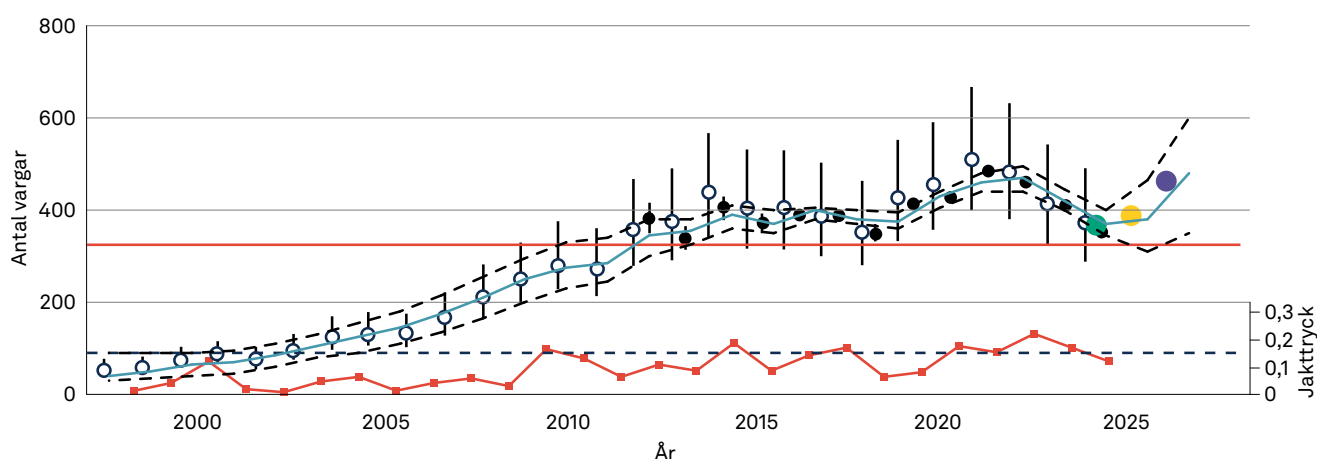
Realiserad tillväxttakt (λ_r): $N_t = \lambda_r \times N_{t-1}$

där N_t är populationsstorlek år (t) och N_{t-1} är populationsstorleken året innan (t-1)

Potentiell tillväxttakt (λ_p): $N_t = \lambda_p \times (N_{t-1} - H_{1,t-1}) - H_{2,t-1}$

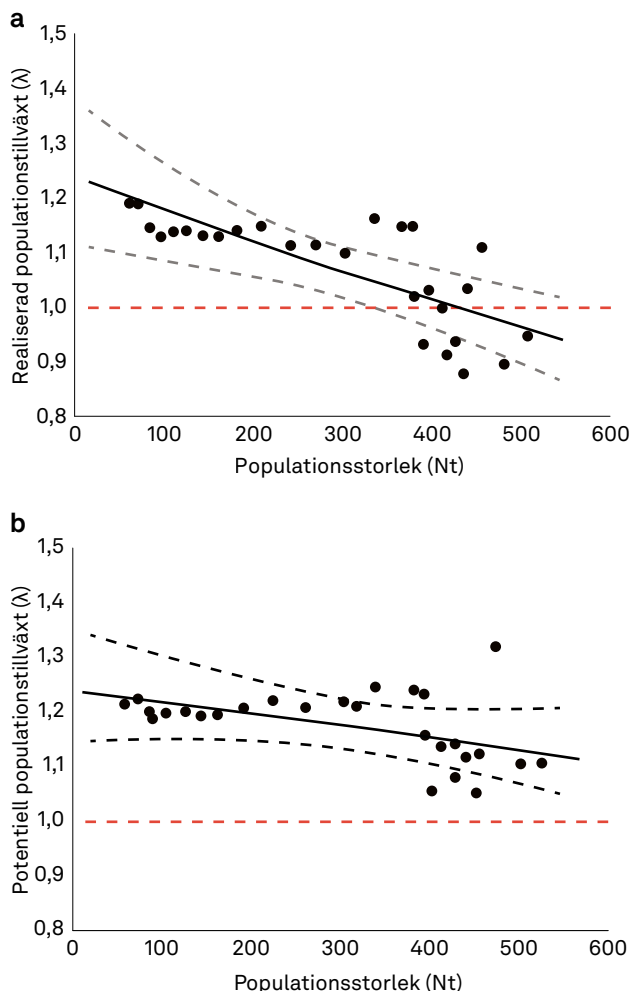
där N_t är populationsstorlek det aktuella året (t), N_{t-1} är populationsstorleken året innan (t-1), $H_{1,t-1}$ är jaktuttaget efter senaste inventeringstillfället, men före reproduktionen (för varg 1 oktober till 30 april) året innan, och $H_{2,t-1}$ är jaktuttaget efter reproduktionen, men före nästa inventeringstillfälle (för varg 1 maj till 30 september).

Till exempel visar analyser (Andrén m.fl. under bearbetn.) att vargpopulationen i Skandinavien ökade från ca 60 vargar (47-74; 95 % KI) i oktober 1998 till ca 380 (359-403; 95 % KI) i oktober 2024 (figur 10.2). Dessa analyser använder både data på antalet vargreproduktioner (se t.ex. Svensson m.fl. 2025, och övriga inventeringsrapporter för den skandinaviska vargpopulationen) som multipliceras med omräkningsfaktorn 10 och



Figur 10.2. Skandinaviska vargpopulationens storlek 1998–2024 (blå linje) och 95 % konfidensintervall (streckade linjer). Populationsstorlek (uppskattad som antal reproduktioner $\times$ 10) i förhållande till år (1 oktober, d.v.s. i början av inventeringsperioden, öppna punkter och 95 % KI (vertikala linjer)), samt den uppskattade populationsstorleken baserad på DNA och fångst-återfångst metoder (svarta punkter). Modellprediktion av populationsstorleken för 1 oktober 2024 (grön prick) och prognos för 1 oktober 2025 (gul prick) inklusive ett jaktuttag på 50 vargar under perioden 1 oktober 2024-30 april 2025, samt prognosen för 1 oktober 2026 (lila prick, utan jakt). Årligt jaktuttag (röda prickar och linje med skala till höger i figuren) samt det jaktuttag som resulterar i en realiserad tillväxttakt (λ_r) på 1,0 (svart streckad linje). En förvaltningsnivå på 340 vargar anges med den röda horisontella linjen.

populationsuppskattningar som bygger på fångst/återfångst-metoder baserat på DNA-analyser (Bischof m.fl. 2019). Även om dessa populations-skattningar bygger på olika typer av analysmetoder så ger de i stora delar samstämmiga resultat. Beräkningarna ger en årlig ökning på i genomsnitt 8 % (realiserad tillväxttakt, $\lambda_r = 1,08$, 0,87-1,36; 95 % KI). Den realiserade tillväxttakten var starkt negativt korrelerad till populationsstorleken (figur 10.3a), vilket delvis kan förklaras med att det legala jaktuttaget också ökat med ökande populationsstorlek. Korrelationen visar även att okänd dödlighet ökat vid högre populationsstorlek, framförallt vid nivåer över 400 individer.



Figur 10.3. Realiserad tillväxttakt (λ_r) i den skandinaviska vargpopulationen i relation till vargpopulationens storlek (N_t) (a). Genomsnittlig årlig potentiell tillväxttakt (λ_p) i den skandinaviska vargpopulationen i relation till vargpopulationens storlek (N_t) (b). De svarta prickade linjerna visar modellens prediktion med 95 % KI. Den röda streckade linjen visar $\lambda = 1$.

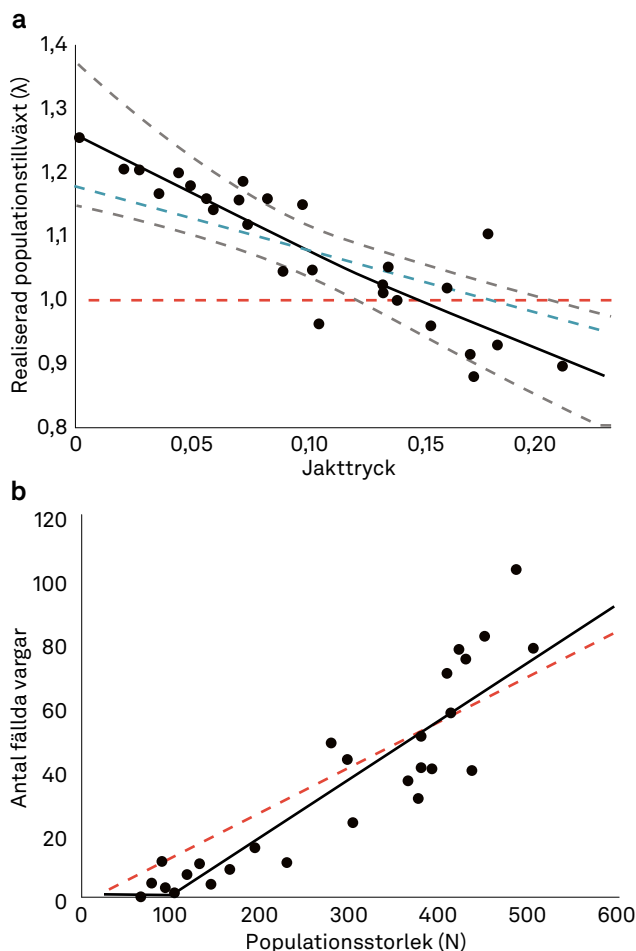
Under samma period (1998-2024) har den potentiella tillväxttakten (λ_p) varit i genomsnitt 1,19 (1,15-1,23; 95 % KI) men visar ett mycket svagt samband med populationsstorleken (figur 10.3b). Eftersom den potentiella tillväxttakten beskriver hur population förväntas ha utvecklats utan legal jakt, måste det negativa sambandet med populationsstorlek orsakas av någon annan typ av dödlighet i populationen.

Om den potentiella tillväxttakten håller sig nära konstant och inte påverkas av populationsstorlek och sambandet mellan den realiserade tillväxttakten och jakttrycket (andelen varg i populationen som skjuts legalt) har en lutning på -1, så är jakten helt och hållet additiv till annan dödlighet. Det betyder att populationen skulle ha ökat med ungefär samma antal individer som har skjutits under jakten om denna inte hade genomförts. I populationen var den realiserade tillväxttakten starkt negativt relaterad till jakttrycket och lutningen var något brantare än -1 (figur 10.4a). Detta betyder att den realiserade tillväxttakten har minskat mer än vad som kan förväntas från enbart jakten.

Baserat på relationen mellan realiserad tillväxttakt och jakttryck kan man också beräkna vilket jakttryck som skulle ha lett till en realiserad tillväxttakt på 1,0, d.v.s. en konstant population. För den skandinaviska vargpopulationen under perioden 1998-2024 skulle ett jakttryck på 0,14 (0,12-0,20; 95 % KI) d.v.s 14 % av populationsstorleken ha resulterat i en nolltillväxt (figur 10.4a).

Det går också att undersöka typen av beslutsstrategi för vargjakten. En förvaltningsstrategi kan vara att en konstant proportion av populationen skjuts varje år (proportionellt jakttryck) oavsett populationsstorlek. En annan strategi kan vara att jakt startas först när populationen nått ett visst tröskelvärde, och över detta skjuts en viss proportion av populationen som ökar med populationsstorleken. Den senare strategin minskar riskerna för oönskade negativa effekter på populationen eftersom jakttrycket är lågt då populationen är liten.

Populationen kan då öka även om det förekommer viss jakt. Det visar sig att jakttrycket på den skandinaviska vargpopulationen har ökat mer än proportionellt med storleken på populationen över tröskelvärdet (figur 10.4b). Tröskelvärdet, under vilken ingen legal jakt inklusive skydds jakt har skett, har varit ca 85 vargar (21-132; 95 % KI). När jakttrycket



Figur 10.4. Realiserad tillväxttakt (λ) i den skandinaviska vargpopulationen i relation till jakttryck mätt som andel av populationen (a). Den svarta linjen visar modellprediktionen med 95 % KI (svarta streckade linjer). Den röda streckade linjen i övre fönstret visar $\lambda=1$, och den blå streckade linjen visar en lutning på -1. Antal fällda vargar under olika år i den skandinaviska vargpopulationen i relation till uppskattad populationsstorlek samma år (b). Den streckade röda linjen indikerar proportionellt jaktuttag, medan den svarta linjen indikerar ett tröskelvärde (horisontell linje 0-85), och ökande proportionella jaktkvoter vid en population >85 (lutande linje).

har varit högre än den potentiella tillväxten så har populationen minskat (år då röda punkter ligger över den svarta streckade linjen i nedre delen av figur 10.2).

Med kännedom om den potentiella tillväxttakten kan man göra prognoser för populationens utveckling vid olika jaktuttag. Detta görs och uppdateras årligen med de senaste resultaten från inventeringarna och från jaktuttaget. Men som alla prognoser inkluderar denna även osäkerheter i flera steg. Dessa osäkerheter påverkas av precisionen i skattningen av antalet vargar, den beräknade tillväxten,

och det faktum att alla populationsmodeller är en förenklad beskrivning av dynamiken i en population. Sammantaget leder detta till att prognosen alltid inkluderar en viss osäkerhet (anges som 95 % konfidensintervall) som dessutom alltid ökar med tiden (antal år) från startåret.

Reproduktion

Reproduktionscykel

Vargarnas reproduktionscykel styrs av dagsljuset, vilket reglerar de hormonella förändringarna. Reproduktionscykeln delas in i förbrunst, brunst, dräktighet, födsel och laktation (digivning). Förbrunsten, som vanligen startar i december eller januari, kännetecknas av blödning från könsorganet hos tiken och kan pågå i mer än två månader för enskilda individer. Därefter följer själva brunsten som är den period då tiken låter sig paras av hanen. Löptiden är perioden från och med blödningens start till och med avslutad brunst. Löpblodet avtar gradvis när själva brunsten startar. En vargtik brunstar en gång per år och i Skandinavien sker detta vanligtvis under de sista dagarna i februari och första halvan av mars. Variationen inom populationen är ofta stor och brunstiga tikar kan förekomma från mitten av februari till senare halvan av mars. Nordamerikanska forskare anger att brunsten varar i genomsnitt nio dagar och under denna period kan ett vargpar para sig upp till tio gånger (Packard 2003). Äggcellerna kan hålla sig levande i fem-sex dygn efter ägglossning och spermier kan leva i upp till sex-sju dygn. Parningstidpunkten påverkar kullstorleken och en enstaka parning många dagar före eller efter ägglossningen resulterar i få eller inga valpar. Dräktighetstiden, perioden från befruktning till födsel, kan variera från 60 till 65 dagar (Kreeger 2003, Seal m.fl. 1979).

Tidpunkt för valpning

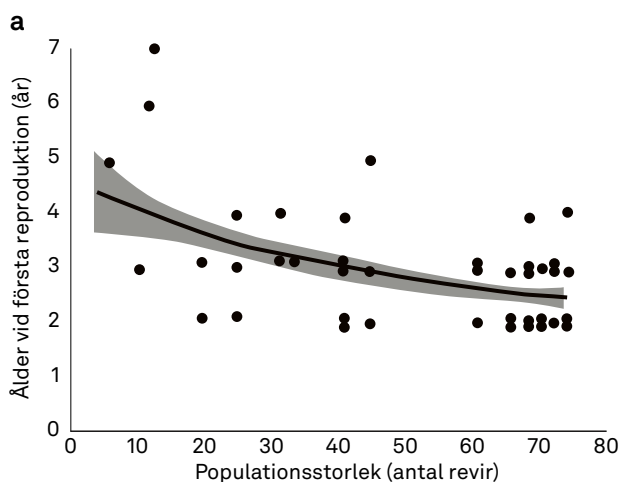
En studie omfattande 21 radiomärkta reproducerande vargar visade att skandinaviska vargtikar föder sina valpar under perioden 22 april till 12 maj med en median på 2 maj (Nordli m.fl. 2018). Om man utgår från en dräktighetsperiod på 64 dagar så innebär detta att parning normalt sker under perioden 17 februari till 9 mars med en median på 27 februari.

Ålder för första reproduktion

Ålder vid första reproduktion utgör en viktig demografisk karaktär hos alla arter och har normalt en stark påverkan på tillväxten i populationen.

Vargar kan bli könsmogna när de är så unga som 10 månader (Medjo och Mech 1976, Kreeger 2003, Wikenros m.fl. 2021), även om de flesta vargar i det vilda inte föder valpar förrän vid två års ålder (Fuller 1989, Peterson m.fl. 1984). Utöver fysiologisk mognad, är ålder för första reproduktion relaterad till näringsstatus hos individen, eftersom den kan accelerera eller fördröja den fysiologiska mognaden och beteendet. Åldern för första reproduktion kan därför variera mellan individer och populationer, eftersom denna är starkt beroende av de rådande miljöförhållandena, såsom vargtäthet och tillgång på bytedjur.

Vid en analys av data från 297 dokumenterade reproduktioner under perioden 1978-2018 i Skandinavien, uppskattades åldern för första framgångsrika reproduktion (valpöverlevnad till minst tre veckors ålder) och hur olika kroppsliga och miljörelaterade faktorer påverkade denna (Wikenros m.fl. 2021). Den vanligaste åldern (median) vid första reproduktionen var tre år för tikar ($n = 60$) och två år för hanar ($n = 74$), men den varierade mellan ett år och 8-10 år (figur 10.5). Tikarnas ålder vid första reproduktion sjönk med ökande populationsstorlek och ökade med ökad inavelsnivå hos individen. För hanar var åldern för första reproduktion inte kopplad till populationsstorlek och endast svagt positivt korrelerad med inavelsgrad.

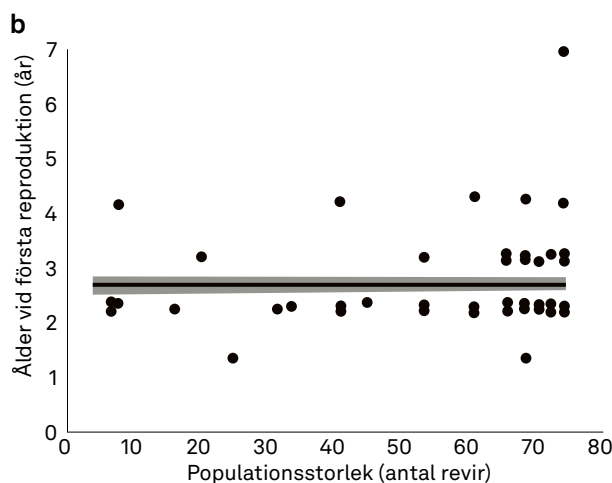


Kullstorlek

Vargarnas kullstorlek kan skattas vid födsel eller vid olika tidpunkter under det första levnadsåret innan nästa reproduktion sker. I det skandinaviska vargforskningsprojektet har kullstorleken kunnat mätas vid två olika tillfällen under det första levnadsåret. Det första tillfället skedde när valparna hade en ålder av 2-4 veckor genom lokalisering av lyan med hjälp av GPS-positioner från sändarförsedda reproducerande individer. Vid denna tidpunkt gjordes ett besök av forskningspersonal vid lyan och valparna räknades, könsbestämde, vägdes, mättes samt topsades för DNA-identifiering.

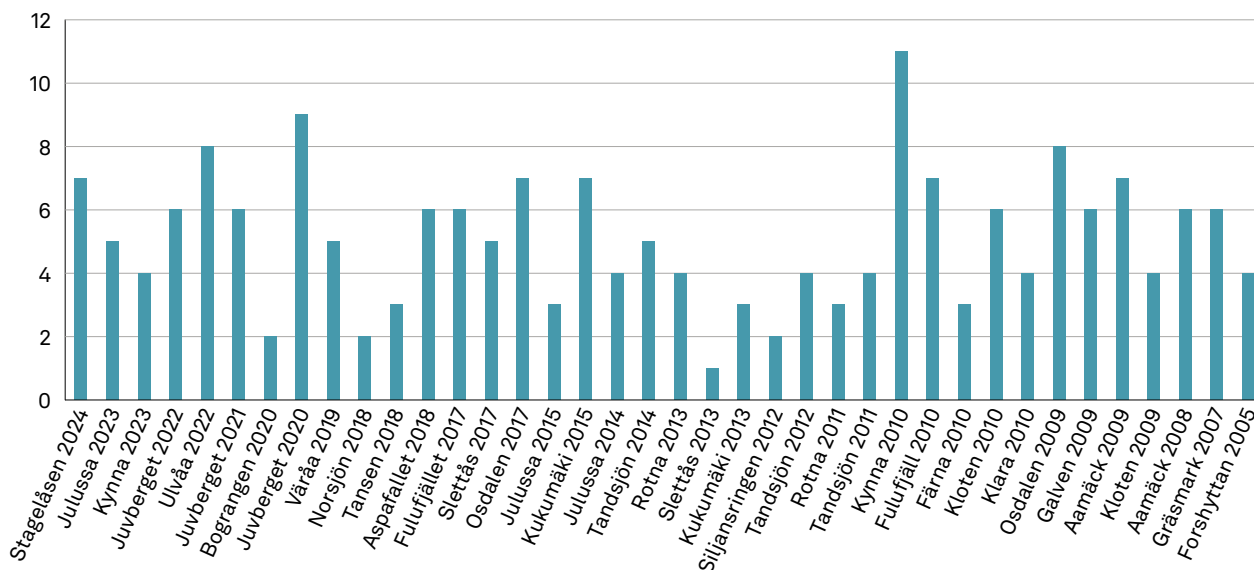
Under perioden 2005-2024 genomfördes besök vid 48 olika lyor där valpar fanns. Ytterligare ett antal besök genomfördes vid olika lyor under samma period men där man av olika anledningar inte fann några valpar. Anledningen till det senare kan vara att vargarna hade flyttat valparna kort innan vårt besök, att något annat rovdjur hade dödat valparna, eller att inga valpar hade överlevt fram till tidpunkten för besöket.

Vid några av besöken vid lyorna där valpar fanns var rörligheten hos dem, i kombination med utformningen av lyan, sådan att man inte kunde göra en säker bedömning av hela kullens storlek. Men i 38 fall bedömdes att alla valpar i kullen hade hittats och kunnat räknas. En sammanställning av dessa 38 fall, visade en medelkullstorlek på 5,1 valpar med en variation från 2 till 11 (figur 10.6). En beräkning av kullstorleken under första levnadsåret kan även göras utifrån inventeringsdata,



Figur 10.5. Ålder vid första reproduktion för (a) tikar och (b) hanar i förhållande till populationsstorlek (antal vargrevir) i Skandinavien (1992-2018). Linjerna anger de anpassade värdena, med tillhörande standardfel. Prickar representerar de observerade värdena och för visuella ändamål har överlappande punkter separerats. Modifierad från Wikenros m.fl. 2021.

Antal valpar



Figur 10.6. Antalet valpar i kullen för 38 föryngringar i Skandinavien under perioden 2005-2024 där lyan besöktes 2-4 veckor efter beräknad födsel och där samtliga valpar i kullen kunde räknas.

insamlade under inventeringsperioden (oktober-mars) för de flockar som reproducerar sig för första gången. För dessa flockar gäller att kullstorleken är lika med det totala antalet individer i flocken minus de två vuxna reproducerande individerna. Anledningen till att data på kullstorlek inte kan användas från flockar som reproducerat sig även tidigare år är att flocken även kan innehålla äldre valpar. I Norge har ambitionen hela tiden varit att fastställa det totala antalet individer för varje funnen flock, medan man i Sverige ändrade inventeringsrutinerna från och med 2012, så att man inte längre prioriterade att fastställa det totala antalet individer i flocken.

En sammanställning av kullstorleken under inventeringsperioden för samtliga ($n=122$) första-gångsreproducerande par (där minst en valp har registrerats) i Norge under perioden 1983 till 2022 och för Sverige under perioden 1983 till 2011, visar ett genomsnitt på 3,6 valpar och med en variation från en till åtta. Sammantaget betyder det att det sker en genomsnittlig förlust av valpar på ca. 29 % mellan perioden i lyan fram till kommande vinter, vilket innebär att nästan var tredje valp som är vid liv vid en ålder av 2-4 veckor dör under de första 6-8 månaderna i livet.

I endast ett fall har det kunnat konstateras ett s.k. multipelt faderskap d.v.s. där tiken har parat sig

med två olika hanar vilket har resulterat i dubbla faderskap i kullen, vilket betyder att valparna i samma kull hade samma moder men olika fäder. Detta gällde reviret Haraldsjön, där tiken G29-17 födde tre identifierade valpar 2019. En av dessa hade hennes partner i reviret, G264-17 som far, men två av valparna hade tikens styvfar M-17-11 i Aspafallet som far. Aspafallet var tiken G29-17:s födelse-revir, som hon lämnat mitt under brunsten 2019, men uppenbarligen först efter att hon parat sig med sin styvfar. Styvfadern parade sig också med G29-17:s mor samma säsong och fick fyra valpar med henne i Aspafallet, vilket innebär att han fick valpar med två olika tikar samma säsong.

I vissa populationer, framförallt i Kanada och norra USA, är det inte ovanligt att obesläktade individer adopteras in i befintliga flockar. Detta sker oftast när någon av de vuxna reproducerande individerna i flocken har dött (Fritts och Mech 1981). På så sätt kan adopterade individer erhålla en reproduktiv position. I Skandinavien är flockstrukturen enkel d.v.s. de flesta flockar består av de två vuxna individerna och deras avkommor i olika årskullar. Trots ett omfattande datamaterial har det inte kunnat verifieras att adoption av en vuxen varg skulle ha skett i någon flock där båda de vuxna reproducerande djuren fortfarande varit vid liv och kvar i reviret.

Reproduktiv potential hos hanar

I ett samarbete med forskare vid Statens Veterinärmedicinska Anstalt undersöktes 215 reproduktionsorgan (testiklar och bitestiklar) från hanar som dött av jakt och naturliga orsaker åren 2003-2018 (Petersen m.fl. 2021). Vävnad från totalt 197 individer undersöktes där testiklarna och bitestiklarna vägdes och mättes och det togs biopsiprover (vävnad) insamlad för att undersöka förekomst av spermier.

Unga vargar (<1 år) hade en lägre genomsnittlig testikelmassa än ettåringar (1-2 år) och vuxna (>2 år) individer. Testiklarna hade en mindre massa under sommarmånaderna (maj-augusti) än under övriga året. Testiklarnas storlek var positivt korrelerad med sannolikheten för förekomsten av spermier. Av de undersökta vargarna hade 70 % spermier och klassificerades därmed som potentiellt fertila medan 22 % klassificerades som icke-fertila (inga spermier, inklusive vargar som inte var köns-mogna). Sju hanar var dubbelsidigt kryptorchida, d.v.s. båda testiklarna låg kvar i bukhålan och vargarna var därmed sterila. Tre hanar var enkelsidigt kryptorchida d.v.s. de hade en testikel som var funktionsduglig.

Dödlighet

För att studera vargars dödlighet och dess orsaker används två typer av forskningsmetoder. Den traditionella metoden bygger på att ett antal individer förses med sändare av olika typer (GPS, Satellit/GSM). Denna teknik har många fördelar men är också dyr, vilket begränsar antalet djur i populationen som kan följas från märkning till död och därmed även möjligheten att dela upp data på olika tidsperioder eller grupper av djur, t.ex. kön och status.

Ett komplement till den traditionella tekniken med GPS-sändarförsedda vargar utgörs av data och analyser från DNA-bestämning av de individer som ingår i revirmarkerande par vid de årliga inventeringarna av populationen. Då syftet med denna typ av studie är att följa individernas överlevnad från ett år till nästa, begränsades detta till individerna i de revirmarkerande paren eftersom de är de som dokumenteras och individbestäms under inventeringen och därmed utgör den enda kategori av djur som med stor säkerhet kan följas över tid.

Beräkning av dödlighet hos icke-radiomärkta revirmarkerande individer

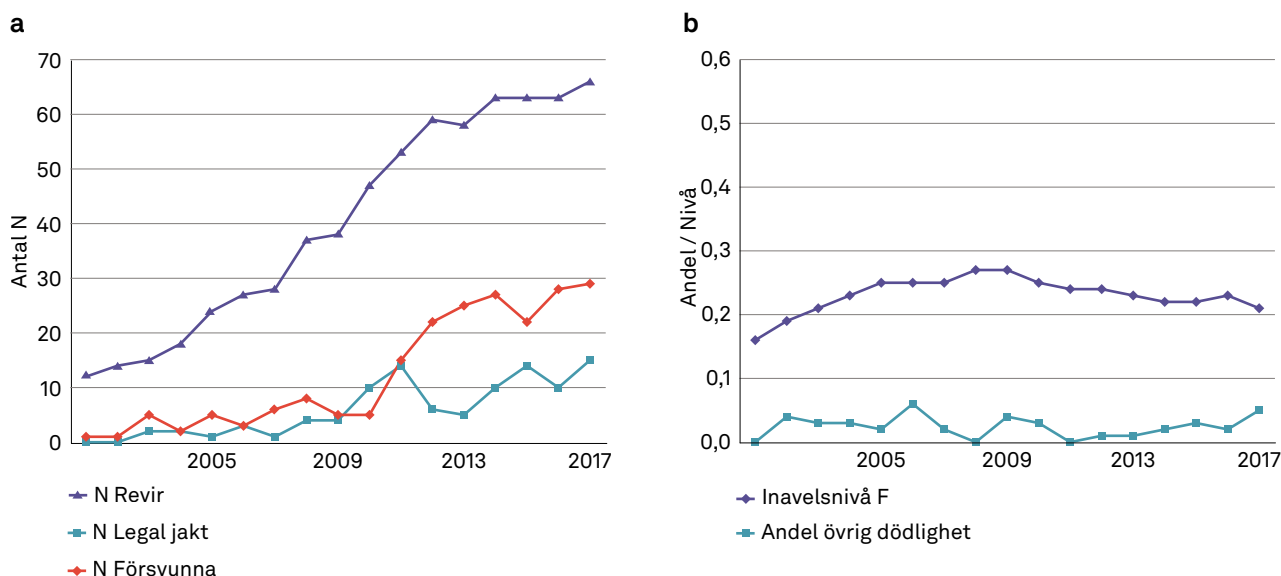
I den första studien av parlevande revirmarkerande individer under inventeringssäsongerna 2000/01-2016/17, beräknades andelen individer som årligen dör eller försvinner av okänd orsak från sina revir (Liberg m.fl. 2020, Sand m.fl. 2020). Den kan delas upp i känd dödlighet (laglig jakt, trafik, naturliga orsaker), samt försvinnanden av okänd orsak bland de revirmarkerande vargarna. Med dessa data kunde utvärdering göras av vilken av tre faktorer som i statistisk mening bäst kunde förklara den ökade frekvensen av antalet försvunna revirmarkerande individer under studieperioden; populationens storlek, den legala jaktens storlek och den genomsnittliga inavelsnivån i populationen.

Till skillnad från andelen dödsfall orsakade av naturliga orsaker och trafik, så ökade dödligheten från både legal jakt och andelen försvunna vargar under studieperioden (figur 10.7a). Ökningen av andelen försvunna individer var dock betydligt starkare än ökningen av legalt fällda individer, och var särskilt tydlig under perioden 2011-2017 då andelen försvunna var 2,2 gånger fler än antalet legalt skjutna revirmarkerande vargar.

Resultaten visade att både vargpopulationens storlek och den legala jaktens storlek var av betydelse för andelen försvunna vargar, medan inavelsnivån inte hade någon betydelse (figur 10.7b). Större populationsstorlek var kopplad till ökad frekvens av försvinnanden av okänd orsak medan en ökad legal jakt var kopplad till färre försvinnanden. Effekten av populationsstorlek var 2,5 till 4,5 gånger starkare än effekten av legal jakt på frekvensen försvinnanden i populationen.

Vad påverkar rekryteringen av olika individer i populationen?

För att nå reproduktiv ålder måste individer överleva det juvenila stadiet, en kritisk period med låg överlevnad hos stora rovdjur. Livsförhållandena under detta stadium kan ha bestående effekter på överlevnad, reproduktiv mognad, tillväxt, fysiologi och beteende. I en nyligen publicerad studie undersöktes sannolikheten för att en valp som identifierats med DNA vid den årliga inventeringen i sitt födelserevir, själv skulle nå reproduktionsstadiet och få valpar som överlevde till minst fem månaders ålder (Auclair m.fl. 2026). För detta



Figur 10.7. Utvecklingen i vargpopulationen mätt som antalet revir (lila), antalet försvunna revirmarkerande individer (röd) samt antalet legalt skjutna revirmarkerande individer under perioden 2001 till 2017 (blå, a). Utvecklingen av antalet revirmarkerande vargar som dött av naturliga orsaker eller av trafik (blå) samt den genomsnittliga inavelsnivån (F) i populationen (lila) under samma period (b). Från Sand m.fl. 2020 och Liberg m.fl. 2020.

analyserades livshistoriska data från 456 skandinaviska vargar och undersöktes om det fanns kopplingar mellan sannolikheten för att en individ skulle reproducera sig senare i livet och individuella karaktärer samt med förekomst och täthet av olika miljöfaktorer i deras uppväxtrevir.

Potentiella faktorer i uppväxtreviret som bedömdes vara viktiga för att uppnå reproduktiv ålder inkluderade tätheten av det huvudsakliga bytesdjuret älg, tätheten av vägar samt populationstäthet av människor och revirets geografiska belägenhet (närhet till områden där varg inte tillåts att etablera revir). Individuella faktorer inkluderade kön, inavelsnivå och om individen hade försetts med GPS-sändare när den fortfarande var kvar i födelseviret.

Bland de 456 vargar som identifierades som valpar i sina födelseviret producerade 108 minst en överlevande valp, vilket motsvarar en sannolikhet för rekrytering på 0,24. För samma kategori av vargar som var utrustade med GPS-sändare var denna sannolikhet mer än dubbelt så hög (0,50) jämfört med individer utan halsband (0,22) och visade en tendens till positiv korrelation med befolkningstäthet i uppväxtreviret. Vi fann inga statistiskt säkerställda effekter av de andra individuella, miljömässiga eller antropogena faktorerna i analysen.

Det observerade positiva sambandet mellan sannolikheten för rekrytering och sändarhalsband under det första levnadsåret kan återspegla en lägre risk för att bli illegalt dödad. I detta avseende överensstämmer den observerade högre rekryteringssannolikheten bland sändarförsedda vargar med en annan studie på järv (Milleret m.fl. 2021). Den studien rapporterade en tydlig positiv effekt av GPS-halsband på järvars överlevnad i norra Skandinavien, där individer med halsband hade en lägre risk att dö av andra orsaker än jakt jämfört med icke-sändarförsedda individer. Detta förklarades genom att halsbanden kunde uppfattas som avskräckande för en presumptiv gärningsperson och därmed ge ett visst skydd mot illegalt dödande (Milleret m.fl. 2021).

Precis som för alla faktorer i denna studie inkluderades populationsstorlek och antalet lagligt fällda vargar mätt under det första levnadsåret. Om halsbandet fungerar avskräckande mot illegalt dödande sträcker sig dess effekt bortom det första levnadsåret då halsbanden normalt sitter kvar på djuret i 2,5 år innan de automatiskt ramlar av genom en s.k. drop-off funktion. Denna tidsperiod överlappar därmed med spridnings- och etableringsfasen och i de flesta fall även med tidpunkten för första reproduktionen (2-3 års ålder). En alternativ förklaring till effekten av GPS-halsband skulle

kunna vara att själva märkningen med halsband har en direkt avskräckande effekt på vargarnas beteende gentemot människor. I så fall skulle det kunna göra vargar mindre exponerade och sårbara för mänsklig närvaro och aktiviteter, inklusive illegalt dödande.

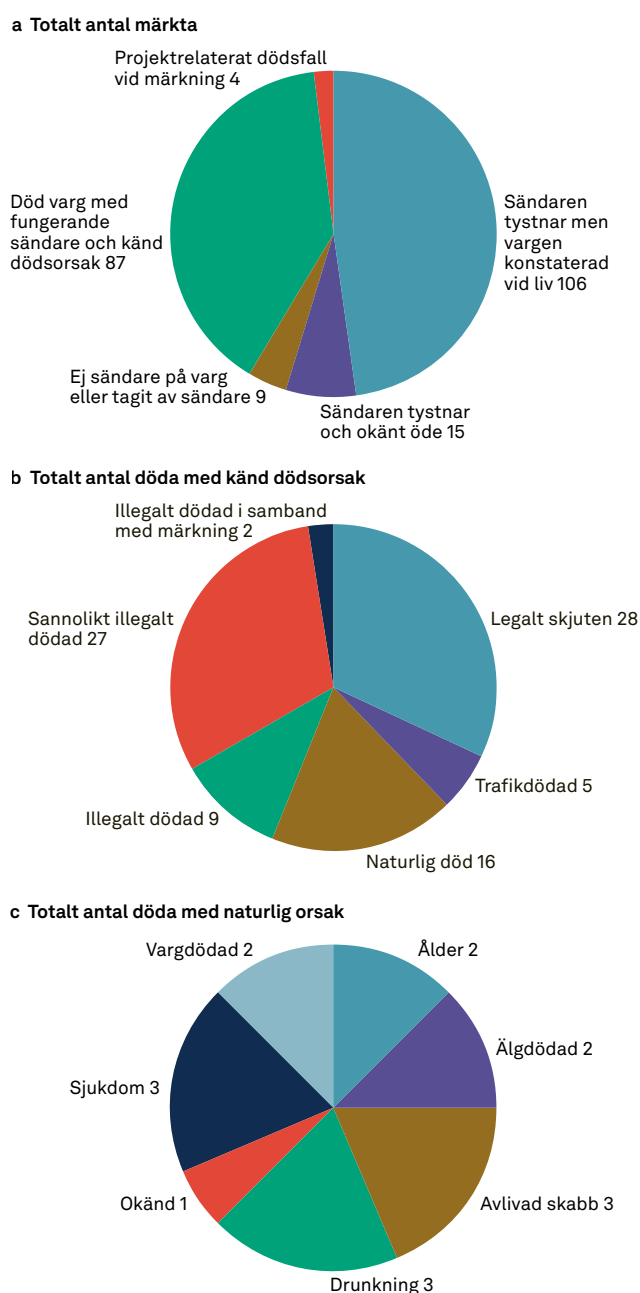
Oavsett vilken av dessa förklaringar som gäller så kan man ifrågasätta hur korrekt användandet av halsbandsförsedda individer är för att uppskatta dödligheten i populationen, även om det är en vanlig metod som använts i många studier (Liberg m.fl. 2012b, Suutarinen och Kojola 2017, 2018, Santiago-Ávila m.fl. 2020). En konsekvens av det är att uppskattningen av dödlighet i allmänhet och av illegalt dödande i synnerhet i den skandinaviska populationen baserat på halsbandsförsedda individer (Liberg m.fl. 2012b) sannolikt har underskattats.

Vi kan dock inte helt utesluta att urvalet av individer i studien av Auclair m.fl. (2026) har påverkat och bidragit till den högre rekryteringen bland vargar som får halsband under sitt första år, då våra resultat har erhållits från ett begränsat antal halsbandsförsedda individer (4 % av den analyserade datamängden). Risken för högre upptäckt av reproduktion från halsbandsförsedda individer är dock troligtvis obefintlig i denna intensivt övervakade vargpopulation. Till exempel har en studie visat att hela 97 % av alla reproduktioner som sker i populationen kan bekräftas utan hjälp av halsband redan under själva inventeringsperioden samma säsong. De resterande 3 % av reproduktionerna identifieras senare från släktskapsanalyser av insamlat material (Åkesson m.fl. 2022a).

Fördelning av dödsorsaker bland sändarförsedda vargar

Under perioden 1998 till 2024 försågs totalt 215 individer med sändare av någon typ. För två av dessa togs sändaren av vid ett senare tillfälle efter bedömning att det kunde åsamka djuret problem i pälsen och fyra andra individer dog av komplikationer i samband med märkningen.

Ödet för de resterande 209 individerna kunde klassificeras till ett antal olika kategorier (figur 10.8a). För 106 individer tystnade sändaren efter en tid men individen kunde på olika sätt (oftast via DNA-identifiering under inventeringen), konstateras vara vid liv efter att sändaren hade slutat att fungera. För 15 individer där sändaren tystnade



Figur 10.8. Sammanställning av de 221 sövda individerna varav 215 med sändare och deras status när sändaren slutade att fungera (a), för de 87 individerna med fungerande sändare vid tidpunkten för deras död (b), samt för de 16 individer som bedömdes ha dött av naturliga orsaker (c).

fanns inte några bevis för att individen var vid liv efter att sändaren slutade fungera. För de resterande 60 individerna fungerade sändaren fram till att individen dog och dödsorsaken kunde med säkerhet fastställas. Utöver dessa 60 individer klassificerades 27 som "sannolikt illegalt dödade" baserat på de kriterier som fastställts och redovisats i ett flertal publikationer (Liberg m.fl. 2008, 2012b, Sand m.fl.

2024). Det betyder att det fanns totalt 87 individer som kunde användas för en representativ klassificering av olika dödsorsaker bland sändarförsedda individer.

Av dessa 87 individer sköts 28 legalt, varav sju på licensjakt, 18 på skydds jakt och tre på enskilda initiativ i samband med angrepp på hund (figur 10.8b). 16 individer kunde klassificeras som döda av naturliga orsaker medan fem dog till följd av trafikolyckor med bil. Bland de resterande 38 fallen konstaterades 11 vara illegalt dödade (varav två i samband med märkning) medan 27 klassificerades som "sannolikt illegalt dödade". Inga av dessa 27 fall har vid något senare tillfälle kunnat omvärderas till en alternativ dödsorsak genom fynd av kropp eller analys av DNA-prover insamlade under den årliga inventeringen.

Av de 16 individer som dog av naturliga orsaker var tre så hårt angripna av skabb att de avlivades (figur 10.8c). Ytterligare tre dog till följd av drunkning medan två dog till följd av skador som de sannolikt fått i samband med attacker på älg. Två klassificerades som döda till följd av åldersrelaterade sjukdomar medan tre andra dog till följd av andra typer av sjukdomar eller missbildningar. Ytterligare två bedömdes ha dött till följd av angrepp från annan varg och en individ bedömdes ha dött av okänd men sannolikt naturlig orsak.

Av de totalt 87 individer som dog med fungerande sändare var 49 vuxna revirmarkerande individer medan resterande 38 var djur i spridningsfas eller stationära subadulter.

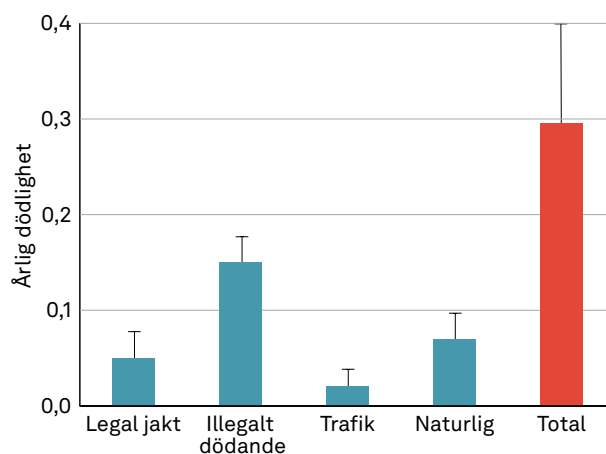
Beräkning av årlig dödlighet bland sändarförsedda vargar

En analys av den årliga dödligheten fördelat på de olika dödsorsakerna legal jakt, illegalt dödande, naturlig och trafik under hela perioden 1998-2024, kunde genomföras för totalt 192 sändarförsedda individer vilket omfattande totalt 234 s.k. vargår. För dessa individer uppgick den totala årliga dödligheten till 0,29 (figur 10.9, KI: 0,22-0,36). En uppdelning av den totala årliga dödligheten på de två tidsperioderna (1998-2014 samt 2015-2024) visade att det inte fanns någon statistiskt säkerställd skillnad mellan dessa ($P=0,63$).

Den årliga risken för att dö av legal jakt ökade däremot från 0,03 (KI: 0,01-0,06) under den första perioden till 0,11 (KI: 0,02-0,20) under

den senare perioden, ($P=0,034$) medan det illegala dödandet visade en icke statistiskt säkerställd tendens till att minska från 0,18 (KI: 0,22-0,27) under den första perioden till 0,06 (KI: 0-0,12) under den andra perioden ($P=0,14$). En uppdelning av de sändarförsedda individerna i två grupper av social status, visade att den totala årliga dödligheten bland vuxna stationära (revirmarkerande) individer var betydligt lägre (0,25) jämfört med unga och icke-stationära individer (0,45) ($P=0,02$).

För att kunna utföra en representativ beräkning av den totala dödligheten från radiomärkta individer i populationen, behöver dödligheten korrigeras i förhållande till den verkliga fördelningen av revirhävande respektive icke-revirhävande individer i populationen. Detta beror på att den högre dödligheten från sändarförsedda icke-revirmarkerande djur utgör en mindre del (23 %) av det totala datasetet medan denna kategori av djur i populationen utgör hela 67 % (variation 56-70 % för åren 2002-2021) i medeltal (SKANDULV opublicerade data). En korrigerad beräkning för social status av den totala årliga dödligheten baserat på sändarförsedda djur i populationen hamnar då på 38 % (KI: 0,31-0,45).



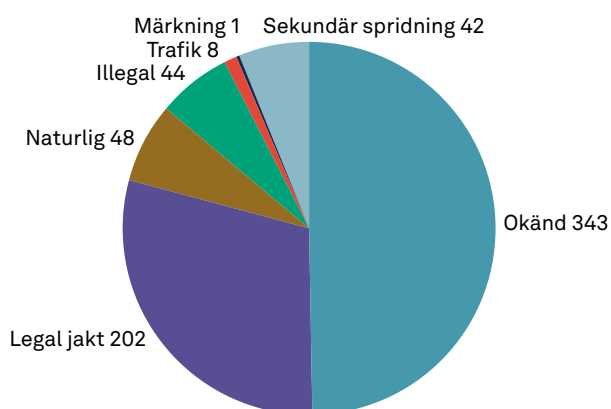
Figur 10.9. Årlig risk att dö till följd av olika orsaker och total årlig dödlighet för 192 sändarförsedda vargar som bidragit med totalt 234 år med sändare (exponering) i Skandinavien under åren 1998-2024.

Omsättning av revirhävande individer i populationen

I en uppdaterad och fördjupad analys över omsättningen av revirhävande individer i populationen för åren 2002-2021 undersöktes; 1) den årliga omfattningen av förlust av en eller båda revirmarkerande individerna; 2) effekterna av förlusten

av bara den ena, respektive båda revirmarkerande individerna i flockar och par på tiden till återbesättning av samma reviområde samt; 3) vilka individuella och populationsrelaterade faktorer som påverkade tiden till återbesättning av samma reviområde.

Under studieperioden på 20 år ökade antalet vargrevir (par och flockar) i populationen från 17 till 84, vilket motsvarar en genomsnittlig årlig tillväxttakt på 9 % ($\lambda = 1,09$). Under samma period upphörde 455 olika revir, definierade som individuella unika parkonstellationer, på grund av att den ena eller båda individerna i paret (totalt 688 individer) dog eller försvann. I genomsnitt förlorade 38 % av alla revir en eller båda de vuxna reproducerande individerna varje år. Den genomsnittliga årliga förlusten av revirmarkerande individer av det totala antalet revirmarkerande i populationen uppgick till 28 % d.v.s. nära nivån av döda eller försvunna vuxna radiomärkta individer som var 25 %.



Figur 10.10. Fördelningen av dödsorsaker och försvinnanden med okänd orsak bland de 688 revirmarkerande individerna i de 455 revirmarkerande parkonstellationerna under studieperioden 2002/03-2021/22.

Orsaken till förlusterna av de 688 revirmarkerande individerna klassificerades i sju olika grupper fördelade på revir, där endast hanen ($n=136$), endast tiken ($n=86$) eller båda ($n=233$) revirmarkerande individerna hade dött eller försvunnit. 343 individer försvann från reviret av okänd orsak, 202 dog av legal jakt, 48 dog av naturliga orsaker, 44 av illegalt dödande, åtta till följd av trafikolyckor och en individ dog av komplikationer i samband med märkning (figur 10.10). I de resterande 42 fallen identifierades individen i en

ny parkonstellation i ett annat revir, s.k. sekundär spridning. I 35 av dessa 42 fall var den tidigare partnern död eller hade försvunnit från reviret av okänd orsak och i sju fall kunde det konstateras att parkonstellationen hade upphört men att båda revirmarkerande individerna kunde identifieras med en ny partner i ett annat revir d.v.s. till följd av en separation.

Den genomsnittliga tiden till återbesättning av samma reviområde av en ny parkonstellation var mindre än ett år. Reviret återbesattes alltså med ett helt eller delvis nytt revirmarkerande par/individ, oftast under samma eller det efterföljande året efter förlusten men med en variation från noll (samma år) till 12 år.

Tiden till återbesättning av samma reviområde var relaterad både till faktorer kopplade till det vuxna paret som t.ex. om en eller båda individerna försvann (kortare tid till återbesättning om bara den ena individen försvann), könet på den försvunna individen (kortare tid om hanen försvann) samt om reviret bestod av en flock eller ett par (kortare tid för flockar). Utöver dessa faktorer så påverkade även den lokala vargtätheten (kortare tid med ökat antal angränsande revir) och den totala populationsstorleken (kortare tid med ökad populationsstorlek).

Under denna 20-års period var den årliga populationstillväxten, baserad på antalet revirhävande flockar och par i populationen, negativt relaterad till den årliga upplösningen av revir (förlust av en eller båda revirmarkerande individerna) vilket indikerade att en upplösning av 51 % av reviren balanserade populationstillväxttakten ($\lambda = 1,0$).

En analys av frekvensen upplösta revir d.v.s. andel av reviren som upphör i populationen under de enskilda åren, visade att både dödligheten från legal jakt och övrig dödlighet, inklusive försvinnanden av okänd anledning, ökade under studieperioden. Detta betyder att den totala dödligheten, mätt som andelen av reviren som upphörde varje år, ökade i populationen från ca. 23 % till 45 %. Denna ökning är orsaken till att den positiva tillväxten i populationen fram till 2015 har avstannat och resulterat i att populationen sedan dess har pendlat mellan ca 300 och 500 individer fram till 2021/22.

En analys av frekvensen upplösta revir på årsbasis visar att år med en relativt hög legal jakt på revirhävande individer var kopplade till år med

en relativt låg dödlighet av andra orsaker och vice versa. De olika typerna av dödlighet (legal jakt och okänd) i populationen var alltså till stor del kompensatorisk för de enskilda åren men inte sett över hela studieperioden. Det är för närvarande oklart vad som orsakade den kompensatoriska effekten på dödligheten för de enskilda åren.

Dödlighet i populationen beräknad med fångst-återfångst-metodik

En forskargrupp vid Norges miljø- og biovitenskapelige universitet (NMBU) har tillgång till samma omfattande DNA-databas som den som ligger till grund för resultaten i den årliga varginventeringen. Denna forskargrupp genomför också årliga beräkningar av populationens storlek och sammansättning med hjälp av en alternativ beräkningsmetod som bygger på rumslig fångst-återfångst metodik (Bischof m.fl. 2019). Förutom att göra en alternativ beräkning av populationens storlek används deras modell även för att beräkna den totala årliga dödligheten i populationen genom att följa varje DNA-identifierad individ från år till år med hjälp av de årliga inventeringarna. En jämförelse av den årliga frekvensen försvunna (ej funna och identifierade med DNA) vargar mellan denna metod (Bischof m.fl. 2019) och våra data (Liberg m.fl. 2020a och b) visar på hög överensstämmelse för perioden 2014-2017.

En nyligen publicerad studie av Milleret m.fl. (2025b) bekräftar dessutom att den totala årliga dödligheten (alla orsaker inräknade) i vargpopulationen under perioden 2015 till 2022 var hög (40-47 %) och att denna klart dominerades av andra orsaker än licens- och skyddsjakter. Den största delen (65 %) av den totala årliga dödligheten hade ingen känd orsak vilket motsvarar den kategori som vi i de ovan beskrivna studierna (Liberg m.fl. 2020a) samt i stycket ovan: Uppdaterad analys på omsättning av revirhävande individer i populationen, benämner som "försvinnanden av okänd orsak". Samma studie visade även att försvinnanden av okänd orsak hade en geografisk variation i omfattningen och att den var negativt relaterad till tätheten av varg. Detta är ett stöd för tesen att direkta aggresioner och inomartsdödande inte är en viktig faktor som kan förklara omfattningen av denna typ av dödlighet (Liberg m.fl. 2012b, 2020a, Sand m.fl. 2020, 2022, 2024). Man borde i så fall förvänta sig det omvända, d.v.s. högre okänd dödlighet i

områden med högre täthet av varg till följd av ökad inomartskonkurrens. En annan observation från samma studie visade att det fanns ett positivt geografiskt samband mellan antalet skjutna älgar, vilket har visat sig vara en god indikator på tätheten av älg (Ueno m.fl. 2014) och denna typ av okänd dödlighet hos varg. Även detta resultat stöder tidigare gjorda slutsatser att bytestätheten i populationen inte utgör en begränsande faktor (Sand m.fl. 2012a, 2025, Mattisson m.fl. 2013, Zimmerman m.fl. 2015).

Syntes och slutsatser

Ovan presenterade resultat bygger i stor utsträckning på genetiska data från vargar i den skandinaviska vargpopulationen, som i sin tur utgör grunden för ett i det närmaste komplett släktträd över alla reproducerande individer sedan återkolonisationen i början av 1980-talet (Liberg m.fl. 2005, Åkesson m.fl. 2016). Den detaljerade kunskapen har skapat nya möjligheter att beräkna omfattningen av olika typer av dödlighet och i nuläget är den totala dödligheten av en sådan omfattning att den har orsakat en stagnation av populationens tillväxt. Data visar att både den legala jakten och andelen försvinnanden av okänd orsak har ökat under de senaste åren och att båda dessa faktorer har bidragit till vargpopulationens stagnation. Det är inte troligt att andelen vargar som har utvandrat ur populationen kan förklara ökningen av försvinnanden eftersom studien bygger på vuxna revirmarkerande individer som är stationära. Eftersom den svenska och norska inventeringen med DNA-analyser är helt samordnad så kan heller inte utvandring till Norge vara en förklaring.

En alternativ förklaring skulle vara att de försvunna vargarna har dött av olika naturliga orsaker, t.ex. sjukdomar, svält eller revirstrider och inte hittats. Födobrist i populationen som skulle kunna leda till svältdöd eller ökad frekvens av revirstrider är dock inte trolig mot bakgrund av de höga tätheter av bytesdjur som förekommer i Skandinavien (Mattisson m.fl. 2013). Dessutom skulle en sådan stor naturlig orsak ha återspeglats hos de radiomärkta vargarna.

Inte heller är sjukdomar eller någon form av epidemi i populationen en sannolik förklaring. En sammanställning av alla vargar som kommit in till Statens Veterinärmedicinska Anstalt (SVA) och

som har dött av naturliga orsaker visar att dessa vargar, mätt som andel av populationen, har minskat under den aktuella studieperioden. Det har i materialet från sändarförsedda individer under studieperioden inte heller funnits något som tyder på en ökad dödlighet på grund av naturliga orsaker.

Slutsatsen från analysen av försvunna revirmarkerande individer i kombination med data från sändarförsedda individer är att den ökade frekvensen försvunna vargar i den svenska populationen under senare år främst är orsakad av ökat illegalt dödande. En viss andel av dessa registrerade försvinnanden är dock med säkerhet orsakade av naturliga dödsorsaker.

Det finns indikationer på att sändarförsedda djur har en lägre dödlighet orsakad av illegala handlingar jämfört med icke-sändarförsedda djur i populationen

(se tidigare avsnitt). Sammantaget tyder detta på att den totala dödligheten i populationen kan vara högre än den som skattas från radiomärkta individer samt även från den som skattas för samtliga revirhävdande individer i denna rapport och som är baserad på DNA-prover insamlade under den årliga inventeringen. Den höga frekvensen av försvinnanden i den skandinaviska vargpopulationen är jämförbar eller högre än omfattningen av illegalt dödande som man funnit i andra vargpopulationer världen över. I Europa, där varg lever närmare människan än i många andra delar av världen, tycks illegalt dödande vara speciellt utbrett och en studie från Finland visade att omfattningen av denna är i nivå med den i Skandinavien (Suttarinen och Kojola 2017). 🐾



Kapitel 11. Vargens predationsmönster



Sammanfattning

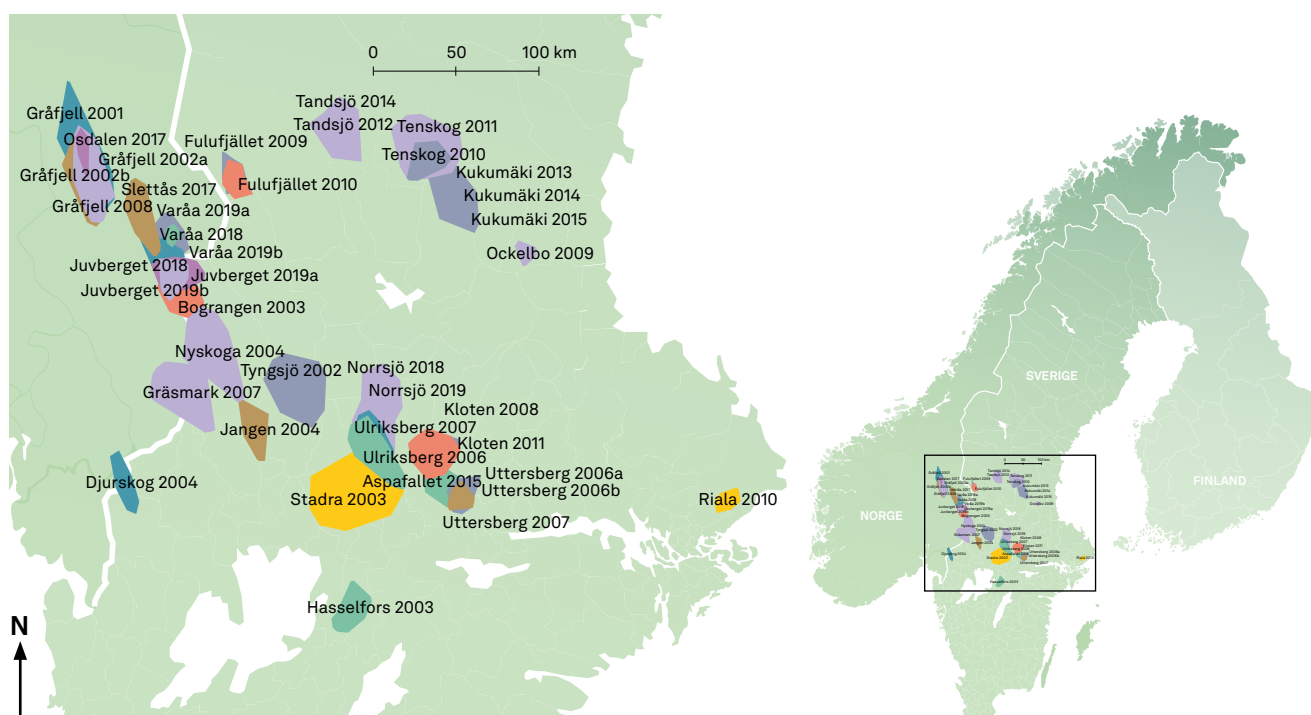
- Vargen är en generalist som jagar många olika typer av bytesdjur, främst klövdjur som älg, rådjur och vildsvin, beroende på tillgång.
- I Skandinavien dominerar älg vargens diet, men mindre arter som rådjur och dovhjort är vanligare i de sydligare delarna av vargens utbredningsområde.
- Vargen föredrar unga älgar (kalvar). Antalet slagna älgar per tidshenhet varierar mellan olika revir och med älgtäthet. I genomsnitt slår en vargflock en älg var femte dag under vintern och oftare under sommaren.
- Närvaro av björn minskar vargens predationstakt på älg. Björnar besöker ofta älgar som dödas av varg vilket påverkar hur vargarna kan nyttja sina bytesdjur.
- En ny molekylär metod baserat på DNA-analyser av spillning visar att konsumtionen av olika bytesarter varierar mellan olika revir och att det förekommer en nord-sydlig trend där andelen älg ökar från södra till mellersta delen av Sverige.
- Ensamma vargar har lägre predationstakt än vargar som ingår i par och familjegrupper och tenderar att i större omfattning döda mindre bytesdjur.
- Vargar tillbringar större delen av sin tid vid bytesdjur som de själva har dödat och en mindre del av konsumtionen sker vid djur som dött av andra naturliga orsaker eller till följd av mänsklig påverkan exempelvis trafik.

Vargen är en så kallad generalist vilket betyder att den inte är specialiserad på något specifikt bytesdjur utan kan nyttja en mängd olika födokällor såsom stora och mindre däggdjur, fåglar och tamdjur samt kadaver av djur som dött av andra orsaker. Vanligtvis är det klövdjur och framför allt olika arter av medelstora hjorddjur som dominerar menyn. I de östra delarna av Polen har t.ex. vargarna tillgång till visent, älg, kronhjort, rådjur och vildsvin (Jedrzejewski m.fl. 2002). Här dominerar den medelstora kronhjorten kosten medan visent, älg, rådjur och vildsvin tas i mindre utsträckning. I nationalparken Yellowstone i norra USA föredrar vargen den nordamerikanska kronhjorten (wapiti) framför större arter som bison och älg, men även framför mindre arter som vitsvanshjort (Smith m.fl. 2004).

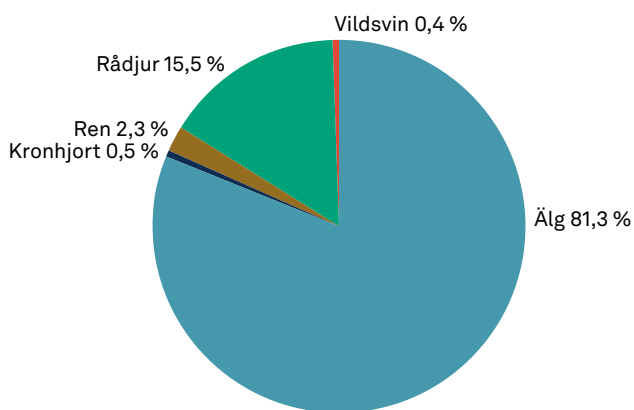
I Skandinavien dominerar älg vargens val av bytesdjur i den nordliga delen av utbredningsområdet (Sand m.fl. 2005, 2008). I den södra delen är landskapet mer öppet och består av en större andel jordbruksmark vilket medför en mer gynnsam livsmiljö för mindre arter av klövdjur som rådjur, dovhjort, kronhjort och vildsvin. Det har visat sig ha stor betydelse för vargens val av bytesdjur där valet står mellan älg och de mindre klövdjursarterna.

Studier av vargens predation

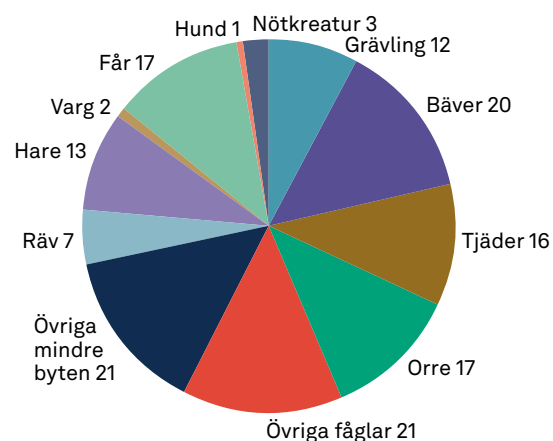
Under åren 2001-2024 har SKANDULV genomfört totalt 79 så kallade intensivstudier av vargens predation (predation=dödande av bytesdjur). Varje enskild studie baseras på undersökningar i fält av de märkta vargarnas GPS-positioner i syfte att registrera samtliga vargslagna större bytesdjur (se kapitel 2). Dessa studier är fördelade på 35 olika vargrevir belägna i den norra delen av vargens nuvarande utbredningsområde (figur 11.1). De flesta studier har genomförts under vintern mellan december och april (n=44) och under sommaren mellan maj och september (n=32) medan ett fåtal har genomförts på hösten under oktober-november (n=3). Totalt registrerades 1114 vargslagna klövdjur fördelat på 905 älgar, 173 rådjur, 26 renar, sex kronhjortar och fyra vildsvin (figur 11.2). Utöver klövdjuren hittades 126 mindre bytesdjur fördelade på 22 olika arter vilka bedömdes som varslagna, inklusive 20 bytesdjur av okänd art. Det registrerades även 17 får, tre nötkreatur, två vargar samt en hund (figur 11.3). Även om det faktiska antalet vargslagna mindre bytesdjur är underskattat i dessa studier så visar beräkningarna i studierna att vargarnas konsumtion (kilo biomassa) utgörs av mer än 95 % vilda klövdjur och att det huvudsakliga bytesdjuret är älg.



Figur 11.1. Geografisk lokalisering av de vargrevir där predationsstudier har genomförts både sommar och vinter under perioden 2001-2024.



Figur 11.2. Fördelning av 1114 funna vargdödade klövdjur från 79 predationsstudier av varg under 2001-2024.

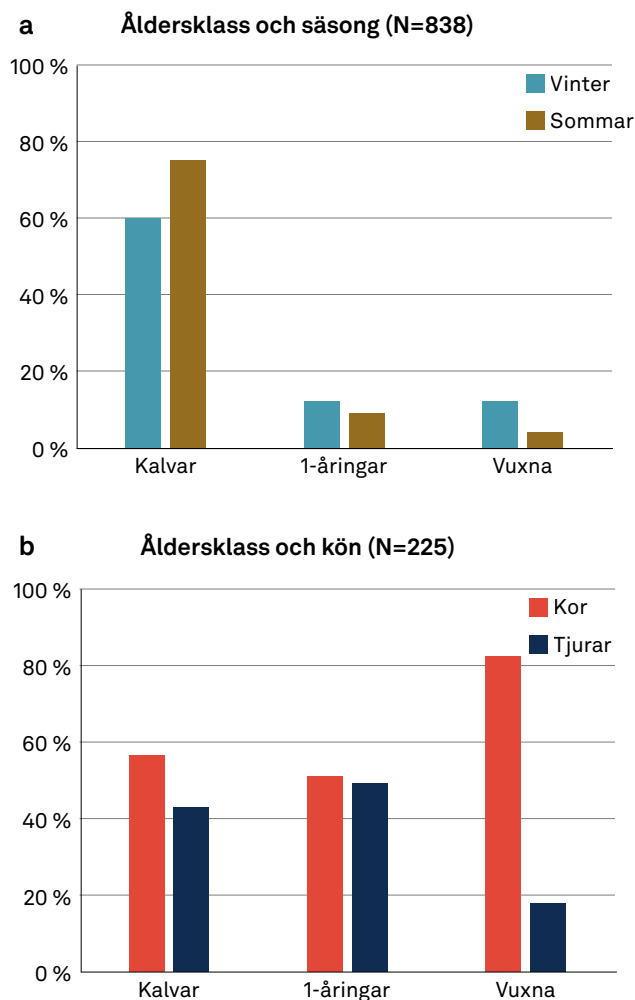


Figur 11.3. Fördelning av 126 mindre bytesdjur bedömda som vargdödade samt två vargar, 20 tamdjur och en hund från de 79 genomförda predationsstudierna på varg. I gruppen övriga fåglar ingår arter som järpe, korp och trana samt fåglar som ej kunde artbestämmas och i gruppen övriga mindre byten som ekorre och gnagare.

Vilka kategorier av klövdjur dödas?

Av de totalt 905 vargdödade älgarna i predationsstudierna kunde 860 klassificeras inom tre åldersklasser (kalvar, ettåringar, vuxna). Av dessa var 630 (73 %) kalvar, 145 (17 %) var ettåringar och 85 (10 %) var vuxna medan 45 älgar inte kunde åldersbestämmas. Det var alltså en tydlig övervikt av kalvar bland de vargdödade älgarna. Om man dessutom delar upp de åldersbestämda älgarna mellan sommar och vinterstudier så utgör kalvar 66 % av alla vargdödade älgar under vintern men 81 % under sommarperioden (figur 11.4a). Fler vuxna älgar dödas av varg under vintern (16 %) än under sommaren (4 %) och motsvarande siffror för ettåringar är 18 % (vinter) och 15 % (sommar).

Av de 860 åldersbestämda älgarna kunde endast 225 könsbestämmas och där utgjorde hondjur 57 % av kalvarna, 51 % av ettåringarna men hela 82 % av de vuxna älgarna (figur 11.4b). Det finns därmed en tydlig selektion för hondjur bland vuxna älgar men inte hos de två yngre åldersklasserna. Av de 173 vargdödade rådjuren kunde endast 79 bestämmas till en av de tre åldersklasserna och endast 20 till både ålder och kön. Orsaken är att vargarna konsumerar en större andel av djurkroppen när de dödat ett rådjur jämfört med en älg vilket försvårar åldersbestämningen. Av de 79 åldersbestämda rådjuren utgjorde kid 44 % medan ettåringar och vuxna utgjorde 8 % respektive 48 %. Vargarnas selektion för unga djur var därför inte lika stark för rådjur som för älg.

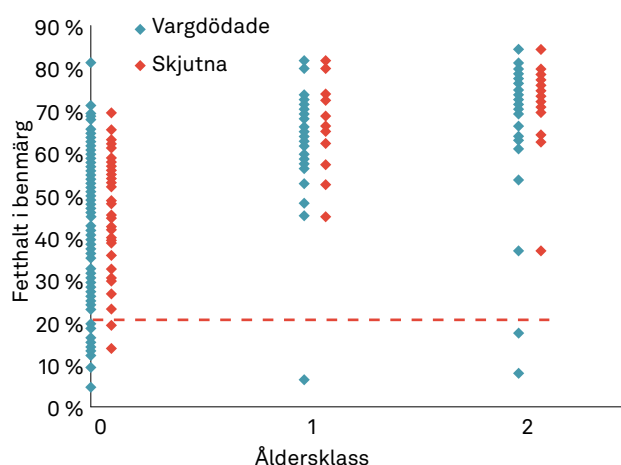


Figur 11.4. Åldersfördelning bland 838 vargslagna älgar under sommar och vinter (a) samt för de 225 älgar som kunde bestämmas till både åldersklass och kön (b).

Kondition hos vargdödade älgar

I en studie undersöktes konditionen (fetthalt i benmärg) hos vargdödade älgar under vintern och dessa jämfördes med älgar fällda vid jakt under samma tidsperiod (Sand m.fl. 2012b). Om fetthalten i benmärg är lägre än 20 % återspeglar detta akut undernäring och medför en ökad risk att dö av svält (Ballard et al. 1987).

En högre andel av de vargdödade älgarna hade fetthalter som understeg den kritiska nivån på 20 % jämfört med fällda älgar vid jakt (figur 11.5). Totalt var 15 % av de vargdödade älgarna i så dålig kondition att de troligen ändå skulle ha dött under vintern till följd av svält. Motsvarande siffra för fällda älgar var 2 %. Den dominerande delen (85 %) av vargens predation på älg under vintern var därmed additiv det vill säga att dessa älgar sannolikt skulle ha överlevt om de inte hade dödats av varg. Skillnader i kondition mellan vargdödade och älgar fällda vid jakt avspeglar troligen en förmåga hos vargen att urskilja älgar i dålig kondition, till skillnad från människans jakt på älg som är mer slumpmässig.



Figur 11.5. Fett i benmärg från käkar från vargdödade (blå, n = 123) och fällda (röd, n = 97) älgar vid jakt uppdelade på tre olika åldersklasser (0 = kalvar, 1 = ettåringar, 2 = två-åringar och äldre kor). Röd streckad linje anger en ungefärlig gränsnivå för akut undernäring hos älg. Modifierad från Sand m.fl. 2012b.

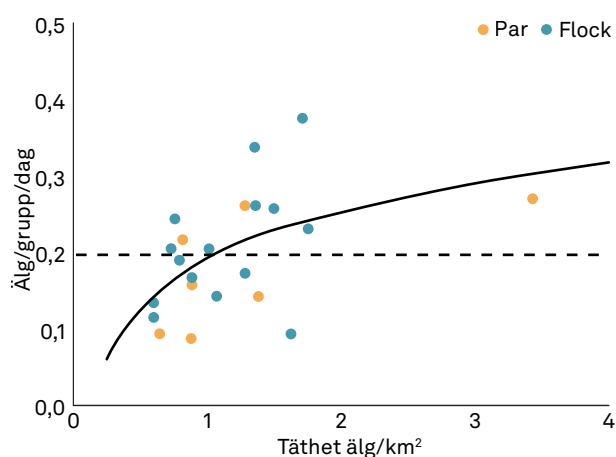
Vargens predationstakt på älg under vintern

En viktig del av studierna av vargens predation på älg syftar till att uppskatta hur många älgar som dödas av varg inom ett revir under en viss tidsperiod. Med kunskap om detta från olika årstider kan man beräkna den totala predationen av varg under ett år, vilket i sin tur kan användas i den praktiska förvaltningen av älg för att bestämma lämpligt

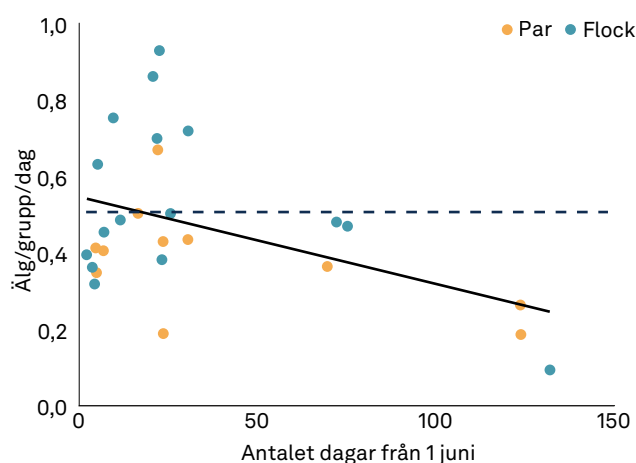
jaktuttag ur den lokala älgpopulationen. Det finns flera olika faktorer som påverkar predationstakten på älg såsom bland annat årstid, täthet av älg och andra klövdjur samt hur stor andel av de dödade älgarna som utgörs av kalvar. För sommarperioden har det inte gått att skatta tätheten av älg i de olika reviren där det har genomförts predationsstudier men för vinterperioden har skattning gjorts med hjälp av spillningsinventering av klövdjur under våren, vilket främst ger ett relativt mått (index) på älg tätheten i respektive revir. Detta mått har även använts som en grov skattning av den absoluta tätheten av älg i respektive vargrevir men det finns flera felkällor som kan påverka resultatet.

I 22 av predationsstudierna på både flockar och par fanns även data på tätheten av olika arter av klövdjur från spillningsinventeringarna där det dessutom kunde konstateras att älg utgjorde den huvudsakliga arten av klövdjur i reviret d.v.s. det var låga tätheter av alternativa klövdjur. Sammantaget för alla dessa studier skattades predationstakten på älg till 0,2 älgar per revir och dag vilket betyder att vargarna i genomsnitt slog en älg var femte dag. I dessa revir låg den beräknade genomsnittliga tätheten av älg från spillningsinventeringarna (14 spillningshögar/dygn) på ca 1,2 älgar/km² men med en variation från 0,6 till 3,5 älgar/km².

En illustration av predationstakten under vintern från de enskilda predationsstudierna i olika revir, mot den skattade tätheten av älg i samma revir visar ett positivt samband, d.v.s. predationstakten ökar med ökande älg täthet (figur 11.6). Detta samband benämns även som funktionell respons och utgör viktig information för att kunna beräkna predatorns (i detta fall vargens) inverkan på bytespopulationen vid olika tätheter av bytesdjur. Ett viktigt resultat från dessa studier visar att vid tätheter av älg ner mot 0,5-0,6/km², så tar vargarna bara hälften så många älgar per tidsenhet jämfört med revir där älg tätheten uppgår till ca 1,5/km². Sambandet är dock relativt svagt vilket betyder att det finns en stor variation mellan olika revir (flockar och par) som inte kan förklaras av tätheten av bytesdjur. Det finns inte heller någon tydlig skillnad i predationstakt mellan par (2 individer) och flockar (3-9 individer).



Figur 11.6. Sambandet mellan predationstakt och älgstäthet för 22 predationsstudier genomförda under vintern i olika revir där det även genomfördes spillningsinventering under följande vår och där älg utgjorde det huvudsakliga tillgängliga bytesdjuret i reviret. Medelvärde för predationstakten för samtliga studier markeras av den streckade horisontella linjen.



Figur 11.7. Sambandet mellan predationstakt för 28 predationsstudier och tidpunkt under sommar-höst perioden (juni-oktober) uppdelat på flockar (blå cirklar) och par (gula cirklar). Medelvärde för predationstakten för samtliga studier markeras med streckad linje.

Predationstakt sommar och höst

Motsvarande studier av predationstakt genomfördes vid 28 tillfällen under sommar d.v.s. från och med juni till och med september och höst (oktober) i totalt 19 olika vargrevir. Den genomsnittliga predationstakten på älg under sommarperioden uppgick till 0,5 slagna älgar per dag d.v.s. mer än dubbelt så hög som under vinterperioden. Predationstakten var dock beroende av tidpunkten under sommarperioden med betydligt högre predationstakt under tidig sommar jämfört med senare under sommaren och under hösten då predationstakten var jämförbar med den under vintern (figur 11.7). Den primära orsaken till den sjunkande trenden i predationstakt under sommar-höst är att älgkalvarna har en hög kroppstillväxt från födseln i slutet av maj då de väger ca 15-20 kg till ca 150 kg (totalvikt) i oktober månad. Det betyder i sin tur att mängden erhållen biomassa per slagen älgkalv ökar i motsvarande takt under denna period vilket återspeglas i att vargarna tillgodoser sitt födöbehov med lägre predationstakt under sensommar-höst.

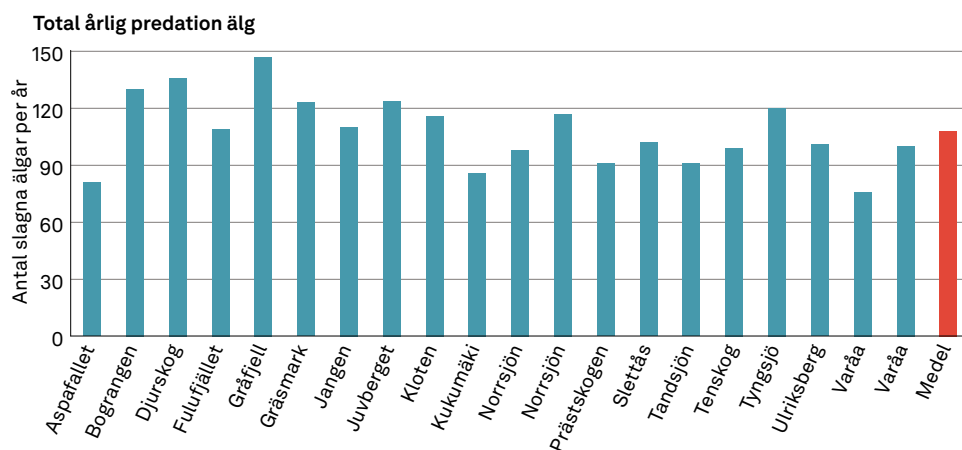
Beräkning av vargens årliga uttag av älg

Genom att kombinera data från studier genomförda under både sommar och vinter i områden där älg utgör vargarnas huvudsakliga bytesdjur kunde vargarnas uttag beräknas under ett helt år för 20 av

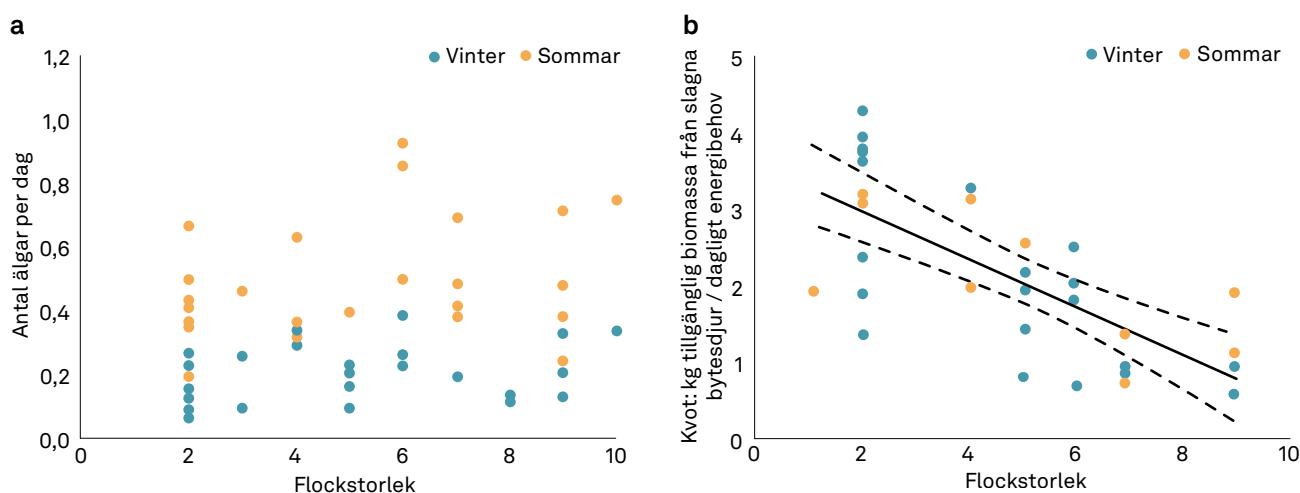
de studerade vargreviren. Resultaten visade på ett totalt årligt uttag av 104 älgar i medeltal per revir med en variation på 76 och 148 mellan olika revir (figur 11.8, Sand m.fl. 2025). En del av skillnaderna mellan revir kan förklaras av varierande älgstäthet, varierande andel kalvar av de slagna älgarna samt förekomst av björn, som visat sig ha en negativ inverkan på vargarnas predationstakt (Tallian m.fl. 2017, 2021). Utöver detta tycks det även finnas skillnader mellan olika revir/flockar/par i vargarnas benägenhet att ta älg som inte kan förklaras med hjälp av dessa faktorer.

Flockstorlek och mängden föda

Resultaten från studierna visar att det inte förekommer något samband mellan flockstorlek och hur ofta vargarna dödar en älg (figur 11.9a). Det betyder att mindre flockar och par har lika mycket tillgänglig biomassa för konsumtion från slagna älgar som större flockar. Individer i större flockar måste därför dela på samma mängd föda som de i mindre flockar vilket resulterar i att mängden tillgänglig biomassa per individ minskar med flockens storlek (figur 11.9b). Detta negativa samband är tydligt förekommande under både sommar och vinter (Zimmermann 2014). Den yttersta konsekvensen blir att vissa individer i stora flockar på (fler än sju individer) riskerar att inte kunna få sitt dagliga



Figur 11.8. Totalt skattad årlig predation på älg baserat på resultat från genomförda predationsstudier under både sommar, höst och vinter i 20 olika revir under perioden 2001-2024. I två av reviren (Norrsjön, Varåa) genomfördes studier under två olika år.



Figur 11.9. Sambandet mellan flockstorlek och antalet slagna älgar per dag (a) samt kvoten mellan mängden tillgänglig biomassa relation till dagligt energibehov (b) för olika flockar under vinter (blå ringar) och sommar (gula ringar), där älg utgjorde det huvudsakliga bytesdjuret i Skandinavien. Modifierad från Zimmermann 2014.

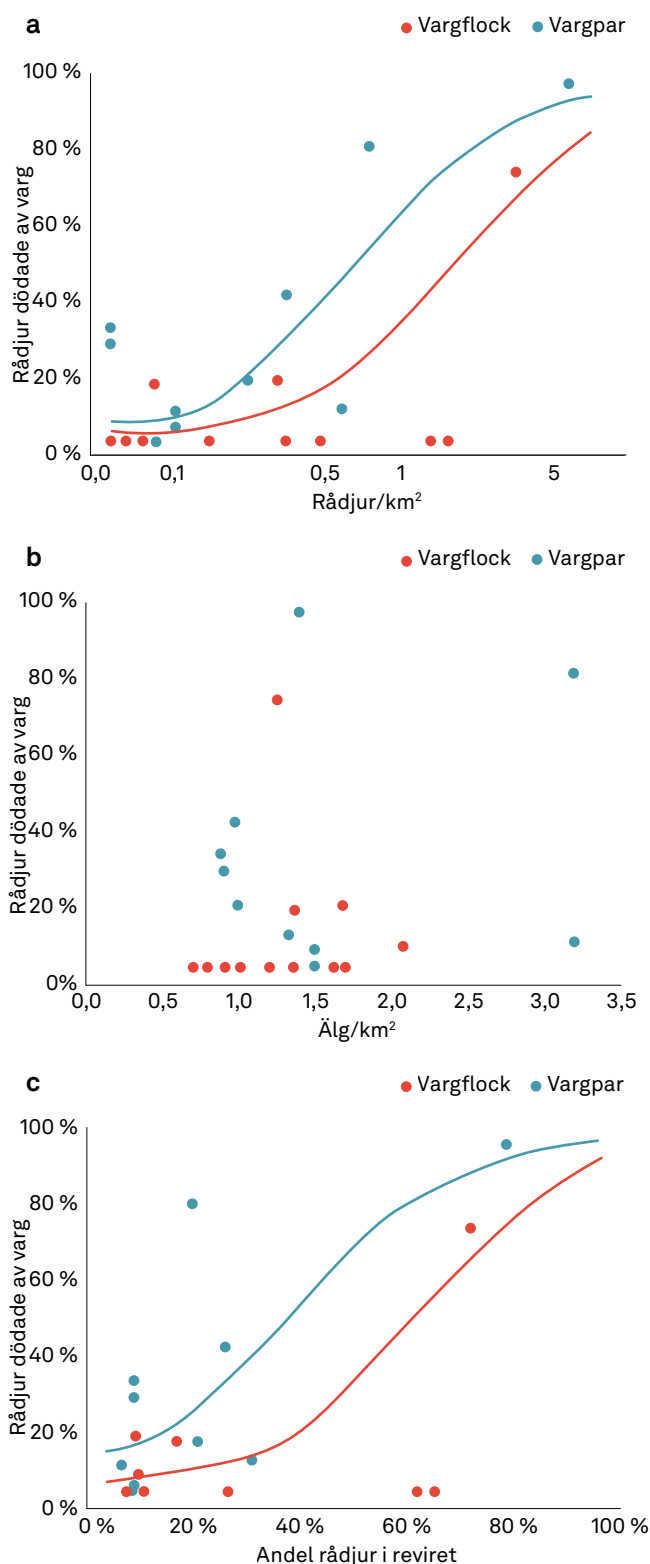
energibehov tillgodosätt. På så vis kan detta vara en mekanism som påverkar tillväxt och framgång hos enskilda individer och som därmed har en begränsande effekt på flockstorleken hos vargar i Skandinavien. Vargarna konsumerar dock ibland även rester från kadaver de inte själva dödat, vilket inte inkluderats i dessa beräkningar.

Vargens predation i områden med högre täthet av rådjur

När vi utökade analysen att också inkludera studieområden (revir) med betydligt högre tätheter av rådjur (d.v.s. där älg inte dominerar antalsmässigt), visar resultaten att andelen vargdödade rådjur, av det totala antalet dödade älgar och rådjur, varierar stort mellan de olika vargreviren (Sand m.fl. 2016). Denna andel var som förväntat beroende av den genomsnittliga tätheten av rådjur i reviret (figur 11.10a). Till exempel var 38 av 39 vargdödade

hjorddjur i det s.k. Rialareviret i norra delen av Stockholms län rådjur medan 17 av totalt 18 slagna hjorddjur i Bograngenreviret i norra Värmland utgjordes av älg. Däremot fann vi inget samband mellan andelen slagna älgar/rådjur och tätheten av älg i de olika vargreviren (Figur 11.10b).

Dessa resultat visar att det är förhållandet (kvoten) mellan tätheten av rådjur och älgar i ett givet vargrevir som påverkar vargarnas val av dessa två bytesarter (figur 11.10c). Vargar i revir med fler än ett rådjur per km² tar i genomsnitt fler rådjur än älgar. I områden med cirka tre rådjur per km² utgör rådjur cirka 70 procent av alla dödade hjorddjur, även om älg fortfarande dominerar mängden konsumerad biomassa. Analyser visar också att vargarna i revir bestående av endast två vuxna individer (oftast ett nybildat par) är något mer benägna att ta rådjur än vargflockar med tre till nio individer, oavsett tätheten



Figur 11.10. Andelen rådjur som dödas av varg under vintern i förhållande till vargrevirens täthet av rådjur (a). Andelen rådjur som dödas av varg under vintern i förhållande till vargrevirens täthet av älg (b). Andelen rådjur som dödas av varg under vintern i förhållande till vargrevirens andel av rådjur av totalt antal älgar och rådjur (c). I samtliga tre grafer representerar varje punkt en genomförd fältstudie i 17 olika vargrevir, fördelade på 26 studieperioder. Från Sand m.fl. 2018.

av älg och rådjur (figur 11.10a-c). Även inom reviren var den lokala rådjurstätheten en avgörande faktor för vargarnas val av bytesart. På platser där rådjur döddes av vargarna var tätheten av rådjur i genomsnitt nio gånger högre jämfört med de platser där älgar hade döddes (Sand m.fl. 2016). Däremot var tätheten av älg endast 1,5 gånger högre på de platser där älgarna hade döddes, jämfört med de platser där rådjur hade döddes.

Sammantaget visar resultaten att vargarnas predation på rådjur i förhållande till älg sker som ett omedelbart svar på den lokala variationen av rådjur inom reviret, men också som en generell strategi för hela flockar i revir där medeltätheten av rådjur överstiger ett rådjur per km². Troligen är rådjuret, med sin avsevärt mindre storlek, inget lönsamt byte för vargen när de förekommer i låga tätheter, speciellt för större vargflockar där många individer ska dela på bytet.

Risk vid dödandet av bytesdjur

Vad är orsaken till att en bytesart som är sex till tolv gånger mindre än en annan bytesart kan vara den som till stor del styr valet av bytesdjur för vargen mellan olika vargrevir? Om mängden föda per dödat bytesdjur var den enda faktorn av betydelse för vargarna så borde dessa välja att döda älg framför rådjur när de båda bytesdjuren förekommer i jämförbara tätheter. Trots detta visar studien mellan olika revir att båda bytesarterna hade lika stor sannolikhet att dödas av varg när de förekommer i ungefär samma tätheter (Sand m.fl. 2016). Skillnaden beror sannolikt på att dödandet av större bytesdjur som älg även medför en större ansträngning vid själva dödandet, men också en större risk för skador för vargen i samband med angreppet. Rådjurets mindre storlek gör det till ett ofarligt bytesdjur för vargen. Att riskbedömning är viktigt för vargarnas val av bytesdjur stöds även av det faktum att när vargarna dödar älg så väljer de i första hand kalvar.

Vargens predation på älg i områden med björn

I Skandinavien har både vargens och björnens predation på älg undersökts i flera olika studier. Gemensamt för de första studierna var att de genomfördes i för arterna skilda områden, d.v.s. där de båda arterna inte har påverkats av varandras

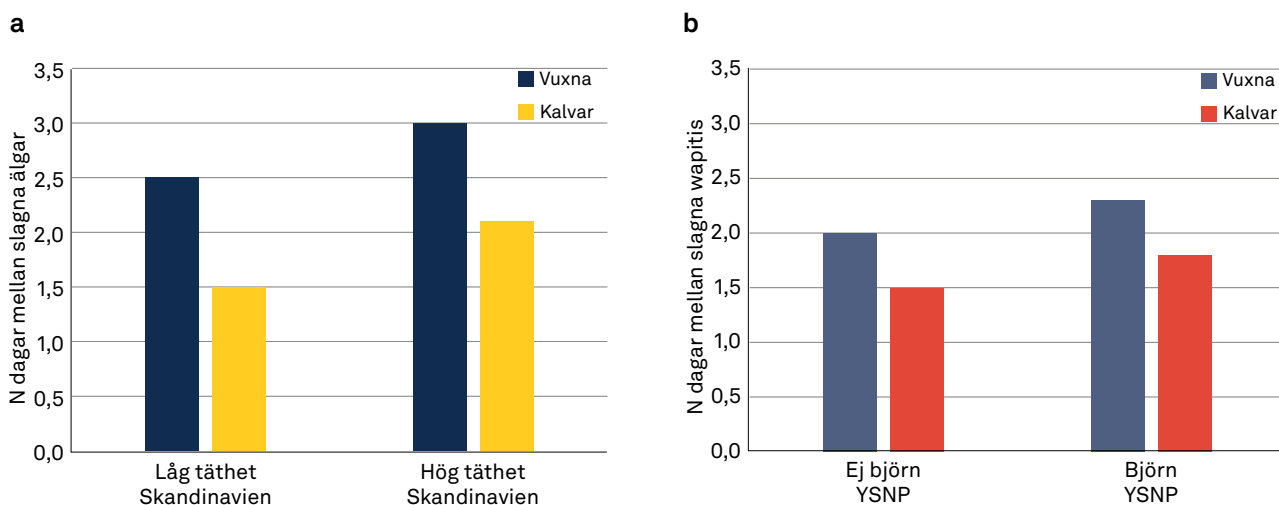
närvaro. I en studie där data fanns från områden med både varg och björn undersöktes om och hur björnens närvaro påverkar vargens predation.

Genom ett samarbete med forskare från USA kunde det dessutom göras jämförande studier mellan Skandinavien (nordöstra Dalarnas och nordvästra Gävleborgs län) och Nordamerika (Yellowstone Nationalpark) där varg och björn har överlappande hemområden (Tallian m.fl. 2017). Tidigare studier av björnens predation har visat att björnens föda till stor del utgörs av kadaverrester och genom att döda främst älgkalvar under vår och tidig sommar. Björnens storlek och kraft gör att den ofta kan ta över och lägga beslag på kadaver av vargslagna älgar och därmed förhindra vargarna från att nyttja dessa bytesrester. Resultat från en studie i Skandinavien visar att björnar besökte i genomsnitt hälften av alla älgar som slagits av varg under sommarperioden medan vargarna endast i undantagsfall besökte kadaver från björndödade älgar (Ordiz m.fl. 2020a).

Vi förväntade oss därför att vargar som lever i områden med höga tätheter av björn skulle tvingas slå älgar oftare för att kompensera för förlusten av föda till björn jämfört med vargar i områden med låga tätheter av björn. Resultaten från båda studieområdena visade samma mönster och var förvånande nog motsatt till det förväntade. I Skandinavien var det kortare intervall mellan vargslagna älgar under våren i områden utan eller med låg täthet av björn, jämfört med områden med hög täthet av björn. Vargarna slog alltså generellt färre

älgar i områden med hög täthet av björn. Dessa resultat förstärktes ytterligare under sommaren då det tog i genomsnitt 28 % längre tid för vargarna att döda en älg i områden med hög täthet av björn jämfört med områden utan eller med låg täthet av björn i Skandinavien (figur 11.11a). Samma mönster kunde även påvisas i Yellowstone där vargslagna wapitis som besöktes av björn resulterade i genomsnitt 17 % längre tid till nästa wapiti döddes av samma vargflock jämfört med de vargslagna wapitis som inte besöktes av björn (figur 11.11b). Sammantaget visade resultaten att vargarna hade en lägre predationstakt (fler dagar mellan slagna byten) på sitt huvudsakliga bytesdjur i både Skandinavien och Yellowstone när björnar fanns i samma område.

I en uppföljande studie fann man att resultaten var beroende av både årstid och studiesystem (Tallian m.fl. 2022). Under våren i Skandinavien var konkurrens genom direkta interaktioner mellan djuren (s.k. interferens), den primära mekanismen som minskade predationstakten på älg. Det ledde till att den tid det tog för vargarna att konsumera en dödad älg (konsumtionstid) ökade i områden med björn, medan den tid de tog för vargarna att söka och hitta en ny älg att döda (sökzeit) var densamma. På sommaren däremot, när både björn och varg inriktade sin predation mot nyfödda älgkalvar så ökade sökzeiten för att hitta och döda en ny älgkalv med ökad täthet av björn, medan tiden för konsumtion var densamma. Sammantaget tycks närvaron av varg underlätta för björnar att hitta



Figur 11.11. Intervallet mellan slagna vuxna älgar (blå) och kalvar (gul) i områden utan eller med låg täthet respektive med hög täthet av björn i Skandinavien (a) och intervallet till nästa slagna vuxna wapiti (blå) och kalv (röd) där den närmast föregående slagna wapiti hade besökts av björn eller inte i Yellowstone nationalpark (YSNP) i Nordamerika (b).

kadaver av älg medan björnarnas närvaro påverkar vargarnas predation på älg negativt, både genom att dessa lägger beslag på vargslagna älgar på våren och genom att björnens egen predation på älgkalvar reducerar förekomsten av dessa i reviret under tidig sommar.

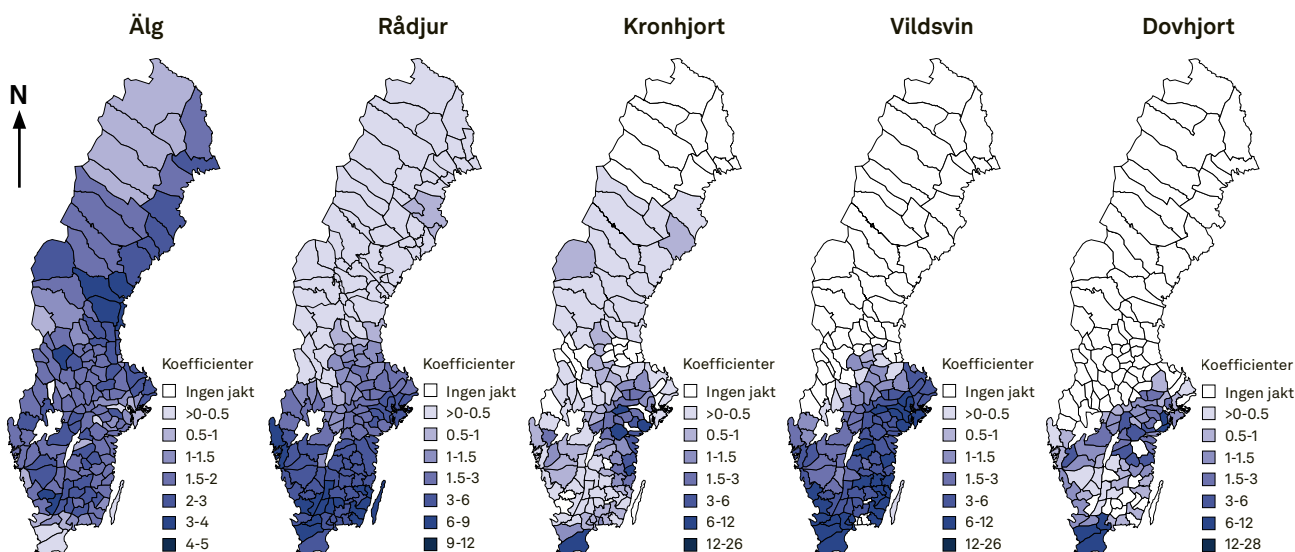
Vargens predation i områden med högre tätheter av alternativa bytesdjur

Resultaten från studier i vargens huvudsakliga utbredningsområde i norra och mellersta delen av Svealand med varierande tätheter av rådjur gav viktiga indikationer på hur etableringen av varg längre söderut i landet kommer att påverka populationer av andra arter av klövdjur. Detta beror främst på att dessa områden generellt har högre täthet av alternativa bytesdjur till älg såsom rådjur, dovhjort, kronhjort och vildsvin (figur 11.12). En annan viktig konsekvens vid vargens etablering i områden med högre tätheter av alternativa klövdjur är att revirens storlek tenderar att minska med ökade tätheter av alternativa bytesdjur (se kapitel 7). Därmed kan mer viltrika områden också medföra att tätheten av varg(revir) ökar, så att samma yta som vanligtvis har ett vargrevir i den norra delen av utbredningsområdet i stället kommer att kunna hålla två till tre vargrevir i mer sydliga områden.

Studier av vargens predation i södra Sverige med en ny metod

Under åren 2001 fram till 2024 användes inom Skandulvs den traditionella s.k. GPS-metoden för att studera vargens predation. En nackdel med denna metod är att det är mycket svårt att förse vilda vargar med sändare långt söderut i landet, främst på grund av tätare skogar och generellt mindre eller ingen snö under vintern. Därför behövs en alternativ metod för att kunna studera vargens predation i denna del av landet.

Under åren 2018-2022 utvecklade forskare inom SKANDULV en ny molekylär metod för identifiering av konsumerade bytesdjur i vargspillning med hjälp av flera artspecifika DNA-markörer för 18 olika arter av klövdjur, tamdjur, mindre däggdjur och skogsfåglar men även andra rovdjur (Di Bernardi m.fl. 2021). Den experimentella utvärderingen av metoden genomfördes med hjälp av utfodringsförsök där vargar i fångenskap vid Vildriket djurpark i Järvsö, utfodrades med en känd diet av olika arter av klövdjur och där vargarnas spillningar samlades in och analyserades i syfte att optimera metoden för att kunna påvisa den aktuella arten i spillningar från vilda vargar (Di Bernardi m.fl. 2023).



Figur 11.12. Geografisk relativ fördelning av fem olika arter av klövdjur (bytesdjur för varg) i Sverige baserat på avskjutningsdata och trafikolyckor. Modifierad från Neumann m.fl. 2020.

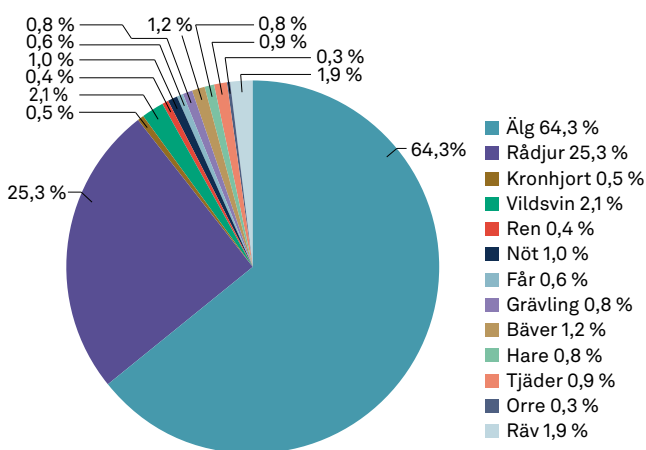
Fördelar och nackdelar med de olika metoderna

En fördel med DNA-metodiken är att den ger utslag på den konsumerade arten oavsett vilken kroppsstorlek den har. Däremot kan metoden i nuläget inte användas direkt för att översätta förekomsten i spillningar till antalet dödade bytesdjur under en viss tidsperiod. För att undvika att analysera spillningar som producerats från konsumtion av samma bytesdjur valde vi därför endast ut spillningar som hade samlats in med minst sju dagars mellanrum. Även om man på så sätt kan undvika att flera spillningar kommer från konsumtion av samma bytesdjur så går det inte att enkelt räkna om detta till antalet dödade och konsumerade bytesdjur utan att först göra en rad olika antaganden. Dessutom kan man med den senare metoden inte skilja på om spillningen kommer från ett varg-dödat bytesdjur eller om vargen ätit på ett djur som dött av andra orsaker. Våra undersökningar av det senare visar dock att det är relativt ovanligt, då bara 6-13 % av tiden som GPS-försedda vargar tillbringar vid olika födokällor är vid bytesdjur som de inte själva har dödat (Wikenros m.fl. 2023). Dessa resultat tyder på att våra analyser av DNA från spillningar huvudsakligen återspeglar konsumtionen av vargdödade bytesdjur, snarare än från kadaver som inte har dödats av varg.

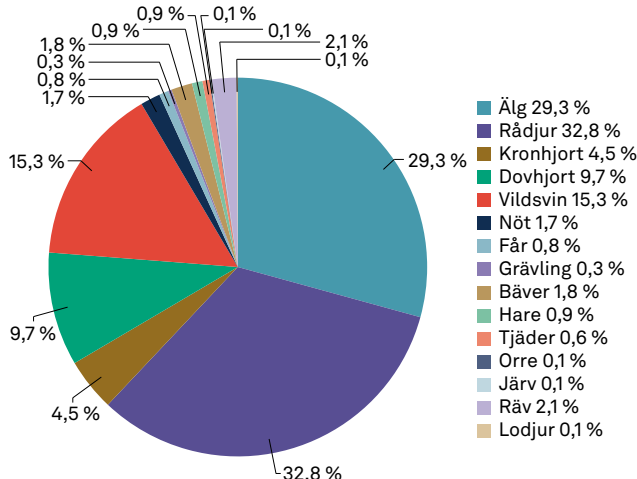
Bytesvalet i centrala och södra utbredningsområdet i Sverige

Totalt analyserades 1550 vargspillningar från revirhävande individer med DNA-metodiken (Di Bernardi 2022, Zumbach 2024). Resultaten visade att konsumtionen av olika bytesarter varierade mellan olika revir och att det fanns en tydlig skillnad mellan vargrevir belägna i nordliga respektive mer sydliga delar av vargens utbredningsområde (figur 11.13). Medan älg var den klart vanligast förekommande bytesarten i spillningar i den norra delen av utbredningsområdet, var både rådjur och älg lika vanliga bytesarter i de mer sydligt belägna reviren. Dessutom ökade andelen dovhjort och vildsvin i spillningar i de södra delarna där dessa arter förekommer i betydligt högre tätheter. Dessa arter ersatte i första hand älg som konsumerades i mindre andel i de södra reviren. Vi fann även att i områden med höga tätheter av dovhjort så minskade vargens konsumtion av älg, vilket återigen visar att den lokala tätheten av olika klövdjur inom reviren har stark inverkan på vargens konsumtion av olika arter. Överlag var dock variationen i fördelningen av konsumerade bytesarter stor mellan olika revir (figur 11.14).

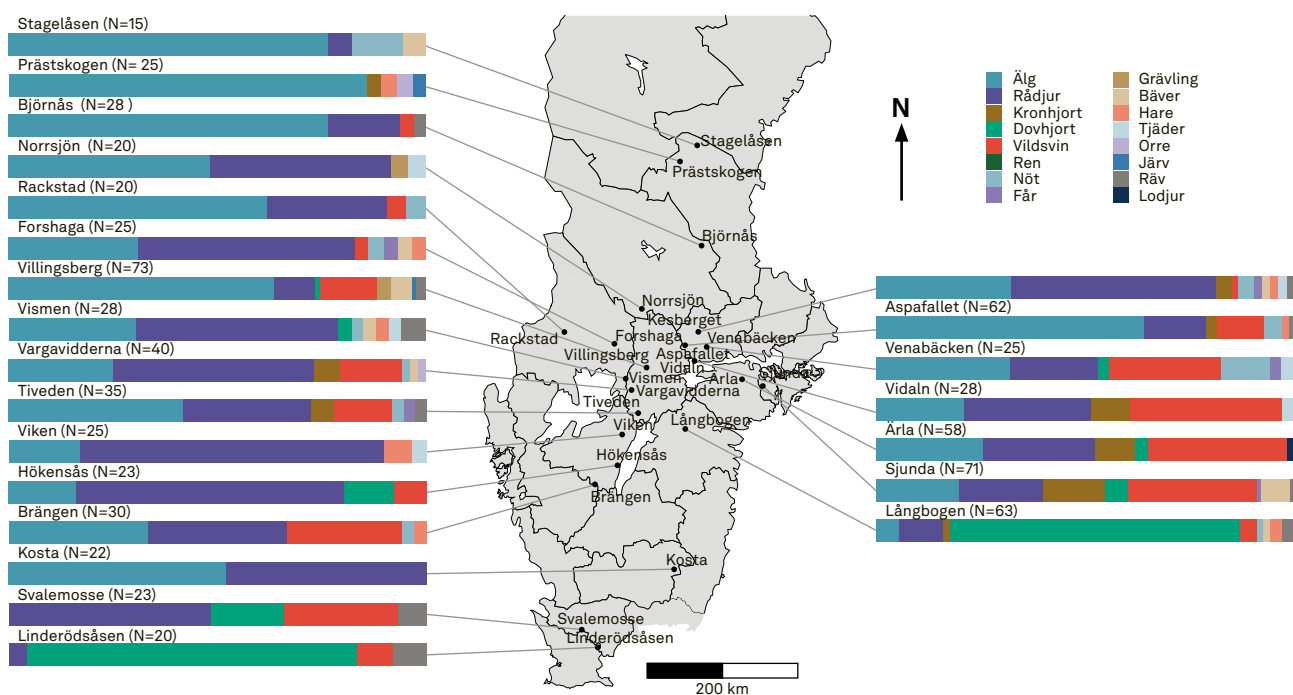
a Centrala Sverige



b Södra Sverige



Figur 11.13. Frekvens av förekomst (%) för vart och ett av de 18 olika arterna av bytesdjur i vargspillning från revirmarkerande par eller flockar från centrala Sverige (a, n = 778) och södra Sverige (b, n = 963), insamlade under inventeringssäsongerna 2012/13-2024/25. Endast spillningar som är separerade med minst sju dagars intervall vid insamlingen i fält är inkluderade.



Figur 11.14. Frekvens av förekomst (%) för respektive bytesart per vargrevir från både centrala och södra delen av Sverige från 23 revir som använts i analyser på revirnivå. Endast spillningar som är separerade med minst sju dagars intervall vid insamlingen i fält är inkluderade.

Individuella egenskaper hos vargarna påverkar bytesvalet

Vargarnas val av bytesdjur varierar även med deras individuella egenskaper. I analysen av spillningar med DNA-metoden fann vi att ensamma vargar konsumerar mindre av älg. Från analyser av ensamma GPS-försedda vargar såg vi att dessa även nyttjar kadaver mer jämfört med vargar som lever tillsammans i grupp, sannolikt för att jaktframgången för ensamma individer är lägre än för par och familjegrupper (Di Bernardi 2022, Wikenros m.fl. 2023). Vargar med högre inavelsgrad nyttjade kadaver mer och konsumerade en något högre andel rådjur jämfört med mindre inavlade individer. Bland ensamma individer konsumerade tikarna färre älgar och fler rådjur jämfört med hanarna, vilket indikerar att tikarnas mindre kroppsstorlek är en viktig faktor i valet av föda. Vi fann inga skillnader mellan tikar och hanar när vargarna befann sig i par eller familjegrupper. Det beror troligen på att eftersom det vuxna paret i ett vargrevir är de som tillsammans genomför jakten på större bytesdjur, både i familjegrupper och par, och eftersom unga oerfarna valpar och ettåringar i familjegrupper inte är lika aktiva under jakten.

Predationsmönster hos ensamma stationära och vandringsvargar

Förutom de individer som lever i par eller flockar så förekommer vanligen 10-15 % individer som lever ensamma i populationen (Chapron m.fl. 2016, Fuller m.fl. 2003). Dessa individer utgörs av två olika kategorier där den första består av unga oftast ett- till tvååriga vargar som nyligen har utvandrat från det revir och den flock som de har växt upp i, men ännu inte bildat par med en varg av motsatt kön. Den andra kategorin utgörs av äldre ensamma vargar som antingen inte har hittat någon partner men ändå hävdar ett eget revir i väntan på en partner eller individer där partnern av någon anledning har förolyckats eller lämnat den kvarvarande individen för en annan varg.

Andelen ensamma vargar i populationen varierar under året. I en teoretisk populationsmodell beräknade Chapron m.fl. (2016) att kategorin unga utvandrande vargar utgör ca 8-9 % i medeltal av populationen under vintern, men i denna skattning finns en viss osäkerhet (95 % CI = 3,5-16,6). Utöver dessa finns även äldre stationära ensamma individer. En sammanställning från inventeringsdata i Norge under perioden oktober-april för åren 1998-2011, inklusive gränsrelaterade individer

(Wabakken m.fl. under bearbetn.), visar att andelen ensamstående stationära (revirmarkerande) individer uppgår till i genomsnitt 4,3+1,7 % (95 % CI) medan andelen övriga ensamstående icke-stationära (ej revirmarkerande) uppgick till 9,9+3,0 % (99 % CI).

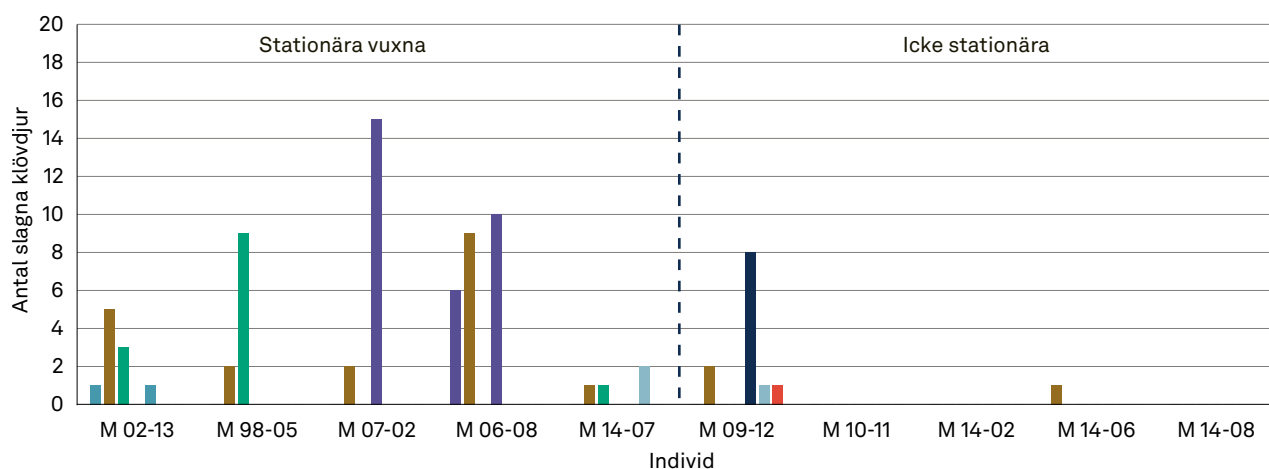
Utöver våra omfattande studier av predationen hos flockar och par har även ett mindre antal studier av ensamstående stationära och vandringsvargar genomförts (Sand m.fl. 2019). Predationen hos tio radiomärkta ensamstående vargar, sju hanar och tre tikar, undersöktes med GPS-metodiken under totalt 16 studieperioder, vilket motsvarade totalt 552 s.k. "vargdygn". Studierna genomfördes under olika perioder av året och vissa individer studerades under flera perioder fördelade över olika årstider.

Totalt för samtliga individer och över alla studieperioder dödades 79 klövdjur av de radiomärkta vargarna (figur 11.15). Utöver dessa klövdjur påträffades rester av 19 mindre bytesdjur på de vargpositioner som kontrollerades i fält men för de flesta av dessa kunde dödsorsaken inte fastställas med säkerhet. Bland de mindre bytesdjuren ingick tjäder, orre, hare, grävling och bäver.

Endast två av de fem unga icke-stationära vargarna lyckades döda ett klövdjur på egen hand. Dessa representerade 13 (16 %) av de totalt 79 vargdödade klövdjuren (figur 11.15). För de tre andra icke-stationära vargarna som följdes under totalt 90 studiedagar fann vi inte ett enda fall där någon

hade lyckats döda ett klövdjur. De fem vuxna stationära vargarna var därmed ansvariga för 66 (84 %) av alla klövdjur som påträffades och dödades av ensamstående vargar i denna studie (Sand m.fl. 2019). Beräkningarna av tillgänglig biomassa från de dödade bytesdjuren visade att ensamstående stationära vargar hade tillgång till mer bytesbiomassa än vad som behövdes för att täcka deras dagliga energibehov och predationstakten var ca. 70 % av den uppmätta för flockar och par.

De fyra vuxna individerna hade ett genomsnittligt intervall över hela studieperioden som varierade mellan 3,6 och 6,4 dagar mellan slagna klövdjur per vargindivid. Motsvarande resultat för flockar och par uppgick till i genomsnitt fem dagars intervall för vinterperioden, samt ca två dagars intervall för sommarperioden (Zimmermann 2014, Sand m.fl. 2008). Detta visar att det inte förekommer några stora skillnader i predationstakt mellan vuxna ensamstående individer och predationstakten för flockar och par. Två av de fyra vuxna ensamstående vargarna var stationära och revirmarkerande i norra delen av Sverige. Det är noterbart att av samtliga slagna klövdjur i de två nordliga områdena så utgjorde ren 60 % medan älg utgjorde resterande 40 %. Bland de dödade älgarna dominerade kalvar medan vuxna individer dominerade bland de slagna renarna.



Figur 11.15. Antalet funna slagna klövdjur uppdelat på respektive radiomärkt individ under studieperioden. I figuren är vuxna stationära ensamstående vargar grupperade till vänster om den streckade vertikala linjen och ensamstående icke-stationära vargar grupperade till höger.

Älg vuxen
Älgkalv
Rådjur
Ren
Dovhjort
Kronhjort
Okänt klövdjur

Sammantaget tyder resultaten på att det sker en stark utveckling av vargarnas jaktförmåga under deras andra levnadsår efter att de utvandrat från sitt uppväxtrevir. Tidigare studier av flockar och par har visat att vargar dödar mindre bytesdjur som skogsfågel och mindre däggdjur och att dessa är underrepresenterade i studier som baseras på att kontrollera positioner i fält, jämfört med analyser av innehållet i spillningar (Sand m.fl. 2008). Mindre bytesdjur konsumeras ofta fullständigt och på relativt kort tid vilket leder till att vargarna inte tillbringar någon längre tid på platsen såsom är fallet med större klövdjur. Det är därför troligt att vi i studierna av de ensamma vargarna har missat flertalet mindre bytesdjur som dödas och konsumerats. Dessa kan utgöra viktiga tillskott i det totala intaget av föda under perioder då andra födokällor inte är tillgängliga.

Vargens nyttjande av kadaver och jaktrester

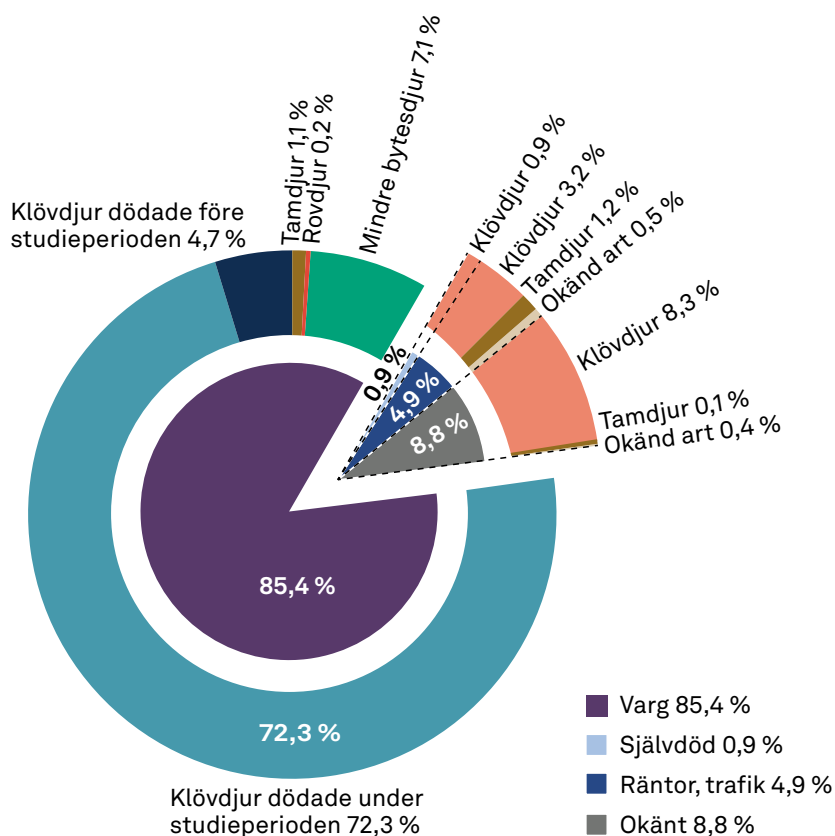
Att nyttja kadaver för sin försörjning är en viktig del av födoanskaffningen för många rovdjur som kan växla mellan att nyttja kadaver och att konsumera bytesdjur som de själva har dödat. I områden med stark mänsklig påverkan, som i Skandinavien, är det inte ovanligt att människor på olika sätt med t.ex. trafikdödade djur, tamboskap och slaktrester skapar en födoresurs som rovdjur kan nyttja. För att studera i vilken omfattning vargarna nyttjade dessa alternativa födoresurser (kadaver) kvantifierade vi storleken av vargarnas egen predation och jämförde den med i vilken omfattning de nyttjade kadaver som dött av annan orsak (Wikenros m.fl. 2023).

För att göra det använde vi data från ett stort antal fältstudier där vi i detalj studerade de sändar-



försedda vargarnas rörelser och besök vid olika typer av kadaver under vissa studieperioder. Vi undersökte och fastställde dödsorsaken för samtliga bytesdjur som besöktes och nyttjades av vargar och beräknade sedan hur stor andel av deras tid (GPS-positioner) som de spenderade vid kadavren. Totalt kunde vi använda data från 39 GPS-försedda vargar som tillsammans omfattade 3198 studiedagar och 1362 olika kadaver som nyttjades av vargar (figur 11.16). Merparten av konsumtionstiden ägnades åt vargdödade kadaver (85 %), medan en mindre andel av tiden ägnades åt djur som hade dött av andra naturliga orsaker (1 %). Återstående tid ägnades åt djur som antingen hade dött till följd av mänsklig påverkan (5 %) eller för vilka dödsorsaken var okänd (9 %). Tiden som vargarna använde för att besöka kadaver, som de inte hade dödat själva, var högre under vintern än under sommaren och hösten.

Ensamma vargar tillbringade mer tid vid kadaver jämfört med flocklevande individer, troligen på grund av att ensamma vargar ofta utgörs av unga och relativt oerfarna individer som sannolikt har en lägre jaktframgång på vilda bytesdjur än flocklevande individer. Individer med högre inavelsnivå spenderade mer tid vid kadaver jämfört med vargar som hade lägre grad av inavel, vilket kan tyda på en lägre fysisk kapacitet för att själva döda bytesdjur. Vi fann inget starkt stöd för att högre tätheter av björn skulle medföra en högre grad av kadavernyttjande hos varg. Denna studie visar hur både inre (inavel) och yttre faktorer kan påverka vargarnas födosöksbeteende och att dessa trots en hög grad av inavel och tillgång till kadaver av antropogent ursprung, främst nyttjade bytesdjur som de själva hade dödat. 🐾



Figur 11.16. Relativ fördelning av konsumtionstid (n = 14 205 GPS-positioner), under predationsstudier (n = 82) utförda med GPS-positioner från 39 vargar antingen ensamma (n = 11), i par eller familjegrupper (≥2 individer, n = 71) i Skandinavien, 2001-2019. Den inre cirkeln visar dödsorsaken (vargdödad, annan dödsorsak, antropogent ursprung eller okänd dödsorsak) och den yttre cirkeln visar vargdödade djur grupperade som vilda klövdjur dödade inom (färska) eller före studieperioden (gamla), tamdjur, mindre rovdjur och andra vargar eller mindre bytesdjur (t.ex. grävling och bäver), medan andra födokällor grupperades som antingen vilda klövdjur, tamdjur eller okänd art. Modifierad från Wikenros m.fl. 2023.

Kapitel 12. Inverkan på bytespopulationerna

Sammanfattning

- Rovdjurens påverkan på sina bytespopulationer beror på flera faktorer, inklusive bytesdjurens täthet, deras produktivitet och rovdjurens predationstakt.
- I områden där varg- och björnpopulationer inte regleras av jakt kan rovdjurens predation minska tätheten av bytesdjur avsevärt.
- Älgens årliga dödlighet i Skandinavien är i genomsnitt 30 %. I de flesta vargrevir utgör jakten en större dödlighet än vargens predation.
- Variationer i predationstryck mellan olika vargrevir beror främst på lokala faktorer som älgtäthet och vargrevirets storlek.
- Avskjutningen på älg har i genomsnitt minskat med 40-50 % i områden med varg jämfört med områden utan varg men denna minskning har varierat över tid och mellan områden.
- För att kompensera för vargens predation minskar jägarna främst andelen älgkor och kalvar i den totala avskjutningen.
- Ökad vargtäthet i södra Sverige leder sannolikt till att jaktuttaget på älg och rådjur minskar, medan jakten på andra klövdjur såsom kronhjort, dovhjort och vildsvin, troligen påverkas i mindre utsträckning.

Rovdjurens påverkan på bytespopulationer varierar ofta både mellan områden och över tid, samtidigt som rovdjuren själva kan påverkas av bytespopulationernas beteende, numerär och utbredning. Det betyder att rovdjur-bytesdjurssystemen generellt är dynamiska, men i många områden också interaktiva, där bytesdjur och rovdjur påverkar varandras populationer (Taylor 1984). Hur stark rovdjurens påverkan på bytespopulationen är beror på följande sju faktorer: (1) bytespopulationens storlek/täthet, (2) bytespopulationens produktivitet/tillväxttakt, (3) rovdjurspopulationens storlek/täthet, (4) rovdjurspopulationens produktivitet/tillväxttakt, samt (5) antalet bytesdjur tagna per rovdjur och tidsenhet (predationstakt) och (6) hur denna förändras med variationer i tätheten av bytesdjur (sk funktionell respons) (Fryxell m.fl. 2014).

Ytterligare en faktor (7) av betydelse för rovdjurens inverkan på bytesdjuren är hur stor del av predationen på bytesdjur som är så kallat additiv eller kompensatorisk dödlighet (National Research Council 1997, Peterson m.fl. 2014). Additiv

dödlighet betyder att predationen tillkommer som en dödlighet utöver annan dödlighet. Är predationen däremot kompensatorisk ersätter den bara annan typ av dödlighet som skulle ha skett i bytesdjurspopulationen utan predation. Ju större andel av predationen som är additiv, desto större blir rovdjurens påverkan på bytesdjuren.

Det är förhållandevis få platser i världen där man under längre tidsperioder har kunnat studera interaktioner mellan rovdjur som varg och deras bytesdjur. De mest omfattande studierna är genomförda i olika typer av ekosystem i Nordamerika där älg, wapiti eller andra arter av hjort, till exempel vitsvanshjort, utgör de dominerande bytesdjuren för varg (Gasaway m.fl. 1992, Boertje m.fl. 2009, Hamlin m.fl. 2009). Sammantaget tyder dessa studier på att i områden där det förekommer av människan oreglerade populationer av varg och björn, så kan rovdjuren ha en betydande inverkan på bytespopulationerna, d.v.s. rovdjurens predation minskar tätheten och förhindrar bytespopulationerna att öka i antal.

Metodik för att studera rovdjurens påverkan på bytesdjuren

Det finns flera olika metoder för att studera rovdjurens inverkan på bytesdjuren. Ett sätt är att undersöka hur bytesdjurens populationsstorlek eller täthet förändras när rovdjur etablerar sig i området eller när tätheten av rovdjur ökar i ett område. För älg i Skandinavien använder förvaltningen till exempel olika typer av index som ska återspegla älgpopulationens utveckling som den s.k. älgobsen (registrering av antalet observationer av älg som jägarna gör under första jaktveckan), spillningsinventering och avskjutning.

Ett annat sätt är att skatta omfattningen av rovdjurens predation och sätta detta i relation till täthet och tillväxt hos bytespopulationen. För att kunna skatta omfattningen av rovdjurens predation krävs i regel att man beräknar predationens storlek med hjälp av sändarförsedda individer av rovdjur. En tredje metod för att studera rovdjurens inverkan är att man studerar bytespopulationens respons (tillväxt) på borttagandet av rovdjur i ett eller flera områden t.ex. vargrevir. En fjärde metod är att förse ett större antal bytesdjur i en population med sändare för att sedan kunna beräkna omfattningen av specifika

orsaker till dödlighet. Samtliga metoder har använts av SKANDULV för att studera vargens inverkan på lokala älgpopulationer i Skandinavien och nedan redogörs för resultat från dessa studier.

Varg i Skandinavien

I Skandinavien är både varg- och björnpopulationerna storlek och utbredning reglerade av jakt vilket medför att deras inverkan på bytespopulationerna är begränsad jämfört med oreglerade populationer av dessa rovdjur. Jakt och andra begränsande faktorer på vargpopulationen leder även till att dess inverkan på bytesdjuren blir geografiskt ojämnt fördelad och huvudsakligen koncentrerad till områden med stationära revirhävande flockar och par. Genomförda studier i olika vargrevir under både vinter och sommar i vargens huvudsakliga utbredningsområde i Svealand och inom vargzonen (det område där fast etablering av varg får finnas) i Norge har visat att älg är det dominerande bytesdjuret (Sand m.fl. 2005, 2008, Zimmermann 2014). I dessa områden kan vargens predation på älg avsevärt reducera utrymmet för ett hållbart jaktuttag (Wikenros m.fl. 2015, 2020, 2024b, 2025).



FOTO: Länsstyrelsen i Västerbottens län-viltkamera

Studier av vargens inverkan på älgstammen med hjälp av sändarförsedda vargar

Ett sätt att mäta effekterna av vargens predation på älg är att utgå från det enskilda vargreviret och med hjälp av sändarförsedda vargar samla kunskap om vargens predationstakt på älg, storleken på reviret (tätheten av varg), annan dödlighet i älgpopulationen såsom jakt, björnpredation, trafik samt andra orsaker som sjukdom och svält (Zimmermann 2014, Zimmermann m.fl. 2019, Sand m.fl. 2025, 2026). Studier inom SKANDULV visar att tätheten av både älg och varg utgör de viktigaste faktorerna och styr storleken av vargens predation på älgstammen (Zimmermann m.fl. 2015). Tätheten av varg är i sin tur kopplad till antalet befintliga revir i det aktuella området. Revirens storlek uppvisar stor variation (300-1700 km²) och utgör därför den största osäkerhetsfaktorn för att beräkna effekterna av vargens predation eftersom kunskap om storleken på reviret saknas för de flesta vargrevir (Mattisson m.fl. 2013, Zimmermann m.fl. 2019). Kunskap om vargrevirens storlek och geografisk utbredning är därför av stor betydelse för att förstå och kunna förutsäga de lokala (på revirnivå) effekterna av vargens predation på älg.

En viktig aspekt från tidigare erhållna resultat är att vargens predation på älg framför allt har studerats under vargpopulationens etableringsfas med relativt låg täthet av varg, stora revir och i områden med relativt hög täthet av älg (Zimmermann m.fl. 2015). Vargpopulationens ökning under det senaste decenniet har huvudsakligen skett genom förtätning av revir i vissa områden där deras geografiska utbredning begränsas av angränsande revir (en form av täthetsberoende effekt). Man kan därför förvänta sig en ökad effekt av vargens predation på älgstammen. Med ökad täthet av revir och mindre vargrevir kan vargens predation sett över ett visst område (t.ex. ett älgförvaltningsområde), totalt stå för ett större uttag av älg i relation till den lokala älgpopulationen än i områden med stora revir med låg älgtäthet.

Beräkningar av vargens uttag i älgstammen

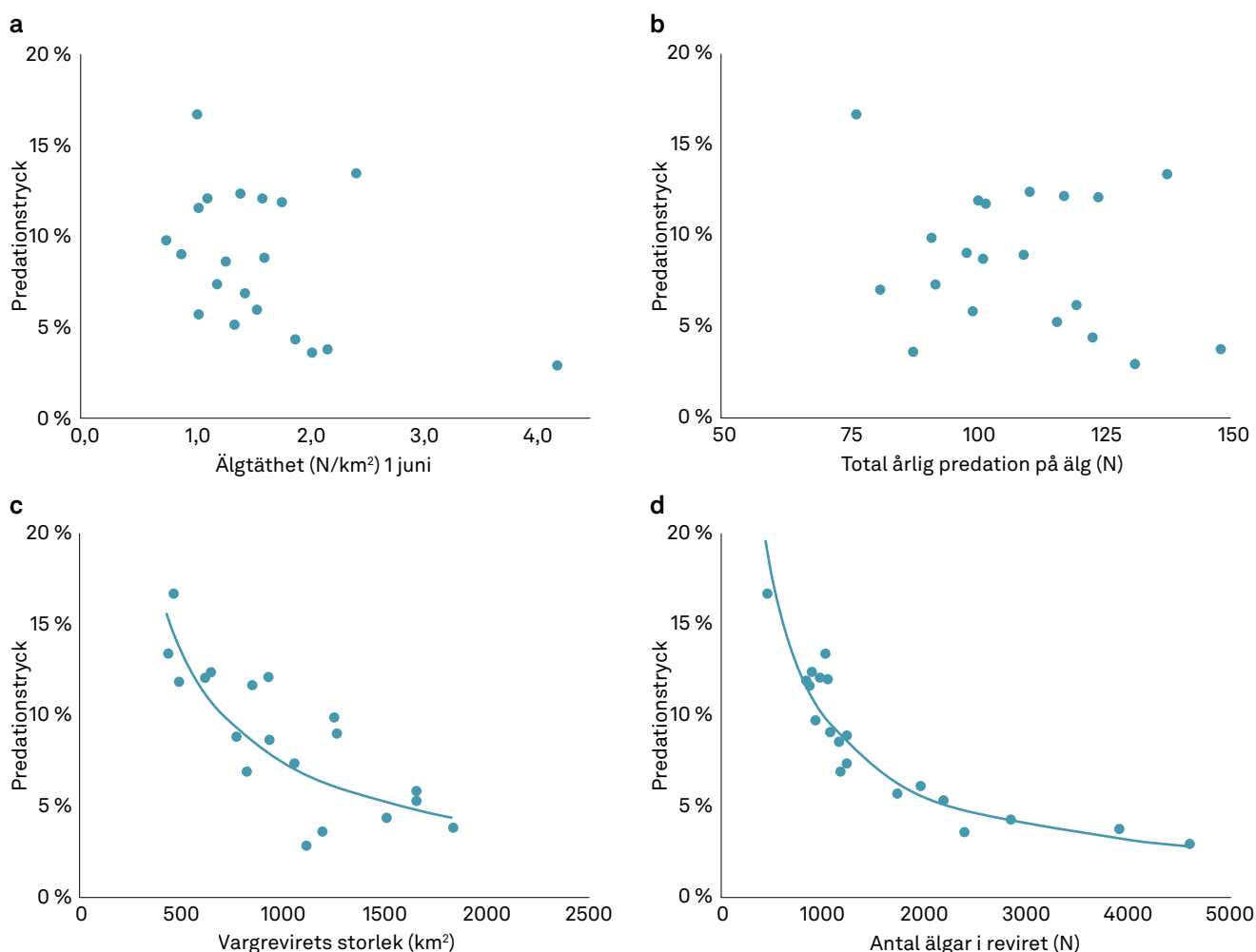
I en nyligen publicerad studie skattades omfattningen av vargens och björnens predation i 20 olika vargrevir under perioden 2001-2022 och jämfördes med omfattningen av jakt och annan typ av

dödlighet (Sand m.fl. 2025). Tidigare erhållna data på predationstakt på älg för både varg och björn kombinerades med data på vargrevirens storlek och skattningar av populationstäthet av björn (baserade på avskjutning och DNA-inventering) och älg (via spillningsinventering) i dessa revir.

Resultaten visar att predationstrycket, mätt som den beräknade andelen av älgpopulationen som dödades av varg eller björn under året i de olika vargreviren, inte var relaterad till tätheten av älg (figur 12.1a), antalet vargar i reviret, eller till den totala årliga predationen på älg (figur 12.1b).



FOTO: Henrik Ekman

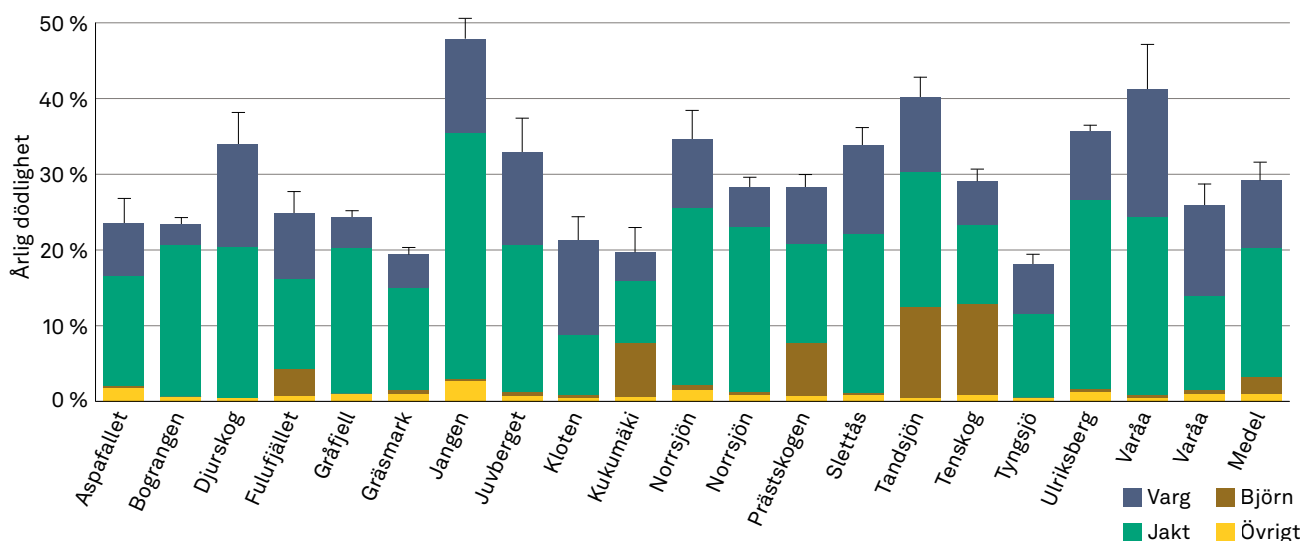


Figur 12.1. Den årliga andelen av älgpopulationen efter kalvning (här satt till 1 juni) som dödades av varg fram till den 31 maj följande år i förhållande till (a) älgtäthet (N/km²) den 1 juni i reviret, (b) total årlig predation på älg, (c) vargrevirets storlek (km²), (d) antalet älgar i reviret.

Predationstrycket var däremot negativt relaterat till vargrevirets storlek och därmed till det totala antalet älgar inom vargreviret (figur 12.1c och d). Hela 88 % av variationen i det beräknade predationstrycket på älg från varg mellan de olika reviren kunde förklaras av en kombination av älgtäthet och storleken på de enskilda vargreviren.

Det beräknade årliga predationstrycket, mätt som andelen av den befintliga älgpopulationen vid tidpunkten direkt efter reproduktion (här satt till 1 juni), som dödades av varg under det följande året var i genomsnitt 8,7 % (intervall 2,8 %-16,9 %, figur 12.2). Samma skattning för björn visade på ett genomsnittligt årligt predationstryck på 2,3 %

inom de olika vargreviren men med stora skillnader mellan olika revir (intervall 0 %-12,7 %), som var direkt beroende av tätheten av björn i reviret. Det årliga uttaget av varg och björn var betydligt lägre jämfört med det årliga jaktuttaget, baserat på avskjutningsdata från samtliga vargrevir som i genomsnittet uppgick till 17,5 % (intervall 8,1 %-33,1 %). I fem vargrevir med höga björntätheter översteg dock det kombinerade predationstrycket från varg och björn det samlade jakttrycket (figur 12.2). Det bör dock påpekas att vargars predationstryck kan variera avsevärt inom olika delar av reviret beroende på lokala variationer i älgtäthet och hur vargarna fördelar sin tid i reviret under året.



Figur 12.2. Beräknat årligt uttag från varg, björn respektive jakt ur den lokala älgpopulationen (vargreviret), räknat som andel av populationen från 1 juni för 20 olika studier i Skandinavien under perioden 2001-2022.

Inget samband mellan predationstryck och jakttryck

I samtliga 20 studerade vargrevir var jakttrycket inte relaterat till storleken på predationstrycket från varg eller till det kombinerade predationstrycket från varg och björn. Det indikerar att predationen från dessa två stora rovdjur och omfattningen av jakten inte kompenserade för varandra på denna rumsliga nivå (Sand m.fl. 2025). Studien visar även att jakt är den största dödlighetsfaktorn i de flesta lokala älgpopulationer som överlappar med etablerade vargrevir. Resultaten visade dock stor variation (intervall = 8,1 %-33,1 %) i jakttrycket på älg inom olika vargrevir. Vi förväntade oss att denna variation skulle kunna vara negativt relaterad till omfattningen av vargpredation eller till den kombinerade predationen från varg och björn. Denna förutsägelse baserades på tidigare studier (Wikenros m.fl. 2015, 2020) som visar att jägarna i Skandinavien reagerade på etableringen av vargrevir genom att minska sitt jakttryck på den lokala älgstammen med upp till 50 %.

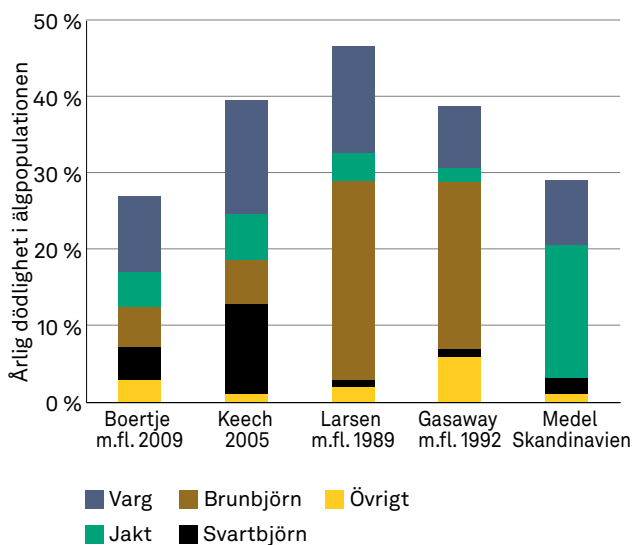
Studiens resultat bekräftade dock inte denna förutsägelse. Frånvaron av ett negativt samband mellan predationstrycket från varg och björn och jakttrycket i samma område kan ha flera olika förklaringar. För det första kan jägarna främst ha valt att kompensera för den ökade dödligheten från varg och björn genom att justera jaktuttaget mot en lägre andel vuxna älgkor (Wikenros m.fl. 2015, 2020). För det andra, kan produktiviteten i de olika älgpopulationerna inom vargreviren skilja sig geografiskt på grund av variationer i miljön och

födokonkurrens (Grøtan m.fl. 2009). För det tredje kan målen för älgförvaltningen skilja sig mellan olika områden (Wikenros m.fl. 2025). En fjärde förklaring skulle kunna vara att det finns skillnader i mönstret och omfattningen av älgens säsongsbetonade migration mellan de olika vargreviren (Allen m.fl. 2016). Sammanfattningsvis tyder dessa potentiella mekanismer på att med denna metod, rovdjurens beräknade predationstryck baserade på predationsstudier av sändarförsedda vargar, kan det vara svårt att identifiera något tydligt orsaks-samband mellan vargens och björnens samlade predation och jakttrycket för enskilda älgpopulationer i Skandinavien.

Älgens dödlighet i ett internationellt perspektiv

En jämförelse av årlig dödlighet för älgar i vår studie i Skandinavien med motsvarande data från områden i Alaska med lägre jakttryck indikerar en lägre total dödlighet i älgstammen i Skandinavien (30 %), jämfört med fyra motsvarande studier i Alaska (27-47 %, figur 12.3).

Resultaten från studierna i Alaska tyder på att älgpopulationer skulle kunna motstå en högre årlig dödlighet från jakt och predation än den i Skandinavien, trots att den skandinaviska älgpopulationen har klassificerats som en av de mest produktiva i världen (Cederlund och Markgren 1989, Lavsund m.fl. 2003, Kalèn m.fl. 2022). Det finns dock två stora skillnader i förvaltningen mellan de två systemen vilka sannolikt är orsaken



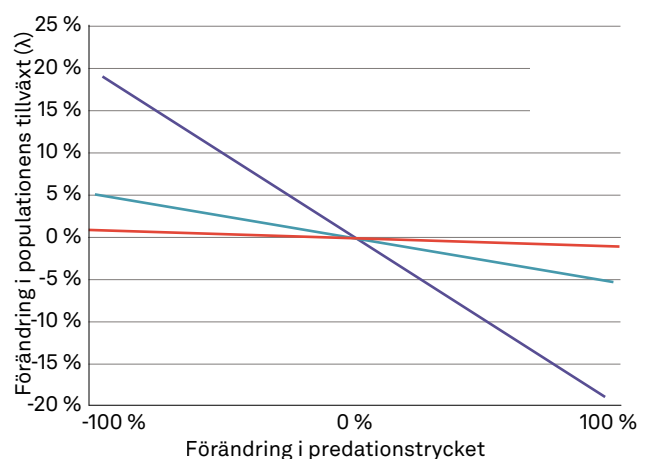
Figur 12.3. Beräknad fördelning av olika dödsorsaker i älgpopulationen från fyra olika studier i Alaska under perioden 1984–2004 samt från en sammanslagning av de 20 olika predationsstudierna i Skandinavien under 2002–2022.

till den observerade variationen i den totala dödligheten i älgstammen.

Den första är att populationerna av varg och björn i Skandinavien är starkt begränsade av jakt, vilket förhindrar en fortsatt tillväxt. Det resulterar i en generellt lägre täthet av både björn och varg, jämfört med Alaska. Studierna i Alaska hade 2–20 gånger högre kvoter av både varg-per-älg och björn (grizzly)-per-älg jämfört med Skandinavien. Det finns dessutom höga tätheter av svartbjörn i Alaska. Den andra och troligen viktigaste skillnaden, är att jakttrycket på älg utgör en mycket större andel av den totala dödligheten på älg i Skandinavien (17,5 %) jämfört med ca 2–6 % i Alaska (Boertje m.fl. 2009). Det högre jakttrycket i Skandinavien inkluderar dessutom en hög andel (40–60 %) vuxna ($\geq 1,5$ år) älgar, varav ungefär hälften är älgkor (Nilsen och Solberg, 2006, Rönnegård m.fl. 2008, Wikenros m.fl. 2020). Eftersom andelen vuxna älgar som årligen dör har en betydligt större inverkan på älgpopulationens produktivitet jämfört med andelen kalv (Gervasi m.fl. 2012, Jonzén m.fl. 2013), så kommer en hög dödlighet bland vuxna älgar att vara mer begränsande för en älgpopulations tillväxt. Om jakten i Skandinavien också huvudsakligen riktades mot kalvar och vuxna tjurar, skulle de flesta älgpopulationer även här kunna upprätthålla en total dödlighet på > 40 % utan att resultera i negativ populationstillväxt (Jonzén m.fl. 2013, Nilsen m.fl. 2005).

Effekter av varierande andel kalv i uttaget

Sett ur ett beskattningsperspektiv av älgstammen, leder en högre andel vuxna djur i uttaget (jakt eller predation) alltid till en lägre produktion av kalv och därmed kan färre djur fällas om syftet är att bibehålla en given täthet i älgpopulationen. Detta är en generell princip och beror på att en högre andel vuxna djur i uttaget (oavsett om detta orsakas av rovdjurspredation eller jakt) påverkar åldersfördelningen i populationen så att det blir färre kor som uppnår reproduktiv ålder (Sand m.fl. 2011, Jonzén m.fl. 2013). Effekten illustreras med figur 12.4 som beskriver hur åldersfördelningen i uttaget av en given populationsstorlek av älg, hos tre olika predatorer (människa, varg, björn), påverkar tillväxten i älgpopulationen (Gervasi m.fl. 2012). Björnen tar ca 90 % årskalvar, främst under försommaren, medan vargens predation fördelas under hela året och består huvudsakligen av årskalvar (70 %) med resterande 30 % bestående av ettåringar och vuxna kor. Jägarnas uttag är generellt ca 40–50 % kalv, medan resterande 50–60 % utgörs av kor och tjurar i olika åldrar. Det betyder att en betydande del av de fällda älgkorna tillhör de åldersklasser som uppvisar hög reproduktion (Nilsen and Solberg 2006, Sand m.fl. 2014b).



Figur 12.4. Förändringen i älgpopulationens tillväxt som en funktion av förändringen i uttaget ur populationen av en viss storlek beräknat för tre olika predatorer på älg (människan via jakt, varg, björn). Skillnaden i de tre predatorernas effekt beror främst på skillnader i åldersfördelningen av de dödade djuren, där jakten står för den lägsta andelen kalv och den högsta andelen vuxna älgkor. Modifierad från Gervasi m.fl. 2012.

Studier av vargens inverkan på älgstammen med hjälp av älgobservationer

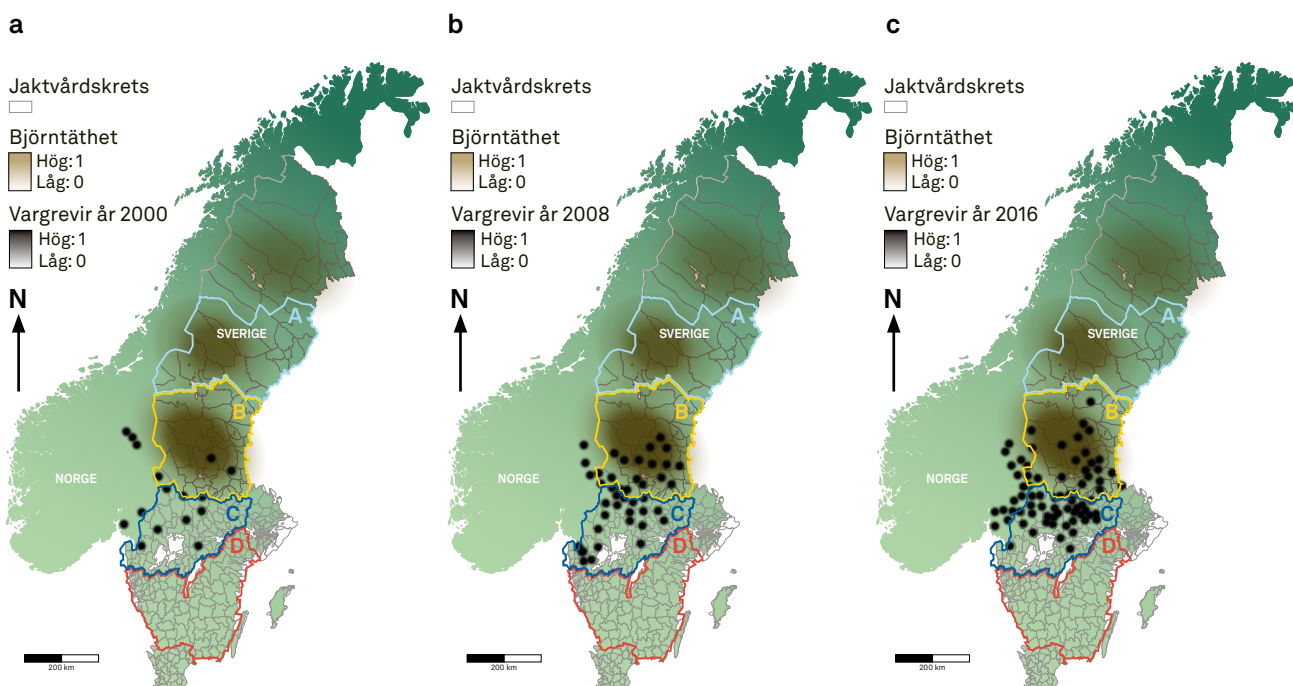
Ett annat sätt att skatta vargens och björnens effekter på älgstammen är att utgå från bytespopulationen och jämföra täthet eller sammansättning av olika kategorier bytesdjur mellan olika områden eller över tid, med varierande tätheter av rovdjur. Eftersom både vargens och björnens predation främst riktas mot kalvar kan predationens inverkan på älgpopulationen i olika områden grovt skattas genom att man undersöker kvoten mellan antalet kor och kalvar i populationen. Det är också flera faktorer som styr skillnader i denna kvot för enskilda år som väderlek och förändringar i älgpopulationens åldersstruktur, men även över längre tidsperioder, som tillgång till bra föda för älgarna. Sett över större områden och över en längre period med olika tätheter av rovdjur kan en sådan jämförelse vara relevant för att förstå omfattningen av rovdjurens påverkan på älgpopulationen.

I en studie användes över 50 miljoner timmar från älgobservationsdata som samlats in av älgjägare mellan åren 2000 och 2017, fördelade på fyra olika regioner i Sverige (figur 12.5). Syftet med studien

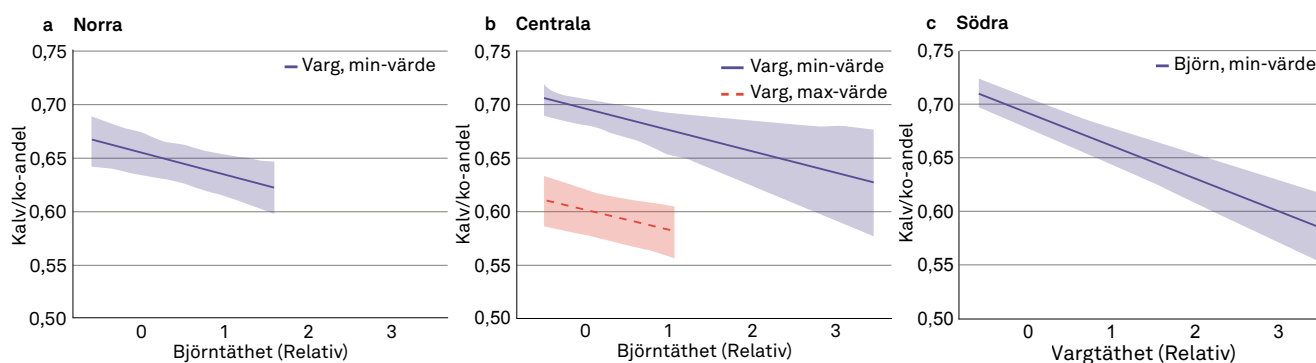
var att utvärdera effekten av en växande varg- och björnpopulation på antalet observerade älgkalvar per älgko under hösten (Tallian m.fl. 2021).

Kvoten (kalv/ko) var negativt korrelerad med både varg- och björntäthet, vilket tyder på att älgöverlevnaden under sommarperioden minskade till följd av predation från båda dessa rovdjur. Kalv/ko-kvoterna minskade med 7 % i det norra området med endast björn och med 17 % i det södra området med endast varg (figur 12.6). I det område där det fanns både varg och björn minskade kalv/ko kvoten med 18 %. En viktig observation är dock att både kalv/ko-kvoten och älgtätheten har minskat under de senaste ~20 åren över hela Sverige, inklusive områden där varg och björn inte varit etablerade.

Även om täthet av varg och björn påverkade älgens rekrytering av kalvar till hösten, var dessa rovdjur sannolikt inte den primära orsaken bakom andra typer av långsiktiga trender i älgpopulationens storlek. Resultaten visar att data insamlade av ett stort antal jägare över större områden kan vara ett användbart verktyg för att skatta den relativa effekten av rovdjurens predation på vilda klövdjurspopulationer och därmed bidra till ökad förståelse för olika ekologiska processer som exempelvis predation.



Figur 12.5. En tidsserie som visar förekomst av vargrevir i Skandinavien vid olika tidpunkter a) 2000, b) 2008 och c) 2016 av studieperioden. Alla jaktområden i Sverige (grå) visas, liksom det norra studieområdet i Sverige (A - ljusblå, för varg och björn (B - gul), endast varg (C - mörkblå), samt regionen som används för jämförelseändamål utanför varg- och björnområden (D - röd). Som referens visas björntätheten och vargrevir över hela den skandinaviska halvön (d.v.s. Sverige och Norge). Från Tallian m.fl. 2021.



Figur 12.6. Effekten av varg- och björntäthet på förhållandet mellan antalet älgkalvar per ko i a) norra (björn), b) centrala (björn och varg) och c) södra (varg) studieområdet. Linjerna förutsägs med hjälp av modellpassade populationsmedelvärden med tillhörande 95 % konfidensintervall (färgskuggning). Från Tallian m.fl. 2021.

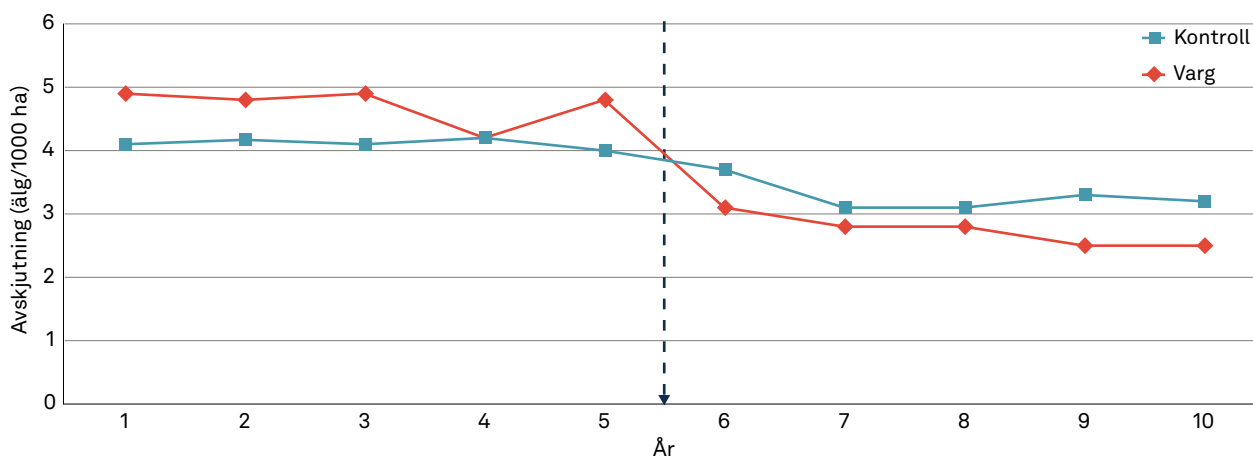
Vargens inverkan på älgstammen genom studier av jaktdata

Ett annat sätt att mäta vargens inverkan på älgstammen är att studera förändringar och skillnader i jaktuttag före och efter etablering av varg eller att jämföra angränsande områden med och utan varg (kontrollområden). I en studie användes båda typerna av studiedesign och effekten av vargetablering beräknades på jaktuttag både under själva etableringsfasen och i områden där vargar kontinuerligt funnits under minst tio år (Wikenros m.fl. 2015). Mera specifikt undersöktes om: 1) etablering av varg resulterade i en minskning av jägarnas jaktuttag; 2) sammansättningen av de skjutna älgarna förändrades i samband med etablering av varg; och 3) en eventuell minskning av jaktuttaget kunde förutsägas från en minskning av tilldelningen av älg före jakten.

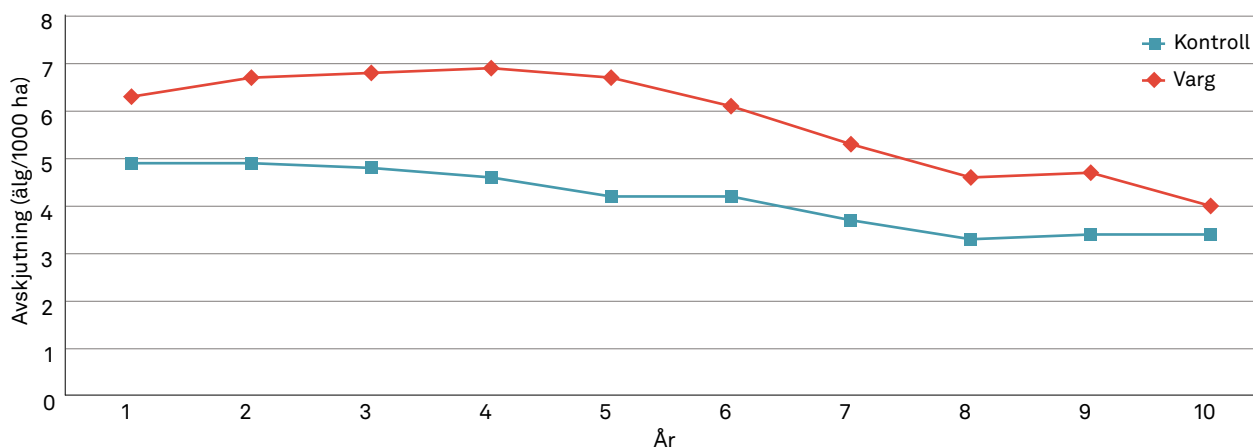
I studien analyserades förändringar i jaktuttaget som ett svar på etablering av varg för 25 olika licensområden fördelade inom (experimentområden) och utanför (kontrollområden) sju olika vargrevir där det fanns uppgifter på jaktuttaget (tilldelning och avskjutning från länsstyrelsen) både fem år före och fem år efter etablering av ett enskilt vargrevir. Totalt omfattade avskjutningsstatistiken för de sju områdena med vargrevir en yta av 1540 km² och områdena utan varg en yta av 2535 km². Samma typ av analys utfördes för ytterligare 43 licensområden fördelade inom och utanför sex olika vargrevir där licensområdena med varg hade påverkats av vargpredation under minst tio år. Ytan för dessa omfattade 1625 km² inom vargrevir respektive 2911 km² i kontrollområdena. Totalt omfattade statistiken för alla områden 31 827 fällda älgar under perioden 1995-2008.

Resultaten visar sammantaget att jaktuttaget av älg minskade i alla områden sett över tid, både inom vargreviren och i kontrollområdena. Minskningen av jaktuttaget var dock starkare inom vargreviren jämfört med kontrollområdena. Detta mönster var tydligt både i områden där vargar nyligen etablerats (figur 12.7), liksom i områden där vargar hade varit närvarande kontinuerligt under åtminstone tio år. Dessutom minskade avskjutningen mer i storleksmässigt små vargrevir (< 1000 km²) jämfört med stora revir (> 1000 km²) vilket är en följd av att vargarnas predationstryck varierar med revirstorleken. Det innebär i sin tur att de dödar en större andel av älgarna i små revir jämfört med stora. Den generella minskningen i jaktuttaget över tid även i kontrollområden indikerade sannolikt en allmän nedgång i älgstammen.

Den mest uttalade minskningen, i både tilldelning och jaktuttag, var störst under det första året efter vargetablering, vilket visar på en omedelbar respons från både förvaltningen (tilldelning) och jägarna (avskjutning) vid etableringen av varg. Detta snabba beteendesvar från både förvaltning och jägare efter etableringen av ett nytt rovdjur i studieområdena skiljer sig från den mer vanligt förekommande tidsfördröjda responsen mellan jaktuttag och förändringar i hjortdjurspopulationernas storlek (Ueno m.fl. 2014). Vi konstaterar att den snabba responsen från jägarna, som ett svar på etableringen av varg i studien, sannolikt mera var ett resultat av en förväntad ökning av dödligheten i älgpopulationen än som ett funktionellt svar på en faktisk förändring i älgtäthet. En funktionell respons av jägarna på en minskning av älgpopulationens storlek kan dock vara en förklaring i de



Figur 12.7. Avskjutning av älg per 1000 hektar i medeltal för sju områden där vargarna etablerade revir mellan år 5 och 6 (röd linje) och i närliggande kontrollområden där ingen etablering av varg skedde under samma tidsperiod (blå linje) under perioden 1995-2008. Den svarta streckade linjen visar när etableringen av varg skedde. Modifierad från Wikenros m.fl. 2015.



Figur 12.8. Avskjutningen av älg per 1000 ha i medeltal för 6 områden där vargarna hade haft etablerade revir i minst 10 år (röd linje) och i närliggande kontrollområden utan varg (blå linje). Modifierad från Wikenros m.fl. 2015.

områden där vargarna hade varit etablerade i minst tio år, eftersom jaktuttagets storlek här visade en större och mer kontinuerlig minskning över tid, jämfört med kontrollområden. Denna hypotes stöds också av data insamlade från jägare rörande observationer av älg som indikerade en minskning över tid av antalet älgobservationer.

Uppföljande studier av vargens inverkan på älgavskjutning och älgobs

För att bättre förstå hur etablering av varg påverkar älgstammen och hur det i sin tur påverkar

avskjutningen i vargens huvudsakliga utbredningsområde i Sverige och Norge, analyserades data på avskjutning i 61 olika älgförvaltningsområden i Sverige och i 63 norska kommuner under perioden 1995-2017 (Wikenros m.fl. 2020). De mest detaljerade analyserna utfördes på data från jaktsäsongerna 2012-2017, det vill säga efter det att det nya älgförvaltningssystemet infördes och där även data på älgobs kunde inkluderas (Wikenros m.fl. 2025).

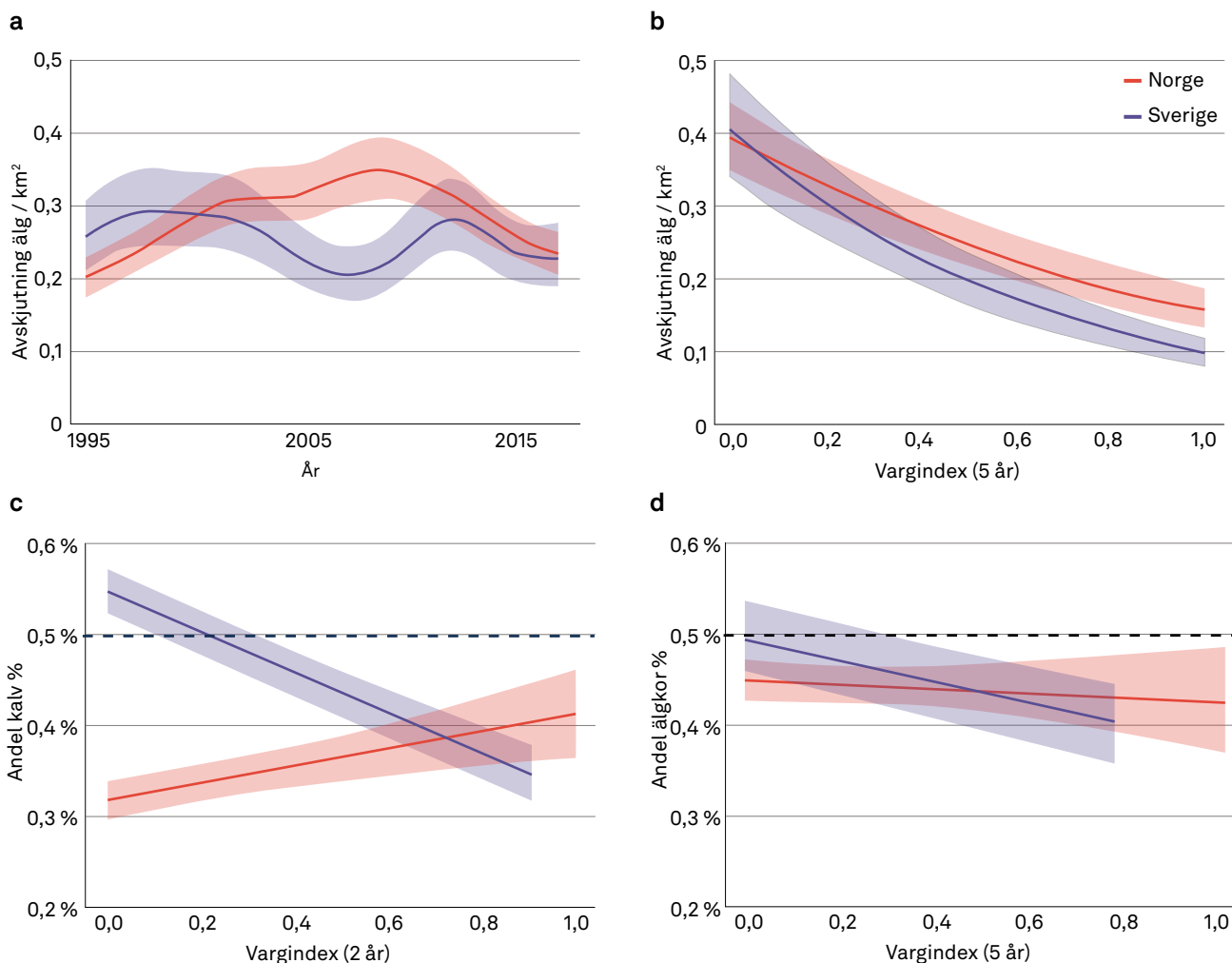
I två studier undersöktes således effekten av variation i täthet av vargrevir för respektive älgförvaltningsområde, både för de senaste två åren (korttidseffekt) och för de senaste fem åren

(långtidseffekt). I områden utan stationär förekomst av varg angavs förekomst som 0 medan ett fullständigt överlapp mellan ett förvaltningsområde och ett vargrevir med en genomsnittlig storlek på 1017 km² har ett index på täthet av vargrevir på 0,5. Förvaltningsområden som hade täckning av vargrevir med mindre storlek än genomsnittet och därmed högre täthet av vargrevir, har ett index på revirtäthet på > 0,5.

Älgförvaltningsområden med ett index högre än 0,5 förekom i de fall reviren låg så tätt att det inte fanns utrymme för revir av genomsnittlig storlek.

Avskjutningen varierade över tid både i Norge och i Sverige (figur 12.9a). En del av variationen

i avskjutning kunde förklaras av den växande vargstammen (figur 12.9b). I Sverige var avskjutningen 51 % lägre och i Norge 37 % lägre i förvaltningsområden som helt överlappade med vargrevir (index 0.5) jämfört med områden utan varg (index 0). I Sverige utgjorde andelen fällda kalvar en större del jämfört med i Norge och kalvandelen minskade i Sverige med ökad vargtäthet medan den ökade i Norge (figur 12.9c). Avskjutningen av älgkor minskade mer i Sverige jämfört med Norge vid ökad revirtäthet (figur 12.9d). Avskjutning av kalvar och kor varierade även med den geografiska belägenheten av förvaltningsområdet (breddgrad).

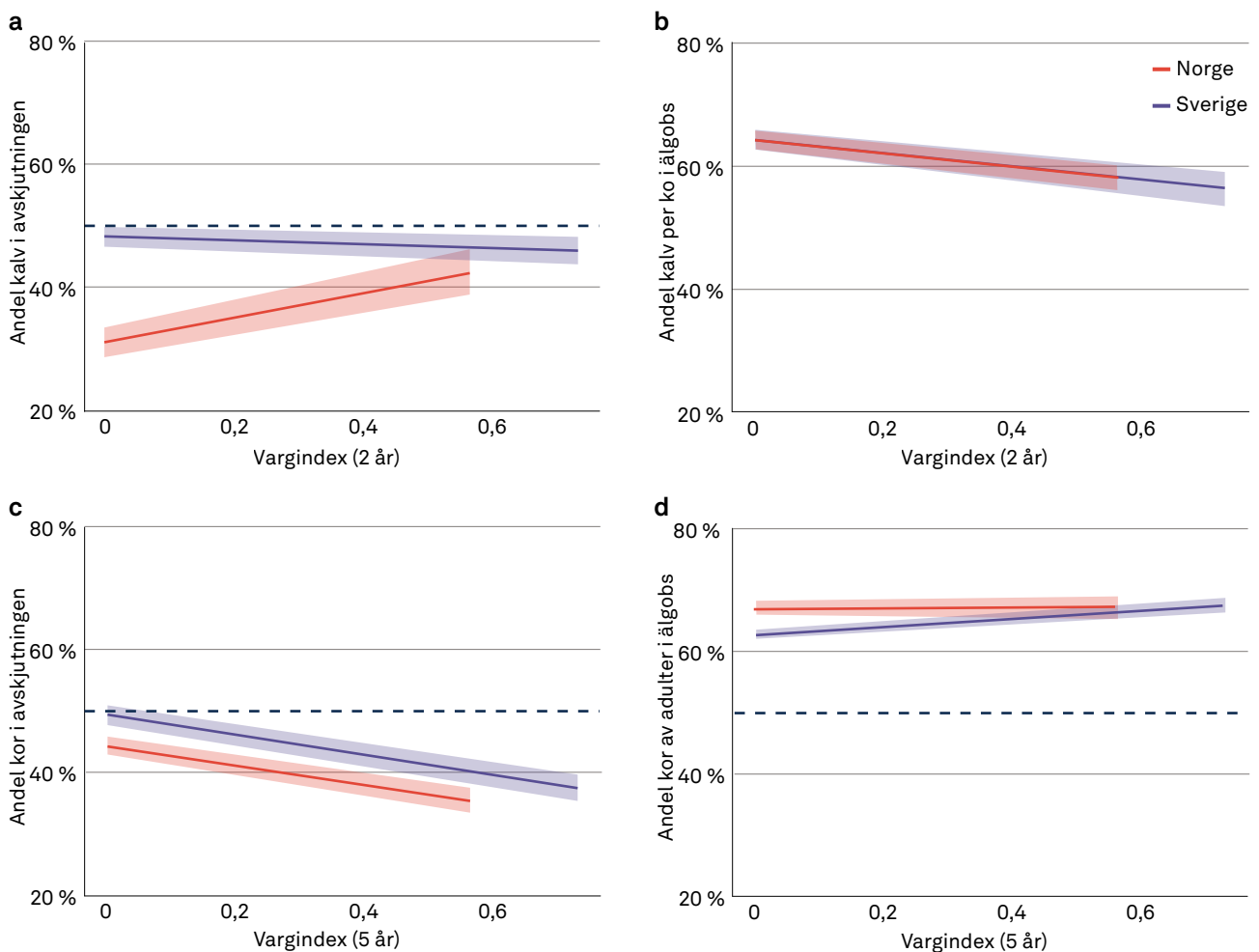


Figur 12.9. Älgavskjutning (per km²) i svenska (blå) och norska (röd) förvaltningsområden (a, b), andel kalvar i den totala avskjutningen (c) och andel kor i avskjutningen av vuxna älgar (d). Index på täthet av vargrevir är beräknat under de senaste fem åren (långtidseffekt) eller de senaste två åren (korttidseffekt). Modifierad från Wikenros m.fl. 2020.

Under perioden 2012-2017 visade resultaten att avskjutningen var 35 % (Norge) till 39 % (Sverige) lägre i älgförvaltningsområden (ÄFO) med genomsnittlig täthet av vargrevir (index 0,5), jämfört med ÄFO utan vargrevir under de senaste fem åren (index 0) (Wikenros m.fl 2025). Motsvarande modellskattningar för antalet älgobservationer var 21 % lägre i Sverige och 1 % lägre i Norge. Även under denna tidsperiod vidtogs förvaltningsåtgärder genom minskad avskjutning i båda länderna för att minska den totala dödligheten hos älg och genom minskad avskjutning av kor, för att maximera populationens produktivitet som svar på ökad täthet av vargrevir.

Under samma period var kalvandelen i avskjutningen i Sverige ca 50 % och oberoende av tätheten av vargrevir (figur 12.10a). I Norge var kalvandelen i avskjutningen generellt lägre, men ökade med ökande täthet av vargrevir. I områden som helt

överblickade med vargrevir (index 0,5) observerades det i genomsnitt 9 % färre kalvar per ko, vilket troligtvis är en effekt av att vargarna främst riktar sin predation mot kalvar (figur 12.10b). Andelen kor av vuxna älgar i avskjutningen var 16-18 % lägre i områden med helt överlappande vargrevir (index 0,5) jämfört med områden utan varg (index 0, figur 12.10c). Resultatet av denna strategi – att i större utsträckning spara älgkor i områden med varg – framgick också i älgobsen (figur 12.10d). Överlag kunde vi se en tydlig långsiktig effekt av ökande täthet av vargrevir under de senaste fem åren med varg på antalet fällda djur, medan påverkan på ålderssammansättning av observerade älgar (kalv per ko) påverkades redan efter två år med varg. Dessutom fann vi att årliga förändringar i avskjutningsmål var relaterade till uppfyllelsen av föregående års avskjutningsmål samt till tätheten av vargrevir under de senaste två åren.



Figur 12.10. Andel kalv i den totala älgavskjutningen (a), observerat antal kalvar per ko (b), andel kor av fällda vuxna älgar (c), samt andel observerade hondjur av vuxna älgar (d) i Norge och Sverige, 2012-2017. De förklarande variablerna är index på täthet av vargrevir (korttidseffekt (a, b) och långtidseffekt (c, d)). Modifierad från Wikenros m.fl. 2025.

Andra faktorer utöver varg påverkar också jaktuttaget

Vi undersökte även om andra faktorer, förutom vargförekomst, såsom land (Sverige, Norge), breddgrad, andel jordbruksmark (som indikator på täthet av rådjur), täthet av björn, rumslig nivå av förvaltningsområde och föregående års avskjutningsmål, påverkade avskjutning och älgobs (Wikenros m.fl. 2020, 2024b, 2025). Flera av dessa faktorer, ofta i kombination med täthet av vargrevir hade också betydelse för variationen i avskjutning mellan förvaltningsområden. En av de viktigaste faktorerna var vilket land det aktuella förvaltningsområdet tillhörde. Det kan delvis förklaras med skillnader i jaktstrategier mellan länderna i form av andelen kalvar av fällda älgar och hur det förändras i förhållande till tätheten av vargrevir. Våra studier visar att förändringar i älgstammens storlek, dess sammansättning och storleken på jaktuttaget, styrs av en kombination av flera olika faktorer där förvaltningsstrategi (storlek och sammansättning av jaktuttaget), predation från varg och typen av livsmiljö är viktiga faktorer.

Nytt mönster under senare år

Under senare år har ett delvis nytt mönster mellan avskjutning och täthet av vargrevir uppkommit där avskjutningen av älg har ökat i vissa områden trots en ökad täthet av vargrevir (Wikenros m.fl. 2019). För att förstå vad som orsakat detta mönster analyserade vi sambanden mellan avskjutningsstatistik från perioden 2012-2020 tillsammans med data från de årliga inventeringarna av varg, data på täthet av björn, andel ungskog per förvaltningsenhet och andel jordbruksmark per förvaltningsområde (som index för landskapets produktivitet och även för rådjurstäthet). Analyserna gjordes på två olika rumsliga nivåer i Dalarna och Värmlands län i Sverige och Innlandets fylke i Norge (Wikenros m.fl. 2024b).

Resultaten visade att andelen ungskog var kopplad till både ökad total avskjutning och andel kalvar i avskjutningen. Även andelen jordbruksmark var positivt kopplad till både ökad total avskjutning och andel kalvar i avskjutningen. Det senare kan troligen förklaras av att ökad rådjurstäthet minskar vargarnas predation på älg till förmån för ökad predation på rådjur. Däremot uppvisade variation i björntäthet ett negativt förhållande till både avskjutning och andel kalvar i avskjutningen.

Vi fann dock ingen enhetlig förändring av den totala avskjutningen med ökad täthet av vargrevir varken i de regionala (älgförvaltningsområden (ÄFO) i Sverige, kommuner i Norge) eller i de lokala (älgjaktionsområden (ÄJO), älgskötselområden (ÄSO) och licensområden i Sverige och vald (geografiskt avgränsat område för jakt i Norge) förvaltningsområdena. Detta skiljer sig från tidigare studier i samma studieområde, vilka visat en mer enhetlig minskning av den totala avskjutningen, både direkt efter att vargrevir etablerats och i ett längre tidsperspektiv. I detta system verkar jägarna därför initialt ha överkompenserat för en förväntad ökad dödlighet i områden med återetablering av varg. Detta kan i sin tur ha resulterat i ökad älgstäthet och därmed förklara varför den totala avskjutningen ökade med ökad täthet av vargrevir i denna studie. Detta understryker vikten av att ha långsiktiga data på tätheter av både klövdjur och rovdjur för att bättre kunna balansera en hållbar avskjutning.



Respons hos jägarna på etablering av varg

I våra studier reagerade jägarna på etableringen av vargar, inte bara genom att minska den totala storleken på jaktuttaget, utan också genom att ändra sammansättningen via en sänkt andel fällda älgkor (figur 12.8). Den sänkta andelen fällda älgkor kompenserar till viss utsträckning för den beräknade förlusten från vargarnas predation. Vidare minskade även jaktuttaget av kalvar i samband med etableringen av varg, vilket antingen kan vara en avsiktlig strategi av jägarna för att kompensera för vargens riktade predation, eller en följd av det relativt sett högre predationstrycket av varg på älgkalvar jämfört med vuxna älgar under sommaren. Data från älgobsen indikerade att den senare förklaringen troligtvis var den viktigare eftersom jägarna både fällde och observerade färre kalvar per älgko när tätheten av vargrevir ökade.

Adaptiv älgförvaltning

Våra resultat gav inte entydigt stöd för att en adaptiv älgförvaltningsstrategi som involverar både tilldelade jaktkvoter och det faktiska jaktuttaget hade tillämpats efter vargarnas etablering. I detta sammanhang använder vi begreppet adaptiv förvaltning som en medveten strategi hos både jägare och förvaltare att justera jaktuttaget och/eller sammansättningen i uttaget i syfte att hålla uppe älgtätheten och därmed den framtida hållbara avkastningen. Två observationer stödjer dock hypotesen att förvaltningen var adaptiv i områden där vargarna nyligen etablerat sig. I dessa områden var både den lägre tilldelningen och minskningen av själva jaktuttaget tillräcklig för att kompensera både för vargpredation och för den allmänna nedåtgående trenden i älgpopulationens storlek som skedde i kontrollområden perioden 1995-2008. Dessutom var den mest uttalade minskningen i både tilldelning och jaktuttag störst under det första året efter vargetablering, vilket visar på en omedelbar respons från både förvaltningen genom tilldelning och jägare genom avskjutning på etableringen av varg.

Vargens inverkan på andra bytesarter än älg

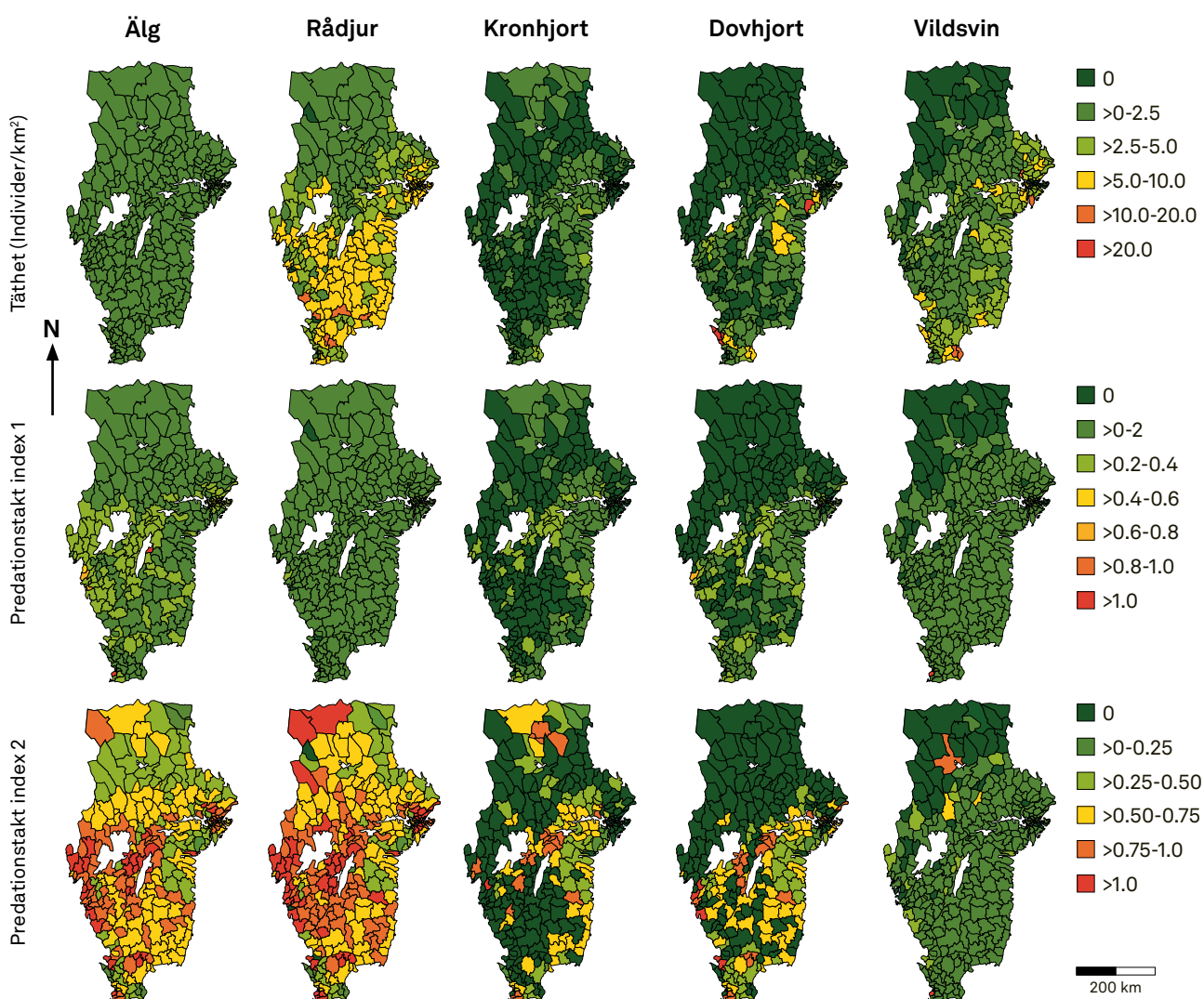
Hittills har det endast genomförts skattningar av vargens inverkan på älgpopulationerna i Skandinavien medan beräkningar eller empiriska data på dess inverkan på andra arter av hjortdjur under etableringen i delar av södra Sverige har fått mindre uppmärksamhet. Det beror delvis på att vargens utbredning fram till 2020 huvudsakligen var i norra halvan av Svealand och södra Norrland men också på att vi först på senare tid har utvecklat nya metoder för att studera vargens predationsmönster i den södra landsdelen genom DNA-analys av spillningar.

I en studie från 2022 genomfördes beräkningar över hur vargens predation skulle kunna påverka bytespopulationerna av hjortdjur och därmed möjligheterna till jaktuttag i södra Sverige. Här utgick vi från vad som var känt om vargens predation, både i Sverige och i andra länder, där alternativa bytesdjur till älg var mer talrika (Rodríguez-Recio m.fl. 2022). Resultaten tyder på att vargarnas revir skulle bli betydligt mindre i södra Sverige jämfört med det i det ursprungliga utbredningsområdet. Detta beror av att tätheten av varg(revir) ökar med ökande stammar av bytesdjur (Fuller m.fl. 2003). Fler revir får helt enkelt plats på samma yta i områden där det förutom älg finns populationer av dovhjort, kronhjort, rådjur och vildsvin. Våra analyser visar att tätheten av vargrevir i Götaland och södra Svealand kan bli 2-4 gånger högre då vi förväntar oss att ett normalstort vargrevir kommer att omfatta en yta av ca 250-480 km² (se figur 7.5 kapitel 7). Detta kan jämföras med vargrevir i norra Svealand/södra Norrland som normalt omfattar en yta av 900-1400 km².

Med dessa skattade tätheter av vargrevir, samt beräknad konsumtion och fördelning av vargpredation på de fem olika arterna av klövdjur, beräknades andelen av de populationer av klövdjur som årligen skulle dödas av varg samt förhållandet mellan den förväntade årliga predationen av varg

och antalet hjortdjur som fälls av jägare inom respektive jaktvårdskrets. Resultaten visade att etableringen av vargrevir i södra Sverige skulle ha en mindre inverkan på populationstätheten av kronhjort, dovhjort och vildsvin, men skulle sannolikt leda till en betydande minskning av jaktuttaget av älg och rådjur (figur 12.11). Vi vill dock understryka att denna beräkning innehåller en rad olika antaganden om hur vargens predation kommer att

fördelas mellan de olika bytesarterna samt över den befintliga tätheten av klövdjur. Detta i kombination med att det sannolikt kommer att finnas en naturlig variation mellan olika revir/flockar vad individerna i dessa väljer i form av bytesdjur, gör att resultaten får ses som relativt grova och generella skattningar och som ett första steg i att förutsäga vargens inverkan på klövdjurspopulationerna i södra Sverige.



Figur 12.11. Kartor över den skattade tätheten av varje klövdjursart per jaktvårdskrets kvantifierad från jaktdata under 2016/17 (översta raden). Kartorna i mittenraden visar ett index på vargens predation per jaktvårdskrets. Detta index beräknades som den uppskattade andelen individer per art som kommer att dödas av varg under ett år i respektive jaktvårdskrets. Kartorna på den nedersta raden illustrerar ett index (kvot) över förhållandet mellan det beräknade antalet individer per klövdjursart som årligen dödas av varg i relation till antalet skjutna individer. För samtliga jaktvårdskretsar har antagande gjorts att hela jaktvårdskretsen överlappas av ett eller flera etablerade vargrevir, vars storlek är en funktion av den totala tätheten av klövdjur. Från Rodríguez-Recio m.fl. 2022.

Inverkan av ensammar vargars predation på bytespopulationer

Både empiri och modellberäkningar visar en god överensstämmelse i andelen ensamvargar i den skandinaviska populationen, där icke-stationära ensamvargar utgör cirka 9 % och vuxna stationära ensammar utgör ca 5 % av den totala populationen under inventeringsperioden oktober-mars (Chapron m.fl. 2016).

Våra studier visar att dessa ensammar stationära vargar har en betydligt högre predationstakt på klövdjur jämfört med de icke-stationära vargarna och att denna varierar mellan 30 % och 100 % (ca 70 % i genomsnitt för alla studieperioder) av den genomsnittliga predationstakten för familjegrupper och par med älg som huvudföda (figur 11.15, Sand m.fl. 2019). Det innebär att predationstakten på älg från ensammar individer är betydligt lägre än från flockar och par och varierar med vargarnas kön, ålder och status, samt med tillgången på alternativa bytesarter. Den omfattande variationen i dessa faktorer och det begränsade urvalet på tio individer innebär att en beräkning av den totala predationen orsakad av ensammar vargar på populationsnivå blir mycket grov och uppskattas till ca. 25 % per varg av det uttag som görs av en vargflock eller ett par (ca 100 älgar per år). Däremot visar våra resultat att uttaget av klövdjur för en ensam vuxen stationär varg står för cirka 70 % av det totala uttaget av klövdjur som görs av en familjegrupp eller ett par.

Givet att den skandinaviska vargstammen består av cirka 10% ensammar vandrare vargar och ca. 5 %

ensamma stationära vargar, lever ca. 85 % av individerna i flockar och par. Räknat som sociala enheter finns det alltså 25 % ensammar vandrare vargar, 12,5 % ensammar stationära vuxna och 62,5 % som lever i flockar och par. Eftersom uttaget från ensammar spridningsvargar bedöms till 25 % och det från ensammar stationära till 70 % av vad den genomsnittliga flocken eller ett par tar, utgör de ensammar icke-stationära vargarnas andel av vargpopulationens totala uttag av klövdjur ca. 8 %, ensammar stationära vuxna ca. 11 %, medan uttaget från par och flockar uppgår till ca. 81 %. Ensammar vargar svarar därmed för ca. 19 % av vargstammens totala uttag av klövdjur.

Uttaget från ensammar stationära vuxna vargar sker inom ett fast och etablerat område (revir) och kan därför ha ett visst inflytande på den lokala bytespopulationen. Däremot sker uttaget av bytesdjur från icke-stationära vargar längs hela vandringsvägen tills de etablerar ett revir vilket kan överlappa i tid och rum med uttaget från andra flockar och par när vandrigen korsar etablerade vargrevir. I de flesta fall utgör uttaget från denna kategori endast en liten andel av det totala uttaget i de områden de passerar. Observera att ovan genomförda beräkningar är mycket grova bedömningar av andelen klövdjur som dödas av ensammar vargar i den Skandinavien. Denna andel varierar för olika områden eller individer, genom att ensammar vargars uttag kan vara mindre än 20 % och upp till 100 % av uttaget från hela flockar och par (se kapitel 10). 🐾

Kapitel 13. Vargens jaktframgång och påverkan på älgarnas beteende



Sammanfattning

- Stora rovdjur, som varg, påverkar bytesdjur både genom direkt predation och indirekt genom att påverka deras beteenden. Exempelvis kan bytesdjur bli mer vaksamma eller ändra sina rörelsemönster för att undvika rovdjur.
- Efter att vargen har återetablerats i Skandinavien efter mer än 120 års frånvaro kan älgar som lever inom befintliga vargrevir ha förändrat sitt beteende för att minska risken att bli dödade av varg.
- Det finns dock i nuläget inga starka bevis för att älgar har förändrat sitt beteende trots vargens närvaro i vissa områden. Älgarnas habitatval och rörelsemönster påverkas istället av andra faktorer än varg.
- Jakten är fortfarande den största dödsorsaken för älgar i Skandinavien och de anpassar sina beteenden mer för att undvika jägare än för att undvika vargar.
- Älgarna verkar fortfarande vara s.k. "naiva" i sina beteenden mot vargar jämfört med i andra delar av världen.

Stora rovdjur som varg och björn påverkar sina bytesdjur inte bara genom direkt predation (dödande av individer) utan även indirekt genom att påverka bytesdjurens beteende (Laundrè m.fl. 2001, Creel och Christianson 2008). Bytesdjuren har under en lång tid anpassat sina beteenden för att minska risken att bli dödade av rovdjur, genom att det naturliga urvalet gynnar de beteenden som minskar predationsrisken när rovdjur finns närvarande. Anpassningar hos bytesdjuren för att minska predationsrisken från rovdjur inkluderar t.ex. ökad vaksamhet, förändringar i gruppstorlek, val av levnadsmiljö, påverkan på rörelse- och aktivitetsmönster eller säsongsvandringar över stora områden (Gaynor m.fl. 2021). I frånvaron av stora rovdjur kan många av dessa beteenden vara kostsamt för individen. Det sker t.ex. genom att bytesdjuren får lägga mer tid på vaksamhet istället för födosök, eller genom att de väljer miljöer där risken att möta rovdjur är mindre, men där kanske kvaliteten på födan istället är sämre. Om bytesdjuren tvingas anpassa sitt beteende för att undvika rovdjur kan detta i förlängningen resultera i effekter på deras reproduktion och överlevnad (Creel m.fl. 2007).

I områden som under lång tid haft ett intakt system av både stora rovdjur och bytesdjur kan man därför förvänta sig att dessa beteendeanpassningar är väl utvecklade hos bytesdjuren. Det är mera oklart hur framträdande anpassningarna kan vara i områden där bytesdjur under en tid levt utan rovdjur. I dessa områden kan man förvänta sig att bytesdjuren med tiden (efter rovdjurens försvinnande) har förlorat vissa beteendeanpassningar och t.ex. blivit mindre vaksamma. Om samma rovdjursart återetableras i samma område borde detta medföra att bytesdjuren åter anpassar sitt beteende till närvaron av rovdjur och den ökade risken för predation som det medför (Berger m.fl. 2001, Laundrè m.fl. 2001).

Återetableringen av varg i Skandinavien har inneburit en intressant möjlighet att undersöka hur det påverkar olika beteenden hos bytesdjuren. Frånvaron av varg i stora delar av Skandinavien under mer än 120 år har lett till att risken för att dödas av varg varit nästintill obefintlig under denna tidsperiod. Man borde därför förvänta sig att eventuella tidigare beteendeanpassningar hos bytesdjuren till vargförekomst har minskat under denna tid men att de med vargens återkomst återigen har aktiverats. SKANDULV har därför i ett antal

olika studier undersökt om det har skett en beteendeförändring hos vargens primära bytesdjur, älgen, genom att jämföra olika aspekter av älgarnas beteende i relation till olika grad av vargförekomst.

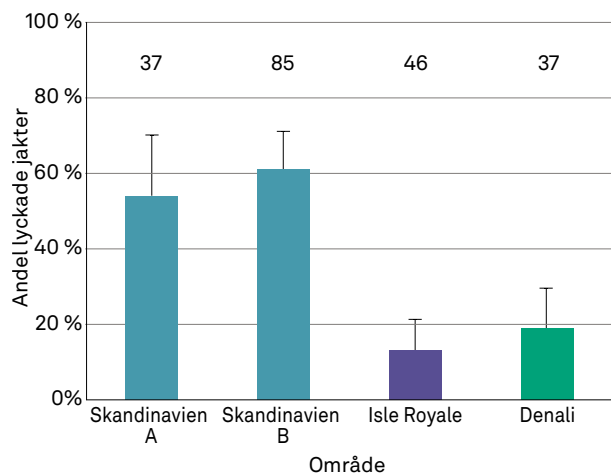
Vargarnas jaktframgång på älg i Skandinavien och i Nordamerika

I de första studierna på beteendeeffekter hos älg vid möten med varg i Skandinavien undersöktes hur ofta vargarna lyckades i sina attacker på älg (Sand m.fl. 2006a, b). Genom att noggrant spåra både sändarförsedda och omärkta vargar längre perioder under flera olika vintrar kunde vargarnas jaktframgång kartläggas, d.v.s. hur ofta vargarna försökte och hur ofta de lyckades döda en älg. I nästa steg jämfördes resultaten på jaktframgång från Skandinavien med ett antal studier från Nordamerika.

Baserat på *antalet jaktförsök* var jaktframgången på älg tre till fem gånger högre i Skandinavien jämfört med resultat från två olika studier i olika områden i Nordamerika. I Skandinavien lyckades vargarna i genomsnitt döda en älg i 50-60 % av försöken medan motsvarande siffra för nordamerikanska studier var 10-20 % (figur 13.1). En jämförelse av jaktframgång, baserad på *antal dödade individer* av totalt jagade älgar, visade likaledes att jaktframgången i Skandinavien var två till tio gånger högre jämfört med data från fem olika studier från tre olika områden i Nordamerika. Även älgarnas beteende under själva attacken skilde sig åt. Älgar från Nordamerika stannade oftare och gjorde front och försvarade sig aktivt mot de angripande vargarna (32 % respektive 56 % i två studieområden), jämfört med älgarna i Skandinavien (endast 8 %) (Wikenros m.fl. 2009).

Ytterligare stöd för en skillnad i älgarnas försvarsbeteende mellan Skandinavien och Nordamerika blir tydlig när man beaktar hur älgarna uppför sig mot människor vid märkning av nyfödda älgkalvar. På Grimsö forskningsområde i Bergslagen märktes älgkalvar vid totalt 132 tillfällen under perioden 1993-2001 då ingen fast vargförekomst fanns i området. Vid endast tre tillfällen (2 %) uppehöll sig älgkon i omedelbar närhet (10-20 m) till kalven under själva märkningsproceduren. Bara vid två av dessa tillfällen kunde ett aggressivt försvarsbeteende noteras. Aggressivt beteende hos älgkor

med kalv mot människor är däremot mycket vanligt förekommande i Nordamerika (Mech 1970, Franzman 1998).

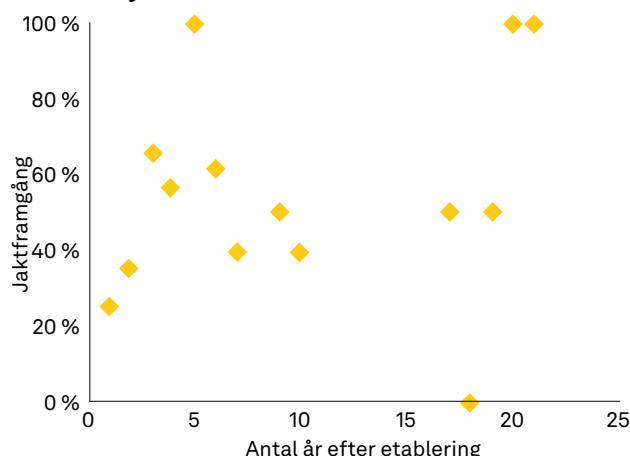


Figur 13.1. Jaktframgång mätt som andelen lyckade jakter för varg på älg i Skandinavien med två olika beräkningsmetoder (A och B) samt för två områden i Nordamerika. Provstorleken anges ovanför respektive stapel. Modifierad från Sand m.fl. 2007.

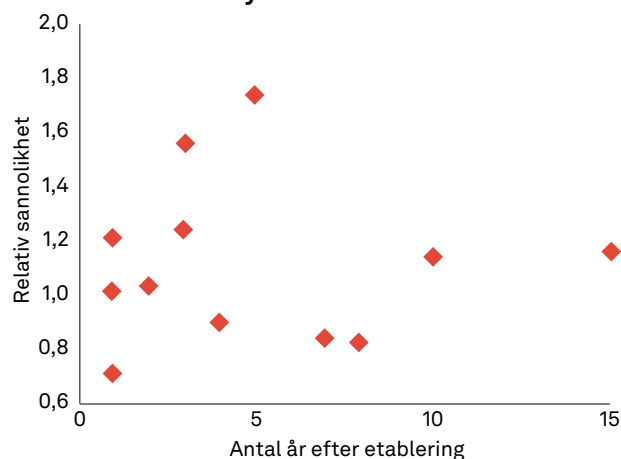
Vargarnas jaktframgång på älg

I två andra studier undersöktes två olika aspekter av hur effektiva vargarna var i sin predation på älg i ett antal olika vargrevir. Vi förväntade oss att om älgarna hade genomgått en beteendeförändring i samband med etableringen av varg i den lokala älgpopulationen i vargreviret så skulle detta medföra att vargarnas jaktframgång på älg minskade med tiden från etableringen. Den första studien visade att jaktframgången inte hade minskat med tiden trots att data omfattade en variation i vargförekomst mellan olika revir från 1 till 21 år (Sand m.fl. 2006b, figur 13.2a). I den andra studien undersökte vi om sannolikheten för en lyckad jakt på älg hade minskat med tiden från etablering av varg fram till studiens genomförande, vilket varierade från 1 till 15 år mellan olika revir (Gervasi m.fl. 2013). Inte heller den studien kunde ge stöd för att predationstakten hade förändrats som ett resultat av den tid som vargarna hade varit etablerade i området (figur 13.2b). I den sistnämnda analysen togs dessutom hänsyn till skillnader i habitat och älgtäthet samt hur vargarna fördelade sin tid i reviret. Sammantaget fanns inget stöd för att älgarna hade förändrat sitt beteende i en omfattning som medförde någon mätbar effekt på vargarnas jaktframgång på älg.

a Andel lyckade attacker



b Sannolikhet för lyckad attack



Figur 13.2. Jaktframgång mätt som andelen lyckade jaktförsök på älg från spårning på snö av det totala antalet registrerade jaktförsök i 14 olika vargrevir med varierande antal år efter vargetablering (a). Den relativa sannolikheten för en lyckad attack på älg i relation till antalet år efter vargetablering i 12 olika vargrevir (b). Modifierad från Sand m.fl. 2006b och Gervasi m.fl. 2013.

Älgarnas habitatval

I en studie av älg i Skandinavien visade det sig att risken för älgar att dödas av varg var 10-20 gånger högre på kalhyggen och i ungskogsplanteringar, jämfört med andra vegetationstyper (Gervasi m.fl. 2013). I en annan studie undersöktes därför om valet av habitat hos GPS-försedda älgar påverkades av närvaron av varg. För att beräkna graden av exponering för varg användes GPS-positioner från vuxna vargar i två revir som delvis överlappade med de sändarförsedda älgarnas hemområden. Studien utfördes på och i anslutning till Grimsö forskningsområde mellan åren 2007-2011. De båda vargrevirens etablering skedde 2004

(Uttersbergsreviret) respektive 2010 (Hedbyreviret). Resultaten visade att variationen i habitatval mellan olika älgindivider inte hade något starkt och tydligt samband med exponeringen för varg, men att man inte heller kunde utesluta att det fanns en viss effekt av varg under sommartid (Nicholson m.fl. 2014). Däremot var tidpunkten på dygnet (natt och dag) och om kon hade kalv eller inte, faktorer som tydligt påverkade valet av habitat hos älgarna. Om vargarnas närvaro trots allt hade en viss påverkan på älgarnas habitatval så var den effekten främst knuten till sommarhalvåret och relativt liten jämfört med de andra två faktorerna.

I en uppföljande studie undersöktes även om älgarnas habitatval på Grimsö forskningsområde hade förändrats sedan vargarna etablerade sig där 2004 (Sand m.fl. 2021). I studien användes en längre tidsserie (1996-2016) med data från spillningsinventering av älg som årligen genomförs på forskningsområdet. I studien testades hypotesen att älgarna i större utsträckning, efter vargarnas återkomst, skulle undvika öppna habitat och planteringar av ungskog, d.v.s. habitat som i tidigare studier har visat en högre predationsrisk för älg. Resultaten visade att etableringen av varg i området inte hade medfört någon tydlig förändring i älgarnas habitatval.

Älgarnas rörelsemönster

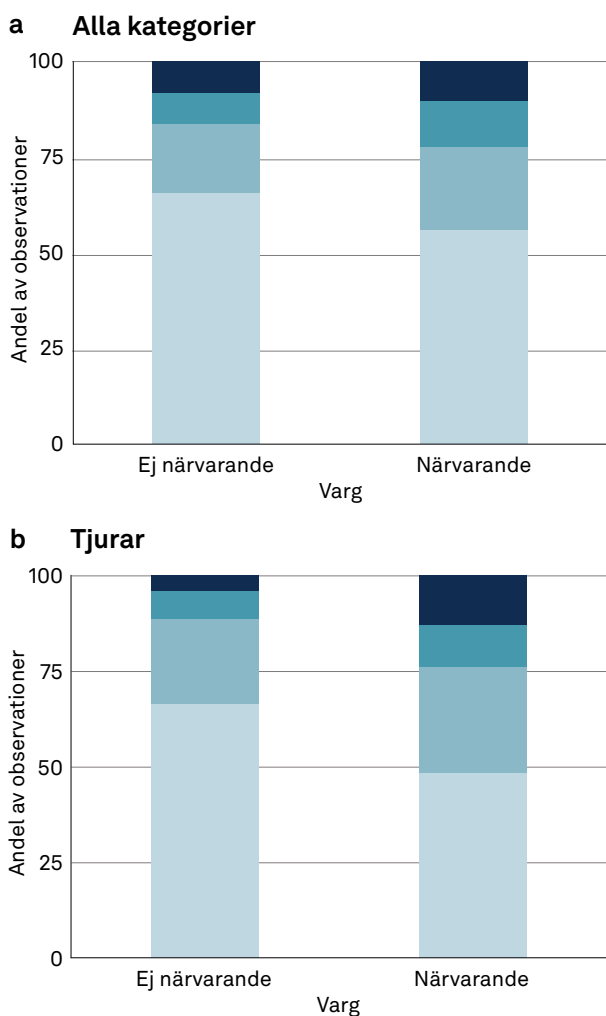
I en annan studie undersöktes om rörelsemönstret hos de GPS-försedda älgkorna i Grimsöpopulationen påverkades av vargförekomst (Wikenros m.fl. 2016). Här testades om den varierande exponeringsgraden för varg hade någon inverkan på älgarnas rörelsehastighet och/eller rörelsemönster. Resultaten visade att älgarnas rörelsehastighet var högst under kalvningssäsongen (maj-juli) och efter kalvning (augusti-oktober) och att den var lägre för kor med kalv än för kor utan kalv. Även älgarnas tendens att byta riktning under sina förflyttningar påverkades av tid på året och av förekomsten av kalv. Kor med kalv uppvisade ett mer koncentrerat rörelsemönster (de bytte riktning oftare) under kalvningsperioden (maj-juli) jämfört med kor utan kalv. Det hittades inga belägg för att exponeringstiden och därmed predationsrisken från varg påverkade älgarnas rörelsehastighet eller riktningsmönster. Studien visade också att möten mellan de sändarförsedda vargarna och varje enskild GPS-försedd älg skedde relativt sällan och att medelavståndet under året

mellan sändarförsedda vargar och sändarförsedda älgar var 11 km. Det förklaras delvis av att vargreviren var stora till ytan i relation till älgarnas täthet i reviret och därmed även omfattade ett stort antal älgar i förhållande till antalet vuxna vargar i respektive revir.

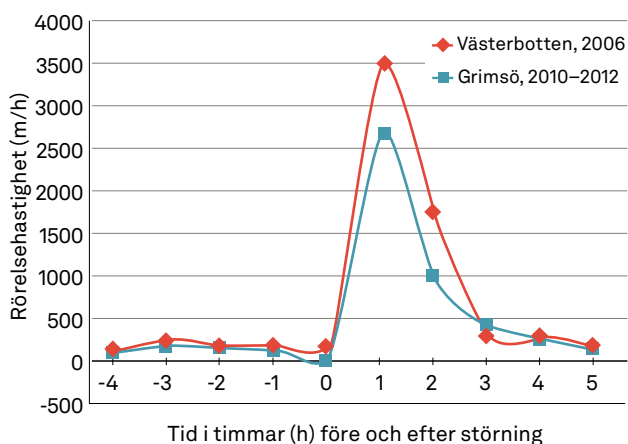
En annan studie av GPS-försedda vargar och älgar i ett vargrevir (Koppangreviret) i Norge fann motsvarande mönster d.v.s. att möten mellan varg och älg var sällsynta och att vargarna bara spenderade en liten andel av sin tid innanför de olika älgarnas hemområden (Eriksen m.fl. 2008). I samma vargrevir undersöktes om älgarna hade modifierat sitt aktivitetsmönster, t.ex. när på dygnet de är aktiva, som en respons på förekomst av varg (Eriksen m.fl. 2011). Inte heller i detta vargrevir fanns några belägg för att älgarna hade justerat sitt aktivitetsmönster för att minska risken för möten med varg.

Älgarnas gruppstorlek

Risken att dödas av ett rovdjur kan även påverka benägenheten hos bytesdjuren att bilda större eller mindre grupper. Större grupper av bytesdjur kan medföra ökad chans att tidigt upptäcka attackerande rovdjur, men också att man delar risken att dödas med flera artfränder. En större grupp bytesdjur kan försvåra för rovdjuret att koncentrera sig på en viss individ vid en attack. Det finns dock även negativa effekter med att bilda större grupper. Till dessa hör en ökade konkurrens om födan vilket kan vara mer negativt för individen än själva risken att angripas av rovdjur. En undersökning fokuserade därför på frågeställningen om vargarnas etablering i olika områden hade någon effekt på älgarnas gruppstorlek (Månsson m.fl. 2017). Eftersom vargarnas huvudsakliga bytesdjur är älgkalvar förväntades att kor med kalv skulle vara den kategori som i första hand uppvisade en beteendeeffekt av vargförekomst. Genom att analysera data på gruppstorlek hos älg från flyginventeringar omfattande 1335 observationer av älggrupper av olika storlek som har genomförts både inom och utanför vargrevir kunde konstateras att det inte fanns någon tydlig generell effekt av vargförekomst på gruppstorleken hos älg (figur 13.3). Andra faktorer som älgtäthet, snödjup och könskvot bland vuxna djur hade däremot alla en tydlig effekt på gruppstorleken. När vi delade upp materialet efter kön kunde dock en effekt av vargförekomst för älgdjurar konstateras då de uppvisade något större grupper inom



Figur 13.3. Andel observationer av älgar fördelade på olika gruppstorlek i och utanför vargrevir för samtliga kategorier av älg (n=1335) (a) och för enbart tjurar (b). Modifierad från Månsson m.fl. 2017.



Figur 13.4. Älgarnas rörelsehastighet före och efter försöken med älghund vid Grimsö forskningsområde i Bergslagen och i Västerbotten. Tiden "0" på x-axeln motsvarar försökets startpunkt då hunden upptäcker älgen. Från Sand m.fl. 2016.

vargreviren jämfört med utanför reviren. En förklaring till detta kan vara att tjurar i en konkurrenssituation om födan förlorar mindre på att vara i en större grupp jämfört med t.ex. kor med kalv. Effekterna av populations- och miljöfaktorer var dock sammantaget starkare jämfört med effekten av varg på gruppstorleken.

Älgarnas flyktbeteende vid jakt med löshund

Vargens eventuella effekter på älgarnas beteenden studerades även i ett antal försök med jagande älghundar för att utröna om närvaron av varg hade en påverkan på älgarnas flyktbeteende. Liksom i de ovan beskrivna studierna kunde man inte heller i denna finna stöd för hypotesen att älgarnas tidigare erfarenhet av och exponering för, varg påverkade deras flyktbeteende vid jakt med älghundar. En jämförelse från Grimsö forskningsområde av älgarnas flyktbeteende med motsvarande försök i Västerbotten, där det inte har funnits fast förekomst av varg på över 120 år, visade att älgarna i stort sett hade samma mönster i sitt flyktbeteende när de utsattes för jagande hund (figur 13.4). Slutsatsen från dessa studier är att typen av jakt-hund och förekomsten av kalv är viktigare faktorer för älgarnas flyktbeteende jämfört med älgarnas tidigare erfarenhet av varg. En betydligt mer omfattande analys som använder data från jaktprov på älg från hela Sverige pågår och kommer att kunna kasta ytterligare ljus på om och i så fall hur älgarnas flyktbeteende påverkas av vargförekomst (Ausilio m.fl. under bearbetn.).

Resultaten i perspektiv

I vissa delar av världen där varg och andra stora rovdjur återetablerar sig efter en lång tids frånvaro har förändringar i beteendet hos bytesdjuren kunnat observeras relativt snabbt (Berger m.fl. 2001, Laundrè m.fl. 2001). Även om man kan förvänta sig att älgarna i Skandinavien skulle uppvisa någon form av förändrat beteende efter vargetablering i området, så tyder forskningsresultaten så här långt, inte på detta (tabell 13.1). Det är dock möjligt att mer subtila förändringar i älgens beteende redan har initierats av vargens närvaro men att metoderna för att mäta dessa skillnader hittills har varit för grova för att kunna påvisa detta. Men om så är fallet, kan man ändå säga att flera andra faktorer

Tabell 13.1. Sammanställning av de skandinaviska studier som har undersökt effekter av vargförekomst på olika typer av beteenden hos älg samt av vargarnas jaktframgång och predationstakt.

Beteende	Effekt av varg	Studie
Älgens habitatval	Svag (sommar) Ingen (vinter)	Nicholson m.fl. 2014, Sand m.fl. 2021
Älgens rörelsemönster	Ingen	Wikenros m.fl. 2016
Älgens aktivitetsmönster	Ingen	Eriksen m.fl. 2011
Älgens gruppstorlek	Viss (tjurar)	Månsson m.fl. 2017
Vargens jaktframgång	Ingen	Sand m.fl. 2006b, Gervasi m.fl. 2013
Vargens predationstakt	Ingen	Gervasi m.fl. 2013
Älgens försvars- och flyktbeteende	Ingen	Wikenros m.fl. 2009, Mallwitz 2013
Älgens habitatval i relation till risken att dödas av jakt eller varg	Ingen effekt av varg Stark effekt av jakt	Ausilio m.fl. 2025
Älgens val av kalvningsplatser	Svag/Ingen	Rostan 2014

är viktigare för älgarnas beteende än vad vargens återkomst har varit hittills.

Trots vargens återetablering i centrala Skandinavien så har jakten utgjort den största dödsorsaken även inom de flesta vargrevir under åren som de ovanstående studierna har genomförts (Sand m.fl. 2025). Människors jakt kan rent funktionellt ersätta predation från stora rovdjur som dödsorsak men urvalet av individer och jaktmetoderna skiljer sig mellan rovdjur och människa. En relevant fråga är då om dagens älgar har anpassat sitt beteende i första hand för att undvika predation från varg eller jakt från människan?

Är det jakt eller varg som påverkar älgarnas val av habitat?

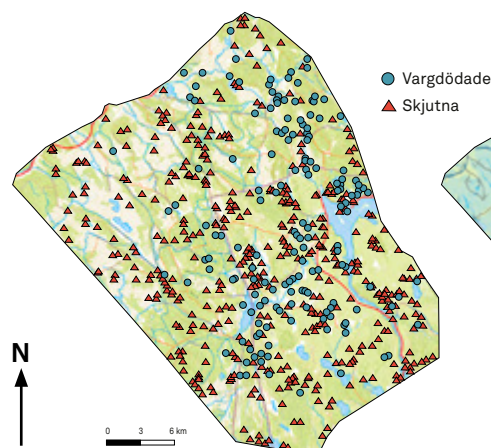
I två studier undersöktes om risken för älgar att bli dödade av varg respektive av jägare varierade över tid och i rum och hur den var relaterad till olika habitat (Ausilio m.fl. 2022, 2025). För att besvara det undersöktes 1) var i landskapet d.v.s. i vilka typer av habitat som älgarna dödas av varg respektive skjuts av jägare, 2) om den beräknade risken att bli dödad av varg skiljer sig från risken att bli skjuten av jägare i förhållande till olika typer av habitat, samt 3) hur älgarnas habitatval under dag respektive natt, och under och efter jaktsäsongen, påverkas av risken att dödas under jakt respektive av varg.

Studien genomfördes längs den svensk-norska riksgränsen och omfattade norra Värmland i

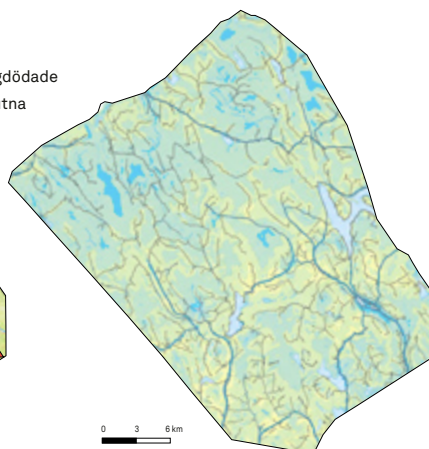
Sverige och angränsande kommuner i Norge. För att få ett mått på jaktrisen i olika typer av habitat togs kontakt med över 100 jaktlag inom studieområdet för att få information om de platser i landskapet där älgar hade skjutits under två jaktsäsonger (2018/19 och 2019/20). För att undersöka risken för vargpredation, försågs vargar i flera olika revir i samma område med GPS-halsband för att identifiera de platser där dessa hade dödat älgar under olika perioder. Älgarnas val av habitat analyserades från 52 älgar försedda med GPS-halsband mellan åren 2018 och 2021.

I studieområdet identifierades totalt 161 vargdödade och 887 skjutna älgar (figur 13.5). Resultaten visade att platserna där älgarna dog hade olika landskapsegenskaper beroende på om dödsorsaken var människans jakt eller varg. Risken att bli skjuten var störst i områden med hög älgtäthet och nära myrar, landsvägar och skogsbilvägar, samt på hyggen och i ungskog. Risken var minst i områden med högre täthet av mänsklig bebyggelse och i kuperad terräng. Under jaktsäsongen var risken att bli dödad av varg högst på hyggen och i ungsogar och lägst i närheten av myrar och mänsklig bebyggelse. Efter jaktsäsongen ökade risken att dödas av varg i områden med hög älgtäthet, nära landsvägar, på hyggen och i ungsogar, samt i mer kuperad terräng. Risken att bli skjuten av jägare eller dödad av varg varierade också med tiden på dygnet eftersom älgar uteslutande fälls på dagen, medan vargar främst dödar älgar på natten.

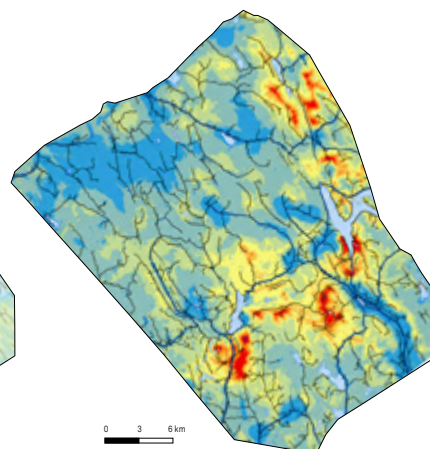
a Dödsplatser



b Jaktrisk



c Vargpredationsrisk



Figur 13.5. Kartor som visar den geografiska fördelningen av (a) platserna där älgarna dödades av varg (blå) och jägare (röd); (b) risken för en älg att bli skjuten under jakt och (c) risken för en älg att bli dödad av varg under jaktsäsongen. Risken i (b) och (c) är beräknad från dödsplatserna i relation till olika landskap och mänskligt relaterade variabler (avstånd till lands- och skogsbilvägar, myrar, hyggen och ungskog samt täthet av bebyggelse och älgttäthet). Risken är representerad som en gradient i färger, från låg risk (blå) till hög risk (röd). Från Ausilio m.fl. 2025.

Landskapets inverkan på risken för älg att bli dödad av olika orsaker

Resultaten visar att risken att bli dödad av varg respektive skjuten av jägare till viss del kontrasterar mot varandra i förhållande till typen av habitat (Ausilio m.fl. 2022, 2025). Detta är sannolikt en konsekvens av de olika jaktmetoderna som jägare respektive vargar använder. Vargar kan jaga och förfölja älgar över varierande avstånd och i olika typer av habitat, medan jägare kan utnyttja flera olika strategier för att jaga älg (t.ex. smygjakt, hundjakt, eller att sitta på pass). Den vanligaste jaktmetoden i vårt studieområde var att använda ställande älghundar, som söker upp och ”ställer”, alternativt driver älgarna och där drevlöpan ibland sammanfaller med platser (s.k. jaktpass) där jägare har valt att posta. Dessa jaktpass i landskapet är knutna till vissa typer av miljöer och habitat och väljs ofta utifrån både landskapsstruktur, siktmöjligheter, för att kunna skjuta säkra skott och närheten till skogsbilvägar för att kunna ta sig till och från passen.

Tid på dygnet och jaktsäsongens inverkan på älgars habitatval

Resultaten visar att älgarna under jaktsäsongen föredrog habitat med låg risk att skjutas (jaktrisk)

under dagtid medan deras habitatval på natten inte påverkades av risken för jakt (figur 13.6 a och b). Däremot påverkades inte älgarnas habitatval av risken för jakt under dagtid efter jaktsäsongen medan det fanns en tendens till att de valde habitat med högre risk för jakt under natten. I motsats till detta så valde älgarna habitat förknippade med hög risk för vargpredation både under och efter jaktsäsongen, oavsett tid på dygnet (figur 13.6 c och d).

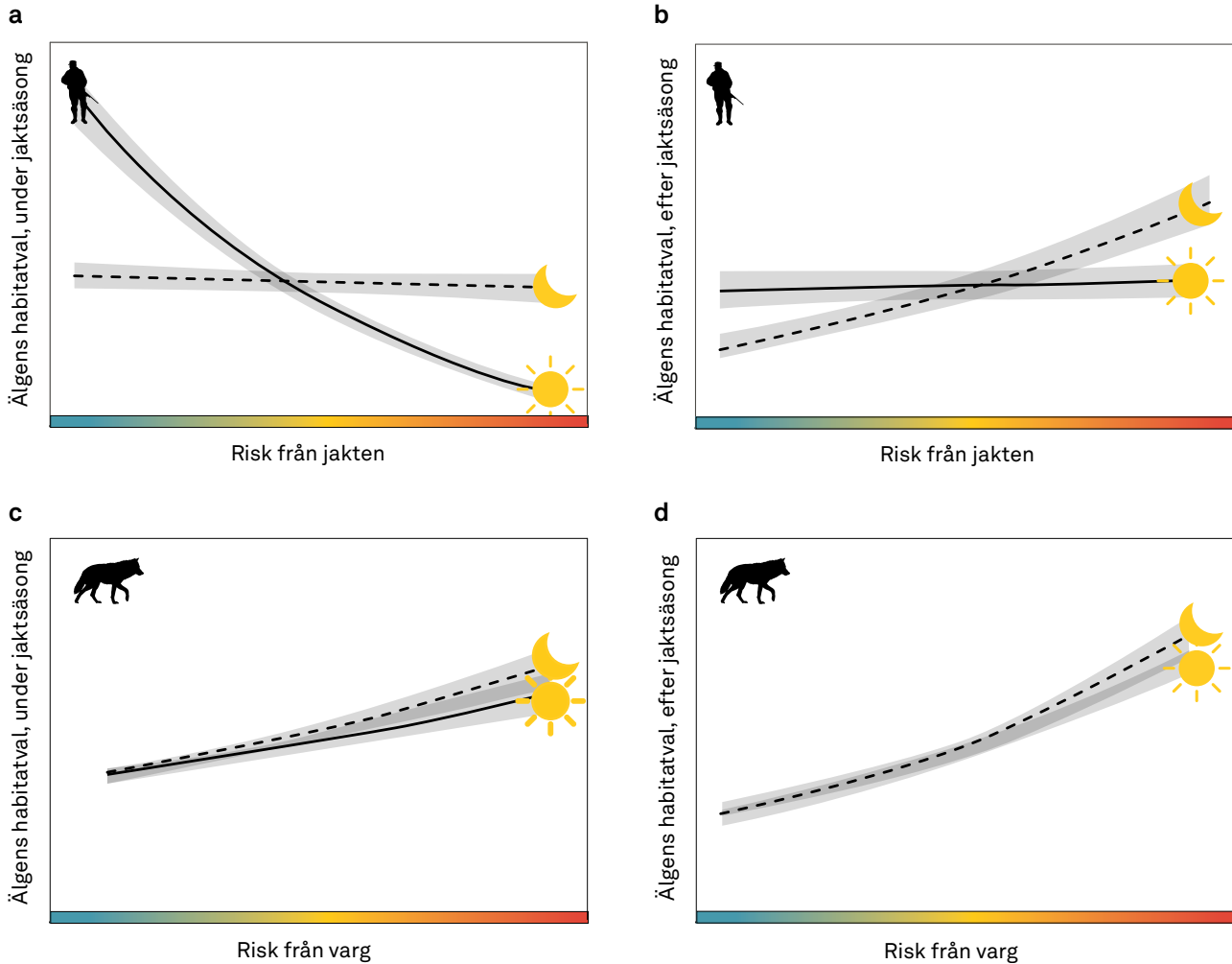
Jakten påverkar älgarnas beteende mer än varg

Bytesdjur förväntas visa den starkaste beteendeanpassningen till den dödlighetsrisk som är mest förutsägbar. I Skandinavien har jakten varit den största dödsorsaken för älg under de senaste 120 åren. Därför är det inte förvånande att älgarnas beteenderespons, i form av habitatval i relation till risken att dö, är starkast under jaktsäsongen medan den är obefintlig efter jaktsäsongen (Ausilio m.fl. 2025).

Denna studie stödjer hypotesen att älgar i Skandinavien fortfarande är s.k. ”naiva” i sina beteenden mot varg jämfört med andra populationer i världen där varg har funnits kontinuerligt under längre tid. Samtidigt, och kanske än mer intressant, så visar studien också att älgar kan undvika sitt viktigaste ”rovdjur” människan, genom att anpassa

sina val av livsmiljöer (habitat) till tider på dygnet och under året när risken att bli skjuten är som lägst. Man bör dock framhålla att älgarnas bristande respons på risken att dödas av varg även kan påverkas

av fördelningen av föda i landskapet samt av begränsningar i rörligheten på grund av djup snö under vinterperioden, vilket ännu inte är studerat i relation till vargförekomst. 🐾



Figur 13.6. Älgarnas habitatval i relation till risken att dö av jakt eller av vargpredation uppdelat på under och efter jaktsäsongen. Risken representeras som en gradient i färger från låg (blå) till hög risk (röd). Under jaktsäsongen valde älgarna habitat förknippade med låg jaktrisk under dagen men inte under natten (a). Efter jaktsäsongen påverkade inte jaktrisen älgarnas habitatval under dagtid (b). Däremot valde älgarna habitat kopplade med hög risk för vargpredation både under (c) och efter jaktsäsongen (d), oavsett tid på dygnet. Från Ausilio m.fl. 2025.

Kapitel 14. Ekosystemeffekter och interaktioner med andra arter

Sammanfattning

- Vargens påverkan på ekosystemet i Skandinavien begränsas av mänskliga aktiviteter som jakt och skogsbruk.
- Vargens återetablering i Skandinavien har inte lett till samma omfattande påverkan på flera nivåer i ekosystemet som det har observerats från andra delar av världen, främst nationalparker.
- Vargens konkurrens med andra rovdjur som järv och lodjur är relativt begränsad och dessa arter påverkas inte negativt av vargens närvaro.
- Vargens predation på älg leder inte till minskade betesskador på tall eftersom andra faktorer som jakttryck och typen av skogsbruk har större påverkan.
- Närvaron av varg minskar tätheten av räv initialt men efter några år verkar rävpopulationen kunna återhämta sig och kan eventuellt gynnas av ökad tillgång till mat från vargdödade bytesdjur.
- Asätande arter som mård och kungsörn kan gynnas av kadaverrester efter vargslagna bytesdjur, särskilt i revir med liten flockstorlek. Vargens återetablering leder inte till en större tillgång på biomassa för asätare men till en jämnare fördelning över året.
- I Skandinavien har mänsklig påverkan en betydligt större inverkan på ekosystemets funktion än vargens återetablering.

Trofiska kaskader

När rovdjur etablerar sig i nya områden eller ökar i antal från en låg nivå, kan det uppstå en kedjereaktion mellan olika nivåer i näringskedjan. Rovdjurens predation kan leda till ökad dödlighet hos bytesdjuren (oftast växtätare). När växtätarnas antal minskar, gör också deras konsumtion det, vilket leder till ökad växtlighet. En förändring i växtligheten kan också ske om närvaron av rovdjur ändrar bytesdjurens beteende, till exempel deras habitatval. Denna ekologiska process, då förändringar på en nivå i näringskedjan leder till förändringar på flera andra nivåer, kallas trofisk kaskad (Creel och Christianson 2008, Estes m.fl. 2011).

Majoriteten av de studier som undersökt trofiska kaskader har skett i skyddade områden som nationalparker, med liten påverkan från människan. Mycket pekar på att trofiska kaskadeffekter i skyddade områden skiljer sig från områden som brukas av människan (Kuijper m.fl. 2016). Där stora rovdjur och människor delar landskap, som t.ex. i Sverige,

kan rovdjurens effekt på sina bytesdjur och andra trofiska nivåer påverkas av mänskliga aktiviteter som markanvändning och jakt. Markanvändning kan också förändra produktiviteten och växtartssammansättningen, vilket i sin tur påverkar fördelningen och tillgången på resurser som används av både bytesdjur och rovdjur i ett landskap.

Jakt på samma bytespopulationer som de stora rovdjuren nyttjar kan också påverka effekten av stora rovdjur på bytespopulationerna. En omfattande jakt på samma bytespopulation minskar stora rovdjurs förmåga att påverka bytesdjurens täthet som de skulle kunna göra i avsaknad av jakt (t.ex. i nationalparker). Det är därför troligt att återetablering av stora rovdjur kommer att ha en betydligt svagare roll i antropogena ekosystem jämfört med skyddade områden såsom nationalparker (Kuijper m.fl. 2016).

Vargen har på senare tid återetablerats och ökat i antal i vissa områden i Europa och i Nordamerika (Chapron m.fl. 2014, Ripple m.fl. 2014). En del forskning i Nordamerika har visat att vargens

återetablering kan leda till trofiska kaskader med effekter på andra arter och nivåer i ekosystemet (Berger m.fl. 2001, Wilmsers m.fl. 2003). Andra forskningsresultat från Nordamerika är inte lika entydiga. De pekar på att andra faktorer än vargens återetablering har varit viktigare, till exempel förändringar i väder eller påverkan från andra arter (Johnston m.fl. 2011). I några studier har man även ifrågasatt om vargens återkomst verkligen har lett till förändringar i ekosystemet (Kauffman m.fl. 2010, Mech 2012).

Interaktioner mellan olika arter

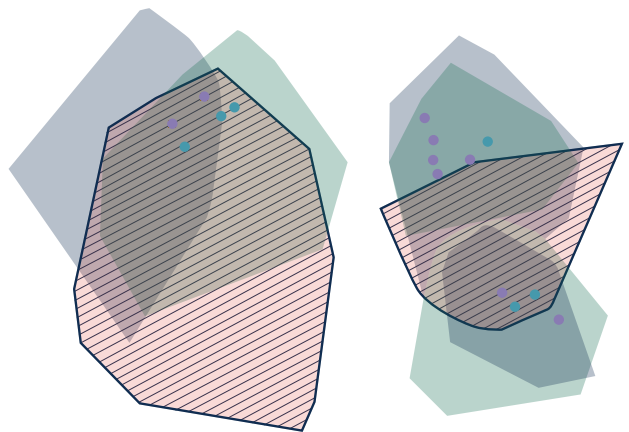
Interaktioner mellan olika arter av rovdjur förekommer i så gott som alla miljöer. Ofta handlar det om konkurrens men det kan också vara så att vissa arter kan underlätta för andra rovdjur. Konkurrens kan förekomma både inom och mellan olika arter och kan till exempel påverka djurens antal och utbredning. Ofta gäller konkurrensen en gemensam resurs, t.ex. bytesdjur för rovdjuren eller attraktiva växter för växtätare (s.k. exploateringskonkurrens, Palomares och Caro 1999, Creel 2001). För rovdjur kan konkurrens även komma till uttryck genom direkta interaktioner (s.k. interferenskonkurrens, Polis och Holt 1992) mellan individer av olika arter, där direkta strider kan orsaka allvarliga skador eller i värsta fall dödlig utgång för en av antagonisterna (s.k. mellanartspredation). Utfallet vid denna typ av konkurrens avgörs till stor del av skillnader i kroppstorlek där den större arten vanligtvis är dominant över den mindre (Donadio och Buskirk 2006).

Även typen av socialt system hos arten kan påverka dominanssituationen där grupplevande arter som varg kan ha en fördel genom sin numerär och därmed ibland dominera över ensamlevande arter (Palomares och Caro 1999). En annan typ av konkurrens är interaktioner mellan rovdjur där den större och dominerande arten kan överta bytesdjur som den mindre arten har dödat (s.k. kleptoparasitism). Oavsett om konkurrensen mellan rovdjur sker via direkta interaktioner eller indirekt genom påverkan på en gemensam bytesresurs kan den fysiskt svagare arten tvingas förändra sitt beteende och/eller val av bytesdjur eller habitat. Detta kan på sikt medföra ett minskat intag av föda som i sin tur påverkar reproduktion och dödlighet och resultera i en minskning av populationen.

Även om två arter nyttjar en gemensam födoresurs kan dessa ofta samexistera genom att tidsmässigt eller rumsligt undvika varandra (Carothers och Jaksic 1984). Olika rovdjur kan även visa preferens för olika ålderskategorier av samma bytesdjur. Att olika arter av stora rovdjur konkurrerar med varandra, antingen genom tillgången på en gemensam födoresurs eller direkt genom aggression, är relativt vanligt. Detta förekommer till exempel mellan varg och coyote (prärievarg) samt för varg och puma i Nordamerika. I dessa fall är vargen den dominerande arten som ibland dödar det andra rovdjuret eller påverkar dess beteende genom sin blotta närvaro.

Skandinavien

I Skandinavien är det främst tre arter av stora rovdjur som kan konkurrera eller på olika sätt interagera med varg. Dessa är björn, lodjur, och järv och alla tre arter har en utbredning som överlappar med varg. Även mindre rovdjur som till exempel räv och mård påverkas av vargförekomst på olika sätt, t.ex. genom att dessa dödas av varg och/eller att de kan nyttja rester av bytesdjur som vargen har dödat.



Figur 14.1. Hemområden för tre radiomärkta lodjur under flera år före (grå) och efter (grön) etablering av vargrevir (streckad rosa). Lila respektive blå punkter visar platsen där lodjuren ynglade före respektive efter vargarnas etablering. Från Wikenros m.fl. 2010.

Varg – Lodjur

I en studie undersöktes om etablering av vargrevir hade någon påverkan på olika aspekter av lodjurens överlevnad och beteende (Wikenros m.fl. 2010). Resultaten visade att familjegrupper av lodjur (honor med ungar) inte undvek att etablera sig i områden med varg. Det fanns inte heller någon skillnad i överlevnad bland ungar till radiomärkta

lodjur som levde innanför, respektive utanför vargrevir. Etablering av vargrevir i områden med radiomärkta lodjur medförde inte någon förändring i lodjurens val av ynglingsplats eller av storleken och belägenheten av deras hemområden (figur 14.1). Omfattande snöspårningar av varg och dokumentation av vargdödade bytesdjur samt analys av innehållet i vargspillningar, uppvisade inte något fall där varg hade dödat lodjur. Uppföljande analyser av vargspillningar insamlade under senare år har dock visat att lodjur kan förekomma i vargens föda i enstaka fall, men det är oklart om det rör sig om

lodjur som dött av andra skäl. Studien visar att varg och lodjur kan leva i samma områden utan att den större och dominerande arten (vargen) har någon tydlig negativ inverkan på den mindre artens (lodjuret) utbredning och överlevnad. Frånvaron av negativ påverkan mellan lodjur och varg beror sannolikt på att det i vargens huvudsakliga utbredningsområde fortfarande är relativt gott om bytesdjur samt att det dominerande bytesdjuret för varg i studieområdet är älg medan lodjuren är specialiserade på rådjur.



FOTO: Jonny Olsson

Varg – Björn

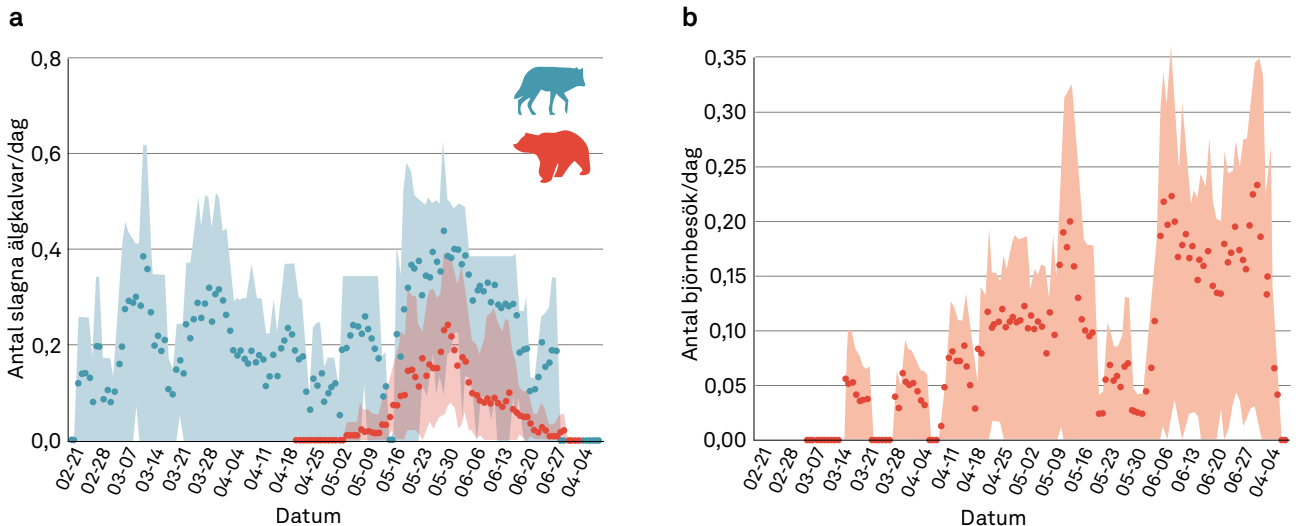
Relationen mellan varg och björn har undersökts i ett flertal olika studier i Skandinavien. I en av dem analyserades den geografiska utvecklingen av den skandinaviska vargpopulationen sedan början av 1990-talet fram till 2012 (Ordiz m.fl. 2015). Vargreviren etablerades framförallt i anslutning till andra befintliga vargrevir men var negativt relaterad till tätheten av vägar och till tätheten av björn. Det skedde med andra ord något färre etableringar än förväntat i områden med höga tätheter av björn. Detta tyder på att både faktorer i miljön, t.ex. vägar, och konkurrens med björn är viktiga faktorer som kan påverka den geografiska utvecklingen av vargstammen.

En jämförande analys av vilka typer av habitat som varg och björn nyttjade inom sina respektive hemområden, både på senvintern och under våren, när deras dieter överlappar varandra som mest, visade vissa skillnader i habitatval (Milleret m.fl. 2018). Vargar tenderade att välja områden med högre täthet av älg, mer ungskog och terräng med större höjdskillnader än björnar. Denna skillnad återspeglar troligen olika krav hos en allätare som björn och en obligatorisk köttätare som varg. Båda arterna undvek dock i allmänhet habitat som var

påverkade av mänsklig aktivitet under dagtid men inte under nattetid.

I en annan studie undersöktes hur en gemensam bytesresurs (älg) användes av varg och björn i samma område (Ordiz m.fl. 2020a) under våren och försommaren. De flesta björn-varg-interaktioner var indirekta, genom att björnarna nyttjade kadaver från vargdödade älgar. Björnarna nyttjade mer än hälften av av alla vargdödade älgar, medan det registreras endast ett fall av vargbesök vid björndödade älgar (huvudsakligen årskalvar). Framförallt ensamma vuxna och unga björnar besökte vargdödade älgar medan björnhonor med årssungar undvek dessa. Sannolikt är det en anpassning till att minska risken för att ungarna utsätts för predation från vuxna björnhonor eller från varg.

Predationen på älg för både varg och björn nådde en topp under försommaren, då båda arterna riktade sin predation mot nyfödda älgkalvar. Det sammanföll med en minskning av björnens nyttjande av vargslagna kadaver (figur 14.2). Under denna tid på året konkurrerar de båda rovdjuren om en viktig födoresurs (älgkalvar) men konkurrensen avtar relativt snabbt i och med att björnens predation huvudsakligen är koncentrerad till de första sex veckorna efter älgkalvarnas födsel.



Figur 14.2. Genomsnittlig predationstakt för björn (röda prickar) och för varg (blå prickar) (a), samt dagliga björnbesök i medeltal på vargdödade älgkadaver (b) under 2014-2015 i samma område i mellersta Sverige, beräknat med sju dagars löpande medelvärde. I båda panelerna utgör x-axeln datum under året och det 95 % konfidensintervallet anges med blå respektive röda nyanser. Modifierad från Ordiz m.fl. 2020a.

■ Varg
■ Björn

Varg – Järv

Från att ha varit en art huvudsakligen koncentrerad till fjällområden har järven under senare tid även etablerat sig i Norrlands och norra Svealands skogsområden, och överlappar därmed med vargens huvudsakliga utbredningsområde i Skandinavien (Aronsson och Persson 2017). Det finns relativt lite kunskap om järvens matvanor i detta område då mycket av den befintliga kunskapen om järven kommer från studier i fjälltrakterna. Det kan dock konstateras att järvar som lever i vargrevir har tillgång till föda från vargdödade klövdjur året om (Nordli m.fl. 2024). Mängden tillgänglig föda som blir över till järven från vargarnas byten varierar med bytesstorlek, då vargarna konsumerar en större andel av de ätliga delarna på mindre bytesdjur. Hur mycket bytesrester vargarna lämnar efter sig varierar också med tid på året. Det blir mindre mat över till asätande arter som järv under sommaren eftersom vargens predation då huvudsakligen är inriktad mot årskalvar av älg (Sand m.fl. 2008). Eftersom vargen är den större av dessa två rovdjur kan de även döda järvar. Det innebär alltid en risk för järven, speciellt när den konsumerar det som vargen lämnat efter sig. Liksom för lodjur har även järv har kunnat påvisas i enstaka spillningar från varg under senare år (Kapitel 11).

För att studera hur både järv och varg nyttjar slaktrester från älgjakten monterades viltkameror vid slaktrester under oktober-november i flera vargrevir (Wikenros m.fl. 2024a). Sannolikheten för besök vid slaktrester som låg i skog var högre för järv (32 %) än för varg (10 %) men det var ingen skillnad för slaktrester som låg i ett öppet habitat som hyggen och myrar (24 % för både järv och varg). I en annan studie, i Norge, undersöktes hur vargslagna älgar nyttjades av både varg och järv under höst, vinter och sommar (Nordli m.fl. 2024). Studien visade att vargar underlättade järvens födosök genom att skapa möjligheter för dem att nyttja de vargslagna älgarna. Järvarna besökte alla vargdödade älgar på hösten och vintern, men endast 18 % av dem på sommaren. Under vintern besökte järvar vargdödade älgar mer än tre gånger oftare än vargar och tillbringade mer än tio gånger så mycket tid vid kadavren jämfört med vargarna. Järven har således en viktig roll för konsumtionen av vargdödade byten.

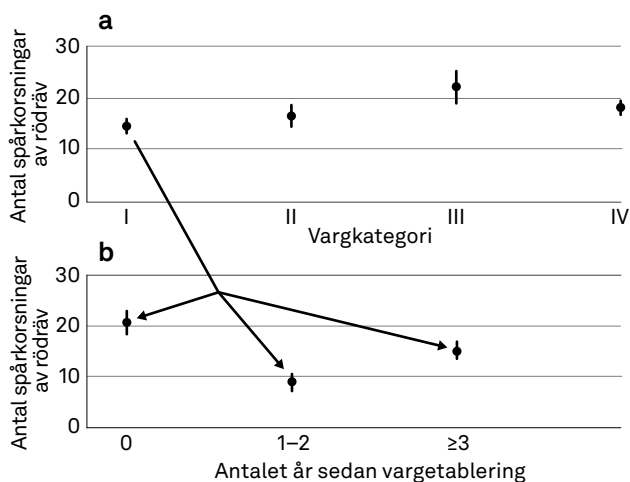
Järvens pågående kolonisation av skogslandet i

inre Skandinavien har troligen underlättats av att vargen skapar en födoresurs för järven (Aronsson och Persson 2017). Järvarna kan i sin tur påverka andra arters nyttjande av olika födotyper, särskilt slaktrester från älgjakten genom att järven kan konsumera en stor del av dessa, vilket lämnar mindre över till andra arter (Wikenros m.fl. 2023). Studierna visar dock att järven inte kommer att ha någon större inverkan på vargens predationstakt på älg och därmed inte heller på det möjliga jaktuttaget av älg.

Varg - Rödräv - Mård

Återetablering och/eller blotta närvaron av stora rovdjur kan medföra både positiva och negativa effekter på populationsdynamiken hos mellanstora rovdjur och/eller på deras beteende. Närvaro av varg resulterar till exempel i en jämnare fördelning av mat från kadaver under året. Det kan gynna till exempel rävar och mård genom ökad tillgång till mat under senvintern och våren, vilket i sin tur kan leda till ökad reproduktionsframgång (Wikenros m.fl. 2013). De två vanligaste asätarna vid rester efter vargdödade älgar är rävar och mård (Wikenros m.fl. 2013, 2014). Mindre rovdjur riskerar dock att själva dödas av varg när de nyttjar rester från vargarnas slagna bytesdjur, vilket kan påverka deras beteende. Detta undersöktes i en studie om hur rävar och mård fördelar tiden mellan att äta och vara vaksamma när de nyttjar älgkadaver som vargarna lämnat efter sig (Wikenros m.fl. 2014). Båda arterna nyttjade kadavren mest under våren men rävarna besökte kadavren oftare och under längre tid än mårdarna. Mårdar visade en högre grad av vaksamhet, på bekostnad av födointag, men deras vaksamhet påverkades till större del av habitatet och sikten runt kadaverplatsen än av närvaron av rävar.

I en annan studie inkluderades även andra betydande faktorer som habitat och mattillgång medan man undersökte hur närvaron av varg och lodjur påverkade tätheten av rävar. Studien visade att tätheten av rävar var mest beroende av habitatet och ökade med ökad andel jordbruksmark och hagmark, även vid närvaro av lodjur (Wikenros m.fl. 2017). Närvaro av varg hade däremot ingen effekt på rävtätheten när det studerades på en större rumslig skala (län). Dock visade studien en negativ effekt på rävar av vargförekomst när datat analyserades på vargrevirnivå och det också togs hänsyn till



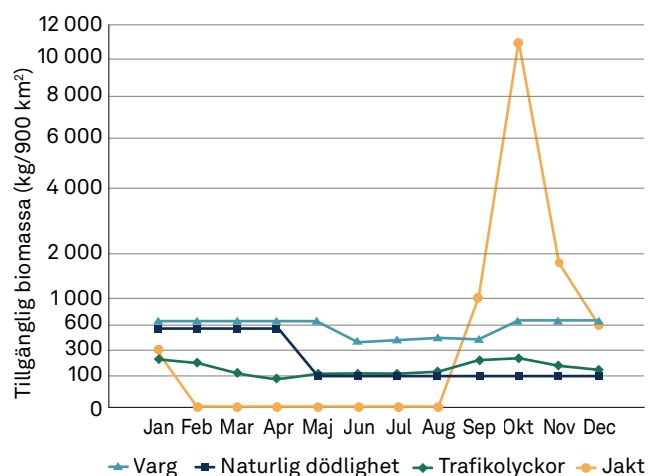
Figur 14.3. Den övre figuren (a) visar medelvärde (±SE) av rödrevens förekomst (korsningar per 10 km per dygn) i relation till fyra olika kategorier av vargförekomst: (I) inom ett observerat vargrevir, (II) inom ett genomsnittligt vargrevir, (III) inom ett maximalt vargrevir och (IV) utanför vargrevir. Den nedre figuren (b) visar medelvärde (±SE) av rödrevens förekomst från vilttrianglar belägna inom observerade vargrevir (vargkategori I) i relation till antalet år sedan reviret etablerades, där år 0 är året då reviret etablerades av ett vargpar. Rödrevens förekomst undersöktes genom snöspårning i vilttrianglar i Värmlands och Örebro län, 2001-2003. Modifierad från Wikenros m.fl. 2017.

detaljerad information om när vargarna etablerade sig i området, flockstorlek, samt tillgången till sork för rävarna. Studien visade då att tätheten av räv minskade under de första två åren efter vargetableringen (figur 14.3). Rävpopulationen återhämtade sig sedan, även om studien inte kunde fastställa om återhämtningen resulterade i samma rävtäthet som innan vargarna etablerade sig. Troligtvis är rävarna ett lättare byte för vargen de första åren efter vargetablering då de är ovana vid en ny predator. Den negativa effekten av varg på räv var större i revir med stora vargflockar och under år med lägre tillgång på sork. Stora vargflockar resulterar i både en större risk att bli dödad av varg och att det blir mindre mat kvar från vargarnas byten, då fler vargar konsumerar en större andel av sina byten själva. Stora rovdjur som vargar och lodjur kan alltså påverka rävens antal på olika sätt beroende på både rumslig och tidsmässig skala, vilket gör att effekterna av deras närvaro varierar beroende på olika faktorer i området.

Vargen och andra arter i ekosystemet

Återetablering av stora rovdjur som varg medför inte bara att det finns ytterligare en art i ekosystemet, utan vargens närvaro påverkar i höggrad både tillgänglighet och fördelning av biomassa från dödade bytesdjur för en mängd olika arter (asätare) som livnär sig på kadaver. Detta gäller framförallt kadaver av stora bytesdjur, som älg, eftersom det nästan alltid blir en viss mängd biomassa över till andra arter när vargen konsumerat sin del.

I en studie beräknades tillgången på biomassa från vargdödade älgar med slaktrester från älgar som dödade av jägare, samt med trafikdödade och älgar som dött av annan orsak innanför och utanför vargrevir (Wikenros m.fl. 2013). Resultaten visar att vargens återkomst inte har lett till att det blir mer mat för asätande arter som räv och mård. Förklaringen är att biomassa från självdöda älgar, men framför allt slaktrester efter jägarnas älgjakt, utgör den största källan för mat åt asätare. Även om vargarna lämnar en viss mängd biomassa kvar från sina bytesdjur, framförallt älg, har deras återetablering resulterat i att färre älgar faller under älgjakten då jägarna skjuter färre älgar för att kompensera för vargarnas predation (Wikenros m.fl. 2020, 2025). Dessutom självdör färre älgar i närvaro av vargar genom att en viss del av de älgar som vargen tar annars skulle ha dött av sjukdomar och svält (Sand m.fl. 2012b). Nettotillgången på biomassa till asätarna är därför något lägre innanför vargrevir, jämfört med områden utan varg.

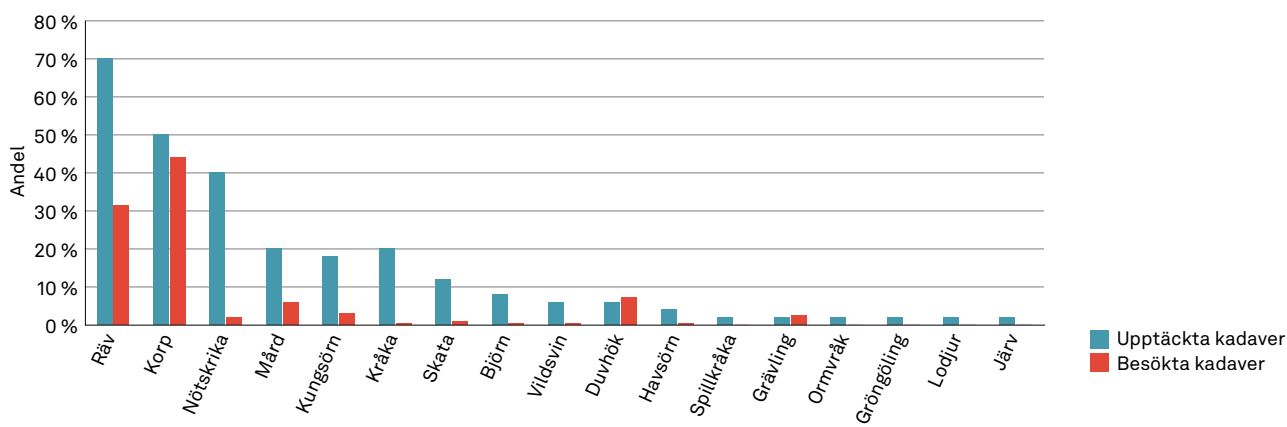


Figur 14.4. Uppskattad mängd biomassa tillgänglig för konsumtion från älgkadaver med olika dödsorsaker. Uppskattningar av tillgänglig biomassa från vargdödade, skjutna, trafikdödade och naturliga dödsorsaker gäller för ett område motsvarande ett genomsnittligt vargrevir i centrala Skandinavien. Modifierad från Wikenros m.fl. 2013.

Trots detta har förekomsten av varg lett till en jämnare fördelning av föda till asätarna under året och födan har till och med ökat under den mest kritiska perioden på senvintern då många arter har ont om mat (figur 14.4). Sen vinter och vår är den tidsperiod då asätare konsumerar det mesta av den kvarvarande biomassan från älgar som dödade av vargar. Det innebär att asätare fortfarande kan gynnas av etablering av varg trots att den totala biomassan från kadaver reducerats. Viltkameror vid vargdödade älgar avslöjade att rödrev, korp, mård, duvhök och kungsörn var de vanligaste besökarna vid kadavren (figur 14.5). Dessa arter kan förväntas bli gynnade vid en vargetablering, under förutsättning att effekterna av till exempel vargens predation på mindre rovdjur som rödrev, inte överstiger det ökade utbudet av mat. Även arter som hade en lägre besöksfrekvens vid

kadavren, t.ex. vildsvin och kungsörn, kan gynnas av vargetablering då besöksfrekvensen också är relaterad till tätheten av arten. Även om vi saknar kvantitativa data om hur detta kan påverka demografin hos arterna, är det troligt att det kommer att få konsekvenser för dynamiken för flera av arterna eftersom det högsta nyttjandet av kadavren skedde under den period av året som är avgörande för reproduktion och överlevnad av ungar.

Stora rovdjur har mindre effekt på sin omgivning i områden där människan har stark påverkan på antal och livsmiljöer för olika arter. Så är fallet i Skandinavien där människor genom jakt har ersatt vargen som den huvudsakliga predatoren, främst på älg. Människor ersätter dock inte helt vargarnas roll i toppen av näringskedjan, men kan generera andra effekter och beteendeförändringar än de som orsakas av förekomsten av stora rovdjur (Ausilio m.fl. 2021, 2025).

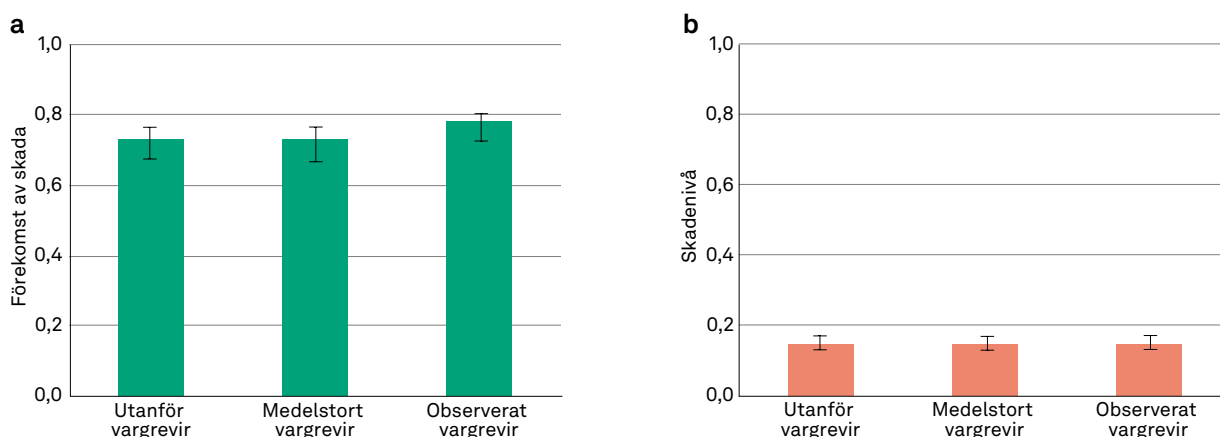


Figur 14.5. Förekomst av olika arter av asätare vid vargdödade älgar. Andel vargdödade älgar som upptäckts av olika asätare och andel besök av dessa arter på samtliga vargdödade älgar. Asätare registrerades av viltkameror försedda med rörelsesensor. Modifierad från Wikenros m.fl. 2013.

Vargens påverkan på andra näringsnivåer i ekosystemet

Under de senaste 10-15 åren har vissa län i mellersta Sverige haft den största delen av sin yta täckt av etablerade vargrevir. I dessa områden är älg vargens främsta bytesdjur och studier har visat att etablering av vargrevir medför en minskad avskjutning av älg (Wikenros m.fl. 2015, 2020, 2024b, 2025). Om den minskade avskjutningen reflekterar en minskad täthet av älg, skulle detta i sin tur kunna påverka omfattningen av betesskador av älg på unga träd, främst tall. Vi testade denna hypotes genom att undersöka tätheten av älg och dess viktigaste foderväxt tall under vinterhalvåret. Vi använde data från den årliga älgbetesinventeringen (ÄBIN) i sex olika län i mellersta Sverige under perioden

2015-2017 (Sand m.fl. 2019, Gicquel m.fl. 2020). Undersökningen gav inget stöd för hypotesen att förekomsten av varg har lett till minskade betesskador av älg på ungskogar av tall. Sannolikheten för betesskador var i stället marginellt högre eller uppvisade ingen skillnad inom, jämfört med utanför vargrevir (figur 14.6 a, b). Andra faktorer än varg visade sig vara betydligt viktigare för förekomsten av skador på tall. Risken för älgskada ökade med en ökad andel tall och björk samt ett ökat snödjup i den aktuella inventeringsrutan. Däremot minskade skadenivån på tallstammar med en ökande andel tall och björk. Skadenivån på tall ökade något med ökande älgtäthet men andelen tall hade mer än fem gånger starkare effekt jämfört med älgtäthet (figur 14.7). Liknande resultat visades också i flera andra



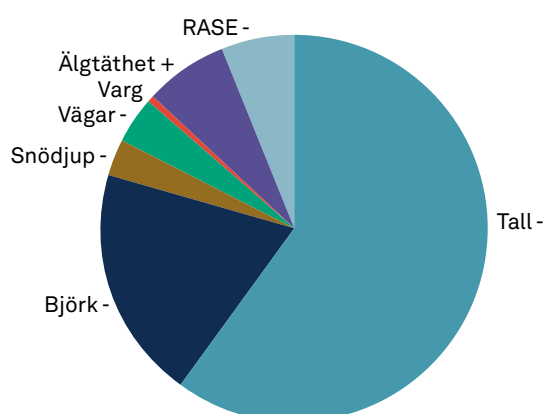
Figur 14.6. Sannolikheten för förekomst av skada (a) samt skadenivå (b) av älg på tall utanför respektive innanför ett medelstort vargrevir respektive innanför observerade gränser av vargrevir i sex län i Sverige. Resultaten är baserade på data från Äbin under åren 2015-2017. Från Sand m.fl. 2021.

skandinaviska studier som undersökte nivån av betesskador i relation till vargförekomst (van Beeck Calkoen m.fl. 2018), bl.a. data från fyra älgbetesprojekt i Norge och Sverige (Loosen m.fl. 2021) och data från Riksskogstaxeringen från perioden 2003-2016 (Ausilio m.fl. 2021).

Resultaten från dessa studier avviker från många andra internationella studier. Det kan generellt sett förklaras av att skogsekosystemet i Skandinavien är starkt påverkat av mänskliga aktiviteter som jakt och skogsbruk. Tidigare forskning om vargens effekter har huvudsakligen genomförts inom nationalparker i framförallt Nordamerika (Kuijper m.fl. 2016). I områden där människan har stor påverkan på ekosystemet minskar effekterna av rovdjurens predation på andra nivåer i näringskedjan, som i dessa skandinaviska studier. Det finns minst tre olika förklaringar till varför detta även gäller för varg-älg-skog systemet i Sverige och Norge.

För det första, även om vargpopulationen har ökat de senaste 15-20 åren, begränsas populationen fortfarande av legal jakt och illegalt dödande till nivåer långt under den biologiska bärförmågan.

Tätheten av varg i förhållande till mängden bytesdjur (bärförmågan) är fortfarande relativt låg även inom befintliga vargrevir (Mattisson m.fl. 2013, Sand m.fl. 2025). För det andra är älgjakten den viktigaste faktorn för älgstammens täthet och dynamik i Sverige (Sand m.fl. 2019, 2025, Neumann m.fl. 2025). Jakten står för ca. 90 % av all dödlighet i älgstammen i områden utan stora rovdjur och oftast för mer än 50 % i områden med etablerade vargrevir (Sand m.fl. 2025). För det tredje, det moderna skogsbrukets föryngringsåtgärder, val av trädslag vid plantering och röjning har stor påverkan på skogen, till exempel för födotillgången för de stora klövdjuren. Som ett resultat av skogsbrukets metoder och en välorganiserad och riktad jakt på älg har Sverige en av världens mest produktiva älgstammar. Eftersom potentialen för att det ska uppstå s.k. trofiska kaskader är högst i lågproduktiva områden borde vi inte förvänta oss att en sådan effekt ska uppstå i det svenska varg-älg-skogssystemet med både intensiv skogs-skötsel och älgförvaltning (Kuijper m.fl. 2016). 🐾



Figur 14.7. Den relativa betydelsen av de olika faktorerna snödjup, förekomst av vägar och vargrevir, tillgänglighet (andel) av tall, björk och RASE (rönn, asp, sälg och ek), för att förklara variationen i skadenivå på tall för totalt 1480 inventeringsrutor av ÄBIN under åren 2015-2017 i Sverige. Plus och minustecken anger positiv eller negativ påverkan (+/-) som respektive faktor hade på skadenivån. Från Sand m.fl. 2021.

Kapitel 15. Förvaltning

Sammanfattning

- EU kräver genom art- och habitatdirektivet att medlemsstaterna uppnår och bibehåller gynnsam bevarandestatus för arter utifrån kriterierna långsiktig livskraft, utbredning och livsmiljö.
- Vargens återhämtning i Europa har varit stark trots utmaningar från mänsklig påverkan och hög befolkningstäthet.
- Förvaltning av varg innebär att hantera effekter på mänsklig verksamhet och främja samexistens, baserat på internationella avtal som Bernkonventionen.
- Vargens skyddsstatus ändrades under 2025 från "strikt skyddad" till "skyddad" i både Bernkonventionen och art- och habitatdirektivet.
- I Sverige har det gjorts flera olika utredningar och tagits fram modeller som beräknat långsiktig överlevnad och genetisk variation i den svenska delen av den skandinaviska vargpopulationen.
- En sammanfattning av dessa tio utredningar betonar vikten av en kontinuerlig invandring av varg från den östliga källpopulationen i syfte att bibehålla genetisk variation och motverka inavel.
- Med en invandring av 2-3 reproducerande individer vart 10:onde år visar de senaste utredningarna att en population på 170-270 individer uppnår kriterierna för minsta livskraftiga population (MVP).
- En utredning av Norges ansvar för vargpopulationen i Skandinavien drog slutsatsen att det biologiskt inte går att dela upp vargpopulationen mellan länderna då denna är en del av en större metapopulation.

EU:s art- och habitatdirektiv (92/43/EEG) ställer bland annat krav på att medlemsstaterna ska se till att de arter och livsmiljöer som omfattas av direktivets bilagor uppnår och bibehåller gynnsam bevarandestatus (GYBS). I direktivets artikel 1 anges att en arts bevarandestatus är summan av de faktorer som påverkar arten och som på lång sikt kan påverka den naturliga utbredningen och storleken av artens populationer.

Det finns tre förutsättningar som enligt direktivet behöver vara uppfyllda för att artens bevarandestatus ska kunna anses vara gynnsam: I) artens populationsutveckling visar att den på lång sikt kommer att förbli en livskraftig del av sin livsmiljö, II) artens naturliga utbredningsområde inte minskar eller sannolikt kommer att minska inom en överskådlig framtid och III) det finns och sannolikt kommer att fortsätta finnas, en tillräckligt stor livsmiljö för att artens populationer ska bibehållas på lång sikt.

Som medlem i EU så har Sverige förbundit sig att implementera EU:s art- och habitatdirektiv vilket innebär att samtliga populationer av stora rovdjur skall uppnå och bibehålla gynnsam bevarandestatus.

Norge är inte medlem i EU men har däremot i likhet med Sverige ratificerat Bernkonventionen. Enligt konventionen förbinder sig Norge att samarbeta i gränsöverskridande viltfrågor, till exempel gällande den gemensamma skandinaviska vargpopulationen. Genomförbarheten av en sådan gränsöverskridande förvaltning är därför beroende av en överenskommelse mellan länderna för att säkerställa att de rättsliga målen uppnås. En sådan politisk överenskommelse gjordes för varg mellan Sverige och Norge i augusti 2011.

Vargens bevarandestatus i Europa

Efter den kraftiga nedgången under 1960- och 1970-talen har flera av Europas nio vargpopulationer (figur 15.1a) återhämtat sig och ökat både i antal och utbredningsområde, dock med några få undantag (Chapron m.fl. 2014). Några av dessa populationer ökar fortfarande medan andra är stabila (Di Bernardi m.fl. 2025). Återhämtningen i Europa är anmärkningsvärd inom bevarandebiologin i synnerhet med avseende på att den sker i länder med

omfattande mänskliga förändringar av landskapet och hög befolkningstäthet. Förbättrade inventeringsmetoder, även om de varierar i kvalitet och omfattning, har spelat en avgörande roll i möjligheten att registrera denna återhämtning.

Vargens återhämtning i Europa har påverkats av olika politiska och rättsliga instrument som LIFE-program, olika intressentplattformar för dialog, erfarenhetsutbyte och konfliktlösning kring stora rovdjur, samt art- och habitatdirektivet och Bernkonventionen. Detta har medfört stora förändringar i de flesta av enskilda länders rovdjurspolitik och bygger på en samexistens mellan människor och rovdjur.

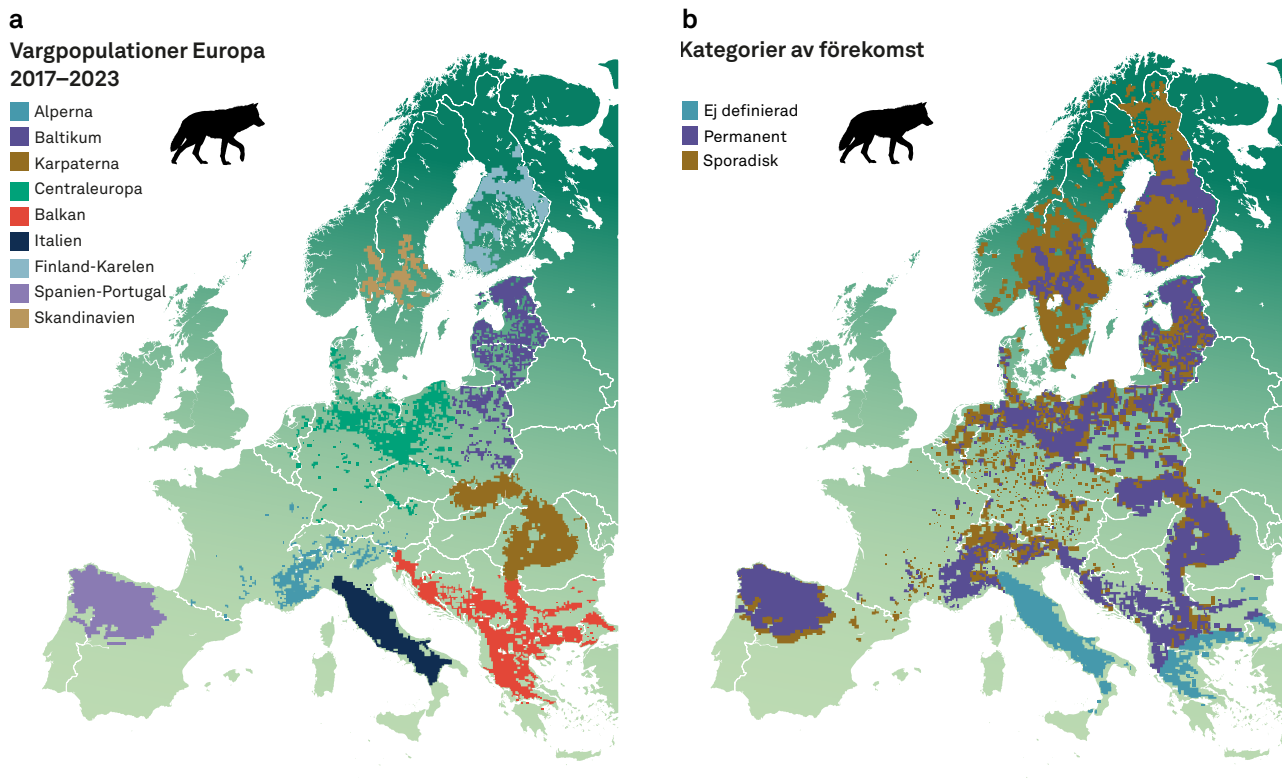
Samexistens mellan människor och nyetablerade vargpopulationer i Europa innebär att hantera vargens effekter på olika typer av mänskliga aktiviteter såsom jakt, tamdjurshållning och friluftsliv, vilket till exempel kan resultera i skador på boskap, konkurrens om vilt och rädsla för angrepp på både tamdjur och människor. Möjligheten till samexistens diskuteras ofta i olika sociala, ekonomiska och politiska landskap, ofta kännetecknade av intensiva debatter om vargpolitik. Befintliga internationella

konventioner och fördrag syftar idag till att främja en samordning av förvaltnings- och bevarandeåtgärder för varg på en övergripande europeisk skala (Linnell och Boitani 2025).

Omvärdering av vargens skyddsstatus i Europa

Enligt en bedömning som genomfördes 2022 av bevarandestatus, var tre (Baltikum, Karpaterna, Balkan) av de nio europeiska vargpopulationerna (figur 15.1a) regionalt klassificerade som "least concern", fem (Finland-Karelen, Centraleuropeiska, Italien, Alperna och Spanien-Portugal) som nära hotade och en (Skandinavien) som sårbar (Kaczensky m.fl. 2024 a,b). Kvantiteten och kvaliteten varierar dock kraftigt på data som använts för att bedöma populationsstorlek och struktur och är inte jämförbar mellan europeiska länder. Det utgör en utmaning vid bedömningen av bevarandestatus, särskilt för kontinuerliga, gränsöverskridande vargpopulationer (Kaczensky m.fl. 2024 a,b, Linnell m.fl. 2020).

Baserat på en uppdaterad undersökning av vargens status i Europa, på uppdrag av Europeiska



Figur 15.1. Geografisk fördelning av de nio vargpopulationerna i Europa (a) och olika kategorier av deras förekomst (b), för perioden 2017-2023. Modifierad från Kaczensky m.fl. 2024a.

kommissionen (Blanco och Sundseth 2023), föreslog Europeiska kommissionen i december 2023 att nedgradera vargen från ”strikt skyddad” (bilaga II) till ”skyddad” (bilaga III) status enligt Bernkonventionen (Europeiska unionen 2024). Motivet bakom beslutet baserades främst på de socioekonomiska utmaningar som har uppstått till följd av den senaste tidens expansion av vargpopulationer i Europa, särskilt när det gäller skador på tamdjur och samexistens med människor. Målet för nedgraderingen var att ge EU:s medlemsstater större flexibilitet i förvaltningen av de växande vargpopulationerna, samtidigt som man vill säkerställa att deras gynnsamma bevarandestatus upprätthålls genom lämpliga bevarande- och förvaltningsåtgärder. Förslaget antogs därefter av Europeiska rådet och lämnades in till Bernkonventionens ständiga kommitté i september 2024. Den 6 december 2024 godkände kommittén officiellt förslaget och ändringen av bilagorna trädde i kraft den 7 mars 2025. Som en följd av detta antog EU:s ministerråd under sommaren en formell ändring i art- och habitatdirektivet som innebär att vargens skyddsstatus sänktes från ”strikt skyddad” till ”skyddad”.

Förkortningar och termer

För att kunna utvärdera om olika mål uppfylls för arter och livsmiljöer inom ramen för både EU:s habitatdirektiv och Bernkonventionen används en rad olika termer och kriterier som är vanliga inom bevarandebiologin. Inom bevarandebiologi står förkortningen MVP för Minsta Livskraftiga Population (engelska: Minimum Viable Population). MVP är resultatet av en specifik typ av populationsmodell (Population Viability Analysis, PVA) som beskriver risken för utdöende eller förlust av genetisk variation vid olika populationsstorlekar. Detta begrepp definierar det minsta antalet individer en art eller population behöver ha för att kunna överleva på lång sikt (oftast 100 år eller mer) i det vilda, med en viss statistisk sannolikhet (oftast 5 % eller 10 %), utan att hotas av utdöende på grund av slumpmässiga händelser.

GYBS (gynnsam bevarandestatus) eller på engelska FCS (Favorable Conservation Status) och FRP (Favourable Reference Population, Gynnsam Referenspopulation) är begrepp inom EU:s art- och habitatdirektiv och används i diskussionen om viltförvaltning, i Sverige särskilt rörande varg. GYBS är det övergripande målet, medan FRP är en specifik siffra eller ett intervall som används för att definiera en del av GYBS.

Sverige och EU:s art- och habitatdirektiv

Art- och habitatdirektivet från den 21 maj 1992, om bevarande av livsmiljöer samt vilda djur och växter, ska bidra till att bevara den biologiska mångfalden i Europa. Åtgärder som vidtas i enlighet med direktivet ska syfta till att bibehålla eller återställa en gynnsam bevarandestatus hos de livsmiljöer och arter som skyddas av direktivet. Begreppet gynnsam bevarandestatus är därmed ett bärande begrepp i direktivet. Vargen var fram till 2025 listad i direktivets bilaga 4, vilket innebär att ett förvaltningssystem för strikt skydd måste finnas för arten. I mars 2025 gav regeringen Naturvårdsverket i uppdrag att se över fördelningen av miniminivåer för förekomst av varg, enligt förordningen (2009:1263) om förvaltning av björn, varg, järv, lo och kungsörn. Regeringen gav i juni 2025 Naturvårdsverket i uppdrag att rapportera 170 vargar till EU som ett nytt referensvärde för gynnsam bevarandestatus i Sverige. Under september 2025 fastställde Naturvårdsverket nya miniminivåer för varg, som sammantaget når upp till det nationella referensvärdet på 170 vargar. Beslutet grundar sig på de förslag som inkommit från länsstyrelsernas samverkansråd. I svensk lagstiftning har art- och habitatdirektivet främst införlivats genom bestämmelser i jaktlagstiftningen och i miljöbalken med förordningar.

Utredningar av MVP och GYBS/ FRP för varg i Sverige

Nedan ger vi en översiktlig genomgång över de tio utredningar som under åren 2002 till 2024 har berört och analyserat GYBS eller MVP för den svenska delen av den skandinaviska vargpopulationen. För åtta av dessa är Naturvårdsverket uppdragsgivare och finansiär och för två av dem är Miljödirektoratet finansiär eller delfinansiär.

Färnamötet 2002 - Liberg (2006)

År 2002 hölls en tre-dagars workshop om de genetiska problemen i den skandinaviska vargpopulationen med sex inbjudna internationella experter på populationsgenetik eller ekologi, det så kallade Färnamötet (Liberg 2006). De viktigaste slutsatserna från workshopen var:

- Den skandinaviska halvön (Sverige och Norge) är förmodligen för liten för att ensam kunna hålla en långsiktigt (> 100 år) livskraftig vargpopulation. Därför bör främjandet av invandring av vargar från Finland/Ryssland ha högsta prioritet.
- Den dåvarande snäva genetiska basen på endast tre vargar gör denna rekommendation ännu viktigare.
- En eller två invandrande vargar per varg-generation (ca fem år) skulle garantera tillräcklig genetisk variation för långsiktig livskraft.
- Förhållandet mellan total population och genetiskt effektiv population (N_e/N) för skandinaviska vargar ansågs ligga mellan 0,25 och 0,33.
- Även med en tillfredsställande invandringstakt bör den effektiva populationsstorleken N_e inte vara mindre än 50, d.v.s. 150-200 vargar totalt med ett N_e/N -förhållande på 0,25-0,33.
- Om det trots alla ansträngningar inte sker ytterligare invandring av vargar, bör populationen behålla minst 95 % av sin nuvarande genetiska variation under de kommande 100 åren. Det skulle resultera i en effektiv population på minst cirka 200 individer och därmed en total population på 600-800 individer.

PVA analys av Nilsson (2003)

Med simuleringsprogrammet VORTEX genomförde Nilsson (2003) en PVA analys där han integrerade olika typer av jaktpolicy med effekter av inavels-

depression och s.k. katastrofer (storskaliga reduktioner i populationsstorleken) på risken för utdöende i den skandinaviska vargpopulationen.

Nilsson (2003) sammanfattar resultaten från den aktuella studien enligt följande:

- Jakt på en liten population kan ha en icke försumbar effekt på populationens utdöenderisk även om jakttrycket är måttligt och jakt endast är tillåtet över en definierad tröskelstorlek.
- Effekten av sådan jaktpolicy på utdöenderisk kan analyseras med modeller som tillåter att dödligheten varierar som en funktion av populationsstorleken.
- Risken för s.k. katastrofer bör beaktas i PVA och ett sätt att göra det är att inkludera katastrofens uthållighet i kriteriet för livskraftighet.
- Inavelsdepression bör också integreras i demografisk riskbedömning och viktiga effekter av inavelsdepression kan döljas om endast en tidsram på 100 år eller mindre tillämpas.

För förvaltningen av den skandinaviska vargpopulationen gavs följande rekommendationer:

- Minsta livskraftiga populationsstorlek (MVP) bedöms vara 400 enligt huvudscenariet i analysen, och målet för populationen bör inte sättas lägre än så. Vid en populationsstorlek på 50-150 djur kan det vara acceptabelt att låta jakt öka den årliga dödligheten med två procentenheter men att höja den årliga dödligheten med fem procentenheter är för mycket.
- Till dessa siffror, som baseras på ett mest troligt scenario givet nuvarande kunskap är det klokt att lägga till en extra säkerhetsmarginal med avseende på den osäkerhet som finns i alla modelleringsförfaranden och särskilt i modeller som uppskattar sannolikheter i framtiden.

Demografisk sårbarhetsanalys

- Chapron m.fl. (2012)

Den första så kallade sårbarhetsanalysen (PVA) av den skandinaviska vargpopulationen, helt baserad på data från denna population, utfördes på begäran av den svenska regeringen via ett uppdrag från Naturvårdsverket 2012 (Chapron m.fl. 2012).

För analyserna användes tre populationsmodeller med ökande strukturell komplexitet. Modellerna var specifikt utformade för den skandinaviska

vargpopulationen. Modellerna beaktade endast demografiska data, utan hänsyn till genetik. Analyserna syftade till att uppskatta vad som är den minsta demografiskt livskraftiga vargpopulation i Skandinavien enligt IUCN:s rödlistekriterium E (exklusive genetiska kriterier). Detta kriterium fastslår att för att en population ska kvalificera sig som ”icke-sårbar” eller någon mer allvarlig hotkategori, bör en kvantitativ analys visa att sannolikheten för utdöende är mindre än 10 % inom 100 år (IUCN 2003, 2006).

- Resultaten visade att en population på ca 45 vargar, med en demografi som den skandinaviska vargpopulationen, var tillräckligt stor för att hålla risken för slumpmässigt utdöende under 5 % inom 100 år. Det fanns ingen miljövariation eller större katastrofer (t.ex. epidemier) inkluderade i denna analys.
- Scenarier, med katastrofer av varierande intensitet och frekvens, visade att en population begränsad genom förvaltning till ett tak så lågt som 100 individer kunde motstå en utdöenderisk (<10 %) från enskilda katastrofer som dödade upp till 90 % av populationen, om deras frekvens inte var högre än två per sekel. Med samma förvaltningstak skulle populationen kunna tolerera upp till fem katastrofer per sekel om dessa inte reducerade populationen med mer än 70 % varje gång. Man drog också slutsatsen att det inte finns några empiriska exempel på att ökade miljöfluktuationer allvarligt skulle kunna påverka vargpopulationers livskraft.

En uppdaterad syntes av GYBS - Liberg m.fl. (2015)

På uppdrag av Naturvårdsverket genomförde Liberg m.fl. (2015) en uppdaterad syntes av lämpliga vetenskapsbaserade kriterier för GYBS för den skandinaviska vargpopulationen samt kvantitativa värden på FRP. Rapporten innehåller en beskrivning av vargpopulationens ekologi och genetik, inklusive skattningar av inavelsdepression i populationen.

Den skandinaviska vargpopulationen var vid denna tidpunkt listad i bilaga II och IV till habitatdirektivet. Att uppnå ”gynnsam bevarandestatus” (GYBS), för arter och livsmiljöer som listas i dessa bilagor, är det primära målet för unionens bevarande-
arbete. I riktlinjerna enligt artikel 17 introduceras

begreppet ”referensvärden” (RV). För att bedöma arters bevarandestatus är två typer av referensvärden relevanta: gynnsamt referensområde (FRR) och gynnsam referenspopulation (FRP). Eftersom uppdraget endast avsåg att beakta kriterier för gynnsam referenspopulation, valde man att bortse från begreppet gynnsamt referensområde, förutom när man gjorde bedömningen att utbredningsområde och habitatkrav är viktiga för att fastställa lämpliga kriterier för gynnsam referenspopulation.

- Rapporten fastslogs att den viktigaste parametern för att bibehålla genetisk variation och begränsa inavelsnivån inte är populationsstorlek, utan effektiv migration. Eftersom man inkluderade metapopulationsstorlek och konnektivitet i kriterierna för FRP, argumenterade man för att den genetiska aspekten av FRP var uppfylld och att en FRP som är tydligt större än en demografisk MVP på 100 individer skulle vara tillräckligt för att uppfylla villkoret i artikel 17-riktlinjerna d.v.s. att FRP ska vara större än MVP.
- Med ett genetiskt tillfredsställande utbyte till en större population bör den skandinaviska vargpopulationen ha minst N_e 50 (hämtat från 50/500-regeln; Franklin 1980). Något förenklat kan man beskriva N_e 50 som den effektiva populationsstorleken som krävs för att undvika akuta negativa effekter av inavel, medan N_e 500 representerar en populationsstorlek som krävs för en mer långsiktig evolutionär potential. Detta motiverades av ett behov av att skydda populationen från kortsiktiga genetiska problem, till exempel orsakade av ett tillfälligt avbrott i migrationsflödet. Med ett N_e/N -förhållande på 0,3 motsvarar N_e 50 en verklig population på cirka 170 individer.
- I rapporten argumenterade man för att en population som är dubbelt så stor som MVP skulle uppfylla definitionen i artikel 17:s riktlinjer ”... uppskattningar av minsta livskraftiga population (MPV) kommer per definition att vara lägre än FRP”. En fördubbling av en MVP på 170 individer ger en FRP på 340. Att använda 340 som nivå för FRP fick också stöd av simuleringar utförda av Bruford (2015).

Det norska beståndsmålet är att tillåta tre reproduktioner av varg helt inom Norges gränser samt upp till 3 reproduktioner som delas med Sverige, vilket totalt motsvarar cirka 40-50 vargindivider. Därför drog man slutsatsen att Norge tar ansvar för att ha minst 40 vargar (3 familjegrupper i Norge och tre som delas med Sverige). Därmed skulle en FRP för den svenska delen av den skandinaviska vargpopulationen vara 300 individer.

Man argumenterade vidare för att även om denna siffra till viss del kan betraktas som ett godtyckligt val, så är alla nivåer mellan en vetenskapligt definierad MVP och det globala Ne 500 (eller möjligen 1000) godtyckliga. Bedömningen från denna rapport var att en population på 340 vargar, givet att minst en migrant per generation från en stor metapopulation med $Ne > 500$ invandrar och reproducerar sig, kommer att ha långsiktig livskraft enligt kriterierna i Art- och Habitatdirektivet.

Separat analys av GYBS - Chapron (2015)

I en egen analys presenterad i Liberg m.fl. (2015) utvärderade G. Chapron, SLU, GYBS baserat på en striktare tolkning av Art- och Habitatdirektivet, grundad på tidigare domar från EU-domstolen och dokument från Europeiska kommissionen. Hans slutsatser var följande:

- Om Sverige inte kan inkludera vargar utanför sitt nationella territorium för att uppfylla sina skyldigheter enligt Art- och Habitatdirektivet, så kommer GYBS att uppnås först vid 1700 vargar ($Ne=500$) eller vid landets bärförmåga (K).
- Om Sverige däremot kan inkludera vargar som lever i en separat population från ett annat land för att uppfylla sina skyldigheter enligt Art- och Habitatdirektivet, kommer GYBS att uppnås vid hälften av landets bärförmåga (preliminärt uppskattat till $1200/2=600$ vargar) eller mer beroende på det naturligt uppnådda genetiska utbytet med den finsk-ryska populationen.
- Han argumenterade även att länder som inte är EU-medlemmar inte kan bidra till denna metapopulation.

Syntes av FRP - Mills och Feltner (2015)

I samma uppdrag från Naturvårdsverket ingick även en rapport skriven av Mills och Feltner

(Mills och Feltner 2015) från North Carolina State University, USA. Deras bedömning grundade sig dels på litteratur som inkluderade ekologisk funktionalitet som ett kriterium för FRP, dels på tidigare genomförda bedömningar av livskraft och demografiska fakta om skandinaviska vargpopulationen.

- De drog slutsatsen att vargpopulationens framtida status i Skandinavien, liksom på andra håll i världen, kommer att bero på graden av mänsklig tolerans. Vargar har en anmärkningsvärd förmåga att öka i antal trots hög dödlighet, inklusive laglig jakt. Därför ansåg de inte att jakt i sig var oförenligt med GYBS men att illegalt dödande kan decimera eller helt stoppa tillväxten av vilken vargpopulation som helst, inklusive den skandinaviska.
- De argumenterade för att deras förslag till kriterier för FRP var biologiskt försvarbara och överensstämmande med skandinavisk varglitteratur och bredare bevarandebiologiska koncept. De ansåg vidare att nivån för social tolerans (t.ex. social bärkraft) inte ska förväxlas med de biologiska tröskelvärdena för FRP, eller att genetisk hälsa och/eller att populationens livskraft ska offras för politiska ändamål.
- Vidare ansåg de att de svenska moderata kriterier för populationsstorlek och genetiskt utbyte, i kombination med laglig jakt som en del av GYBS, både är biologiskt försvarbara och minskar risken för att initiera en ökning av dödligheten på grund av illegalt dödande.
- De fann ingen försvarbar grund för att generellt använda flytt av vargar för att upprätthålla genetiskt utbyte med andra populationer. Deras förslag var att uppnå GYBS för Sverige i två steg; 300 för populationens livskraft som en del av en funktionell metapopulation, som slutligen ökar i antal till 600 för en ekologiskt livskraftig population.
- De tillstod att denna strategi kunde vara problematiskt med avseende på befintliga policyer, lagar och riktlinjer men förespråkade denna metod eftersom de ansåg att införandet av GYBS vid nuvarande biologiskt motiverade populationsstorlek och att tillåta laglig jakt samtidigt, skulle främja fortsatt tillväxt i vargpopulationen mot en storlek närmare ekologisk livskraft med högre acceptans.

Utvecklad PVA analys - Bruford (2015))

På uppdrag av Naturvårdsverket genomfördes ytterligare sårbarhetsanalyser av M.W. Bruford (2015) vid Universitetet i Cardiff, Storbritannien. Frågeställningarna inkluderade en analys och bedömning över hur olika frekvenser av reproducerande immigranter från östliga vargbestånd påverkar vargpopulationens inavelsgrad och genetiska variation i Skandinavien. Den centrala slutsatsen var att:

- Det totala antalet vargar i Sverige är mindre viktigt för den genetiska statusen än att det sker ett tillräckligt genflöde (immigration) av vargar från Finland/Ryssland. Bruford betonade att den skandinaviska vargpopulationen är isolerad och högt inavlad och att det krävs en regelbunden tillförsel av nya gener för att minska inaveln och undvika skadliga mutationer.
- För att minska inaveln föreslog Bruford att det krävs en ny varg som reproducerar sig i den skandinaviska populationen ungefär var tredje till femte år d.v.s. ett genflöde på 1 effektiv migrant per generation. Med ett sådant kontinuerligt genflöde (immigration) bedömdes det att vargpopulationen i Skandinavien teoretiskt sett kunde anses livskraftig vid en storlek på 170-270 individer.
- Bruford framhöll även att det är nödvändigt med gränsöverskridande samarbeten för att säkra vargens bevarandestatus, eftersom den skandinaviska populationen är en del av en större nordeuropeisk population.

En utvärdering av Norges ansvar för den skandinaviska vargpopulationen

I en rekommendation från 2017 bad den norska riksdagen, den norska regeringen att genomföra en bedömning av den norska delpopulationen av varg med motiveringen att en oberoende bedömning av vad som kan definieras som en livskraftig vargpopulation i Norge saknas (Innst. 257 L 2016-2017). Klimat- och miljødepartementet gav Miljødirektoratet i uppdrag att följa upp detta arbete med följande specifikation: Bedömningen skulle inkludera en livskraftsanalys för vargpopulationen i Norge. Rapporten behövde ta hänsyn till att vargpopulationen delas med Sverige och

måste därför inkludera både den norska delpopulationen och den gemensamma skandinaviska populationen.

Klimat- och miljødepartementet rekommenderade att arbetet delades upp i två faser, där den första skulle granska tidigare bedömningar samt olika termer som förekommer i förordningar och lagstiftning och därmed lägga grunden för en livskraftsanalys i den andra fasen. Departementet påpekade att arbetet inom detta uppdrag måste ha ett strikt akademiskt/tekniskt perspektiv och inte vara bundet av premisserna i den nuvarande norska politiken. Som fas ett av bedömningen gav Miljødirektoratet i uppdrag till Høgskolen i Innlandet (nu Universitet i Innlandet) att koordinera en workshop med deltagare inom både juridik och populationsanalyser. Workshopen genomfördes den 5-6 mars 2020 och i en sammanfattande rapport redogörs för diskussioner och slutsatser från workshopen (Eriksen m.fl. 2020).

- Den huvudsakliga slutsatsen från denna workshop var att det ur ett biologiskt perspektiv inte är möjligt att dela upp den skandinaviska vargpopulationen i flera delpopulationer definierade av administrativa gränser. Populationen delas mellan Norge och Sverige och är kopplad till den större norra- och centraleuropeiska metapopulationen genom invandring. Därför kommer en separat sårbarhetsanalys för Norge inte att vara biologiskt meningsfull, varför ingen fas 2 genomfördes i detta arbete.

- Ur ett juridiskt perspektiv är Norge, enligt nationell och internationell rätt, juridiskt skyldiga att bevara arter och deras genetiska mångfald på lång sikt och säkerställa att dessa arter förekommer i livskraftiga populationer i sina naturliga utbredningsområden. Norges tolkning av sina skyldigheter enligt Bernkonventionen verkar dock oklar, här illustrerad med två extrema positioner, vilket diskuterades av workshopdeltagarna:

- A. Om Norge bara åtar sig att bidra till en gemensam vargpopulation, borde en enda reproduktiv enhet (familjegrupp) räcka, givet att Sverige upprätthåller en livskraftig population.
- B. Om Norge tar fullt ansvar, behöver Norge ha en livskraftig population på egen hand, samt säkerställa anslutning till den större metapopulationen.

Rättsligt sett är det tydligt att varje land som är part i Bernkonventionen har ensamt ansvar för att utveckla och genomföra de åtgärder på nationellt territorium som de har accepterat enligt konventionen. Skillnaden mellan den biologiska verkligheten med gränsöverskridande populationer och den juridiska verkligheten, med rättsliga skyldigheter för enskilda länder utgör ett svårt dilemma (Linnell and Boitani 2025). Den potentiella framgången och den biologiska och juridiska bärkraften för en framtida gränsöverskridande förvaltningsplan beror dock på om båda aspekterna tas på allvar.

Ett steg mot en mer samordnad förvaltning av vargpopulationen i Skandinavien skulle kunna vara att öka samarbetet och lägga grunden för en ömsesidig överenskommelse mellan Sverige och Norge om ett gemensamt populationsmål och fördelning mellan de två länderna. Ytterligare ett steg i denna riktning vore att utöka samarbetet med Finland främst gällande utbytet (in- och utvandring) av individer inom Fennoskandia. Detta skulle också potentiellt ge mer flexibilitet för att uppfylla skyldigheterna enligt Bernkonventionen, samt ökad förutsägbarhet och robusthet i den skandinaviska vargförvaltningen. De rättsliga förutsättningarna för en sådan gränsöverskridande strategi behöver utforskas vidare.

För en samordnad, kunskapsbaserad förvaltning av den gemensamma skandinaviska vargpopulationen kommer en god förståelse för effekterna av faktorer som laglig och olaglig jakt och genetiskt utbyte med den större metapopulationen, att vara av stor betydelse. Tillflöde av nytt genetiskt material bör ges hög prioritet eftersom invandring från Ryssland sannolikt kommer att påverka den genetiska mångfalden i både Finland och Skandinavien.

Två nya utredningar för Sverige - Miller (2024), Dussex (2024)

Våren 2022 uppdrog Naturvårdsverket till två oberoende forskare att undersöka under vilka omständigheter vargpopulationens FRP, såsom definierat av GYBS enligt det europeiska Art- och Habitatdirektivet, skulle kunna ligga i intervallet 170 till 270 individer i Sverige. SKANDULV uppdrogs att bistå med biologiska data baserat på empiriska studier av populationen till dessa

forskare samt att vara behjälpliga vid frågor från dem och att bistå med kommentarer på deras preliminära rapporter till Naturvårdsverket.

Slutsatserna från den första rapporten (Miller 2024) var att, givet de antaganden som gjorts i simuleringarna, så kan vargpopulationen i södra centrala Sverige och sydöstra Norge i Skandinavien potentiellt anses vara livskraftig inom intervallet 170 till 270 individer, i enlighet med de breda definitioner som presenterats i EU:s Art- och Habitatdirektiv. Villkoret kräver dock att följande processer upprätthålls över tid:

- Den skandinaviska vargpopulationen måste ha de demografiska egenskaperna för att, som ett minimum, upprätthålla en positiv populations-tillväxt, helst likvärdig med eller större än vad som har observerats under det senaste decenniet av reproduktion och överlevnad (årlig tillväxt: $\lambda \geq 1,02$, med möjlighet till betydligt högre tillväxttakter i avsaknad av laglig jakt på varg); och
- Invandringen av vargar från Finland/Ryssland till Skandinavien bör i genomsnitt vara minst en individ vart tredje år.

Slutsatserna från den andra rapporten (Dussex 2024) var att:

- Data på överlevnad och reproduktion hos vargtikar från fältbaserade undersökningar visade att risken för utdöende av populationen under de kommande 100 åren var nära 1 % för en populationsstorlek på 50 och nära noll för en populationsstorlek ≥ 100 individer.
- För en populationsstorlek på 170 till 270 vargar i Sverige (d.v.s. motsvarande 210 till 310 för hela den skandinaviska populationen), skulle mellan en och tre effektiva, d.v.s. reproducerande, invandrare per decennium behövas för att inte förlusten av genetisk diversitet och ökning av inavel skall överstiga 5 % på 100 år.
- Migrationsnivåer över en till tre effektiva invandrare per decennium skulle däremot öka den genetiska mångfalden och därmed vara positivt för populationen, men det skulle samtidigt kunna medföra en risk för att introducera nya skadliga gener i populationen, särskilt vid lägre populationsstorlekar.

- Simuleringarna visade även att större populationsstorlekar skulle vara mer motståndskraftiga mot förlust av genetisk mångfald men att detta även skulle medföra en icke försumbar risk för introduktion av ny skadlig variation med ≥ 8 invandrare per decennium. Följaktligen bör det ske en avvägning mellan genetisk förstärkning och introduktion av skadlig variation när man bestämmer en målstorlek (FRP) för populationen.

Sammanfattningsvis betonar dessa utredningar i första hand vikten av en kontinuerlig invandring av varg från den östliga källpopulationen i syfte att bibehålla genetisk variation och motverka inavel. Med en invandring av 2-3 reproducerande individer per decennium, visar modellerna att en population på 170-270 individer, under vissa förutsättningar, kan anses uppfylla kriterierna för en livskraftig population (MVP). 🐾



Kapitel 16. Vargen i en antropogen värld



Sammanfattning

- Vargen och människan påverkar varandra i alla delar av världen där dessa förekommer i samma område.
- Konflikter uppstår ofta när vargar angriper tamdjur, särskilt får och renar, vilket skapar ekonomiska förluster och stark känslomässig påverkan.
- Förvaltningsmålen i Skandinavien syftar till att minska vargens skador på tamdjur, särskilt i renskötselområdet.
- I möten med människor uppvisar vargar oftast ett undvikande beteende men vissa individer kan vänja sig vid mänsklig närvaro.
- Hybridisering mellan varg och hund har dokumenterats i Skandinavien två gånger, men ingen förekomst av hundgener har påvisats i den skandinaviska vargpopulationen sedan återetableringen 1983.
- Hybridisering mellan varg och hund är mer vanlig i östra Europa (t.ex. Lettland, Bulgarien) än i Skandinavien.
- Det är främst får som angrips av varg i Sverige och Norge, men även angrepp på tamren och hundar förekommer. Det är sällsynt att nötdjur och hästar angrips av varg.

Varg finns i stort sett i alla områden på norra halvan av jordklotet och i de flesta av dessa områden så påverkas de på olika sätt av människan (Mech and Boitani 2003). Omvänt kan man säga att där vargar och människor lever sida vid sida så påverkar vargen även människor på olika sätt (Fritts m.fl. 2003). I Skandinavien är vargens val av habitat och förflyttningar mellan områden påverkade av olika typer av mänskliga objekt och aktiviteter såsom vägar, bebyggelse och annan infrastruktur (Milleret m.fl. 2018, Ordiz m.fl. 2020b). På liknande sätt påverkas vargens val av bytesdjur av att människas jakt till stor del styr bytespopulationernas täthet och utbredning (Andrén m.fl. 2018). Människan påverkas i sin tur av vargens predation, genom att den begränsar det möjliga jaktuttaget av olika arter av klövdjur (Wikenros m.fl. 2020, 2025). Vargar angriper ibland även tamdjur som får, hundar, nötdjur och renar, vilket vanligtvis skapar merarbete och resulterar i ekonomiskt kännbara och även känslomässigt starka förluster för ägarna (Sjölander-Lindqvist m.fl. 2021).

Vargangrepp på tamdjur leder ofta till starka konflikter och meningsskiljaktigheter mellan olika grupper av människor, organisationer och myndigheter över om, var och hur många vargar det ska finnas (Lundmark och Matti 2015, Sjölander-Lindqvist m.fl. 2015, Eriksson m.fl. 2015). Nivån på dessa konflikter tycks vara extra starka i länder eller områden där varg har varit borta en längre tid och sedan återetablerat sig.

I Skandinavien är det framför allt vargens benägenhet att angripa tamdjur (främst får och ren) som ligger till grund för den zoneringsplan som ligger till grund för den zonering av var vargen ska få förekomma i både Sverige och Norge. I förvaltningsplanen för varg i Sverige från 2016 (Naturvårdsverket 2016) skriver myndigheten att: *"I samband med att vargpopulationen har ökat i Mellansverige visar inventeringsstatistik att antalet vargar i framför allt södra renskötseområdet också har ökat, men för att förhindra allvarlig skada för renskötseln avlivas de ofta genom skyddsjakt. I stora delar av renskötseområdet kan regelbunden förnygring av varg vara svår att förena med modern renskötsel."*

I Sverige finns det särskilda mål för varg angivna i propositionen från 2013 "En hållbar rovdjurspolitik" (Prop. 2012/13:191). Målen för vargpopulationens utbredning anges som:

- en minskning av stammens koncentration där den är som tätast,
- att vargens förekomst i renskötseområdet i huvudsak ska begränsas till områden där den gör minst skada och
- att vargens förekomst i län med fäbodbruk, intensiv fårskötsel eller skärgårdar i huvudsak ska begränsas till de områden där den gör minst skada.

I Norge är fasta etableringar (revir) av varg endast tillåtna inom den s.k. vargzonen (ulvesonen) som utgör ett 16 379 km² stort område som gränsar mot Dalarnas, Värmlands och Västra Götalands län i Sverige. Utanför vargzonen kan vargpopulationen kontrolleras genom bland annat licensjakt. Målet för den norska delen av den skandinaviska vargpopulationen är att hålla tre vargrevir som är belägna helt inom vargzonens gränser och maximalt tre revir som delas med Sverige.

Habitatkvalitet för varg i teori och praktik

I ett tidigare kapitel (8) har vi beskrivit resultat från en modell som visar vilka delar av Skandinavien som kan betraktas som bra varghabitat om man endast ser till de biologiska förutsättningarna (Rodríguez-Recio m.fl. 2018). Modellen tog även hänsyn till förekomsten av mänskligt orsakad dödlighet (legal jakt, illegalt dödande och trafik) som låg till grund för samtliga dokumenterade döda vargar till och med 2017. Slutligen integrerades de prediktiva modellerna för habitatkvalitet och dödlighet i modellen som uppskattade habitatets lämplighet och dödlighetsrisk för varg.

Om man endast tog hänsyn till de biologiska faktorerna, visade modellen att mer än 70 % av Skandinaviens totala yta hade medelgod eller hög lämplighet för vargförekomst och att mindre än 5 % hade låg lämplighet. I den integrerade modellen, där man även tog hänsyn till dödlighetsrisken, klassificerades ca 24 % av Skandinaviens totala landyta och 13 % av vargens nuvarande utbredningsområde att ha låg sannolikhet för etablering av vargrevir. Mot bakgrund av vargarnas anpassningsförmåga och närvaron av potentiellt lämpliga livsmiljöer i Skandinavien, kommer populationens överlevnad, antal och utbredning att vara helt

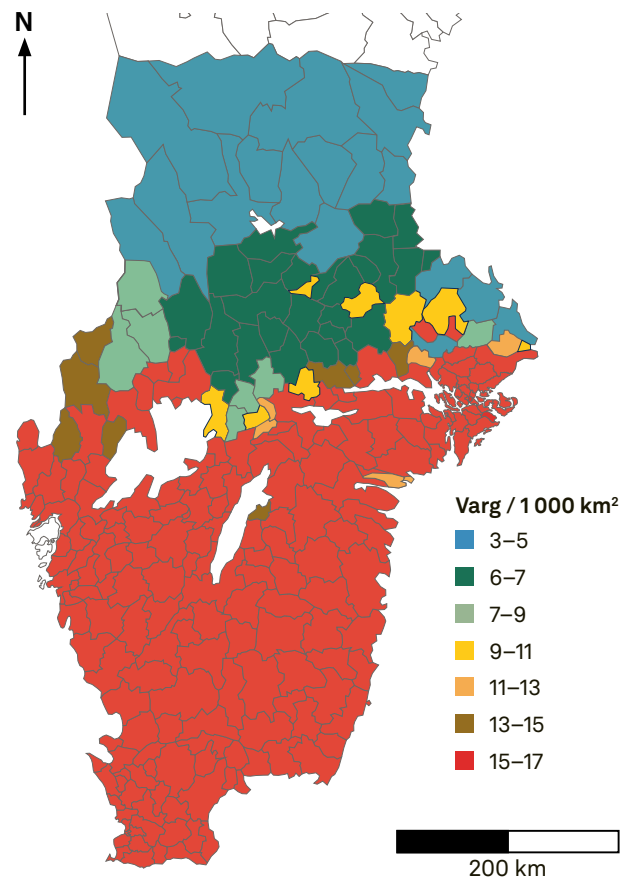
beroende av de beslut som de nationellt förvaltande myndigheterna tar i kombination med omfattningen av illegalt dödande.

Biologisk bärförmåga (K)

Ett annat sätt att värdera de biologiska förutsättningarna för varg i Skandinavien är att beräkna den biologiska bärförmågan (K). Den kan sammanfattas som hur många vargrevir och antal vargar som vargpopulationen skulle kunna öka till om man helt avstod från både legal jakt och att det inte sker något illegalt dödande under en längre period, till exempel 10-15 år. Preliminära beräkningar för vargens nuvarande reproduktionsområde, varg-zonen i Norge och söder om renskötselområdet i Sverige, och som bygger både på mängden vilda bytesdjur, revirens storlek och omfattning av biologiskt lämpliga områden, tyder på att populationen skulle kunna växa till i storleksordningen 2000 till 3000 individer. I denna högst hypotetiska situation skulle möjligheterna till jakt på de klövdjurspopulationer som finns idag reduceras markant eller i vissa områden helt omöjliggöras.

Konsekvenser av vargens återetablering i södra Sverige

I en annan studie gjordes ett försök att, med hjälp av data på vargens bytesval, predationstakt och revirstorlek (Rodríguez-Recio m.fl. 2022), förut-säga effekten av vargens predation på olika arter av klövdjur vid framtida etableringar i södra Sverige. Resultaten visade att vargens återetablering i delar av södra Sverige troligen skulle ha mindre inverkan på populationstätheten av kronhjort, dovhjort och vildsvin, men att detta samtidigt skulle leda till en betydande påverkan på vargens predation på älg och rådjur och därmed även möjligheten till jakt-uttag av dessa två arter. En osäkerhetsfaktor i beräkningarna är hur vargarna kommer att välja att fördela sin predation mellan de olika bytesarterna. Pågående forskning om vargens predation i Sverige tyder på att det förekommer stora skillnader mellan olika flockar i benägenheten att välja olika klövdjursarter av bytesdjur (Zumbach 2024). Däremot finns det stöd för att det nuvarande arterna av klövdjur i södra Sverige, med betydligt högre tätheter jämfört med i den norra delen av utbredningsområdet, har potential för tre till fyra gånger högre täthet av varg. Det innebär även mindre revir-



Figur 16.1. Modellsattningar av täthet av varg uppdelat i ett nordligt och ett sydligt utbredningsområde. Uppskattat antal vargar per 1000 km² erhöles från sambandet mellan mängden av klövdjur (rådjur, kronhjort, dovhjort) och revirstorlek (Mattisson m.fl. 2013). Modifierad från Rodríguez-Recio m.fl. 2022.

storlekar jämfört med dem i de norra delarna av vargens nuvarande utbredningsområde, som vanligtvis har en till två arter (älg och rådjur) av bytesdjur (figur 16.1) (Rodríguez-Reccio m.fl. 2022).

Skygghet, habituering och aggression

I en rapport från 2021 beskriver Linnell m.fl. (2021) vargens beteende och orsakerna till s.k. habituering. I det fallet definierat habituering som tillvänjning till mänsklig närvaro. Det kan även beskrivas som den process, genom vilken djurindivider uppvisare mindre reaktion på vissa externa faktorer och därigenom lär sig att tolerera dem, inklusive ökad tolerans för närhet till människor och mänsklig påverkan. Djur med ett djärvare eller mer utforskande beteende vänjer sig sannolikt snabbare eftersom de kommer att utsättas för större exponering av mänskliga aktiviteter. Det finns en allmän uppfattning att de flesta arter av rovdjur som lever i landskap med stark påverkan av människan, har

uppnått en hög grad av habituering (Baker och Timm 2017). Till exempel visar de vargflockar i Yellowstone som är mest utsatta för mänsklig närvaro i form av trafik den största graden av tolerans mot detta (Anton m.fl. 2020). Vargar i spridningsfasen är också mer toleranta mot antropogena strukturer och den exponeringen under spridningsfasen kan göra dem mer toleranta mot dessa egenskaper som vuxna (Eriksen m.fl. 2018).

Vid studier av djurs beteende (etologi) har fem huvudgradienter av beteenden identifierats längs vilka enskilda djur befinner sig. Dessa är (1) blyghet/djärvhet, (2) utforskande/undvikande, (3) aggression, (4) socialitet och (5) aktivitet (Réale m.fl. 2007). De beteenden som har störst betydelse för studier av vargangrepp på människor är blyghet/djärvhet och utforskande/undvikande. Det är osannolikt att aggression är relaterad till predation, eftersom aggression hos arter normalt ses som ett beteende som inte är kopplat till bytesdjur. Det finns ett brett stöd i forskningen för att individer med ett djärvare eller mer utforskande beteende är de som sannolikt gynnas i antropogent dominerande landskap (Sol m.fl. 2013). I ett bevarandeperspektiv är det tydligt att olika arter, inklusive vargar, kommer att behöva de beteendemässiga egenskaper som gör att de kan leva i mänskligt modifierade och dominerade landskap.

Oavsett om det är en medfödd genetisk anpassning eller förvärvad erfarenhet, så kommer en hög grad av tillvänjning sannolikt att göra att enskilda vargar kommer i närmare kontakt med människor och mänskliga objekt som tätorter och vägar. Tillsammans medför detta en ökad risk för konflikter, inklusive risken för vargangrepp mot människor. Men även om vargar kan tolerera att befinna sig i människodominerade landskap och att regelbundet utsättas för mänsklig störning, innebär inte detta att de automatiskt utgör en fara för människor. Snarare är dessa egenskaper en nödvändighet för överlevnad i en antropogen miljö. De situationer som är mer oroande är de där vargar (1) börjar visa tolerans för människors närhet, d.v.s. inom 30-50 m, (2) börjar närma sig människor, och (3) när de börjar associera människor med mat. Inte heller dessa situationer innebär automatiskt att vargar kommer att angripa men det är de omständigheter som flera dokumenterade angrepp är kopplade till i andra länder (Linnell m.fl. 2021).

Dokumenterade vargangrepp vid möte med människa

I samma rapport (Linnell m.fl. 2021) görs en sammanfattning av antalet rapporterade angrepp av varg på människor efter genomgång av ett stort antal internationella publikationer och mediarapporter för perioden 2002 till 2020. Författarna bedömde att täckningen av rapporter för Europa och Nordamerika var hög, men att man för resten av Eurasien i bästa fall återfunnit endast ett urval av händelser, särskilt för perioden efter 2015. Man identifierade 491 relativt tillförlitliga fall av angrepp som involverade människor. Av dessa var 67 s.k. predationsattacker (varav nio dödliga), 382 angrepp av rabiessmittade vargar (varav 14 dödliga) och 42 bedömdes vara provocerade/defensiva angrepp (varav tre dödliga). Angreppen skedde i Kanada, USA, Kroatien, Polen, Italien, Iran, Irak, Israel, Indien, Kirgizistan, Turkiet, Kazakstan, Ukraina, Belarus, Moldavien, Ryssland, Mongoliet, Armenien, Azerbajdzjan, Tadzjikistan och Saudiarabien. Dessutom fann man ett nästan lika stort antal fall som man inte kunde inkludera på grund av bristande dokumentation samt fall som man tydligt kunde avfärda baserat på bevis, till exempel där angreppen hade orsakats av hund.

Den geografiska fördelningen av angrepp från rabiesvargar följde fördelningen av rabiesfall hos andra vilda arter och människor. Just därför representerar denna typ av angrepp en mycket låg risk i Europa på grund av en stark minskning av sjukdomen på vilda djur under de senaste decennierna. Predationsattacker hade olika orsaksförklaringar. Vissa geografiska ansamlingar av angrepp, som de från t.ex. västra Iran, verkade vara kopplade till områden med låg täthet av vilda bytesdjur, hög täthet av människor som lever under dåliga socio-ekonomiska förhållanden och där tamdjur var vargarnas huvudsakliga byte. Ett enda fall verkade bero på en skadad och sjuk varg. En rad andra fall var dock förknippade med situationer där vargar hade uppvisat ett oskyggt beteende och hade använt mänskliga födokällor under tiden före angreppen. Sådana fall representerar en nära parallell till de riskfaktorer som är kända från andra stora hunddjur, som prärievargar i Nordamerika och dingos i Australien. Slutligen involverade ett enda och väldokumenterat dödligt angrepp från en grupp friska vargar i ett område utan tidigare historia

av oskygga vargar (Alaska), eller födoinslag med koppling till människan. Samtidigt som man bör vara medveten om de potentiella riskerna med varg nära människan, är det också viktigt att sätta detta i ett större perspektiv. I Europa och Nordamerika fanns det bevis för elva vargangrepp, varav två (båda i Nordamerika) var dödliga, under en period av 18 år. Med tanke på att det finns närmare 60 000 vargar i Nordamerika och fler än 20 000 i Europa (Di Bernardi m.fl. 2025), som alla delar utrymme med hundratal miljoner människor, är det uppenbart att riskerna förknippade med ett vargangrepp är mycket låg, och inte kan beräknas med någon större säkerhet.

Störningsförsök på sändarförsedda vargar i Skandinavien

Resultaten från första 21 experimentella störningsförsöken på sändarförsedda vargar i Skandinavien har sammanställts av Versluijs m.fl. (2022). Störningsförsöken genomfördes på sju olika vargar i fyra olika revir, och de var utrustade med GPS-halsband med syfte att undersöka deras reaktioner på närkontakt med människor (Eriksen m.fl. 2022, Versluijs m.fl. 2022). Baserat på vargarnas GPS-positioner, genomfördes försöken endast när vargarna var stationära vid en viloplats som kunde identifieras strax före försökets början. GPS-sändaren programmerades för att positionera med tio-minuters intervall under en period av fyra timmar innan starten på försöket för att definiera hur närmandet skulle ske. Försökspersonen började närma sig vargen från ett minimumavstånd på 1000 meter från vargens position och passerade ca. 50 meter från vargen, för att därefter fortsätta gå i ytterligare minst 500 meter. Försökspersonen gick så rakt som möjligt och följde inte befintliga vägar eller stigar. Under perioden för närmandet användes en-minuts positioneringsintervall, vilket gjorde det möjligt att registrera vargens flyktbeteende med hög precision. Försökspersonens position loggades varje sekund med hjälp av en handhållen GPS-enhet.

I huvuddelen (18 av 21) av försöken uppvisade vargarna en flyktrespons och de flesta gjorde det innan försökspersonen nådde passeringspunkten d.v.s. platsen för det kortaste avståndet mellan vargen och försökspersonen. När vargen flydde var avstånden till försökspersonen i genomsnitt 132 m (45-377 m). I tre fall flydde inte vargen från platsen,

utan stannade kvar utan att observeras eller höras av försökspersonen. När vargarna befann sig i vindriktningen från försökspersonen, flydde de när försökspersonen var på betydligt större avstånd än i motvind. Det kunde inte bekräftas att om vargen gjorde en tidig upptäckt av försökspersonen skulle det resultera i mindre intensiv flykt. I de försök där vargen hade sin viloplats i mer slutna vegetations typer, var den även på ett kortare avstånd till försökspersonen innan den flydde från platsen. Alternativt så stannade den kvar vilket tyder på att den kan ha upplevt mindre risk för upptäckt när den hade gott skydd. I motsats till förväntad respons, var de efterföljande platserna där vargen återigen blev stationär efter störningen, mindre slutna med större horisontell synlighet än vargarnas ursprungliga viloplats. Även om det begränsade antalet försök och antalet vargar i denna första analys inte tillåter några större generaliseringar, illustrerar studien ändå hur standardiserade försök med högupplösta GPS-data från sändarförsedda vargar kan användas för att beskriva deras reaktion på en liten rumslig skala. Denna metod kan även tillämpas på större rumsliga skalor för att jämföra vargars flyktbeteende både inom och mellan populationer och över gradienter av mänsklig påverkan och därmed öka kunskapen om vargars beteende gentemot människor i stora delar av deras utbredningsområde.

Hybridisering mellan varg och hund

Det har under många år florerat rykten och påståenden om de skandinaviska vargarnas ursprung med avseende på hybridisering och introgression (en process där gener överförs från en art till en annan genom hybridisering och upprepade tillbakakorsning). I detta fall innebär introgression inblandning av gener från hund i den skandinaviska vargpopulationen. Vi har i nuläget (2025) mycket god genetisk information om den skandinaviska vargpopulationen genom att det sedan 1983, då den nuvarande populationen grundades, har identifierats DNA-profiler från över 3200 individer och ett släktträd har rekonstruerats (se kapitel 5). Med hjälp av denna information kan vi dra slutsatsen att ingen introgression av hund har skett sedan återetableringen av varg i Skandinavien. De vargar som grundade populationen och de som invandrat

efter 1983 har inte heller uppvisat spår av hybridisering. Kunskapsläget om den skandinaviska vargpopulationen och kända fall av hybridisering samt det genetiska ursprunget för de vargar som grundat populationen är omfattande. Sedan vargens återetablering på den skandinaviska halvön, har två fall av hybridisering mellan en vargtik och en hanhund dokumenterats. Det första skedde i Norge 1999 och resultat från DNA-analysen från valparna har publicerats i en vetenskaplig tidskrift (Vila m.fl. 2003a). Tre av de fem hybridavkommorna avlivades (Aronson m.fl. 2000). De två resterande hybriderna har inte påträffats igen under de följande 25 årens inventeringar och DNA-analyser. Det andra fallet med hybridvalpar mellan en vargtik och en hanhund inträffade i det s.k. Biereviret i Södermanlands län 2017 (se även kapitel 2). Det är den första kullen med vilda hybridvalpar som bekräftats i Sverige. Hela flocken med sex hybridvalpar och två vuxna skandinaviska vargar (mor och styvfar) avlivades vid skyddsjakt mellan november 2017 och januari 2018. Släkträdets och DNA-analyser av reproducerande vargar och deras avkommor har efter detta inte visat några ytterligare fall av hybridisering mellan varg och hund i den skandinaviska populationen.

I en studie av mer än 200 vargar och 100 hundar från Sverige, Norge och Finland kartlade man hela arvsmassan på förekomsten av enskilda gener (Smeds m.fl. 2020). Resultaten visade att vargar och hundar var genetiskt väl separerade och att ingen introgression hade skett. Vidare fann man att vargar och hundar hade <1 % gemensamt genetiskt ursprung som sannolikt inte härstammade från nutida hybridiseringar. Man kunde även konstatera att det i Finland återfanns individer med skandinaviskt ursprung, vilket visar att det förutom en invandring från Finland/Ryssland till Skandinavien, även sker en spridning av individer från Skandinavien till Finland.

I Europa har enstaka hybrider mellan varg och hund identifierats med genetiska markörer i Lettland (Andersone m.fl. 2002). Baserat på omfattande studier av vargars arvs massa har man funnit i genomsnitt högre inblandning av hund i östeuropeiska (2,7 %) än i både östasiatiska (0,3 %) och nordamerikanska (0,5 %) vargpopulationer (Pilot m.fl. 2021). Några fall finns rapporterade från bland annat Bulgarien (Randi m.fl. 2000), Italien (Verardi m.fl. 2006) och på Iberiska halvön (Vila and Wayne 1999, Godinho m.fl. 2011). I en studie



FOTO: Länsstyrelsen i Södermanlands län-viltkamera

publicerad 2023 från ryska Karelen fann man att fem av 35 (14 %) skjutna vargar uppvisade en genetisk introgression av hundgener (Tirronen och Kuznetsova 2023). Det finns idag begränsad kunskap om huruvida sådana sällsynta fall av hybridisering med hund faktiskt påverkar vilda vargpopulationers livskraft, morfologi och individers beteende (Lescureux och Linnell 2014).

Skador på tamdjur och hundar

(Källa: Rovbase och Viltskadecenter 2026)

Boskapsskötsel i Norge och Sverige skiljer sig framförallt åt genom att sommarbete med frigående får och nötkreatur i skogar och fjäll, är mycket mer utbrett i Norge. Varje år skickas nästan två miljoner får och över 200 000 nötkreatur på frigående bete och denna form av jordbruk är utbredd i hela landet, med undantag för i vargzone, där all fårbetning sker innanför stängsel. I Sverige hålls boskapen mestadels på inhägnade betesmarker, även om det i vissa regioner finns områden med fäbodbruk med totalt ca. 3000 djur som kan ströva fritt i skogar och på ängar (www.fabod.se). Det finns totalt cirka 380 000 får i Sverige där merparten hålls inhägnade (www.faravelsforbundet.se).

Det är främst får som angrips av varg i Sverige och Norge (figur 16.2a och 16.3a). Antalet vargangripna får i Sverige under perioden 2003 till 2025 är ca. 400-600 stycken per år (figur 16.2c och 16.3c). Angrepp av varg på nötkreatur är relativt ovanligt i båda länderna. I Sverige var det 230 under perioden 2003-2025. Antalet angrepp på nötkreatur är i genomsnitt ungefär 3 % av det totala antalet dokumenterade angrepp på tamdjur och hundar i Sverige och 0,3 % i Norge (figur 16.2a och 16.3a). Mörkertalet bedöms dock stort i Norge, eftersom en stor del av tamdjuren går på fritt skogs- och fäbodbete och det utbetalas årligen en ersättning som är ca. tre gånger så stor som det dokumenterade antalet angripna får som finns i databasen Rovbase. Tamdjur på fritt skogs- och fäbodbete skiljer sig från konventionell djurhållning med hägn då djuren löper större risk att angripas av varg.

Varg dominerar stort vad gäller rovdjursangrepp på hundar (främst jakthundar i jaktsituationer) men där hunden när den angrips inte använts vid jakt på varg. Under perioden 2003 till 2025 varierade antalet vargangripna hundar mellan 8 och 51 per år

i Sverige och mellan 1 och 13 i Norge. Variationen kan bland annat bero på faktorer som påverkar antalet jaktdagar med hund, som till exempel väder och snödjup under jaktsäsongen. Sedan 2009 har trenden över antalet angripna hundar i Sverige minskat. Under åren 2020-2024 har i genomsnitt 21 hundar angripits varje år varav ca 10 dödas och resten skadats. Det är oklart hur antalet hundar i Sverige har förändrats under samma period.

Rovdjursangrepp på hästar är mycket ovanligt och under perioden 2003 till 2025 finns totalt 10 bekräftade angrepp i Sverige och ett i Norge. De hästar som angrips tillhör främst små raser som shetlandspionny och mini-shetlandspionny.

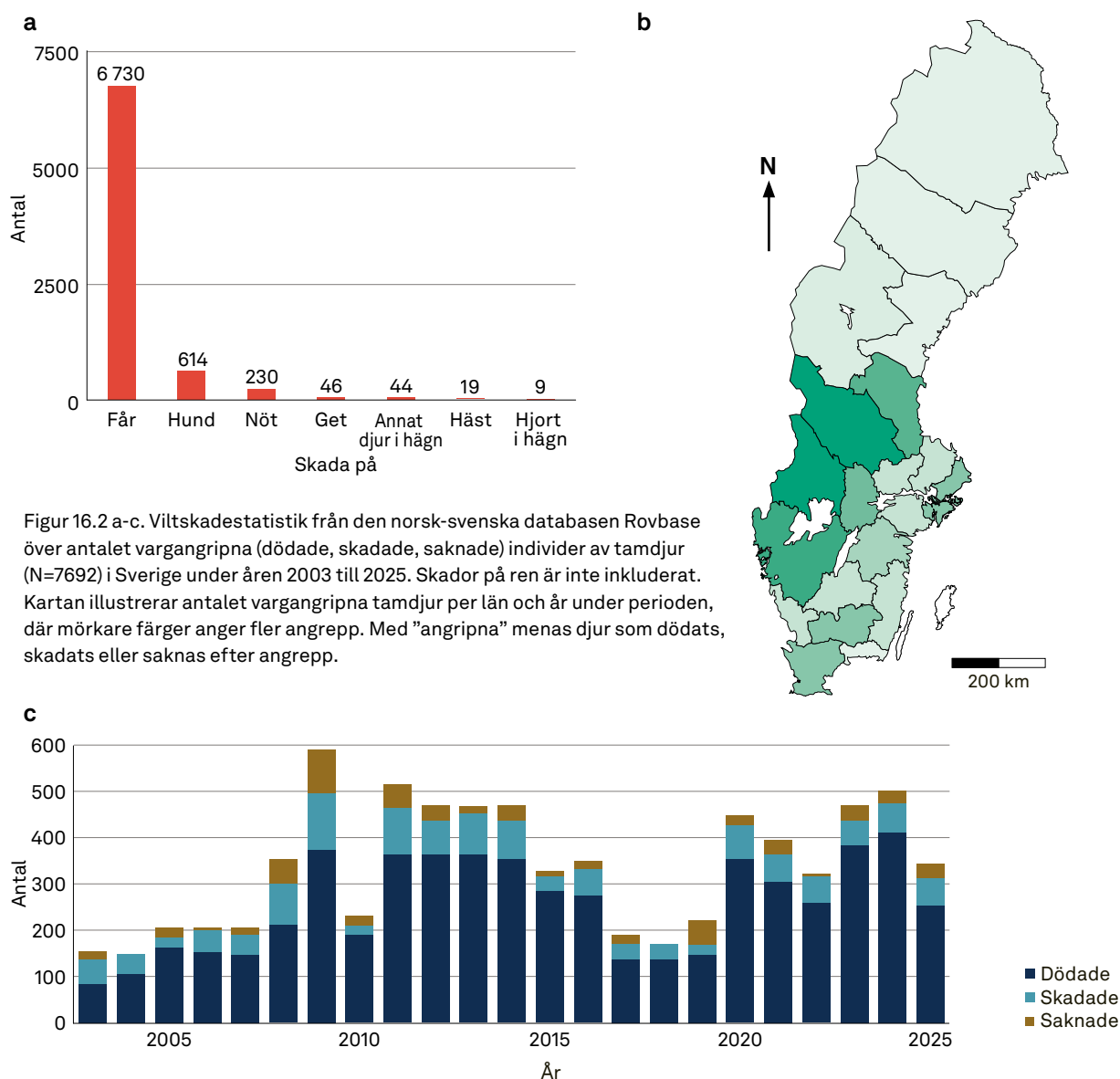
Renar betar fritt och rör sig över stora områden i fjäll och skog och 40-50 % av Sveriges landyta beräknas betas av ren. Eftersom det inte är möjligt att hitta alla kadaverrester finns inga dokumenterade siffror på hur många renar som dödas eller skadas av varg i Sverige. I Norge betalades det ut ersättning för 250 rovdjursdödade renar för året 2023/24.

I Sverige utgår årligen en ersättning till den berörda samebyn för dokumenterad vargförekomst (länsstyrelsernas dokumentation). Ersättningen bygger bland annat på beräkningar av hur många renar en varg/vargflock konsumerar.

Antalet tamdjur som dödas, skadas eller saknas efter ett vargangrepp varierar och beror bland annat på hur många tamdjur som fanns på platsen, typ och storlek på inhägnaden, och om vargen/vargarna tog sig igenom inhägnaden vid angreppstillfället eller ej. I Sverige angriper varg i genomsnitt ca. fem får per tillfälle men vid angrepp på nötkreatur är det sällan mer än ett djur som angrips.

Analys av rovdjursrelaterade förluster av tamdjur på organiserat skogsbete i Norge

En analys av data från organiserat bete i Norge (Mayer m.fl. 2025) visar att den årliga förlusten av får per besättning oavsett orsak var $5,3 \pm 3,8$ % (medelvärde $\pm$ standardavvikelse) och förlusten av får ökade med ökande täthet av järv eller björn och var högre i lägre belägna områden och i brantare terräng. Den årliga förlusten av nötkreatur var 8,5 gånger lägre ($0,6 \pm 2,6$ %) än för får och var inte beroende av rovdjurstätheten, men var större i områden med hög täthet av fästingar, i brant terräng och i lägre belägna områden.

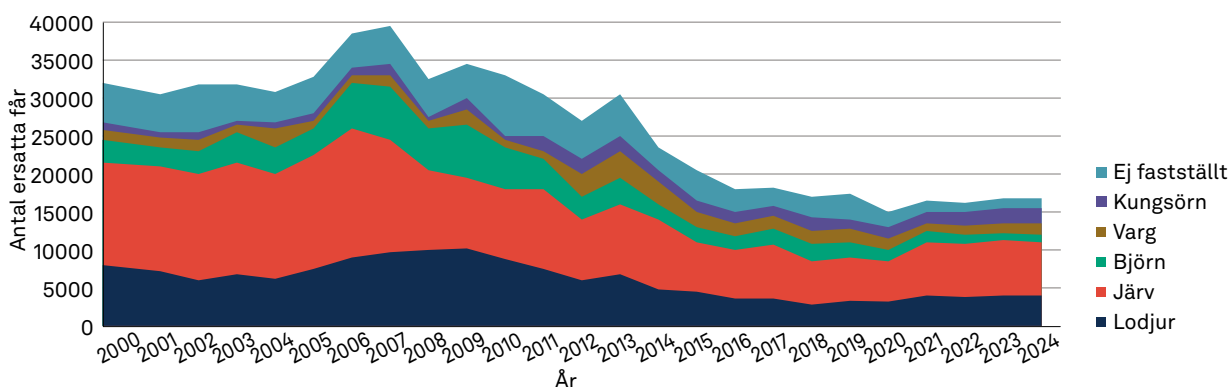
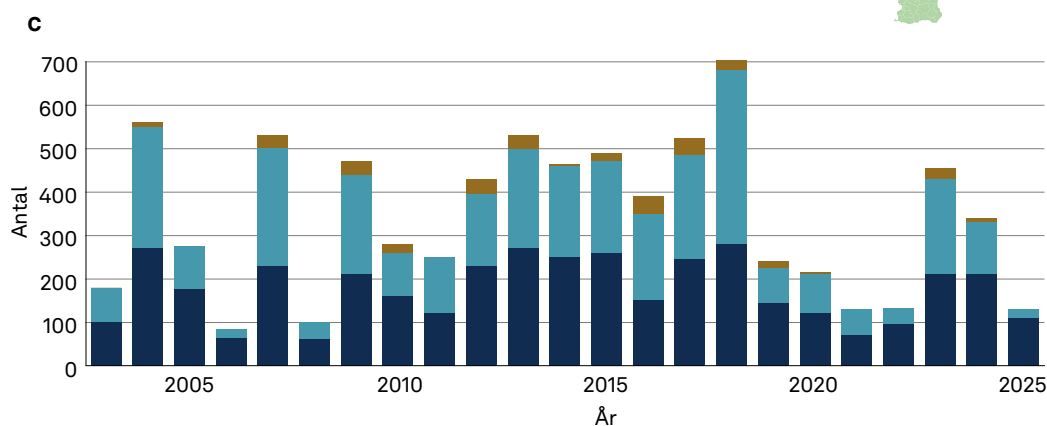
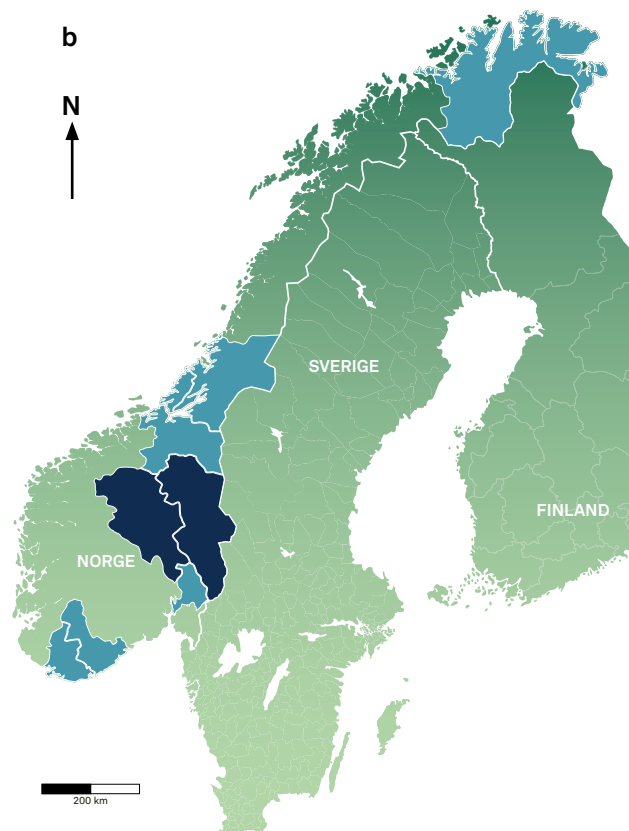
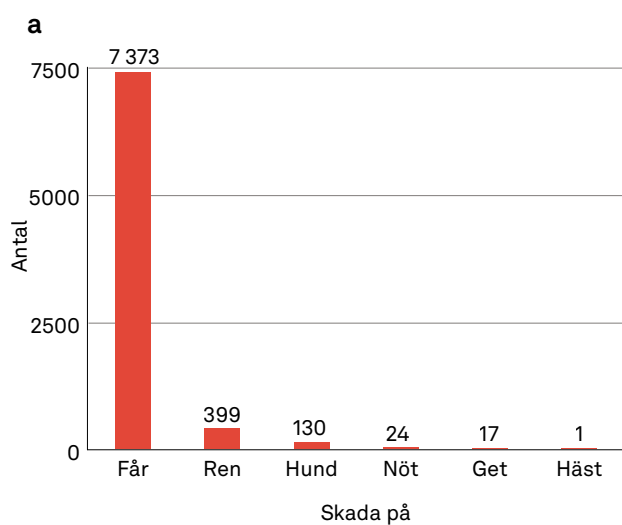


Figur 16.2 a-c. Viltskadestatistik från den norsk-svenska databasen Rovbase över antalet vargangripna (dödade, skadade, saknade) individer av tamdjur (N=7692) i Sverige under åren 2003 till 2025. Skador på ren är inte inkluderat. Kartan illustrerar antalet vargangripna tamdjur per län och år under perioden, där mörkare färger anger fler angrepp. Med "angripna" menas djur som dödade, skadats eller saknas efter angrepp.

I Norge har ersättning för antalet får till följd av rovdjursangrepp halverats sedan det största förluståret 2007 (figur 16.4) och har under senare år varit ca. 17 000 tackor och lamm. De största skadorna orsakas av järv och lodjur. Under perioden 2000 till 2024, har predation av varg utgjort i genomsnitt 6,5 % av ersättningen för antalet får som tagits av rovdjur (min – max: 0,4 %-15,4 %). Antalsmässigt har ersättning betalats ut för i genomsnitt 1516 får per år som tagits av varg under perioden, men antalet har varierat stort mellan

åren (min – max: 173-3447). I de flesta fall där får angripits av varg har det inträffat utanför vargzonen och orsakats av ensamma vargar på vandring, oftast med ursprung från revir i Sverige (Wabakken m.fl. 2017).

Under perioden 1988 till 2021 har totalt 90 nötkreatur registrerats som säkert eller sannolikt angripna av rovdjur, varav 36 angripna av varg, 32 av björn och de återstående 22 av lodjur, järv, kungsörn eller okänt rovdjur (Mayer m.fl. 2025).



Figur 16.3 a-c. Viltskadestatistik från den norsk-svenska databasen Rovbase över det dokumenterade antalet angripna individer (N=7944) av varg på olika arter av tamdjur och djur i Norge under åren 2003 till 2025. Kartan illustrerar antalet vargangripna tamdjur per fylke och år under perioden, där mörkare färger anger fler angrepp. Med "angripna" menas djur som dödats, skadats eller saknas efter angrepp.

Försök med djur i hägn

Stängsling är en viktig åtgärd för att minska antalet vargangrepp på får, särskilt i områden med etablerade vargrevir. Inom den norska vargzonen har rovdjursavvisande, elektriska stängsel satts upp runt två stora öppna områden bestående av skog och myr. Trots det registrerades viss förlust av får till rovdjur innanför stängslen och en del av dessa förluster orsakades av varg (www.rovbase.se). Stängslen visade sig dock till viss del vara en fysisk barriär för älgar (Forti m.fl. 2024), vilket ledde till lägre älgtäthet innanför än utanför stängslen på vintern. På sommaren var dock älgtätheten densamma eller något högre innanför än utanför stängslen och en möjlig förklaring är att älgkor kalvar innanför stängslen för att skydda kalven från rovdjursangrepp. Den förklaringen baseras på observationer från viltkameror uppsatta längs ett av stängslen. De visade att älgkorna lämnade sina kalvar innanför stängslet medan de själva betade utanför.

Nötkreatur löper mindre risk att angripas av varg och björn än får i områden som hyser både varg och björn (Zimmermann m.fl. 2003) och inom den norska vargzonen finns det frigående nötkreatur på öppna betesmarker. Förlusten är relativt liten,

men vissa lantbrukare upplever att nötkreatur kan skrämmas av rovdjur (Dyngeland under bearbetn.), vilket kan påverka tamdjurens välbefinnande och tillväxt, samt vara en känslomässig belastning för ägaren. Niccolai (2025) registrerade nötkreaturens beteendemässiga och fysiologiska reaktioner på olika stimuli under kontrollerade förhållanden i hägn genom att använda en fjärrstyrd vagn med en uppstoppad björn eller varg, i kombination med lukt. Samma typ av försök, men med en tom vagn resulterade i att djuren visade nyfikenhet utan tecken på rädsla. De flydde dock omedelbart när de exponerades för en vagn med björn, men stannade så småningom för att utforska mer. När de exponerades för vagnen med varg var nötkreatur av rasen Charolais alerta, med både upprepad flykt och närmande, medan Herefordrasen var lugnare och mer utforskande. Generellt tog det längre tid för djuren att återgå till normalt beteende efter rovdjursförsöken än efter försöken med kontrollgruppen. Denna tid var längre för Charolais-djuren än för Hereford-djuren. Studien fann inga starka indikationer på att hjärtfrekvensen var högre på nötdjuren under rovdjursförsöken, än under försöken med kontrollgruppen. 🐾



Kapitel 17. Forskningsbehov

Sammanfattning

- Sedan 1999 har detaljerad forskning om vargens ekologi och genetik bedrivits, vilket har gett en god vetenskaplig grund för förvaltningen av varg i både Sverige och Norge. Forskningsresultaten har också bidragit till en ökad kunskap om varg och dess skyddsstatus i ett Europeiskt perspektiv.
- Traditionell fångst av varg med helikopter har begränsningar och nya metoder, som till exempel bygger på drönare, behöver utvecklas för att förbättra märkningsprocessen. Framtida forskning bör särskilt undersöka olika typer av dödlighet och om sändarförsedda individer är representativa för populationen.
- Forskning om vargens interaktioner med andra stora rovdjur som lodjur och järv har hittills varit begränsad men är viktig för att förstå ekosystemets dynamik. Det finns behov av att fortsätta samla in data på arternas täthet, utbredning och demografi för att förstå vargens påverkan på andra arter än bytesdjur i ekosystemet.
- Även interaktioner mellan olika vargflockar är av intresse för att bland annat studera frekvensen av inomartsstrider och i vilken omfattning som leder till dödlighet.
- Vargens predation påverkar älgpopulationen och dess struktur men kunskapen behöver utvecklas till att omfatta vargens effekter även vid klimatförändringar och i närvaro av andra klövviltarter.
- Virtuella stängselsystem och nya typer av GPS-halsband med olika tillvalsfunktioner kan ge viktig information för att minska konflikter mellan varg och människa, exempelvis för att skydda tamdjur.
- Studier av vargpopulationens genetik, inavel och släktskap bör fortsätta och utvecklas vidare, till exempel genom helgenomsekvensering.
- Forskningen understryker behovet av långsiktiga, individbaserade, kvalitativa studier och samordning mellan olika rovdjursprojekt för att förbättra förståelsen och förvaltningen av dessa arter i Skandinavien.

Den forskning som finansieras av Viltvårdsfonden har gett banbrytande vetenskapliga resultat. Detta konstateras i den internationella utvärderingen av Sæther m.fl. (2019), som också bedömer att forskningen ger en utmärkt grund för ett evidensbaserat förvaltningssystem för många vilda arter som har betydande ekologisk påverkan och/eller är av stort allmänt intresse i Sverige. Samtliga områden inom viltforskning har gett högkvalitativa vetenskapliga resultat med hög relevans för samhället och utvärderingen drog slutsatsen att ”det är av yttersta vikt att finansieringen bibehålls för Naturvårdsverkets vetenskapliga kommitté för viltforskning som en arena för öppen konkurrens mellan olika forskningsprojekt baserad på vetenskaplig kvalitet och relevans” (Lundvall m.fl. 2020).

Speciellt den svenska forskningen på stora rovdjur bedömdes i den internationella utvärderingen

av Sæther m.fl. (2019) ha en stor vetenskaplig inverkan långt bortom rovdjursforskningens område. Detta kan exemplifieras av det faktum att citeringspoängen för den rovdjursforskning som finansierats av Viltvårdsfonden var den högsta som registrerats för något av de ämnesområden som inkluderades i den citeringsanalys som utfördes av Sandström (2018). Dessa forskare citerades i genomsnitt betydligt mer än den genomsnittliga internationella rovdjursforskaren. Svenska forskare som arbetar med stora rovdjur är välciterade även inom hela området populationsekologi.

Sedan vargforskningsprojektets start i slutet av 1990-talet i Sverige och bildandet av det svensk-norska forskningssamarbetet SKANDULV år 2000 har en stor mängd data samlats in och analyserats. Dessa data har bidragit till en mycket detaljerad kunskap om den skandinaviska vargpopulationens

numerär, genetik och ekologi sedan dess återetablering i början av 1980-talet. Denna samlade kunskap har i sin tur legat till grund för ett stort antal vetenskapliga och populära publikationer (se kapitel 1). Kunskapen har även förmedlats och fungerat som viktigt stöd i förvaltningen av vargpopulationen bland annat genom produktion av ett större antal rapporter producerade på uppdrag av de nationella förvaltningsmyndigheterna Naturvårdsverket i Sverige och Miljødirektoratet i Norge.

Det finns få vilda populationer av stora rovdjur i världen med en sådan detaljerad och lång tidsserie av data motsvarande den som har erhållits från den skandinaviska vargpopulationen. Längre tidsserier av data från vilda populationer har visat sig mycket viktiga för förståelsen av de förändringar som sker i täthet och utbredning och de mekanismer som styr olika ekologiska processer. Ett flertal vetenskapliga studier har visat på vikten av långsiktiga, tidsmässiga program för att förbättra förståelsen och utförandet av prognoser som utgör ett viktigt stöd för olika typer förvaltningsåtgärder (Clutton-Brock och Scheldon 2010, Paolinelli Reis m.fl. 2024, Giron-Nava m.fl. 2017).

Vår bedömning är att det även i framtiden kommer att finnas ett stort behov av vetenskapligt baserad kunskap om den skandinaviska vargpopulationen som kan utgöra ett stöd för viltförvaltningen på både internationell, nationell och regional nivå. De övergripande målen med den framtida forskningen på varg kommer därför även fortsättningsvis att vara långsiktiga studier av vargpopulationens utveckling (demografi och genetik), dess påverkan på bytespopulationer, interaktioner med andra arter och påverkan på ekosystemet. En förutsättning för att kunna genomföra detta är att det finns någon form av basverksamhet som säkerställer att forskning kan genomföras även i framtiden.

Individstudier

En viktig metod i genererandet av långsiktiga tidsserier för olika typer av data är att fortsätta att följa ett antal individer över tid genom att förse dessa med sändare av olika typer och funktion. Detta skapar möjligheter att följa individer med hög tidsmässig och rumslig upplösning över ett flertal olika stadier i livet vilket är en viktig förutsättning för att kunna besvara ett antal olika ekologiska frågeställningar. Sändarförsedda vargar kan till

exempel ge information om dödlighet, dödsorsaker, områdesutnyttjande, predationsmönster, reproduktion, habitatval, spridningsmönster och interaktioner med människor och andra arter.

Ett exempel på ett av viltförvaltningen prioriterat kunskapsbehov är att få bättre kunskap om olika typer av demografiska faktorer i populationen. Vi vet från tidigare studier att den årliga dödligheten i populationen är hög (ca. 40 %) men det finns en viss osäkerhet hur denna dödlighet fördelas mellan olika orsaker, inte minst omfattningen av illegalt dödande. Denna dödlighet, dess fördelning mellan olika orsaker, och dess eventuella förändring över tid är idag den faktor som till stor del styr populationens utveckling och utbredning.

Ett annat exempel är att det nu pågår en utveckling av olika typer av sändare för att identifiera olika typer av grundläggande beteenden hos vargar baserat på olika typer av aktivitetsdata som erhålls från sändarna. Resultaten kan i sin tur användas för att, i relation till olika aktiviteter i reviret, skatta predationstillfällen och energiförbrukning hos dessa individer.

Utöver detta kan sändarförsedda individer användas för att validera resultat, t.ex. från länsstyrelsernas årliga varginventering som baseras på dels snöspårning, viltkameror och dels på genetiska analyser av icke-invasiva prover. Det finns idag också sändare som är utrustade med sensorer för upptagning av både ljud- och kortare filminspelningar. Den fortsatta tekniska utvecklingen av olika typer av sändare har stor potential att möjliggöra beteendestudier som hittills inte varit möjliga att genomföra på grund av den slutna skogsterräng som är vanlig i Skandinavien.

Representativitet av sändarförsedda individer

Preliminära resultat från forskningen inom SKANDULV, liksom från forskning på järv i Skandinavien, tyder på att sändarförsedda individer, under vissa förhållanden och i vissa områden, inte är representativa för populationen i sin helhet när det gäller skattning av dödlighet (se kapitel 10). Sannolikheten att en varg når reproduktiv ålder och får valpar är högre för vargar som försetts med sändare redan som valpar i födelsereviret. Framtida forskning bör därför undersöka konsekvenserna av att förse vargar med halsband, både under tidiga år och senare i livet. Det kan göras genom en riktad

studie där man jämför dödlighet och reproduktion hos halsbandsbärande individer med den icke-halsbandsbärande delen av populationen utifrån DNA-prover insamlade under den årliga inventeringen och genom individbestämning från DNA.

Alternativa fångstmetoder för märkning med sändare

Hittills har fångst av varg med hjälp av helikopter varit den enda metoden som använts i Skandinavien. En begränsning med metoden är att den är beroende av goda snöförhållanden för att man ska kunna spåra och söva vargarna genom att skjuta bedövningspil från helikopter. Det har medfört att fångst under vissa år och i vissa områden inte varit möjligt och att färre vargar därmed har försetts med sändare än vad som har varit önskvärt, både ur ett forsknings- och förvaltningsperspektiv. På grund av behovet av god snötillgång blir till exempel märkning med sändare i realiteten begränsad till norra delen av Svealand och i Norrland och på motsvarande breddgrader i Norge. Det finns därför ett behov av att utveckla alternativa metoder för fångst.

För vargar som är försedda med fungerande sändare och som är aktuella för om-märkning, d.v.s. att byta ut sändaren mot en ny, finns till exempel möjligheter att genomföra detta från marken genom ansmygning. Denna metod behöver testas och utvecklas vidare. En annan metod, som används på större däggdjur i Afrika, är sövning med hjälp av drönare. Drönaren är där utvecklad för att på pilotens kommando kunna skjuta en bedövningspil på det aktuella djuret inom ett visst avstånd. Även denna metod har potential att kunna användas på större däggdjur, inklusive varg, i Skandinavien. Även en fast monterad modul på marken innehållande kamera med tillhörande bedövningsgevär som kan styras (sikta) och avfyras fjärrstyrt, skulle kunna vara ett alternativ att prova vid specifika platser där det är hög sannolikhet för besök av varg.

Oavsett vilken metod som används för att söva vargar är det alltid angeläget att förfina sövningsmetoderna och också att utprova alternativa preparat och doser. Det sistnämnda kommer att påbörjas under 2026 i samarbete mellan SKANDULV och djursförsöksansvarig person vid SLU. Men det kommer också att kräva en utvärdering av tidigare sövningar under en längre tidsperiod, sannolikt flera år.

Interaktioner mellan vargflockar i angränsande revir

I Skandinavien finns det begränsad kunskap om typen och intensiteten av interaktioner mellan vargflockar i angränsande revir och om graden av aggressivitet mellan vargar i olika revir. Vargars territorialitet styrs i första hand av behovet att säkra födotillgång och minska konkurrens mellan individer. Reviren upprätthålls genom markering, ylande och patrullering, vilket bidrar till att begränsa direkta konflikter. Revirens storlek varierar kraftigt beroende på bytesdjurstäthet och ekologiska förhållanden som latitud och områdets höjdläge.

Långsiktig forskning från andra system, särskilt Yellowstone nationalpark i Nordamerika, utgör viktig jämförelsegrund för skandinavisk forskning på varg. Där leder hög täthet av vargflockar och god tillgång på bytesdjur till frekventa revirinteraktioner och aggressiva möten, särskilt under parningsperioden. Detta skiljer sig från situationen i Skandinavien, där reviren generellt ligger glesare och där landskapet i hög grad präglas av mänsklig påverkan och av ett annat förvaltningssystem än i Nordamerikas olika delstater. Även om vargar är starkt revirhävande så förekommer visst överlapp mellan angränsande revir, särskilt i områden med hög bytesdjurstäthet. Detta väcker frågor om hur ekologiska och mänskliga faktorer som täthet av vargrevir och bytesdjur påverkar graden av överlapp mellan olika revir och interaktioner mellan flockar i populationer med låg täthet. Detta har i sin tur konsekvenser för länsstyrelsernas årliga inventeringar av varg genom möjligheten att särskilja olika flockar.

Få direkta revirkonflikter har observerats i Skandinavien, antingen för att de är ovanliga eller för att de är svårare att dokumentera på grund av låg vargtäthet och begränsade möjligheter till observationer i skogslandskapet. Det finns behov av fördjupad kunskap om interaktioner mellan angränsande vargrevir eftersom detta har visat sig utgöra en viktig källa till dödlighet i andra populationer. Ur förvaltningens perspektiv är det viktigt för att fastställa hur ofta detta sker i relation till andra kända dödsorsaker och s.k. försvinnanden i populationen. Detta kan bäst studeras genom att radiomärka individer från flera revir som gränsar till varandra, vilket möjliggör analyser av rumslig och tidsmässig närhet mellan flockar. Med hjälp

av s.k. proximity-baserade sändare som känner av registrerar närvaron av en annan sändarförsedd individ kan direkta möten och potentiella konfrontationer identifieras, inte bara mellan olika vargar, utan även mellan varg och andra arter av stora rovdjur och mellan varg och bytesdjur (t.ex. älg, kronhjort, vildsvin). Sådan kunskap skulle kunna ge bättre underlag för att bedöma i vilken omfattning revirkonflikter och dödlighet till följd av intra-specifika interaktioner förekommer i Skandinavien, samt hur dessa processer påverkas av täthet, landskapsstruktur, täthet av bytesdjur samt påverkan av/från infrastruktur som till exempel vägar och järnvägar.

Interaktioner mellan de stora rovdjuren

Det finns begränsad kunskap om hur varg och lodjur påverkar varandras habitatval och beteende, främst genom bristen på studier av sändarförsedda individer av bägge arterna i samma område. Det saknas även kunskap om hur de båda arterna påverkar en gemensam bytespopulation, främst rådjur. I syd- och mellan-Sverige kan det komma att bli en stark konkurrens om rådjuret som bytesdjur, vilket skulle innefatta predation från både varg, lodjur och rödräv. En sådan situation skulle ytterligare kompliceras av att både varg och lodjur ibland dödar rödräv. Det finns ingen sådan forskning gjord, varken i Skandinavien eller internationellt.

För varg och björn har nyligen genomförda studier visat att vargens predation på älg är lägre i områden med höga tätheter av björn, än i områden utan- eller med låga tätheter av björn. Studierna har även visat att björnar frekvent nyttjar vargslagna älgkadaver, medan det omvända är ovanligt. Det är delvis känt vad som orsakar den lägre predationstakten på älg, men inte om det även medför effekter på vargarnas överlevnad och reproduktion. Det finns även begränsad kunskap från områden med höga tätheter av både varg och björn, om hur den samlade effekten av deras predation på älg påverkar älgpopulationens täthet och struktur, vad det betyder för möjligheten till jakt på älg, samt eventuella effekter på vegetationen.

Forskningen på varg och järv i Skandinavien har främst skett i områden där de två arterna inte sam-existerar. Expansionen av deras utbredningsområden i Skandinavien har dock medfört att områdena nu överlappar varandra. Kunskapen om hur dessa

båda arter påverkar och påverkas av varandras närvaro är begränsad. Det är sannolikt så att förekomst av varg kommer att ha stor påverkan på järvens ekologi eftersom rester från vargdödade bytesdjur nyttjas av järven som födokälla. Idag saknas t.ex. kunskap om järvar i skogslandskapet kommer att ha större reproduktiv framgång och/eller lägre dödlighet inom vargrevir, jämfört med områden utan vargrevir.

Vargpredationens inverkan på älgars hälsostatus

Älgars kondition minskar i stora delar av deras utbredningsområde, vilket återspeglas i minskande slaktvikter hos både kalvar och vuxna djur. Mellan åren 2012 och 2024 har älgkalvarna minskat med 8-10 % i slaktvikt i södra halvan av Sverige. Trots ökad avskjutning för att minska älgttätheten, har denna trend fortsatt, och det antas att det finns flera täthetsberoende och oberoende mekanismer, som samverkar och som delvis direkt och indirekt kan orsakas av pågående klimatförändringar. Ett exempel kan vara att födoväxternas utveckling inte längre matchar kalvningstidpunkten, vilket innebär att kalven får mindre näringsrik mjölk i den första tillväxtfasen. Just detta har föreslagits som en förklaring till den höga kalvdödligheten hos älg på Öland. Förväntade climateffekter som fler år med extrem torka på sommaren och isbildning på vintern kan också försämra tillgången på älgbete och försämra näringsinnehållet. Det vore intressant att studera vargarnas inverkan på den lokala älgpopulationen under dessa nya förhållanden, inklusive vilka älgar den väljer som byte och hur det sedan påverkar älgarnas hälsostatus.

Vargens predation på alternativa bytesarter till älg

Predationsekologisk forskning har hittills skett inom den norra delen av vargens nuvarande utbredningsområde i norra Svealand och södra Norrland. I detta område utgör älgen det huvudsakliga bytesdjuret, medan tätheten av rådjur och andra alternativa bytesdjur är låg eller mycket låg. Från dessa områden finns goda skattningar på vargens predationsmönster på framförallt älg och rådjur. Det har skett genom att systematiskt söka av märkta vargars GPS-positioner i fält för att hitta slagna bytesdjur.

I de sydliga delarna av vargens nuvarande utbredningsområde (södra Svealand och Götaland), förekommer förutom älg även höga tätheter av rådjur, samt populationer av kronhjort, dovhjort och vildsvin. Vid etablering av varg i dessa områden krävs andra metoder än den ovan beskrivna för att studera vargens predation eftersom det i de områdena är mycket svårt att förse vargar med sändare. En nyligen utvecklad metod som bygger på DNA-analys av spillning, för att identifiera vilken typ av bytesdjur som har konsumerats, har genererat intressanta resultat om vargens diet i dessa områden. Preliminära analyser av spillning visar att de mindre arterna av klövvilt, det vill säga dovhjort, kronhjort, rådjur, vildsvin, ofta dominerar vargens diet. En svaghet med denna metod är dock att den inte direkt kan översättas till antalet konsumerade individer av respektive art per tidsenhet. Därför behövs det parallella studier inom samma vargrevir, där både GPS-metoden och DNA-analyser av spillningar används, för att beskriva fördelning av konsumerade bytesdjur och för att från analyserade spillningar skatta antalet dödade bytesdjur per tidsenhet.

Prediktiva modeller över vargarnas områdesutnyttjande i dessa sydliga mer viltrika miljöer i Sverige, tyder på att vargarnas revir kommer att vara betydligt mindre och att det därför finns en potential för att lokalt hysa större tätheter av varg. Sammantaget är det därför oklart i dagsläget hur etableringar av varg i dessa sydliga områden kommer att påverka de enskilda bytesarterna av klövdjur. Även kunskapen om vargens predation på ren i renskötselområdet i Skandinavien är begränsad till ett fåtal studier av ensamma vargar.

Andra typer av påverkan på ekosystemet

Förekomsten av stora rovdjur kan även medföra effekter på andra arter än bytesdjuren. Det gäller främst de arter som antingen drar nytta av rovdjurens predation, genom att konsumera rovdjursdödade kadaver som föda, eller arter som direkt påverkas genom ökad dödlighet. Det finns kunskap från Skandinavien om vilka arter som nyttjar vargslagna kadaver och hur ofta de besöker kadavren. Däremot är det inte känt om den potentiella födokällan påverkar reproduktion och dödlighet hos dessa asätare och i slutändan leder till en verklig förändring i tätheten av arterna. Det finns även begränsad kunskap om varg som en

dödlighetsrisk för arter som t.ex. rödräv, grävling och mård som nyttjar vargslagna kadaver. Samma sak gäller för hur förekomsten av kadaver på vissa platser kan påverka markens kemi och näringsinnehåll och i vilken utsträckning detta kan skapa s.k. hotspots med ökad förekomst av till exempel olika växter och insekter.

Människans betydelse för rovdjurens påverkan på ekosystemet

De ekologiska effekterna av stora rovdjur är beroende av människans påverkan på landskapet. Delar av den ekosystembaserade forskningen som hittills gjorts på återetablerande rovdjur har utförts i landskap med mycket liten mänsklig påverkan, vilket gör att resultaten inte är direkt överförbara till Skandinavien eller till övriga Europa. Det är sannolikt så att flertalet av mänskliga aktiviteter i landskapet, till exempel jakt på både rovdjur och klövdjur kommer att dämpa effekterna av rovdjur på andra nivåer i ekosystemet. Mänskliga aktiviteter som jakt, etablerandet av infrastruktur, brukande och betande av skog och jordbrukslandskap, måste också beaktas vid forskning om rovdjur, eftersom förändringar i markanvändning påverkar rovdjurens roll i olika ekosystem. Det finns därför goda skäl att fortsätta kunskapsinhämtningen om rovdjurens effekter på ekosystemet i Skandinavien och undersöka den relativa betydelsen av olika mänskliga aktiviteter i relation till rovdjurens inverkan på olika nivåer i ekosystemet.

Samordning av ekologiska studier

Sammanfattningsvis är studier av enskilda, sändarförsedda vargar, över längre tid viktigt för att förstå hur vargpopulationen påverkas av förändringar i livsmiljön och av populationstäthet. Det skulle även vara önskvärt med ytterligare koordinerad forskning baserat på flera sändarförsedda rovdjursarter i ett eller flera områden, där man kombinerar studier av björn, varg, lodjur, järv och älg samt mänsklig påverkan som jakt, skogsbruk och jordbruk. Den samverkan som idag sker inom ramen för projektet Viltsamverkan i brandens spår i norra Gävleborgs län kan tjäna som ett inspirerande exempel på hur det kan organiseras. På samma sätt är det önskvärt att i andra mer sydliga områden samordna telemetribaserade studier av lodjur, rödräv, varg, rådjur, dovhjort, kronhjort och vildsvin

med människans påverkan genom jakt, skogsbruk och jordbruk. Mer kunskap till stöd för flerartsförvaltning vid såväl Naturvårdsverket som länsstyrelserna är angeläget.

Genetik, släktskap och inavelseffekter

Studier av den skandinaviska vargpopulationens genetik, inavel och släktskap bör fortsätta och samtidigt utvecklas vidare. Detta innefattar studier av effekter av inavel på olika kroppsliga karaktärer, s.k. inavelsdepression. Pågående studier undersöker effekter av inavel på vikt och kondition och jämför data från både obducerade vargar och sändarförsedda individer. Dessa studier har stor potential att vidareutvecklas genom att inkludera andra morfologiska karaktärer samt att undersöka typ och omfattning av ärftlighet. En förutsättning för de flesta av de analyserna är att vargarnas släktträd årligen uppdateras med nya data så att utvecklingen av den totala inavelsnivån i populationen kan följas men också att enskilda individer ges en beräknad inavelsnivå.

Speciellt s.k. helgenomstudier har potential att kunna bidra med ytterligare kunskap om evolutionära frågeställningar, som om det till exempel finns genetiska regioner som är under olika typer av selektion, om det finns specifika genetiska varianter (alleler) som är kopplade till olika demografiska karaktärer eller sjukdomar och hur dessa eventuellt har påverkats av invandring till populationen. Relaterat till detta är frågan om skadliga gener har ackumulerats i populationen som en effekt av genetisk drift eller av inavel. Andra intressanta frågeställningar berör genetiken i små populationer, som den skandinaviska vargpopulationen. Exempel på det är om skadliga mutationer är under negativ selektion i populationen, om mutationsfrekvensen korrelerar med den s.k. pedigree-baserade inavelsnivån samt om och i vilken omfattning som invandringen reducerar den övergripande genetiska belastningen i populationen.

Förvaltning och bevarande

Det finns ett behov av att granska, sammanställa och vetenskapligt publicera de många utredningar och analyser av MVP, FRP och GYBS, för den skandinaviska vargpopulationen som har initierats/beställts av förvaltningen. Ett annat viktigt område som förtjänar mer uppmärksamhet är hur varg-

etableringar och populationens utveckling och geografiska fördelning påverkas av olika typer av förvaltningsregimer i Sverige och Norge.

Eftersom vargangrepp på får fortfarande är en stor källa till konflikter mellan varg och människan samt mellan olika organisationer, är det viktigt att utveckla och testa nya förebyggande åtgärder och hur ny teknikutveckling kan användas för att övervaka både rovdjur och betande djur. Nu när virtuella stängselsystem är tillåtna både i Norge och från 2026 även i Sverige, kan det sannolikt leda till fler angrepp av rovdjur om tamdjursägare ersätter fysiska stängsel med virtuella stängsel. Samtidigt är denna teknik ny och har utvecklingspotential. Den inbyggda rörelsesensorn i sådana virtuella boskapsstängsel kan till exempel användas för att utveckla ett varningssystem som ger brukaren en varning när djur jagas eller visar andra tecken på rovdjursangrepp vilket kan leda till att pågående och kommande angrepp kan avvärjas. Det behövs även kunskap om hur vargar beter sig strax före och under angrepp på hundar och får för att bättre kunna utveckla skaderförebyggande åtgärder. Detta kan uppnås genom att använda GPS-halsband som loggar vargarnas positioner och rörelseaktivitet i mycket finare skala än tidigare, till exempel genom att rekonstruera vargarnas rörelser från s.k. magnetometerdata som samlas in av halsbandet. På motsvarande sätt är det av intresse att undersöka vargars beteende och rörelser i närvaron av får och nötboskap på skogsbete.

Vargen och människan

Det är även av stort intresse att göra upprepade undersökningar av förändringar i attityder och aktiviteter hos berörda människor när det sker förändringar i vargpopulationens storlek och geografiska utbredning. Ett exempel är kvantitativa undersökningar om och hur jaktens utförande (omfattning, typ och metoder på annat vilt) påverkas när det sker etablering av varg i närområdet. Detta ämnesområde ligger dock utanför de ekologiska frågeställningar som utgör tyngdpunkten i den här rapporten och bör behandlas mer utförligt av forskare som representerar detta ämnesområde. 🐾

Referenser

- Allen AM, Månsson J, Sand H, Malmsten J, Ericsson G, and Singh NJ. 2016. Scaling up movements: from individual space use to population patterns. *Ecosphere* 7: 1-16.
- Andersone Ž, Lucchini V, Randi E, and Ozoliņš J. 2002. Hybridisation between wolves and dogs in Latvia as documented using mitochondrial and microsatellite DNA markers. *Mammalian Biology* 67: 79-90.
- Andrén H, Kjellander P, Liberg O, Persson J, Sand H, och Wikenros C. 2018. De stora rovdjurens effekter på annat vilt och tamren. Rapport 6792, Naturvårdsverket.
- Anton CB, Heske EJ, and Smith DW. 2020. Evaluating habituation of wolves to humans in National Parks: A case study from Yellowstone. *Journal of Wildlife Management* 84: 703-710.
- Arnemo JM, Evans A, and Fahlman Å. (red.). 2012. Biomedical protocols for free-ranging brown bears, wolves, wolverines and lynx. Norwegian School of Veterinary Science, Tromsø. 13.
- Arnemo JM, and Evans A. 2017. Biomedical protocols for free-ranging brown bears, wolves, wolverines and lynx. Inland Norway University of Applied Sciences. 16p.
- Aronson Å, Wabakken P, Sand H, Steinset OK, och Kojola I. 1999. Varg i Skandinavien: statusrapport för vintern 1998-99. Høgskolen i Hedmark, Rapport nr. 18. 40 s.
- Aronson Å, Wabakken P, Sand H, Steinset OK, och Kojola I. 2000. Varg i Skandinavien: Statusrapport för vintern 1999-2000. Høgskolen i Hedmark. Oppdragsrapport nr. 2 - 2000. 70 s.
- Aronson Å, Ahlqvist P, Arnemo J, och Karlsson K. 2012. Den skandinaviska vargens utseende – att vintertid skilja vuxna vargar (äldre än 1 år) från valpar (yngre än ett år). Faktablad från Viltskadecenter 2012-1.
- Aronsson M, and Persson J. 2017. Mammals in Northern Europe – Wolverine (*Gulo gulo*). I: Hackländer K and Zachos FE (eds.), *Mammals of Europe* (pp. 487–495). Springer, Cham.
- Auclair L, Di Bernardi C, Sand H, Åkesson M, Zimmermann B, Flagstad Ø, Wabakken P, and Wikenros C. 2026. Recruitment probability in a large carnivore: the role of biological and human-related factors in early-life. *Oikos* 2026: e11422.
- Ausilio G, Sand H, Månsson J, Mathisen KM, and Wikenros C. 2021. Ecological effects of wolves in anthropogenic landscapes: the potential for trophic cascades is context-dependent. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8: 577963.
- Ausilio G, Wikenros C, Sand H, Wabakken P, Eriksen A and Zimmermann B. 2022. Environmental and anthropogenic features mediate risk from human hunters and wolves for moose. *Ecosphere* 13: e4323.
- Ausilio G, Wikenros C, Sand H, Devineau O, Wabakken P, Eriksen A, Aronsson M, Persson J, Mathisen KM, and Zimmermann B. 2025. Contrasting risk patterns from human hunters and a large carnivore influence the habitat selection of shared prey. *Oecologia* 207, 118.
- Baker RO, and Timm RM. 2017. Coyote attacks on humans, 1970-2015: Implications for reducing the risk. *Human-wildlife interactions* 11: 120-132.

- Ballard WB, Spraker TH, and Taylor KP. 1987. Causes of neonatal moose calf mortality in south-central Alaska. *Journal of Wildlife Management* 51: 869-878.
- Bensch S, Andrén H, Hansson B, Pedersen HC, Sand H, Sejberg D, Wabakken P, Åkesson M, and Liberg O. 2006. Selection for heterozygosity gives hope to a wild population of inbred wolves. *PLoS ONE* 1: e72.
- Benson JF, Keiter DA, Mahoney PJ, Allen BL, Allen L, Álvares F, m.fl. 2025. Intrinsic and environmental drivers of pairwise cohesion in wild *Canis* social groups. *Ecology* 106: e4492.
- Berger J, Swenson JE, and Persson I. 2001. Re-colonising carnivores and naive prey: conservation lessons from Pleistocene extinctions. *Science* 291: 1036-1039.
- Bischof R, Milleret C, Dupont P, Chipperfield J, Åkesson M, Broseth H, and Kindberg J. 2019. Estimating the size of the scandinavian wolf population with spatial capture recapture and conversion factors. MINA Fagrapport 57, Norwegian University of Life Sciences. 80 p.
- Bischof R, Milleret C, Dupont P, Chipperfield J, Tourani M, Ordiz A, and Valpine PD, m.fl. 2020. Estimating and forecasting spatial population dynamics of apex predators using transnational genetic monitoring. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 117: 30531-30538.
- Björk J, Sand H, Wabakken P, Zimmermann B, and Wikenros C. 2026. Why wolves walk – drivers of daily movement in a social large carnivore. *Wildlife Biology* e01615.
- Björkman C, Jakubek EB, Arnemo JM, and Malmsten J. 2010. Seroprevalence of *Neospora caninum* in gray wolves in Scandinavia. *Veterinary Parasitology* 173: 139-142.
- Blanco JC, and Sundseth K. 2023. The situation of the wolf (*Canis lupus*) in the European Union: An updated review. Report to the European Commission, Brussels.
- Boertje RD, Keech MA, Young DD, Kellie KA, and Seaton CT. 2009. Managing for elevated yield of moose in interior Alaska. *The Journal of Wildlife Management* 73: 314-327.
- Brand CJ, Barker IK, Rosatte RC, and Lindsay DS. 1995. Diseases and parasites of wolves in North America. I: Carbyn LN, Fritts SH, and Seip DR (eds.), *Ecology and Conservation of Wolves in a Changing World* (pp. 419-447). Canadian Circumpolar Institute, University of Alberta, Edmonton.
- Bruford M. 2015. Additional population viability analysis of the Scandinavian wolf population. Report 6639 to the Swedish Environmental Protection Agency.
- Carricondo-Sanchez D, Zimmermann B, Wabakken P, Eriksen A, Milleret C, Ordiz A, Sanz-Perez A, and Wikenros C. 2020. Wolves at the door? Factors influencing the individual behavior of wolves in relation to anthropogenic features. *Biological Conservation* 244: 108514.
- Cassidy KA, MacNulty DR, Stahler DR, Smith DW, and Mech LD. 2015. Group composition effects on aggressive interpack interactions of gray wolves in Yellowstone National Park. *Behavioral Ecology* 26: 1352-1360.
- Cederlund G, and Markgren G. 1989. The development of the Swedish moose population 1970-1983. *Swedish Wildlife Research Supplement* 1: 55-62.
- Chapron G, Andrén H, Sand H, and Liberg O. 2012. Demographic viability of the Scandinavian wolf population. A report by SKANDULV to the Swedish Environmental Protection Agency, Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences. 56 p.

Chapron G, Kaczensky P, Linnell JDC, von Arx M, Huber D, Andren H, Lopez-Bao JV m.fl. 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* 346: 1517-19.

Chapron G. 2015. Clarification of the concept of Favourable Conservation Status (FCS). I "Delredovisning av regeringsuppdraget att utreda gynnsam bevarandestatus för varg (M2015/1573/Nm)". Rapport från Naturvårdsverket, NV-02945-15.

Chapron G, Wikenros C, Liberg O, Wabakken P, Flagstad Ø, Milleret C, Månsson J, Svensson L, Zimmermann B, Åkesson M, and Sand H. 2016. Estimating wolf (*Canis lupus*) population size from number of packs and an individual based model. *Ecological Modelling* 339: 33-44.

Ciucci P, Sand H, Åkesson M, and Kusak J. 2025. Wolf *Canis lupus* Linnaeus, 1758. In: K. Hackländer, F. E. Zachos (eds.), *Handbook of the Mammals of Europe*. Springer, Cham.

Clobert J, Baguette M, Benton TG, and Bullock JM (eds.). 2013. *Dispersal Ecology and Evolution*. Oxford University Press, Oxford.

Clutton-Brock T, and Sheldon BC. 2010. Individuals and populations: The role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution* 25: 562-573.

Creel S. 2001. Four factors modifying the effect of competition on carnivore population dynamics as illustrated by African wild dogs. *Conservation Biology* 15: 271-274.

Creel S, Christianson D, Liley S, and Winnie JA Jr. 2007. Predation risk affects reproductive physiology and demography of elk. *Science*, 315(5814).

Creel S, and Christianson D. 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 194-201.

Di Bernardi C, Wikenros C, Hedmark E, Boitani L, Ciucci P, Sand H, and Åkesson M. 2021. Multiple species-specific molecular markers using nanofluidic array as a tool to detect prey DNA from carnivore scats. *Ecology and Evolution* 11: 11739-11748.

Di Bernardi C. 2022. Wolf feeding ecology in a multi-ungulate system – investigating the effect of individual predator traits and abundance of co-occurring species. PhD thesis, University of Rome La Sapienza, Italy.

Di Bernardi C, Wikenros C, Ciucci P, Boitani L, Sand H, and Åkesson M. 2023. Experimental feeding validates nanofluidic array technology for DNA detection of ungulate prey in wolf scats. *Environmental DNA* 5: 723-732.

Di Bernardi C, Chapron G, Kaczensky P, Álvares F, Andrén H, Balys V, Blanco JC, Chiriac S, Čirović D, Drouet-Hoguet N, Huber D, Iliopoulos Y, Kojola I, Krofel M, Kutal M, Linnell JDC, Majić Skrbineš A, Männil P, Marucco F, Melovski D, Mengüllüoğlu D, Mergeay J, Mysłajek RW, Nowak S, Ozoliņš J, Ranc N, Reinhardt I, Rigg R, Salvatori V, Schley L, Sunde P, Trajçe A, Trbojević I, Trouwborst A, von Arx M, Zlatanova D, and Boitani L. 2025. Continuing recovery of wolves in Europe. *PLOS Sustain Transform* 4(2): e0000158.

Donadio E, and Buskirk SW. 2006. Diet, morphology, and interspecific killing in carnivora. *The American Naturalist* 167: 524-536.

Droghei S, Zimmermann B, Wikenros C, Di Bernardi C, Ciucci P, Falco M, Wabakken P, and Sand H. Canid's cradle: multigrain den site selection by wolves on the Scandinavian Peninsula. *Global Ecology and Conservation* (und. granskn.).

Dussex N. 2024. Minimum Viable Population analysis to inform the favourable reference value for wolves in Sweden. FINAL REPORT – April 2024, Swedish EPA Contract Number 365–23–002.

Eriksen A, Wabakken P, Zimmermann B, Andreassen HP, Arnemo JM, Gundersen H, Milner JM, Liberg O, Linnell JDC, Pedersen HC, Sand H, Solberg EJ, and Storaas T. 2008. Encounter frequencies between GPS-collared wolves (*Canis lupus*) and moose (*Alces alces*) in a Scandinavian wolf territory. *Ecological Research* 24: 547-557.

Eriksen A, Wabakken P, Zimmermann B, Andreassen H, Arnemo JM, Gundersen H, Liberg O, Linnell J, Milner JM, Pedersen HC, Sand H, Solberg EJ, and Storaas T. 2011. Activity patterns of predator and prey: a simultaneous study of GPS-collared wolves and moose. *Animal Behaviour* 81: 423-431.

Eriksen A, Zimmermann B, Wabakken P, Carricondo-Sanchez D, Sand H og Wikenros C. 2018. Spredningsulvers bevegelser i forhold til menneskelig infrastruktur. Skriftserien 10 – 2018, Høgskolen i Innlandet, Evenstad, Norge.

Eriksen A, Willebrand MH, Zimmermann B, Wikenros C, Åkesson M, Backer IL, Boitani L, Fauchald OK, Fernández-Galiano E, Fleurke F, Linnell JDC, Mech LD, Mills LS, Sand H, Stronen AV, and Wabakken P. 2020. Assessment of the Norwegian part of the Scandinavian wolf population, phase 1 – workshop summary. Skriftserien nr. 19 2020, Høgskolen i Innlandet, Elverum. 19 s.

Eriksen A, Versluijs E, Fuchs B, Zimmermann B, Wabakken P, Ordiz A, Sunde P, Wikenros C, Sand H, Gillich B, Michler F, Nordli K, Carricondo-Sanchez D, Gorini L, and Rieger S. 2022. A standardized method for experimental human approach trials on wild wolves. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 10: 793307.

Eriksson M, Sandström C, Ericsson G, and Kløcker Larsen R. 2015. The politics of Swedish wolf management: Understanding policy conflict. *Journal of Environmental Policy & Planning* 17: 264-280.

Estes JA, Terborgh J, Brashares JS, Power ME, Berger J, Bond WJ, Carpenter SR, Essington TE, Holt RD, Jackson JBC, m.fl. 2011. Trophic downgrading of planet Earth. *Science*, 333: 301-306.

Figueiredo AM, Valente AM, Pereira A, Fonseca C, and Torres RT. 2019. Parasites of wolves (*Canis lupus*) in Europe: A review. *Parasites & Vectors* 12, 225.

Forti A, Lissillour P, Eriksen A, Cerjak B, Campon C, Motlova S, Wabakken P, and Zimmermann B. 2024. Carnivore exclosures to protect sheep affect the distribution of a wild cervid. *Wildlife Biology*, e01301.

Franklin IR. 1980. Evolutionary change in small populations. In: *Conservation Biology: an Evolutionary–Ecological Perspective* (Soulé ME, and Wilcox BA, eds.), pp. 135-150, Sinauer Associates.

Fritts SH, and Mech LD. 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildlife Monographs* 80: 1-79.

Fritts SH, Stephenson RO, Hayes RD, and Boitani L. 2003. Wolves and humans. In: Mech LD, and Boitani L (eds.). *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago: 289-316.

Fryxell JM, Sinclair ARE, and Caughley G. 2014. *Wildlife ecology, conservation, and management*. 3rd ed. Wiley-Blackwell.

Fuchs B, Zimmermann B, Wabakken P, Bornstein S, Månsson J, Evans AL, Liberg O, Sand H, Kindberg J, Ågren EO, and Arnemo JM. 2016. Sarcoptic mange in the Scandinavian wolf *Canis lupus* population. *BMC Veterinary Research* 12: 156.

Fuller TK. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildlife Monographs* 105: 3-41.

Fuller TK, Mech LD, and Cochrane JF. 2003. Wolf population dynamics. In: Mech LD, and Boitani L (eds.). *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago: 161-191.

- Gaillard JM, Festa-Bianchet M, and Yoccoz NG. 2014. Ecology of survival and reproduction in ungulates: A life-history perspective. In: Putman R, Apollonio M, and Andersen R (eds.). *Ungulate Management in Europe: Problems and Practices*. Cambridge University Press: 37-60.
- Gasaway WC, Boertje RD, Grangaard DV, Kelleyhouse DG, Stephenson RO, and Larsen DG. 1992. The Role of predation in limiting moose at low densities in Alaska and Yukon and implications for conservation. *Wildlife Monographs* 120: 1-59.
- Gaynor KM, McInturff A, and Brashares JS. 2021. Contrasting patterns of risk from human and non-human predators shape temporal activity of prey. *Journal of Animal Ecology* 91: 46-60.
- Gervasi V, Nilsen EB, Sand H, Panzacchi M, Rauset GR, Pedersen HC, Kindberg J, Wabakken P, Zimmermann B, Odden J, Liberg O, Swenson JE, and Linnell JDC. 2012. Predicting the potential demographic impact of predators on their prey: a comparative analysis of two carnivore-ungulate systems in Scandinavia. *Journal of Animal Ecology* 81: 443-454.
- Gervasi V, Sand H, Zimmermann B, Mattisson J, Wabakken P, and Linnell JDC. 2013. Decomposing risk: landscape structure and wolf behavior generate different predation patterns in two sympatric ungulates. *Ecological Applications* 23: 1722-1734.
- Gicquel M, Sand H, Månsson J, Wallgren M, and Wikenros C. 2020. Does recolonization of wolves affect moose browsing damage on young Scots pine? *Forest Ecology and Management* 473: 118298.
- Giron-Nava A, James CC, Johnson AF, Dannecker D, Kolody B, Lee A, Nagarkar M, Pao GM, Ye H, Johns DG, and Sugihara G. 2017. Quantitative argument for long-term ecological monitoring. *Marine Ecology Progress Series* 572: 269-274.
- Godinho R, Llaneza L, Blanco JC, Lopes S, Álvares F, García EJ, Palacios V, Cortés Y, Talegón J, and Ferrand N. 2011. Genetic evidence for multiple events of hybridization between wolves and domestic dogs in the Iberian Peninsula. *Molecular Ecology* 20: 5154-5166.
- Gottstein B, Saucy F, Deplazes P, Reichen J, Demierre G, Busato A, Zuercher C, and Pugin P. 2001. Is high prevalence of *Echinococcus multilocularis* in wild and domestic animals associated with disease incidence in humans? *Emerging Infectious Diseases* 7: 408-412.
- Grøtan V, Sæther BE, Lillegård M, Solberg EJ, and Engen S. 2009. Geographical variation in the influence of density dependence and climate on the recruitment of Norwegian moose. *Oecologia* 161: 685-695.
- Gugu R. 2025. Gravel, dawn, and dusk: Tracking the commute schedule of dispersing Scandinavian wolves. Master Thesis, University of Inland Norway. 26 p.
- Hamlin KL, Garrott RA, White PJ and Cunningham JA. 2009. Contrasting wolf-ungulate interactions in the Greater Yellowstone Ecosystem. In: Garrott RA, White PJ and Watson FGR (eds.). *The Ecology of Large Mammals in Central Yellowstone: Sixteen Years of Integrated Field Studies*. Academic Press, San Diego, CA: 541-577.
- Hindrikson M, Remm J, Pilot M, Godinho R, Vik Stronen A, Baltrūnaitė L, Czarnomska SD, Leonard JA, Randi E, Nowak C, Åkesson M, López-Bao JV, Álvares F, Llaneza L, Echegaray J, Vilà C, Ozolins J, Rungis D, Aspi J, Paule L, Skrbinšek T, and Saarma U. 2017. Wolf population genetics in Europe: a systematic review, meta-analysis and suggestions for conservation and management. *Biological Reviews* 92: 1601-1629.
- Holmala K, and Kauhala K. 2006. Ecology of wildlife rabies in Europe. *Mammal Review* 36: 17-36.

Idaho Department of Fish and Game and Nez Perce Tribe 2012. 2011 Idaho wolf monitoring progress report. Idaho Department of Fish and Game, Boise, Idaho and Nez Perce Tribe Wolf Recovery Project, Lapwai, Idaho. 94 pp.

IUCN 2003. Guidelines for Application of IUCN Red List Criteria at Regional Levels: Version 3.0. IUCN Species Survival Commission, IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.

IUCN 2006. 2006 IUCN Red List of Threatened Species. IUCN, Gland, Switzerland.

Jedrzejewski W, Schmidt K, Theuerkauf J, Jedrzejewska B, Selva N, Zub K, and Szymura L. 2002. Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Ecology* 83: 1341-1356.

Jimenez MD, Bangs EE, Boyd DK, Smith DW, Becker SA, Ausband DE, Woodruff SP, Stahler DR, Stahler EE, and Mack CM. 2017. Wolf dispersal in the Rocky Mountains, western United States: 1993-2008. *Journal of Wildlife Management* 81: 581-592.

Johnsen Bronndal C. 2024. Wolf dens in Scandinavia at a closer look: Characteristics and small-scale habitat selection. Master Thesis. Inland Norway University of Applied Sciences. 37 pp.

Johnson H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61: 65-71.

Johnston DB, Cooper DJ, and Hobbs NT. 2011. Relationships between groundwater use, water table, and recovery of willow on Yellowstone's northern range. *Ecosphere* 2: art20.

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

Kaczensky P, Chapron G, von Arx M, Huber D, Andrén H and Linnell JDC. 2024a. Status, management and distribution of large carnivores: bear, lynx, wolf and wolverine in Europe. European Commission, Brussels.

Kaczensky P, Ranc N, Hatlauf J, Payne JC, Acosta-Pankov I, Álvares F, Andrén H, Andri P, Aragno P, Avanzinelli E, Bagrade G, Balys V, Barroso I, Bartol M, Bassano B, Bauduin S, Bautista C, Bedř P, Belotti E, Berezowska-Cnota T, Bernicchi L, Bijl H, Jansman HAH, and Lammertsma DR. 2024b. Large carnivore distribution maps and population updates 2017-2022/23. European Commission, Brussels. Report to the European Commission under contract N° 09.0201/2023/907799/SER/ENV.D.3 "Support for Coexistence with Large Carnivores", B.4 Update of the distribution maps. 133 pp

Kalén K, Andrén H, Månsson J, and Sand H. 2022. Using citizen data in a population model to estimate population size of moose (*Alces alces*). *Ecological Modelling* 471: 110066.

Kardos M, Åkesson M, Fountain T, Flagstad Ø, Liberg O, Olason P, Sand H, Wabakken P, Wikenros C, and Ellegren H. 2018. Genomic consequences of intensive inbreeding in an isolated wolf population. *Nature Ecology & Evolution* 2: 124-131.

Kauffman MJ, Brodie JF, and Jules ES. 2010. Are wolves saving Yellowstone's aspen? A landscape-level test of a behaviorally mediated trophic cascade. *Ecology* 91: 2742-2755.

Kojola I, Aspi J, Hakala A, Heikkinen S, Ilmoni C, and Ronkainen S. 2006. Dispersal in an expanding wolf population in Finland. *Journal of Mammalogy* 87: 281-286.

Kreeger TJ. 2003. The internal wolf: physiology, pathology, and pharmacology. In: Mech LD and Boitani L (eds.). *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago: 192-217.

- Kuijper DPJ, Sahlén E, Elmhagen B, Chamaillé-Jammes S, Sand H, Lone K, and Cromsigt JPGM. 2016. Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. *Proceedings of the Royal Society B* 283: 20161625.
- Laundré JW, Hernandez L, and Altendorf KB. 2001. Wolves, elk, and bison: Reestablishing the landscape of fear in Yellowstone National Park, USA. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1401-1409.
- Lavsund S, Nygrén T, and Solberg EJ. 2003. Status of moose populations and challenges to moose management in Fennoscandia. *Alces*, 39: 109-130.
- Lescureux N, and Linnell JDC. 2014. Warring brothers: The complex interactions between humans and wolves in Europe. *Biological Conservation* 171: 232-245.
- Liberg O, Andrén H, Pedersen HC, Sand H, Sejberg D, Wabakken P, Åkesson M, and Bensch S. 2005. Severe inbreeding depression in a wild wolf (*Canis lupus*) population. *Biology Letters* 1: 17-20.
- Liberg O. 2006. Genetic aspects of viability in small wolf populations - with special emphasis on the Scandinavian wolf population. Report from an international expert workshop at Färna Herrgård, Sweden 1st-3rd May 2002. Swedish Environmental Protection Agency, Stockholm. Rapport 5436. 69 pp.
- Liberg O, Sand H, Wabakken P, och Pedersen HC. 2008. Dödlighet och illegal jakt i den skandinaviska vargstammen. Rapport från Grimsö forskningsstation och Viltskadecenter. 42 s.
- Liberg O, Aronson Å, Sand H, Wabakken P, Maartmann E, Svensson L, and Åkesson M. 2012a. Monitoring of wolves in Scandinavia. *Hystrix* 23: 29-34.
- Liberg O, Chapron G, Wabakken P, Pedersen HC, Hobbs NT, and Sand H. 2012b. Shoot, shovel and shut up: Cryptic poaching slows restoration of a large carnivore in Europe. *Proceedings of the Royal Society B* 279: 910-915.
- Liberg O, Chapron G, Wikenros C, Flagstad Ø, Wabakken P and Sand H. 2015. Bilaga 2 Joint statement från syntesförfattarna och bilaga 3 An updated synthesis on appropriate science-based criteria for "favourable reference population" of the Scandinavian wolf (*Canis lupus*) population. I: Delredovisning av regeringsuppdraget att utreda gynnsam bevarandestatus för varg (M2015/1573/Nm). Naturvårdsverket, Rapport NV-02945-15.
- Liberg O, Suutarinen J, Åkesson M, Andrén H, Wabakken P, Wikenros C, and Sand H. 2020. Poaching-related disappearance rate of wolves in Sweden was positively related to population size and negatively to legal culling. *Biological Conservation* 243: 108452.
- Liberg O, Flagstad Ø, Svensson L, Danielsson A, and Sand H. 2024. Genetisk forskning på den skandinaviska vargstammen. I: Andrén H, Jansson G, Levin M, Sand H, and Wikenros C (red.). Vilt i skogs- och jordbrukslandskap – Forskning vid Grimsö. Grimsö forskningsstation, SLU. Ink n Art Produktionsbyrå AB: 196-205.
- Lidicker WZ Jr. 1975. The role of dispersal in the demography of small mammals. In: Golley FB, Petrusewicz K, and Ryzkowski L (eds.). *Small mammals: Their productivity and population dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge: 103-128.
- Linnell JDC, Cretois B, and Nilsen EB. 2020. The challenges and opportunities of coexisting with large carnivores in Europe. I: Angelici FM (ed.). *Problematic Wildlife II: New Conservation and Management Challenges in the Human-Wildlife Interactions*. Springer, Cham: 101-133.
- Linnell JDC, Kovtun E, and Rouart I. 2021. Wolf attacks on humans: An update for 2002-2020. NINA Report 1944. Norwegian Institute for Nature Research.

- Linnell JDC, and Boitani L. 2025. Developing methodology for setting favourable reference values for large carnivores in Europe. Report to the European Commission under contract N° 09.0201/2023/907799/SER/ENV.D.3 “Support for Coexistence with Large Carnivores. Task B.3 – Assessment of large carnivores’ conservation status”. IUCN/SSC Large Carnivore Initiative for Europe (LCIE) and Istituto di Ecologia Applicata (IEA).
- Loosen AE, Devineau O, Zimmermann B, Cronsigt JPGM, Pfeffer SE, Skarpe C, and Mathisen KM. 2021. Roads, forestry, and wolves interact to drive moose browsing behavior in Scandinavia. *Ecosphere* 12: 1.
- Lorand C, Bouet L, Devineau O, Chimienti M, Evans AL, Callahan P, Beckel M, Laske TG, and Eriksen A. 2025. A supervised model to identify wolf behavior from tri-axial acceleration. *Animal Biotelemetry* 13: 4.
- Lundmark C, and Matti S. 2015. Exploring the prospects for collaborative governance in Swedish wolf management. *Environmental Policy and Governance* 25(1): 1-12.
- Lundvall A, Lundberg P, Brittas R, Busk HA, Eklund M, Elmhagen B, Fischer A, Lindström CJ, Newey S, and Viksten E. 2020. Wildlife, Environment and Society Research Strategy for the Period 2021-2026 for the Swedish Environmental Protection Agency’s Research Funding from the Wildlife Management Fund. Report. Swedish Environmental Protection Agency.
- Mabry KE, Shelley EL, Davis KE, Blumstein DT, and van Vuren DH. 2013. Social mating system and sex-biased dispersal in mammals and birds: A phylogenetic analysis. *PLoS ONE* 8(3): e57980.
- Mallwitz D. 2013. Predator evasion: The behavioral response of moose to a wolf-like predator. Master Thesis. Faculty of Applied Ecology and Agricultural Sciences, Hedmark University College.
- Mattisson J, Sand H, Wabakken P, Gervasi V, Liberg O, Linnell JDC, Rauset GR, and Pedersen HC. 2013. Home range size variation in a recovering wolf population: Evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors. *Oecologia* 173: 813-825.
- Mayer M, Dyngeland C, Wabakken P, Tofastrud M, and Zimmermann B. 2025. Patterns of cattle and sheep losses related to large carnivores and other causes in the outfields of Norway. *Biological Conservation* 305: 111107.
- Mech LD. 1970. *The Wolf: The ecology and behavior of an endangered species*. University of Minnesota Press, Minneapolis.
- Mech LD, and Boitani L. 2003. *Wolves: Behaviour, Ecology, and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Mech LD. 2012. Is science in danger of sanctifying the wolf? *Biological Conservation* 150: 143-149.
- Medjo DC, and Mech LD. 1976. Reproductive activity in nine and ten month old wolves. *Journal of Mammalogy* 57: 406-408.
- Merrill E, Sand H, Zimmermann B, McPhee H, Webb N, Hebblewhite M, Wabakken P, and Frair JL. 2010. Building a mechanistic understanding of predation with GPS-based movement data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 2279-2288.
- Miller P. 2024. A demographic and genetic analysis of Minimum Viable Population size to inform the population reference value for wolves in Sweden. Final Report. Swedish EPA Contract Number 365-23-002.
- Milleret C, Wabakken P, Liberg O, Åkesson M, Flagstad Ø, Andreassen HP, and Sand H. 2017. Let’s stay together? Intrinsic and extrinsic factors involved in pair bond dissolution in a recolonizing wolf population. *Journal of Animal Ecology* 86: 43-54.

Milleret C, Ordiz A, Chapron G, Andreassen HP, Kindberg J, Månsson J, Tallian A, Wabakken P, Wikenros C, Zimmermann B, Swenson JE, and Sand H. 2018. Habitat segregation between brown bears and gray wolves in a human-dominated landscape. *Ecology and Evolution* 8: 11450-11466.

Milleret C, Bischof R, Dupont P, Brøseth H, Odden J, and Mattisson J. 2021. GPS collars have an apparent positive effect on the survival of a large carnivore. *Biology Letters* 17, 20210128.

Milleret C, Dupont P, Brøseth H, Flagstad Ø, Kindberg J, Svensson L, and Bischof R. 2024. Estimates of wolf density, abundance, and population dynamics in Scandinavia, 2014-2024 - MINA fagrapport 97. 34 pp.

Milleret C, Dupont P, Semper-Pascual A, Brøseth H, Flagstad Ø, Kindberg J, Svensson L, and Bischof R. 2025a. Estimates of wolf density, abundance, and population dynamics in Sweden and Norway, 2015-2025. MINA fagrapport 103. 36 pp.

Milleret C, Dupont P, Dey S, Brøseth H, Kindberg J, Turek D, de Valpine P, Åkesson M, Wabakken P, Zimmermann B, and Bischof R. 2025b. Map of death: Spatially explicit mortality of the grey wolf. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 292: 20250948.

Mills S, and Feltner J. 2015. An updated synthesis on appropriate science-based criteria for “favourable reference population” of the Scandinavian wolf (*Canis lupus*) population. Final Report. Delredovisning av regeringsuppdraget att utreda gynnsam bevarandestatus för varg (M2015/1573/Nm). Swedish Environmental Protection Agency.

Månsson J, Prima MC, Nicholson KL, Wikenros C, and Sand H. 2017. Group or ungroup: Moose behavioural response to recolonization of wolves. *Frontiers in Zoology* 14: 10.

Nakamura M, Rio-Maior H, Godinho R, Petrucci-Fonseca F, and Álvares F. 2021. Source-sink dynamics promote wolf persistence in human-modified landscapes: Insights from long-term monitoring. *Biological Conservation* 256: 109075.

National Research Council 1997. Wolves, Bears, and Their Prey in Alaska: Biological and Social Challenges in Wildlife Management. National Research Council, Washington, DC.

Naturvårdsverket 2016. Nationell förvaltningsplan för varg: Förvaltningsperioden 2014-2019. Naturvårdsverket, Stockholm. 110 pp.

Neumann W, Ericsson G, Dettki H, Bunnefeld N, Keuler NS, Helmers DP, and Radeloff VC. 2020. Reconstructing long-term ungulate population trends using harvest data and traffic accidents. *Ecological Applications* 30: e02085.

Neumann Sivertsson W, Devineau O, Leonardsson K, Stenbacka F, Kindberg J, and Sand H. 2025. Dödlighet hos vuxna älgar: En analys baserat på GPS-märkta älgar från Kronobergs län i söder till Norrbottens län i norr. Rapport, Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för vilt, fisk och miljö, 2025:2.

Niccolai LJ. 2025. Norwegian forest face-off: Behavioral and physiological responses of free-ranging cattle to carnivores. PhD thesis, University of Inland Norway.

Nicholson KL, Milleret C, Månsson J, and Sand H. 2014. Testing the risk of predation hypothesis: the influence of recolonizing wolves on habitat use by moose. *Oecologia* 176: 69-80.

Nilsen EB, Pettersen T, Gundersen H, Milner JM, Mysterud A, Solberg EJ, Andreassen HP, and Stenseth NC. 2005. Moose harvesting strategies in the presence of wolves. *Journal of Applied Ecology* 42: 389-399.

- Nilsen EB, and Solberg EJ. 2006. Patterns of hunting mortality in Norwegian moose (*Alces alces*) populations. *European Journal of Wildlife Research* 52: 152-163.
- Nilsson T. 2003. Integrating effects of hunting policy, catastrophic events, and inbreeding depression in PVA simulation: The Scandinavian wolf population as an example. *Biological Conservation* 115: 227-239.
- Nordli KT. 2018. On the way to independence: Ebbing cohesion in Scandinavian wolf family groups. Master Thesis. Inland Norway University of Applied Sciences. 37 pp.
- Nordli K, Wikenros C, Wabakken P, Zimmermann B, Odden J, Sand H, and Liberg O. 2018. No temporal or spatial segregation between denning females and nonbreeding wolves in Scandinavia. *Journal of Zoology* 304: 189-199.
- Nordli K, Wabakken P, Eriksen A, Sand H, Wikenros C, Maartmann E, and Zimmermann B. 2023. Spatial and temporal cohesion of parents and offspring in a social large carnivore. *Animal Behaviour* 197: 155-167.
- Nordli K, Walton Z, Eriksen A, Rogstad M, Zimmermann B, Wikenros C, Aronsson M, and Wabakken P. 2024. Carcass provisioning and intra-guild risk avoidance between two sympatric large carnivores. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 78: 53.
- Ordiz A, Milleret C, Kindberg J, Månsson J, Wabakken P, Swenson JE, and Sand H. 2015. Wolves, people, and brown bears influence the expansion of the recolonizing wolf population in Scandinavia. *Ecosphere* 6: 1-14.
- Ordiz A, Milleret C, Uzal A, Zimmermann B, Wabakken P, Wikenros C, Sand H, Swenson JE, and Kindberg J. 2020a. Individual variation in predatory behavior, scavenging and seasonal prey availability as potential drivers of coexistence between wolves and bears. *Diversity* 12: 356.
- Ordiz A, Uzal A, Milleret C, Sanz-Pérez A, Zimmermann B, Wikenros C, Wabakken P, Kindberg J, Swenson JE, and Sand H. 2020b. Wolf habitat selection when sympatric or allopatric with brown bears in Scandinavia. *Scientific Reports* 10: 9941.
- Packard JM. 2012. Wolf behavior: Reproductive, social, and intelligent. In: Mech LD and Boitani L (eds.). *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*. 2nd ed. University of Chicago Press, Chicago: 35-65.
- Palomares F, and Caro TM. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *American Naturalist* 153: 492-508.
- Paolinelli Reis B, Branquinho C, Török K, Řehouňková K, Nunes A, and Halassy M. 2024. The added value of the long-term ecological research network to upscale restoration in Europe. *Journal of Environmental Management* 366: 121736.
- Petersen A, Åkesson M, Axner E, Ågren E, Wikenros C, and Dalin AM. 2021. Characteristics of reproductive organs and estimates of reproductive potential in Scandinavian male grey wolves (*Canis lupus*). *Animal Reproduction Science* 226: 106693.
- Peterson RO, Woolington JD and Bailey TN. 1984. Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska. *Wildlife Monographs* 88: 1-52.
- Peterson RO, Vucetich JA, Bump JM, and Smith DW. 2014. Trophic cascades in a multicausal world: Isle Royale and Yellowstone. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45: 325-345.
- Pilot M, Moura AE, Okhlopkov IM, Mamaev NV, Manaseryan NH, Hayrapetyan V, Kopalani N, Tsingarska E, Alagaili AN, Mohammed OB, Ostrander EA, and Bogdanowicz W. 2021. Human-modified canids in human-modified landscapes: The evolutionary consequences of hybridization for grey wolves and free-ranging domestic dogs. *Evolutionary Applications* 14: 2433-2456.

Polis GA, and Holt RD. 1992. Intraguild predation: The dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 7: 151-154.

Randi E, Lucchini V, Christensen MF, Mucci N, Funk SM, Dolf G, and Loeschcke V. 2000. Mitochondrial DNA variability in Italian and East European wolves: Detecting the consequences of small population size and hybridization. *Conservation Biology* 14: 464-473.

Rauset GR, Low M, and Persson J. 2015. Reproductive patterns result from age-related sensitivity to resources and reproductive costs in a mammalian carnivore. *Ecology* 96: 3153-3164.

Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, and Dingemanse NJ. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82: 291-318.

Reinhardt I, Kluth G, Nowak C, Szentiks CA, Krone O, Ansorge H, Müller T, and Reinhardt P. 2025. Status of the wolf (*Canis lupus*) population in Germany, monitoring year 2024/25. Dokumentations- und Beratungsstelle des Bundes zum Thema Wolf (DBBW), Germany.

Ripple WJ, Estes JA, Beschta RL, Wilmers CC, Ritchie EG, Hebblewhite M, Berger J, Elmhagen B, Letnic M, Nelson MP, Schmitz OJ, Smith DW, Wallach AD, and Wirsing AJ. 2014. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science* 343: 1241484.

Rodríguez-Recio MR, Zimmermann B, Wikenros C, Zetterberg A, Wabakken P, and Sand H. 2018. Integrated spatially-explicit models predict pervasive risks to recolonizing wolves in Scandinavia from human-driven mortality. *Biological Conservation* 226: 111-119.

Rodríguez-Recio M, Wikenros C, Zimmermann B, and Sand H. 2022. Rewilding by wolf recolonization: Consequences for ungulate populations and game hunting. *Biology* 11: 317.

Rostan C. 2014. Moose calving strategies in response to wolf re-colonization in Sweden. Master's Degree Thesis, Biodiversity and Sustainable Development, Perpignan Via Domitia University, France.

Räikkönen J, Vucetich JA, Vucetich LM, Peterson RO, and Nelson MP. 2013. What the inbred Scandinavian wolf population tells us about the nature of conservation. *PLoS ONE* 8: e67218.

Rönnegård L, Sand H, Andrén H, Månsson J, and Pehrson Å. 2008. Evaluation of four methods used to estimate population density of moose *Alces alces*. *Wildlife Biology* 14: 358-371.

Saastamoinen M, Bocedi G, Cote J, Legrand D, Guillaume F, Wheat CW, Fronhofer EA, Garcia C, Henry R, Husby A, Baguette M, Bonte D, Coulon A, Kokko H, Matthysen E, Niitepöld K, Nonaka E, Stevens VM, Travis MJM, Donohue K, Bullock JM, and del Mar Delgado M. 2018. Genetics of dispersal. *Biological Reviews* 93: 574-599.

Sand H, Zimmermann B, Wabakken P, Andrén H, and Pedersen HC. 2005. Using GPS technology and GIS cluster analyses to estimate kill rates in wolf-ungulate ecosystems. *Wildlife Society Bulletin* 33: 914-925.

Sand H, Wikenros C, Wabakken P and Liberg O. 2006a. Wolf (*Canis lupus*) hunting success on moose (*Alces alces*): Effects of hunting group size, snow depth and age of breeding wolves. *Animal Behaviour* 72: 781-789.

Sand H, Wikenros C, Wabakken P, and Liberg O. 2006b. Cross continental differences in patterns of predation: Will naïve moose in Scandinavia ever learn? *Proceedings of the Royal Society B* 273: 1421-1427.

Sand H, Wabakken P, Zimmermann B, Johansson O, Pedersen HC, and Liberg O. 2008. Summer kill rates and predation pattern in a wolf-moose system: Can we rely on winter estimates? *Oecologia* 156: 53-64.

- Sand H, Jonzén N, Andrén H, Månsson J, Swenson JE, och Kindberg J. 2011. Strategier för beskattning av älg, med och utan rovdjur. Dnr. SLU ua.Fe.2011.1.5-711, SLU. 29 s.
- Sand H, Vucetich JA, Zimmermann B, Wabakken P, Wikenros C, Pedersen HC, Peterson RO, and Liberg O. 2012a. Assessing the influence of prey-predator ratio, prey age structure and pack size on wolf kill rates. *Oikos* 121: 1454-1463.
- Sand H, Wikenros C, Ahlqvist P, Strømseth TH, and Wabakken P. 2012b. Comparing body condition of moose (*Alces alces*) selected by wolves (*Canis lupus*) and human hunters: Consequences for the extent of compensatory mortality. *Canadian Journal of Zoology* 90: 403-412.
- Sand H, Mattisson J, och Liberg O. 2014a. Hur stora revir har vargarna i Skandinavien och vad påverkar detta? Fakta Skog 6. SLU. 4 s.
- Sand H, Liberg O, Flagstad Ø, Wabakken P, Åkesson M, Karlsson J, och Ahlqvist P. 2014b. Den skandinaviska vargen - en sammanställning av kunskapsläget från det skandinaviska vargforskningsprojektet SKANDULV 1998-2014. Rapport till Miljødirektoratet, Trondheim. 118 s.
- Sand H, Eklund A, Zimmermann B, Wikenros C, and Wabakken P. 2016. Prey selection of Scandinavian wolves: single large or several small? *PLoS ONE* 11: e0168062.
- Sand H, Eklund A, Wikenros C, Zimmermann B, och Wabakken P. 2018. Vargens val: älg eller rådjur? *Svensk Jakt* 2/3: 34-37.
- Sand H, Wikenros C, Zimmermann B, Eriksen A, Holen F, og Wabakken P. 2019. Predasjonsmønster hos enslige stasjonære ulver og ulver på vandring. Skriftserien nr. 24 - 2019, Høgskolen i Innlandet, Elverum. 21 s.
- Sand H, Liberg O, Andrén H, Wikenros C, och Åkesson M. 2020. Ökande illegal jakt – orsakar stagnation i den svenska vargstammen. Fakta Skog, SLU, Nr 1, 4 s.
- Sand H, Jamieson M, Andrén H, Wikenros C, Cromsigt J, and Månsson J. 2021. Behavioral effects of wolf presence on moose habitat selection: testing the landscape of fear hypothesis in an anthropogenic landscape. *Oecologia* 197: 101-116.
- Sand H, Liberg O, Wikenros C, Åkesson M, Zimmermann B, and Wabakken P. 2022. Spatial dynamics in the Scandinavian wolf population – effects of increased population size and culling. Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för ekologi. SLU, 46 p.
- Sand H, Liberg O, och Andrén H. 2024. Svar till Gert Ragnarssons rapport om ”Grimsöforskarnas uppgifter om omfattning och utveckling av cryptic poaching (dold illegal jakt) på varg i Sverige”. Rapport från SKANDULV. 21 s.
- Sand H, Zimmermann B, Wabakken P, Eriksen A, and Wikenros C. 2025. Quantifying large carnivore predation relative to human harvest on moose in an intensively managed boreal ecosystem. *Ecological Applications* 35: e70000.
- Sand H, Zimmermann B, Wabakken P, Eriksen A, och Wikenros C. 2026. Vargens, björnens och jaktens uttag i älgstammen. Fakta Skog, SLU, Nr 2, 4 s.
- Sandström U. 2018. Bibliometric evaluation of wildlife research funded by the Swedish Wildlife Fund. Report to the Swedish Environmental Protection Agency, Stockholm.
- Santiago-Ávila FJ, Cornman AM, and Treves A. 2020. Poaching mortality in wolves released from protection. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287: 20200706.

- Sanz-Pérez A, Ordiz A, Sand H, Swenson JE, Wabakken P, Wikenros C, Zimmermann B, Åkesson M, and Milleret C. 2018. No place like home? A test of the natal habitat-biased dispersal hypothesis in Scandinavian wolves. *Royal Society Open Science* 5: 181379.
- Seal US, Plotka ED, Packard JM, and Mech LD. 1979. Endocrine correlates of reproduction in the wolf. *Biology of Reproduction* 21: 1057-1066.
- Sjölander-Lindqvist A, Johansson M, and Sandström C. 2015. Individual and collective responses to large carnivore management: The roles of trust, representation, knowledge spheres, communication and leadership. *Wildlife Biology*, 21(3).
- Sjölander-Lindqvist A, Johansson M, Cinque S, and De Marchi B. 2021. Anthropology of human-wildlife conflict: Emotions, identity and coexistence with large carnivores. *People and Nature* 3: 1034-1043.
- Smeds L, Aspi J, Berglund J, Kojola I, Tirronen K, and Ellegren H. 2021. Whole-genome analyses provide no evidence for dog introgression in Fennoscandian wolf populations. *Evolutionary Applications* 14: 721-734.
- Smeds L, and Ellegren H. 2023. From high masked to high realized genetic load in inbred Scandinavian wolves. *Molecular Ecology* 32: 7.
- Smeds L. 2024. Conservation genomics in inbred Scandinavian wolves using bioinformatic methods. Doctoral dissertation, Uppsala: Acta Universitatis Upsaliensis.
- Smith DW, Drummer TD, Murphy KM, Guernsey DS, and Evans SB. 2004. Winter prey selection and estimation of wolf kill rates in Yellowstone National Park, 1995-2000. *Journal of Wildlife Management* 68: 153-166.
- Sol D, Lapiedra O, and Gonzalez-Lagos C. 2013. Behavioural adjustments for a life in the city. *Animal Behaviour* 85: 1101-1112.
- Stenøien HK, Sun X, Martin MD, Scharff-Olsen CH, Alonso GH, Martins NFG, Lanigan L, Ciucani MM, Sinding MHS, Gopalakrishnan S, and Gilbert MTP. 2021. Genetisk opphav til den norsksvenske ulvestammen (*Canis lupus lupus*). NTNU Vitenskapsmuseet naturhistorisk rapport 2021-11: 1-53.
- Suutarinen J, and Kojola I. 2017. Poaching regulates the legally hunted wolf population in Finland. *Biological Conservation* 215: 11-18.
- Suutarinen J, and Kojola I. 2018. One way or another: Predictors of mortality in an endangered wolf population. *Journal of Applied Ecology* 55: 1900-1910.
- Svensson L, Wabakken P, Maartmann E, Åkesson M, Flagstad Ø, och Hedmark E. 2019. Inventering av varg vintern 2018-2019. Bestandsovervåking av ulv vinteren 2018-2019. Bestandsstatus för stora rovdjur i Skandinavien. Bestandsstatus for store rovdyr i Skandinavia. 1-2019. 53 s.
- Svensson L, Wabakken P, Maartmann E, Cardoso Palacios C, Flagstad Ø, och Åkesson M. 2021. Inventering av varg vintern 2020-2021. Bestandsovervåking av ulv vinteren 2020-2021. Bestandsstatus för stora rovdjur i Skandinavien. Bestandsstatus for store rovdyr i Skandinavia. 1-2021. 55 s.
- Svensson L, Wabakken P, Maartmann E, Nordli K, Jensen MØ, Milleret C, Dupont P, Bischof R, Åkesson M, och Flagstad Ø. 2025. Bestandsovervåking av ulv vinteren 2024-2025. Inventering av varg vintern 2024-2025. Bestandsstatus for store rovdyr i Skandinavia. Bestandsstatus för stora rovdjur i Skandinavien 1-2025. 64 s.
- Tabel Brovold Y. 2025. The origin and genetic architecture of anomalous coat color in the severely inbred Scandinavian wolf population. Master thesis, Norwegian University of Life Sciences.

Tallian A, Ordiz A, Metz MC, Milleret C, Wikenros C, Smith DW, Stahler DR, Kindberg J, MacNulty DR, Wabakken P, Swenson JE, and Sand H. 2017. Competition between apex predators? Brown bears decrease wolf kill rate on two continents. *Proceedings of the Royal Society B* 284: 20162368.

Tallian A, Ordiz A, Zimmermann B, Sand H, Wikenros C, Wabakken P, Bergqvist G, and Kindberg J. 2021. The return of large carnivores: Using hunter observation data to understand the role of predators on ungulate populations. *Global Ecology and Conservation* 27: e01587.

Tallian A, Ordiz A, Metz MC, Zimmermann B, Wikenros C, Smith DW, Stahler DR, Wabakken P, Swenson JE, Sand H, and Kindberg J. 2022. Of wolves and bears: Seasonal drivers of interference and exploitation competition between apex predators. *Ecological Monographs* 92:e1498.

Tallian A, och Kindberg J (red.). 2025. Skandinaviska björnprojektet – 40 års forskning. Naturvårdsverket. Rapport 8942.

Taylor RJ. 1984. Predation. London: Chapman and Hall.

Tirronen KF, and Kuznetsova AS. 2023. Wolf-dog hybrids arise: new insight into the eastern fringe of the Northern European wolf population. *bioRxiv* 2023.12.04.569906.

Ueno M, Solberg EJ, Iijima H, Rolandsen CM, and Gangsei LE. 2014. Performance of hunting statistics as spatiotemporal density indices of moose (*Alces alces*) in Norway. *Ecosphere* 2014: 13-20.

van Beeck Calkoen STS, Kuijper DPJ, Sand H, Singh NJ, van Wieren SE, and Cromsigt JPGM. 2018. Does wolf presence reduce moose browsing intensity in young forest plantations? *Ecography* 41: 1776-1787.

Veenbrink W, Zimmermann B, Sand H, Wikenros C, Wabakken P, and Mayer M. 2026. Wolves on ice: habitat use and selection of water bodies by wolves during winter. *Animal Behaviour* 231: 123401.

Verardi A, Lucchini V, and Randi E. 2006. Detecting introgressive hybridization between free-ranging domestic dogs and wild wolves (*Canis lupus*) by admixture linkage disequilibrium analysis. *Molecular Ecology* 15: 2845-2855.

Versluijs E, Eriksen A, Fuchs B, Wikenros C, Sand H, Wabakken P, and Zimmermann B. 2022. Wolf responses to experimental human approaches using high-resolution positioning data. *Frontiers in Ecology and Evolution*: 10:792916.

Vilà C, and Wayne RK. 1999. Hybridization between wolves and dogs. *Conservation Biology* 13: 195-198.

Vilà C, Sundqvist AK, Flagstad Ø, Seddon J, Björnerfeldt S, Kojola I, Casulli A, Sand H, Wabakken P, and Ellegren H. 2003b. Rescue of a severely bottlenecked wolf (*Canis lupus*) population by a single immigrant. *Proceedings of the Royal Society B* 270: 91-97.

Vilà C, Walker C, Sundqvist AK, Flagstad Ø, Andersone Z, Casulli A, Kojola I, Valdmann H, Halverson J, and Ellegren H. 2003a. Combined use of maternal, paternal and bi-parental genetic markers for the identification of wolf-dog hybrids. *Heredity* 90: 17-24.

Viluma A, Flagstad Ø, Åkesson M, Wikenros C, Sand H, Wabakken P, and Ellegren H. 2022. Whole-genome resequencing of temporally stratified samples reveals substantial loss of haplotype diversity in the highly inbred Scandinavian wolf population. *Genome Research* 32: 449-458.

Vucetich JA, Peterson RO, and Waite TA. 2004. Raven scavenging favours group foraging in wolves. *Animal Behaviour* 67: 1117-1126.

- Wabakken P, Sand H, Liberg O, and Bjärvall A. 2001. The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978-1998. *Canadian Journal of Zoology* 79: 710-725.
- Wabakken P, Sand H, Kojola I, Zimmermann B, Arnemo JM, Pedersen HC, and Liberg O. 2007. Multistage, long-range natal dispersal by a global positioning system-collared Scandinavian wolf. *Journal of Wildlife Management* 71: 1631-1634.
- Wabakken P, Maartmann E, Eriksen A, Zimmermann B, Flagstad Ø, Liberg O, Sand H, og Wikenros C. 2017. Ulv som skadegjører på bufe, tamrein og hund i Norge: skadehistorikk og skadepotensiale i forhold til ulvens spredningsmønster. Høgskolen i Innlandet. Oppdragsrapport nr. 2 – 2017. 57 s.
- Wabakken P, Svensson L, Maartmann E, Åkesson M, og Flagstad Ø. 2018. Bestandsovervåking av ulv vinteren 2017-2018/Inventering av varg vinteren 2017-2018. Bestandsstatus for store rovdyr i Skandinavia/Bestandsstatus för stora rovdjur i Skandinavien/ 1-2018. 54 s.
- Wikenros C, Sand H, Wabakken P, Liberg O, and Pedersen HC. 2009. Wolf predation on moose and roe deer: chase distances and outcome of encounters. *Acta Theriologica* 54: 207-218.
- Wikenros C, Liberg O, Sand H, and Andrén H. 2010. Competition between recolonizing wolves and resident lynx in Sweden. *Canadian Journal of Zoology* 88: 271-279.
- Wikenros C, Sand H, Ahlqvist P, and Liberg O. 2013. Biomass flow and scavengers use of carcasses after re-colonization of an apex predator. *PLoS ONE* 8(10): e77373.
- Wikenros C, Ståhlberg S, and Sand H. 2014. Feeding under high risk of intraguild predation: vigilance patterns of two medium-sized generalist predators. *Journal of Mammalogy* 95: 862-870.
- Wikenros C, Sand H, Bergström R, Liberg O, and Chapron G. 2015. Response of moose hunters to predation following wolf return in Sweden. *PLoS ONE* 10(4): e0119957.
- Wikenros C, Balogh G, Sand H, Nicholson KL, and Månsson J. 2016. Mobility of moose - comparing the effects of wolf predation risk, reproductive status, and seasonality. *Ecology and Evolution* 6: 8870-8880.
- Wikenros C, Aronsson M, Liberg O, Jarnemo A, Hansson J, Wallgren M, Sand H, and Bergström R. 2017. Fear or food – abundance of red fox in relation to occurrence of lynx and wolf. *Scientific Reports* 7: 9059.
- Wikenros C, Zimmermann B, Sand H, Månsson J, Maartmann E, Eriksen A, og Wabakken P. 2019. Tildelt, sett og felt elg i forhold til ulveforekomst i Norge og Sverige. Skriftserien nr. 22 - 2019, Høgskolen i Innlandet, Elverum. 60 s.
- Wikenros C, Sand H, Månsson J, Maartmann E, Eriksen A, Wabakken P, and Zimmermann B. 2020. Impact of a recolonizing, cross-border carnivore population on ungulate harvest in Scandinavia. *Scientific Reports* 10: 21670.
- Wikenros C, Gicquel M, Zimmermann B, Flagstad Ø, and Åkesson M. 2021. Age at first reproduction in wolves: different patterns of density dependence for females and males. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288: 20210207.
- Wikenros C, Di Bernardi C, Zimmermann B, Åkesson M, Demski M, Flagstad Ø, Mattisson J, Tallian A, Wabakken P, and Sand H. 2023. Scavenging patterns of an inbred wolf population in a landscape with a pulse of human-provided carrion. *Ecology and Evolution* 13, e10236.
- Wikenros C, Nordli K, Amato G, Persson J, Ausilio G, Versluijs E, Eriksen A, Wabakken P, and Aronsson M. 2024a. Carnivore guild utilization of hunter-provided food sources in boreal forest. *Wildlife Biology*: e01249.

- Wikenros C, Sand H, Di Bernardi C, and Zimmermann B. 2024b. The role of predation, forestry and productivity on moose harvest at different spatiotemporal levels of management units. *Wildlife Biology*: e01248.
- Wikenros C, Zimmermann B, Månsson J, Eriksen A, Wabakken P, and Sand H. 2025. Retrospective analyses to understand how wolf territory density impacts moose quotas, harvest and observation rate. *European Journal of Wildlife Research*: 42.
- Wilhelmsen N, Wikenros C, Nordli K, Di Bernardi C, Wabakken P, Eriksen A, Ausilio G, Sand H, and Zimmermann B. (und. granskn.). Beyond the carcass: Human disturbance influences off-carcass stationary behaviour in Scandinavian wolves. *Animal Behaviour*.
- Wilmers CC, Stahler DR, Crabtree RL, Smith DW, and Getz WM. 2003. Resource dispersion and consumer dominance: scavenging at wolf- and hunter-killed carcasses in Greater Yellowstone, USA. *Ecology Letters* 6: 996-1003.
- Zimmermann B, Wabakken P, and Dötterer M. 2003. Brown bear and wolf depredation on livestock in Scandinavia. *Wildlife Biology* 9: 15-23.
- Zimmermann B, Wabakken P, Sand H, Pedersen HC, and Liberg O. 2007. Wolf movement patterns: a key to estimation of kill rate? *Journal of Wildlife Management* 71: 1177-1182.
- Zimmermann B. 2014. Predatory behaviour of wolves in Scandinavia. PhD thesis, Faculty of Applied Ecology and Agricultural Sciences, Høgskolan i Hedmark. Norway.
- Zimmermann B, Nelson L, Wabakken P, Sand H, and Liberg O. 2014. Behavioral responses of wolves to roads: scale-dependent ambivalence. *Behavioral Ecology* 25: 1353-1364.
- Zimmermann B, Sand H, Wabakken P, Liberg O, and Andreassen H. 2015. Predator-dependent functional response in wolves: from food limitation to surplus killing. *Journal of Animal Ecology* 84: 102-112.
- Zimmermann B, Wikenros C, Sand H, Eriksen A, og Wabakken P. 2019. Elg i ulverevir: predasjon og elgjakt. Skriftserien nr. 23 - 2019, Høgskolen i Innlandet, Elverum. 50 s.
- Zumbach L. 2024. Wolf inter-territorial variation in prey use and selection in a multi-ungulate system. Master Thesis, Department of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences. 49 p.
- Åkesson M, Liberg O, Sand H, Wabakken P, Bensch S, and Flagstad Ø. 2016. Genetic rescue in a severely inbred wolf population. *Molecular Ecology* 25: 4745-4756.
- Åkesson M, Svensson L, Flagstad Ø, Wabakken P, and Frank J. 2022a. Wolf monitoring in Scandinavia: evaluating counts of packs and reproduction events. *The Journal of Wildlife Management* 86: e22206.
- Åkesson M, Flagstad Ø, Aspi J, Kojola I, Liberg O, Wabakken, and Sand H. 2022b. Genetic signature of immigrants and their effect on genetic diversity in the recently established Scandinavian wolf population. *Conservation Genetics* 23: 359-373.
- Åkesson M, Danielsson A, och Cardoso Palacios C. 2024a. Teknisk rapport över genetiska analyser på varg i Sverige under perioden 20230101-20240430. Rapport från SLU. 15 s.
- Åkesson M, Danielsson A, Flagstad Ø, och Svensson L. 2024b. Sammanställning av släktträdet över den skandinaviska vargpopulationen fram till 2023. Rapport på uppdrag av Naturvårdsverket.
- Åkesson M, Danielsson A, Hedmark E, och J Öhrn. 2018. Teknisk rapport över genetiska analyser på varg i Sverige år 2017. Rapport från SLU. 162 s.

www.fabod.se

www.faravelsforbundet.se

www.slu.se/viltskadecenter

www.rovdata.no

www.rovbase.no

www.rovbase.se

www.skandobs.se

Denna rapport har finansierats av Naturvårdsverket. De slutsatser och synpunkter som presenteras i rapporten är författarens/författarnas och överensstämmer inte nödvändigtvis med Naturvårdsverkets ställningstagande.

Skandinaviska vargprojektet

En samlad kunskap om de skandinaviska vargarna

Det skandinaviska vargprojektet SKANDULV är ett av världens längst pågående forskningsprojekt om varg. I över 25 år har projektet märkt, följt och forskat på skandinaviska vargar för att öka kunskapen om deras biologi, ekologi, genetik och beteende samt populationens utveckling. Den forskning som bedrivits, har bidragit till ett gediget kunskapsunderlag för förvaltningen och detaljerad kunskap om populationen.

Den här kunskapssammanställningen samlar forskningsresultat från projektets start 1998 fram till februari 2026 och ger en uppdaterad bild av kunskapsläget kring den skandinaviska vargpopulationen. Syftet med sammanställningen är att göra kunskapen mer känd, tillgänglig och främja att resultaten kommer till användning inom viltförvaltningen – lokalt, regionalt, nationellt och internationellt.

Rapporten är ett kunskapsstöd för de som arbetar med eller berörs av vargförvaltningen inom såväl myndigheter, näringar som intresseorganisationer. Den kan exempelvis fungera som vetenskapligt underlag för beslut, förvaltningsplaner och kommunikationsinsatser men lämpar sig också för utbildning. Rapporten kan också vara värdefull för en bredare allmänhet som vill veta mer om vargen, dess biologi och hur den förvaltas.

Kunskapssammanställningen är resultatet av många års samverkan mellan forskningen och förvaltningen. Förhoppningen är att den samlade kunskapen ska bidra till en kunskapsbaserad och hållbar förvaltning av vargen – nu och i framtiden.

Projektet har bland annat finansierats av Naturvårdsverket, via medel ur Viltvårdsfonden. Löpande resultat från forskningsprojektet publiceras på: **SKANDULV | slu.se**