



Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Department of Ecology
Grimsö Wildlife Research Station



Beräkningar av beskattning av den svenska vargpopulationen 2017

Rapport till Naturvårdsverket från SKANDULV

av

Håkan Sand, Olof Liberg, Guillaume Chapron

2016-07-01



Högskolan i Hedmark



Beräkningar av beskattning av den svenska vargpopulationen 2017 a report from the Scandinavian Wolf Research Project (SKANDULV) to the Swedish Environmental Protection Agency (SEPA)

2016, June 30th

Authors:

Håkan Sand, Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, SLU, Sweden
Olof Liberg, Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, SLU, Sweden
Guillaume Chapron, Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, SLU, Sweden

Program coordinator for SKANDULV:

Camilla Wikenros, camilla.wikenros@slu.se

Publisher of report in this format:

Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences

Postal address:

Grimsö 125
730 91 Riddarhyttan

Place of publication:

Riddarhyttan

Year of publication:

2016

Online publication:

<http://pub.epsilon.slu.se>

<http://www.slu.se/skandulv>

Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Department of Ecology
Grimsö Wildlife Research Station

Uppdraget

Vargforskningsprojektet Skandulv uppdras att med utgångspunkt från populationsstorleken 2015/16 och efter jakt 2016, beräkna hur stor beskattningen kan vara 2017 för att efter eventuell jakt få en minskning, en nolltillväxt eller en ökning av populationen 2017 jämfört med populationsstorleken 2016 efter jakt och annan känd dödlighet (skyddsjakt, olyckor etc). Resultaten redovisas i hur många vargar som kan fällas för att uppnå en minskning, 0% i tillväxt, 1%, 2%, 3% osv till full tillväxt (ingen jakt).

Vidare ska Skandulv undersöka vad som strukturellt har förändrats i populationen från föregående år och förklara vilka tänkbara orsaker som finns till detta samt hur årets inventeringsresultat stämmer överens med fjolårets beskattningsmodelleringar.

Utkast till rapport ska vara Naturvårdsverket tillhanda 2016-06-23. Slutlig rapport ska vara klar 1 juli 2016.

Sammanfattning

Tre olika modeller har använts för att beräkna sambandet mellan jaktuttag och populationens storlek efter en eventuell jakt under perioden 1/5 2016 till 30/4 2017. Beräkningarna visar sambandet mellan storleken på jaktuttaget under denna period och storleken på den kvarvarande populationen jämfört med populationens nivå efter jakten vintern 2016 (312, vargar, 95% CI = 241 - 414). Samtliga modeller visar på relativt god överensstämmelse i resultaten av det beräknade uttaget.

Modell 1 använder data från de senaste 10 åren för att beräkna *medeltillväxten* i populationen inklusive det antal djur som har fällts under olika former av legal jakt. Modell 2 är en åldersstrukturerad s.k. Leslie matrix där medelvärden och standardavikelser på reproduktion och dödlighet är inlagda. Data på dödlighet i modellen erhålls från radiomärkta vargar och data på kullstorlek tas från snöspårningsdata vid vinterns början. Modell 3 som bygger på s.k. bayesisk statistik visar att föregående års prognos inte kunde förutsäga förändringen i populationens numerär.

Gemensamt för resultaten från samtliga tre modeller är att det finns en betydande osäkerhet i kommande års tillväxt och därmed för utfallet av ett eventuellt jaktuttag på populationens storlek. Det betyder att om tillväxten för 2016/17 ligger inom den lägre delen av det beräknade intervallet finns det inget utrymme för jakt alls medan man kan ha en relativt hög beskattning om tillväxten uppgår till den högre delen av detta intervall.

En genomgång av förändringar i populationens sammansättning under de fem senaste åren uppvisar inga tydliga samband med populationstillväxten för samma år. Materialet visar dock på en sjunkande trend av antalet nybildade revirmarkerande par i populationen fram till 2014/15. Det senaste året har det dock skett en liten uppgång för antal nybildade par vilket troligen kommer att få en positiv effekt på antalet familjegrupper till kommande säsong. En genomgång av jaktuttaget på enskilda kategorier av djur under 2015/2016 visar att vuxna reproducerande djur i jaktuttaget utgjorde en lägre andel än deras förekomst i populationen och kan inte förklara den relativt sett låga tillväxten för det senaste året. Det finns heller inga tecken på att det har genomförts en lägre inventeringsinsats under det senaste året eller att inavelsgraden har ökat i populationen. En ovanligt hög tillväxt i Norge under det sista året antyder att det inte rör sig om någon övergripande faktor som inverkar negativt på populationen som helhet. Nedgången i den svenska delen av populationen under det sista året är därför troligen en kombination av faktorer såsom legal jakt, illegal jakt samt demografiska slumpeffekter.

Modell 1. Beräknad beskattning baserad på observerad populationsstorlek och årlig tillväxt

Håkan Sand

För att beräkna effekten av ett visst jaktuttag i vargpopulationen för en kommande vinter jämfört med föregående års nivå behöver man utgå från tidigare års tillväxt och hur denna har påverkats av genomfört jaktuttag i populationen. Däremot räknar vi inte in övrig känd dödlighet vid denna beräkning. Anledningen till detta är att man aldrig vet hur stor andel av den totala övriga dödligheten (naturlig, trafik och illegal jakt) som är ”känd”. Omfattningen av den ”kända” övriga dödligheten kan variera kraftigt mellan olika år och skulle man räkna in denna införs ett fel med okänd storlek. Istället ingår denna dödlighet som en del i populationens demografi utan jakt (se nedan). Populationens storlek redovisas i de årliga inventeringsrapporterna och beräknas genom att multiplicera antalet funna och bekräftade föryngringar i populationen med en faktor 10 (95% konfidensintervall på 7,9 – 13,0; Wabakken m.fl. 2016).

En prognosberäkning för hur stor populationen kommer att vara den kommande vintern kan utföras genom att multiplicera *populationen* ett visst år med den årliga *potentiella tillväxten* i medeltal (beräknad som det geometriska medelvärdet för samtliga år) i populationen för t.ex. de senaste 5 eller 10 åren (se tabell 1 och efterföljande text för beräkningar av möjligt jaktuttag och potentiell tillväxt för 2017).

Denna årliga *potentiella tillväxt* uppgår i medeltal till ca 21% för den senaste 10-årsperioden och till ca 17% för den senaste 5-års perioden i Sverige. Den *potentiella tillväxten* visar hur populationen skulle vuxit utan någon laglig jakt alls, och skiljer sig således från den *realiserade tillväxten* som är lägre på grund av det jaktuttag som årligen genomförs. Däremot finns all ”övrig dödlighet” (naturlig, trafik och illegal jakt) inkluderad i beräkningen av den *potentiella tillväxten*. För att populationen under den kommande vintern skall uppgå till samma numerär som populationen året innan behöver man därför göra ett totalt uttag (skydds jakt + licensjakt + nöd) som motsvarar den årliga *potentiella tillväxten* i populationen.

Beräkning baserad på populationens storlek 2015/16

Populationens (s.k. netto) storlek för inventeringssäsongen 2015/16 uppgick till 312 individer (340 minus 28 skjutna under inventeringsperioden) med ett 95% konfidensintervall på 241 – 414. En applicering av den beräknade *potentiella medeltillväxten* i populationen för de senaste 10 åren (21 %) på *nettopopulationen* 2015/16 ger ett värde på 378 djur. Detta visar att populationen beräknas öka med 66 djur till inventeringssäsongen 2016/17 under förutsättning att det senaste årets tillväxt är av samma storlek som det i medeltal för de senaste 10 åren. (Figur 1).

Det förekommer dock en betydande variation i populationens tillväxt (både realiserad och potentiell) mellan olika år. Ett sätt att beskriva variationen i tillväxt i populationen mellan olika år är att beräkna 90% konfidensintervall. Detta intervall beskriver inom vilka värden som populationens sanna tillväxt ligger med 90% sannolikhet. Detta intervall visar att värdet för den lägre årliga *potentiella tillväxten* uppgår till 12% medan värdet för den högre uppgår till 30%.

Eftersom den *potentiella populationstillväxten* för det senaste året (2015/16) var ovanligt låg (-3%) kan man ge större tyngd i beräkningen genom att använda populationstillväxten för de senaste fem åren istället för de sista tio åren enligt ovan. En applicering av den beräknade *potentiella medeltillväxten* i populationen för de senaste 5 åren (17 %) på *nettopopulationen* 2015/16 ger ett värde på 365 djur vilket visar att populationen beräknas öka med 53 djur till inventeringssäsongen 2016/17 (Figur 2).

En applicering av 90% konfidensintervall för den *potentiella populationstillväxten* under denna 5-års period visar dock att denna kan variera mellan 0% och 33%. Det betyder att om tillväxten för 2016/17 uppgår till den lägre siffran finns det inget utrymme för jakt alls medan man kan ha en relativt hög beskattning om tillväxten uppgår till den högre siffran. Den ökade osäkerheten i skattningen i detta exempel är främst ett resultat av att beräkningen av konfidensintervallet är beroende av antalet observationer (årliga tillväxttal) vilket är hälften (n=5) jämfört med det första exemplet (n=10).

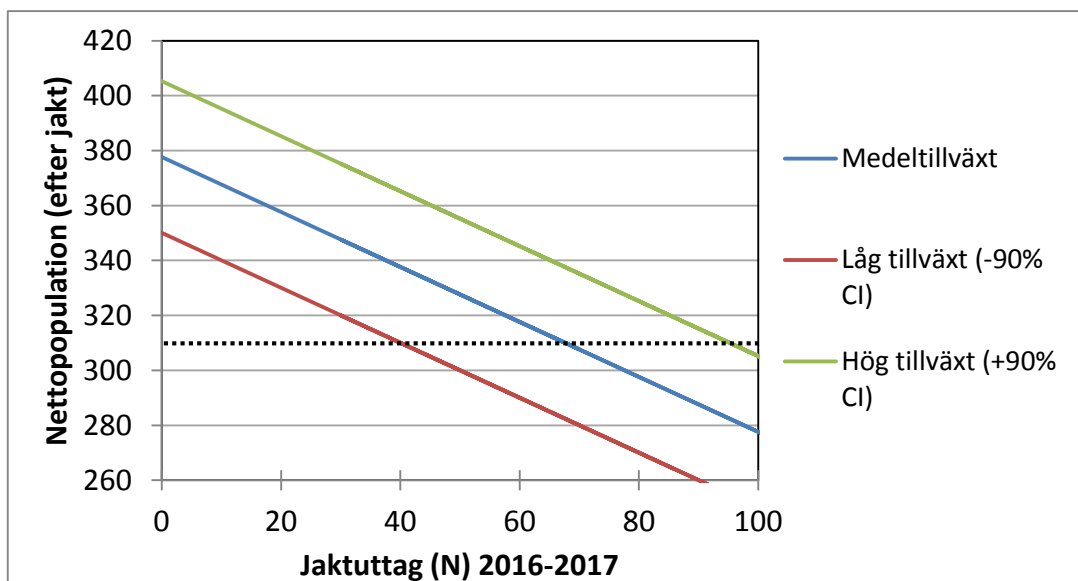
Tabell 1. Beräkning av potentiell tillväxt för perioden 1 maj 2016 till 30 april 2017. Den potentiella årliga tillväxten är baserad på beräkningar från den senaste 5-års perioden.

Parameter	Symbol	Värden
Licensjakt 1/10 – 30/4	J_{licens}	14
Skyddsjakt sommar 1/5 – 30/9	J_{ss}	7
Skyddsjakt vinter 1/10 – 30/4	J_{sv}	14
Bruttopopulation	N_{brutto}	340
Nettopopulation	$N_{\text{netto}} = N_{\text{brutto}} - J_{\text{licens}} - J_{\text{sv}}$	312
Potentiell årlig tillväxt i populationen*	λ_p	1,17 (1,0-1,33)
Tidsperiod (1 maj 2015 – 30 april 2016)	t	

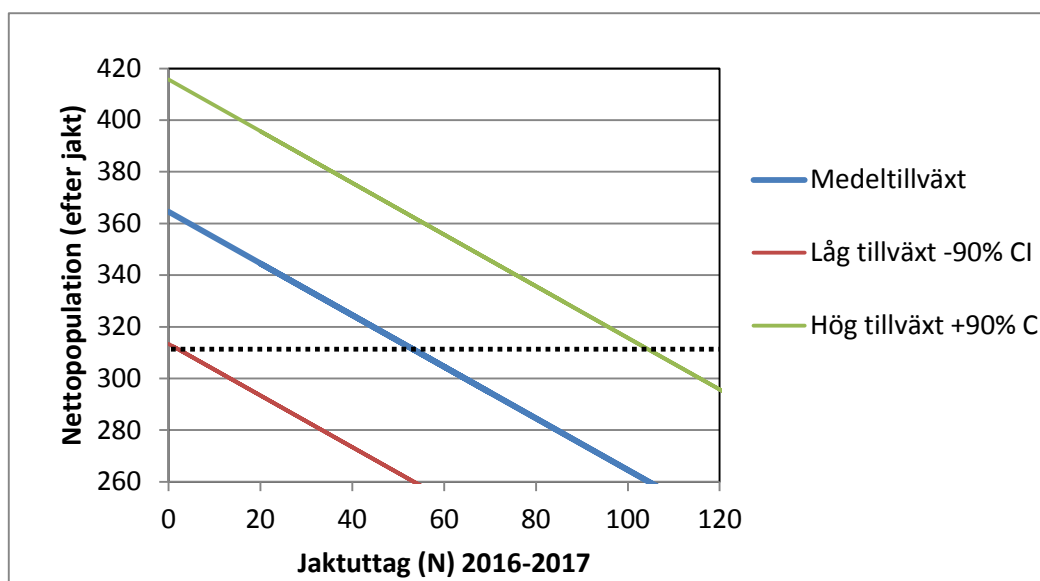
*avser den senaste 5-års perioden

Beräkning av den *potentiella tillväxten* mellan år t och $t-1$ där t representerar år med start 1 maj och slut 30 april

$$\lambda_p = (N_{\text{brutto}}(t) + J_{\text{ss}}(t)) / N_{\text{netto}}(t-1)$$



Figur 1. Sambandet mellan möjligt jaktuttag 2016/2017 och storleken på populationen direkt efter detta uttag (nettopopulation). Svart punktad linje illustrerar storleken på populationen efter jakt 2015/16 (312). Denna beräkning bygger på antagandet att populationstillväxten under 2016/17 är lika stor som den funna årliga tillväxten i populationen i medeltal under de 10 senaste åren (blå) samt för det övre +90% konfidensintervallet för denna årliga tillväxt (grön) respektive det lägre -90% konfidensintervallet (röd) för denna årliga tillväxt.



Figur 2. Sambandet mellan jaktuttag 2016/2017 och storleken på populationen direkt efter detta uttag (nettopopulation). Svart punktad linje illustrerar storleken på populationen efter jakt 2015/16. Denna beräkning bygger på antagandet att populationstillväxten under 2016/17 är lika stor som den funna årliga tillväxten i populationen i medeltal under de 5 senaste åren (blå) samt för det övre +90% konfidensintervallet för denna årliga tillväxt (grön) respektive det lägre -90% konfidensintervallet (röd) för denna årliga tillväxt.

Modell 2. Matrismodell i Excel

Olof Liberg

Modellen

Denna modell är uppbyggd som en s.k. Leslie matris med tidsstadier i kolumnerna och djuren uppdelade efter kön och åldersklasser i raderna. Varje år innehåller tre stadier, populationen 30 april precis före årets reproduktion ("vårpopulation"), populationens storlek 1 oktober ("höstpopulation") efter sommarens dödlighet inklusive skydds jakt, samt populationens storlek direkt efter vinterns licens- och skydds jakt ("post-jakt-population"). Höstpopulationen motsvarar det som i inventeringsrapporterna kallas *bruttopopulation*. Övrig dödlighet dvs. dödlighet som inte orsakats av laglig jakt (naturlig, trafik, illegal jakt) läggs in i två faser, dels mellan *vårpopulation* och *höstpopulation* (sommardödlighet), dels mellan *post-jakt-population* och "vårpopulation" (vinterdödlighet). Populationen är uppdelad på 11 åldersklasser. De djur som finns kvar i årsklass 11 (djur mellan 10 och 11 års ålder), dör alla till nästa år dvs. inget djur blir äldre än 11 år i modellen. Medelvärden och standardavvikelser för ålders- och könsspecifik dödlighet, liksom kullstorlek vid vinterns början tas från SKANDULV's databaser. Dessa värden har dock anpassats något för att ge en varians i tillväxttakten som motsvarar den som inventeringsresultaten visar. Specifikation på hur stor andel av djuren i respektive åldersklass som reproducerar sig är också baserad på data från populationen, men anpassad så att den ger en ungefärlig kvot mellan antal födda kullar och en höstpopulation på 1:10 dvs. den kvot som tidigare uppmätts i den skandinaviska vargpopulationen.

Modellen gavs en startpopulation baserad på inventeringsdata från år 2015/16, som motsvarade *höstpopulationen* i Sverige (inklusive hälften av gränsreviren) hösten 2015. Verkliga data från licensjakten och skydds jakt perioden 1 oktober 2014 – 30 april 2016 lades också in. Därefter genomfördes simuleringar för sex olika scenarios av jaktuttag under vintern 2016/17 (0, 25, 50, 75, 100 och 150 vargar). Varje scenario simulerades 1000 gånger. Medelvärdet för populationens storlek direkt efter denna beskattning, samt övre och undre värdet för 90 % konfidensintervall ($1,65 * SD$) lades in i ett diagram (Figur 1).

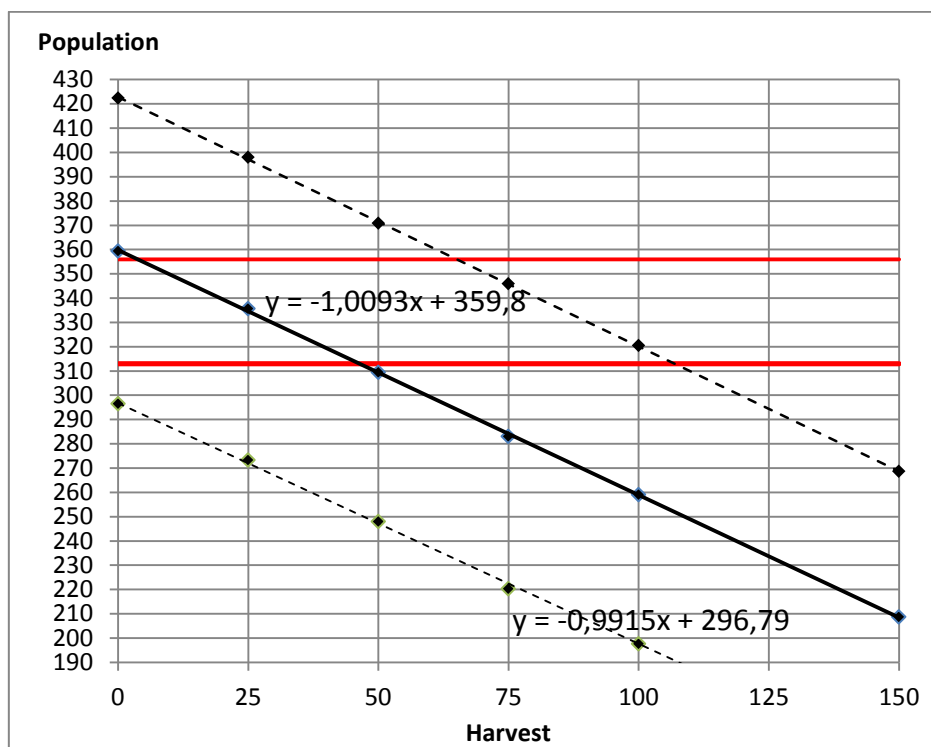
Resultat

Korrelationen mellan ett visst givet uttag vintern 2017 och hur stor populationen kommer att vara direkt efter detta uttag visas i figur 3. Som synes är konfidensintervallet för 90 % av utfallen så stort att den nedre gränsen ligger strax under 2016 års nivå även utan jakt. Det innebär alltså att även helt utan jakt hösten/vintern 2016/17 så är risken något högre än 5 % att populationen kommer att vara något mindre än nivån vintern 2016 efter jakt (312 djur). I simuleringen har ålders- och könsfördelningen bland de skjutna djuren varit densamma som återfanns i den verkliga avskjutningen under den stora jakten hösten-vintern 2014/15 (1 okt 2014 – 30 april 2015, licens- och skydds jakt kombinerat). Eftersom nivåerna för populationen i figur 3 gäller antal vargar direkt efter jakten, har sammansättningen i det simulerade uttaget dock ingen betydelse, eftersom detta är den momentana effekten. Däremot kan den ha betydelse för vargstammens tillväxt till nästa år. Se diskussion om effekterna av olika sammansättning på uttaget i ett senare avsnitt nedan.

Tabell 2. Indata för simuleringarna samt beräknad höstpopulation och möjligt jaktuttag för 2016/17. SD anger standardavvikelsen för två av dessa parametrar.

Parameter	Värde	Variation
Startpopulation (brutto hösten 2015 enligt inventeringsrapporten)	340	
Uttag licensjakt skyddsjakt och nöd 1/10-15 – 30/4-16	28	
Population efter jakt vintern 2016	312	
Genomsnittlig kullstorlek vid vinterns början	3,50	0,50 (SD)
Årlig mortalitet exkl. legal jakt (naturlig, trafik, illegal jakt)	21,7%	6,0 (SD)
Årlig tillväxttakt utan jakt	18,2%	
Beräknad höstpopulation 2016 utan sommar jakt (medelvärde)	370	

Observera att relationen mellan beskattning och populationens storlek efter beskattningen i figur 3 representerar den totala avskjutningen för perioden 1 oktober 2016 - 30 april 2017. Vill man reservera ett visst antal för skyddsjakt, måste dessa dras från ett eventuellt förslag på licensjakt. Under föregående år sköts 12 vargar på skyddsjakt plus nöd i Sverige under den aktuella tidsperioden, och året dessförinnan 15 stycken. För innevarande sommarperiod (1/5 – 30/10 2016) finns dock redan ett utrymme för skyddsjakt på sju vargar (samma som förra året) inlagt i modellen dvs. samma antal som sköts motsvarande period förra året. Vill man reservera ett utrymme för en större skyddsjakt under sommaren, får man återigen dra dessa från eventuellt förslag på skyddsjakt.



Figur 3. Sambandet mellan jaktuttag vintern 2017 och storleken på populationen direkt efter detta uttag. Nivåerna för populationens storlek direkt efter vinterns jakt år 2015 och 2016 (356 djur resp. 312) visas med röda vågräta linjer. Den tjocka svarta linjen visar medelvärdet för relationen mellan jaktuttag och den resulterande populationen direkt efter uttaget. De streckade linjerna visar gränsen för 90% konfidensintervall. Den övre ekvationen gällar regressionslinjen för medelvärdet, den nedre för konfidensintervallets nedre gräns.

Model 3: Analysis with Bayesian hierarchical state-space models

Guillaume Chapron

I use a Bayesian hierarchical state space model to estimate the impact of different hunting quotas on the wolf population in Sweden. The model tells the population at year $t + 1$ is the population at year t multiplied by growth rate λ minus harvest at year t . The growth rate λ is not the observed growth rate, but the potential growth rate. It indicates how much the population would have grown if there had not been any culling since 2004. It is necessary to calculate this potential growth rate to estimate the impact of a hunting quota in 2017.

$$N_{t+1} = \lambda \cdot N_t - H_t$$

The model assumes that all culling is strictly additive and that all parameters are drawn from the same probability distributions every year. Estimates of population size are based on the old conversion factor of 10. The term culling includes both license hunt and protective hunt. Because protective hunt occurs year-round, a model taking the form

$$N_{t+1} = \lambda \cdot (N_t - H_t^b) - H_t^a$$

would underestimate the potential growth rate because N_t wolves would reach the birth pulse, while some have already been killed. A correct model should split culling or hunting into Hb before and Ha after the birth pulse:

$$\begin{cases} \mu_t = \log(\lambda \cdot (N_t - H_t^b) - H_t^a) \\ N_t \sim \text{lognormal}(\mu_t, \sigma_{proc}) \end{cases}$$

When written in a hierarchical way, I need to separate the process model and the observation model. The process likelihood is:

where μ_t is the deterministic prediction of the median wolf population size at time t , N_t is the true population size at time t , σ_{proc} is the standard deviation of the true population size on the log scale, λ is the yearly population growth rate. The true state is linked to data using the observation likelihood:

$$\begin{cases} \alpha_t = \frac{N_t^2}{\sigma_{Nobs}^2} \\ \beta_t = \frac{N_t}{\sigma_{Nobs}^2} \\ \psi_t \sim \text{gamma}(\alpha_t, \beta_t) \\ Nobs_t = \text{Poisson}(\psi_t) \end{cases}$$

where $N_{obs,t}$ is the observed population size at time t , σ_{Nobs} is the estimate of the error of observation of the population size. This formulation views the count data hierarchically – the mean observed count of wolves at time t is Poisson distributed with mean ψ_t and this mean is drawn from a gamma distribution with mean equal to the prediction of the process model and a standard deviation for observation error. I chose this approach because it allows the uncertainty in the data model to be larger than the variance of the Poisson parameter ψ_t .

This model is used for three purposes: 1) evaluate whether last year predictions were correct, 2) predict the effect of harvest in 2017 assuming all parameters are constant, 3) predict the effect of harvest in 2017 assuming a mechanistic change from 2016 and onwards.

1. Evaluation of last year predictions

I re-run the same analysis as in 2015 to calculate what was the predicted impact for 2016 of population hunt, by using the number of wolves that have been effectively hunted. Figure 4 shows that the real population trajectory was not well predicted by the model as what has happened falls outside (below) the 95% credible interval of the predictions.

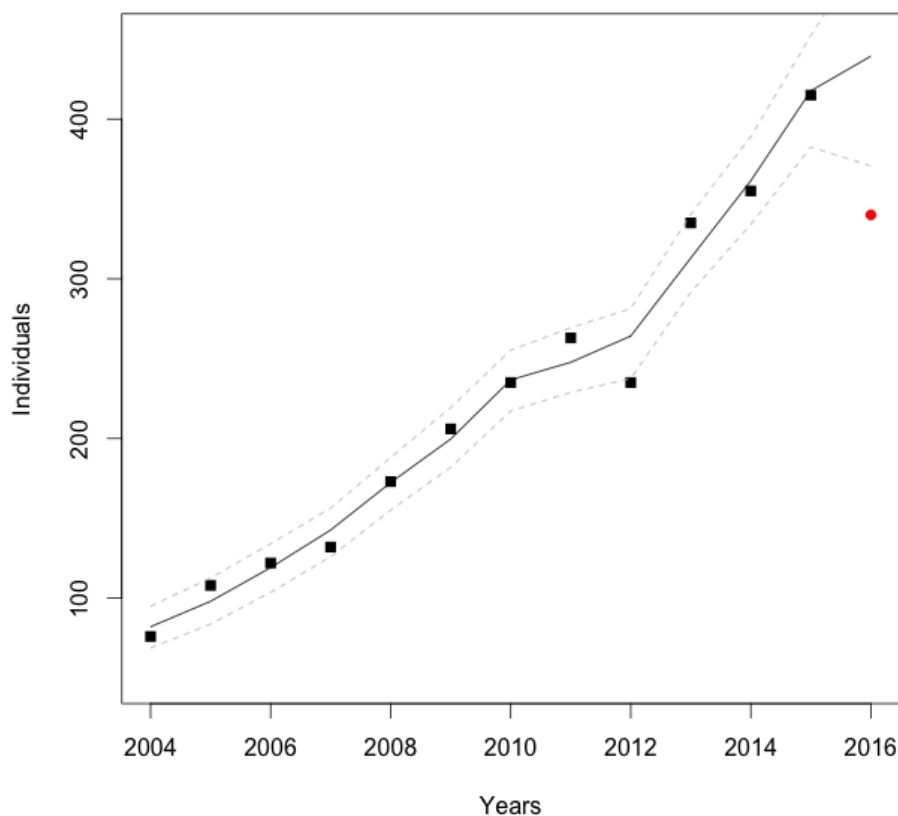


Figure 4: Fitted hierarchical model with the time series 2004-2015 of the Scandinavian wolf population. The black squares are census data, the black line indicates the population size with the fitted model and the dashed lines indicate the 95% confidence of our model fit. The red circle indicates the population size in 2016 (that was not used in the model fit).

Because the model was not able to predict the population drop that happened from 2015 to 2016 (see Figure 4), it is worth checking whether the model is correct. In other words, is this model able to well explain the population dynamic? The procedure to check this is fundamental to any model based inference and is called posterior predictive checks. Simply speaking the procedure is to simulate data with the fitted model and look at whether the simulated data significantly deviate from the observed data. This deviation is quantified by a Bayesian p value and values close to 0 or 1 indicate a lack of model fit. We find on the contrary that the model is well able to explain the data (Figure 5).

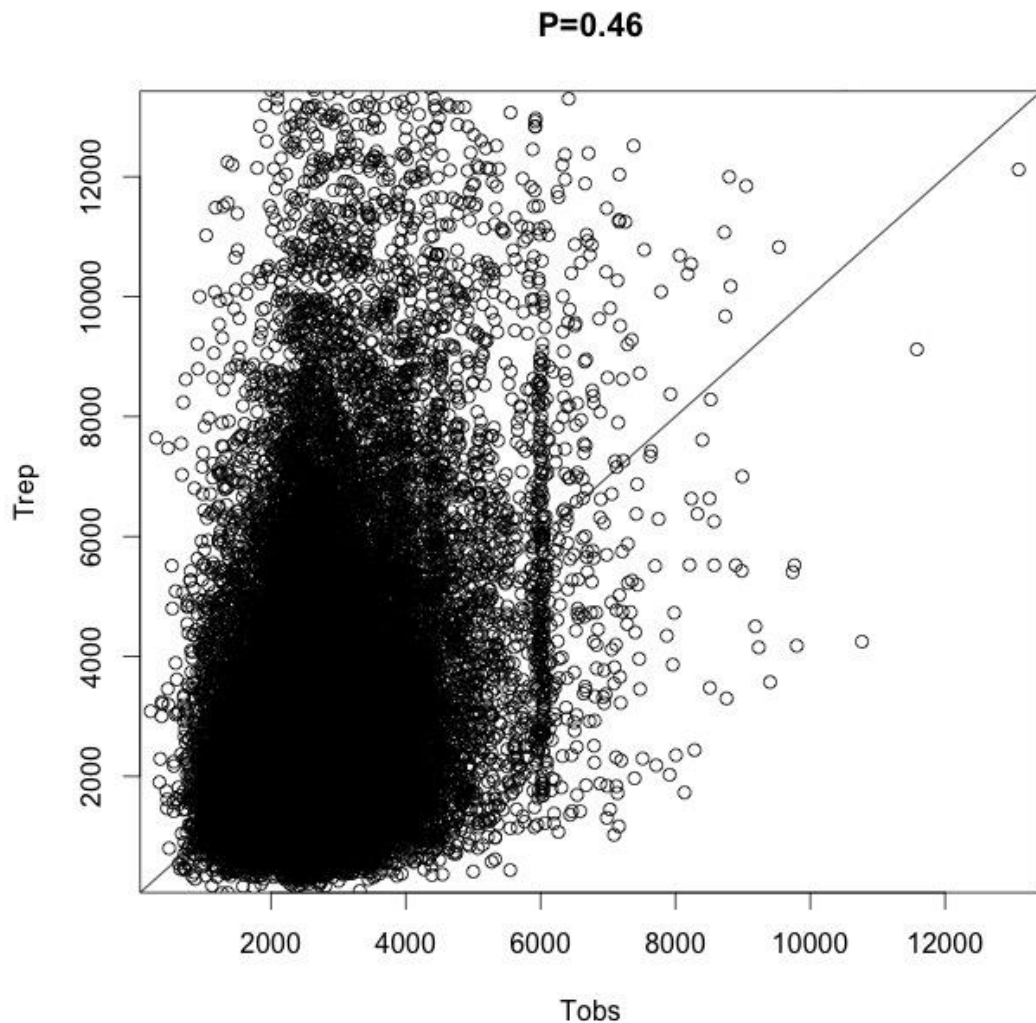


Figure 5: Posterior predictive checks for the model fitted to the time series 2004-2015 of the Scandinavian wolf population. The graph shows summary statistics for observed data (T_{obs}) and simulated data (T_{rep}). Bayesian p value = 0.46 and shows that the model is adequate for the data because the dots are placed on both sides of the first diagonal.

2. Prediction for 2017 with the same model

Since the model was found to be adequate for the time series 2004-2015, I keep the same model when predicting population dynamic in 2017 using the time series 2004-2016. The model fits the population by considering that the population in 2015 was overestimated and the population in 2016 was underestimated (Figure 6). This model behavior is due to the fact that the growth rate for the periods 2014-15 and 2015-16 is drawn from the same distribution of λ . I find that the median value of λ is 1.22 ± 0.04 with 95% CI = 1.15–1.31 (Figure 7). Convergence of the MCMC is checked by the Gelman and Heidel diagnostic tests and posterior distributions are shown on Figure 4. I also run a posterior predictive check and find the model is adequate (Figure 8). The effect of hunting on population size and growth rate is shown on Tables 1 and 2 respectively.

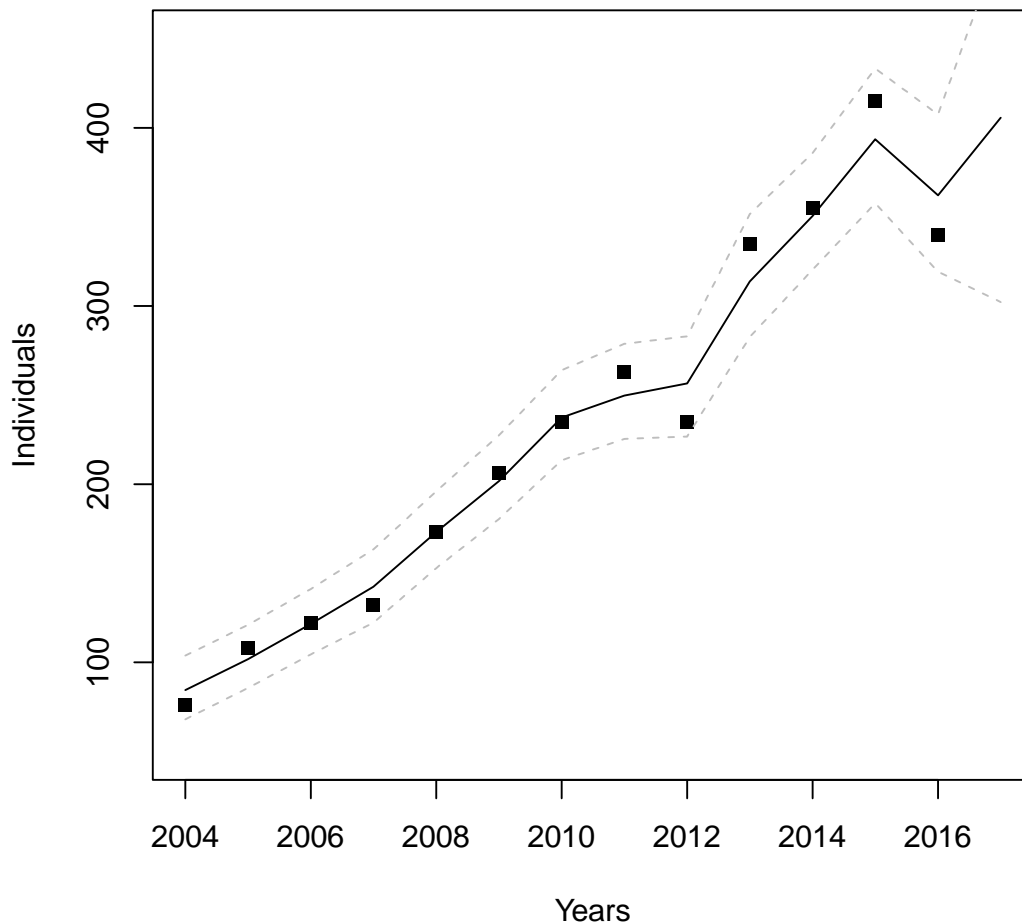


Figure 6: Fitted hierarchical model with the time series 2004-2016 of the Scandinavian wolf population. The black squares are census data, the black line indicates the population size with the fitted model and the dashed lines indicate the 95% confidence of our model fit. The prediction in 2017 is without hunting.

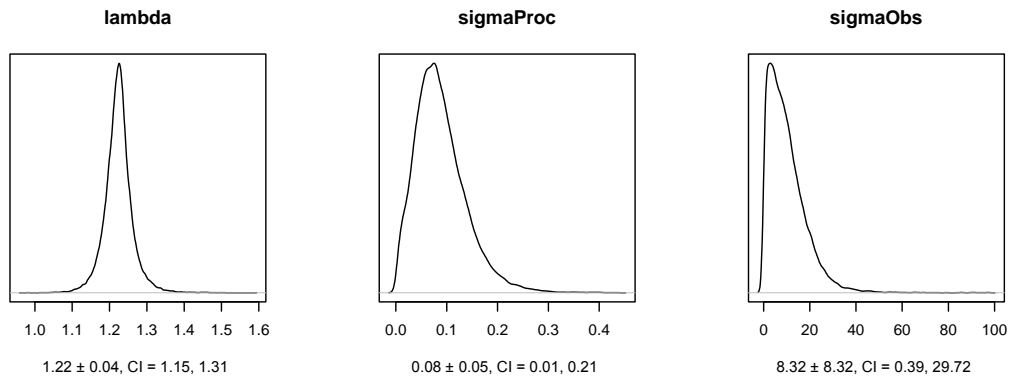


Figure 7: Posterior distribution of model parameters. Prior distribution for $\lambda \sim \text{uniform}(0, 2)$, for $\sigma_{proc} \sim \text{unif}(0, 0.5)$ on the log scale and for $\sigma_{Nobs} \sim \text{unif}(0, 100)$.

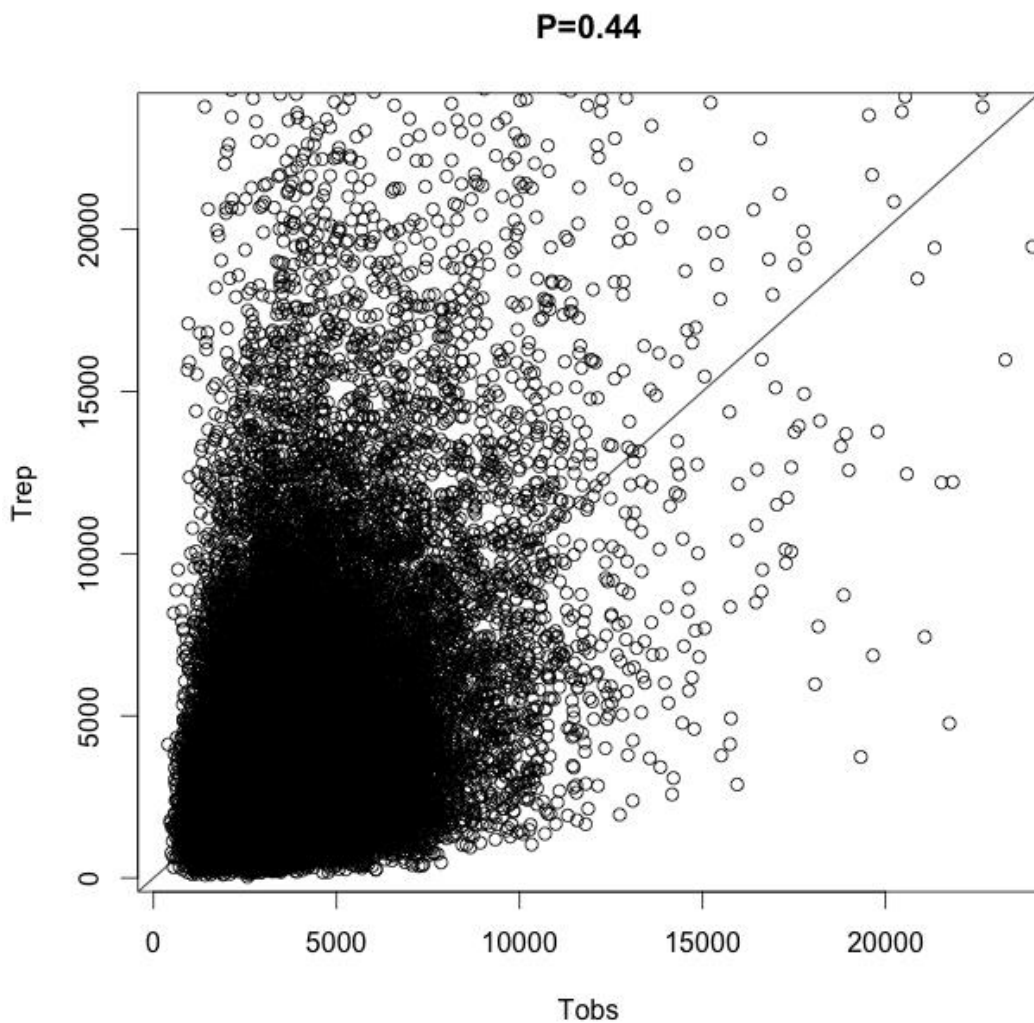


Figure 8: Posterior predictive checks for the model fitted to the time series 2004-2016 of the Scandinavian wolf population. The graph shows summary statistics for observed data (Tobs) and simulated data (Trep). Bayesian p value = 0.44 and shows that the model is adequate for the data because the dots are placed on both sides of the first diagonal.

Table 3: Probabilities to have the targeted wolf population smaller or larger than certain thresholds (centered on 350 wolves) after a hunting quota H .

H	Probability population size in 2017 is:						
	<275	<300	<325	<350	>350	>375	>400
30	0.02	0.06	0.14	0.28	0.72	0.51	0.29
31	0.02	0.06	0.14	0.29	0.71	0.5	0.28
32	0.02	0.06	0.15	0.29	0.71	0.5	0.27
33	0.02	0.07	0.15	0.3	0.7	0.48	0.26
34	0.03	0.07	0.15	0.31	0.69	0.47	0.26
35	0.03	0.07	0.16	0.32	0.68	0.47	0.25
36	0.03	0.07	0.17	0.32	0.68	0.46	0.24
37	0.03	0.07	0.17	0.33	0.67	0.45	0.24
38	0.03	0.08	0.17	0.34	0.66	0.44	0.23
39	0.03	0.08	0.18	0.35	0.65	0.43	0.22
40	0.03	0.08	0.19	0.35	0.65	0.42	0.21
41	0.03	0.08	0.19	0.36	0.64	0.41	0.21
42	0.03	0.09	0.2	0.37	0.63	0.4	0.2
43	0.03	0.09	0.2	0.38	0.62	0.39	0.19
44	0.04	0.09	0.21	0.38	0.62	0.38	0.19
45	0.04	0.1	0.21	0.4	0.6	0.37	0.18
46	0.04	0.1	0.22	0.41	0.59	0.36	0.17
47	0.04	0.1	0.22	0.41	0.59	0.36	0.17
48	0.04	0.11	0.23	0.42	0.58	0.34	0.16
49	0.04	0.11	0.24	0.43	0.57	0.33	0.15
50	0.04	0.11	0.24	0.44	0.56	0.33	0.15
51	0.05	0.12	0.25	0.45	0.55	0.32	0.14
52	0.05	0.12	0.25	0.46	0.54	0.31	0.14
53	0.05	0.13	0.26	0.47	0.53	0.3	0.13
54	0.05	0.13	0.27	0.48	0.52	0.29	0.12
55	0.05	0.13	0.28	0.49	0.51	0.28	0.12
56	0.06	0.13	0.28	0.5	0.5	0.28	0.12
57	0.06	0.14	0.29	0.51	0.49	0.27	0.11
58	0.06	0.14	0.3	0.52	0.48	0.26	0.11
59	0.06	0.15	0.3	0.53	0.47	0.25	0.1
60	0.06	0.15	0.31	0.53	0.47	0.24	0.1
61	0.06	0.16	0.32	0.55	0.45	0.23	0.09
62	0.07	0.16	0.33	0.56	0.44	0.23	0.09
63	0.07	0.17	0.33	0.56	0.44	0.22	0.09
64	0.07	0.18	0.35	0.58	0.42	0.21	0.08
65	0.08	0.17	0.35	0.58	0.42	0.2	0.08
66	0.08	0.18	0.36	0.59	0.41	0.2	0.08
67	0.08	0.19	0.37	0.6	0.4	0.19	0.07
68	0.08	0.19	0.38	0.61	0.39	0.18	0.07
69	0.09	0.2	0.39	0.62	0.38	0.18	0.06
70	0.09	0.21	0.4	0.63	0.37	0.17	0.06

Table 4: Probabilities of population growth rate after a hunting quota H .

H	Probability effective growth rate λ_{2017} is:						
	<0.9	<0.95	<1.00	>1.00	>1.05	>1.1	>1.15
30	0.18	0.25	0.34	0.66	0.54	0.4	0.2
31	0.19	0.26	0.36	0.64	0.52	0.39	0.19
32	0.19	0.27	0.36	0.64	0.51	0.38	0.19
33	0.2	0.28	0.38	0.62	0.49	0.36	0.18
34	0.2	0.28	0.39	0.61	0.48	0.35	0.17
35	0.21	0.29	0.4	0.6	0.47	0.33	0.17
36	0.22	0.31	0.42	0.58	0.45	0.32	0.16
37	0.23	0.31	0.42	0.58	0.44	0.31	0.16
38	0.24	0.33	0.44	0.56	0.42	0.29	0.15
39	0.24	0.34	0.46	0.54	0.4	0.28	0.14
40	0.26	0.35	0.47	0.53	0.39	0.27	0.14
41	0.26	0.36	0.48	0.52	0.37	0.26	0.13
42	0.28	0.38	0.5	0.5	0.36	0.25	0.13
43	0.28	0.39	0.52	0.48	0.34	0.24	0.12
44	0.29	0.4	0.53	0.47	0.33	0.23	0.12
45	0.3	0.41	0.55	0.45	0.32	0.22	0.11
46	0.31	0.43	0.56	0.44	0.31	0.21	0.11
47	0.33	0.44	0.58	0.42	0.3	0.21	0.11
48	0.33	0.46	0.59	0.41	0.28	0.2	0.1
49	0.35	0.47	0.61	0.39	0.27	0.19	0.09
50	0.36	0.48	0.62	0.38	0.26	0.18	0.1
51	0.37	0.49	0.63	0.37	0.25	0.18	0.09
52	0.38	0.51	0.65	0.35	0.24	0.17	0.09
53	0.4	0.53	0.67	0.33	0.23	0.16	0.08
54	0.41	0.55	0.68	0.32	0.22	0.15	0.08
55	0.43	0.56	0.69	0.31	0.21	0.14	0.07
56	0.44	0.58	0.71	0.29	0.2	0.14	0.08
57	0.45	0.59	0.72	0.28	0.2	0.14	0.07
58	0.47	0.61	0.73	0.27	0.19	0.13	0.07
59	0.48	0.62	0.74	0.26	0.18	0.13	0.07
60	0.49	0.64	0.75	0.25	0.17	0.12	0.06
61	0.51	0.65	0.76	0.24	0.16	0.12	0.06
62	0.53	0.66	0.77	0.23	0.16	0.11	0.06
63	0.54	0.67	0.78	0.22	0.15	0.11	0.06
64	0.56	0.69	0.79	0.21	0.15	0.1	0.05
65	0.57	0.7	0.8	0.2	0.14	0.1	0.05
66	0.59	0.72	0.81	0.19	0.14	0.1	0.05
67	0.6	0.73	0.82	0.18	0.13	0.09	0.05
68	0.62	0.74	0.82	0.18	0.12	0.09	0.05
69	0.64	0.75	0.83	0.17	0.12	0.08	0.04
70	0.65	0.76	0.84	0.16	0.11	0.08	0.04

3. Prediction for 2017 with a modified model

Although the model was found to be adequate for the time series 2004-2016, this rely on the assumption that the population in 2015 was overestimated and the population in 2016 was underestimated. It may be possible that something has changed in the population and that the population estimates were correct. I therefore modify the model to include a possibility that there was a change in 2015-16 documented by parameter β and with X being a dummy variable equal to 0 except the last year when it is equal to 1 (to indicate this is the only year there was a change).

$$N_{t+1} = (\lambda + \beta \cdot X) \cdot (N_t - H_t^b) - H_t^a$$

This change has an even probability $X \sim \text{bern}(0.5)$ again to happen in 2016-17 and this gives a wider credible interval for population predictions (Figure 9).

I find that the median value of λ is 1.24 ± 0.02 with 95% CI = 1.2–1.3 (Figure 10). This value is higher than that for the previous model because the population decline in 2015-16 is explained by parameter β with median value -0.26 ± 0.1 with 95% CI = -0.43– -0.05. This is clear evidence that something that had not happened before took place the last year (otherwise parameter β would have been centered on 0). Figure 9 also shows that the model no longer considers that the population in 2015 was overestimated and the population in 2016 was underestimated as parameter β instead accounts for the unexpected drop.

Convergence of the MCMC is checked by the Gelman and Heidel diagnostic tests and posterior distributions are shown on Figure 10. I also run a posterior predictive check and find the model is adequate (Figure 11).

The effect of hunting on population size and growth rate is shown on Tables 3 and 4 respectively.

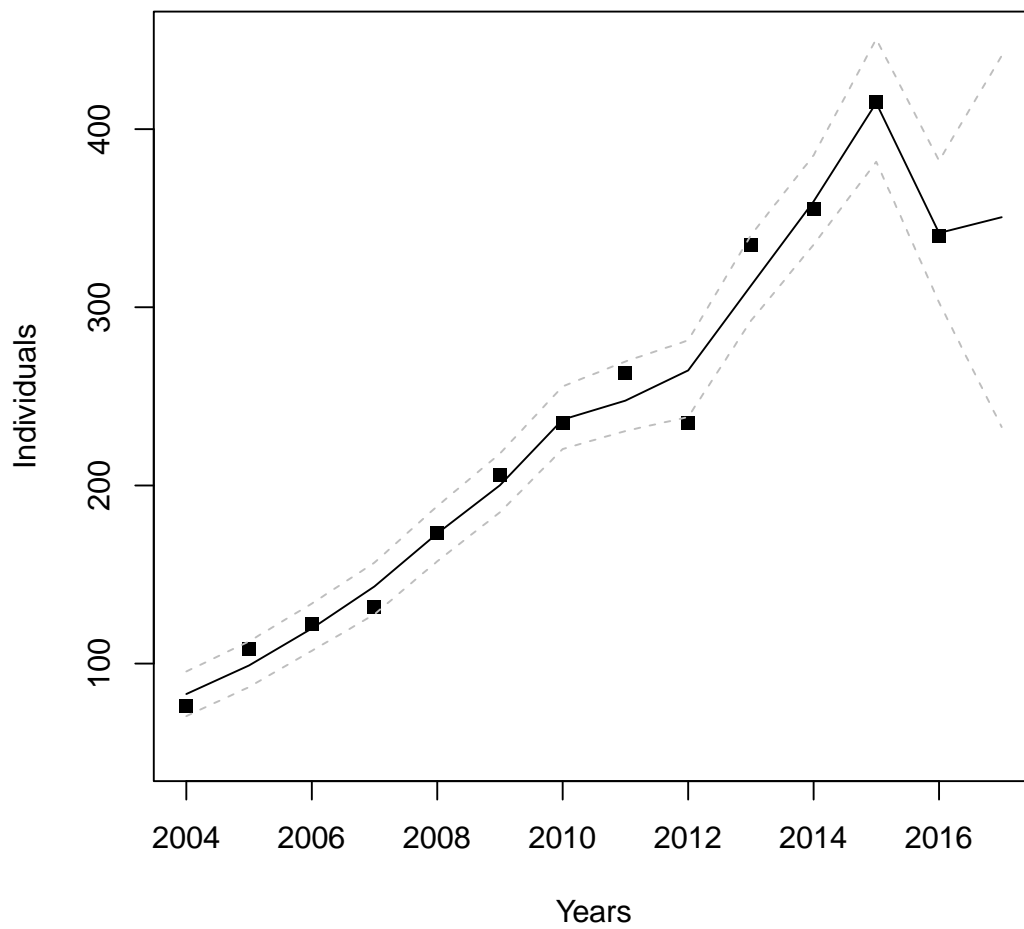


Figure 9: Fitted hierarchical model with the time series 2004-2016 of the Scandinavian wolf population. The black squares are census data, the black line indicates the population size with the fitted model and the dashed lines indicate the 95% confidence of our model fit. The prediction in 2017 is without hunting.

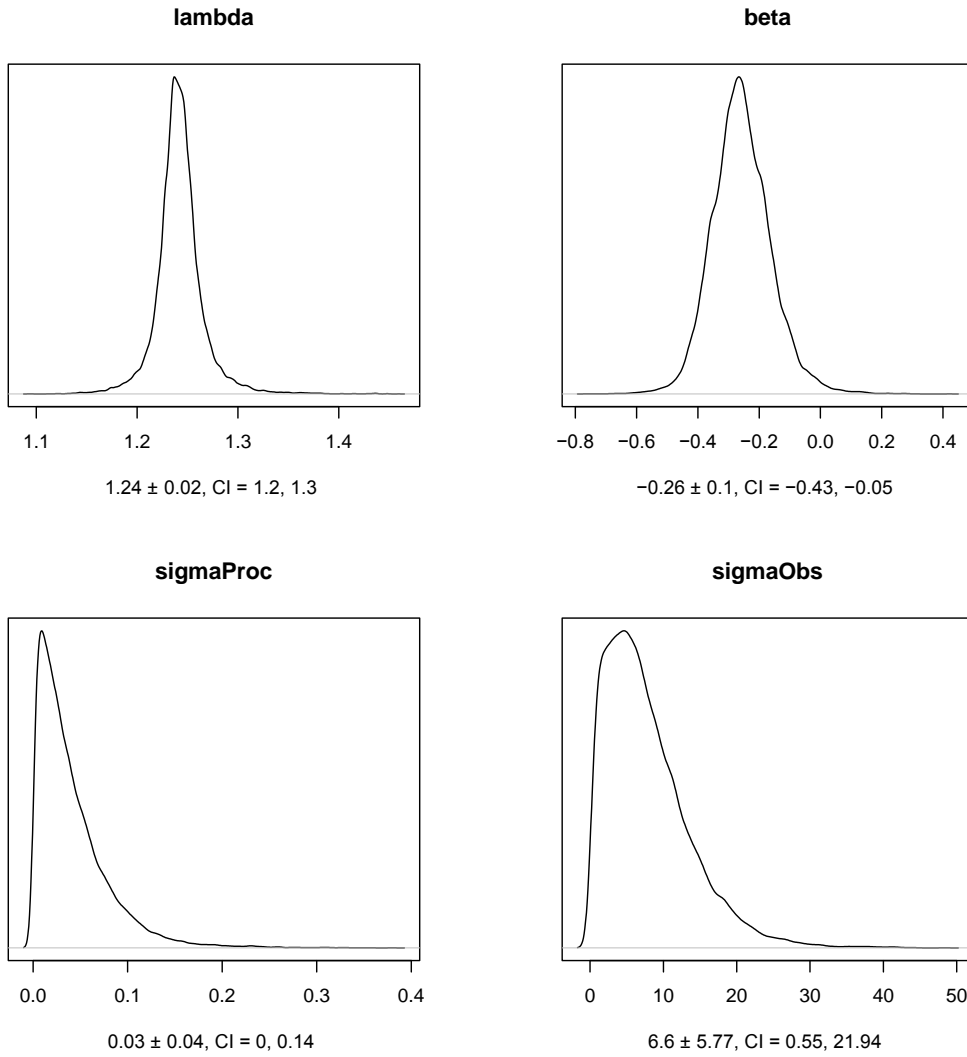


Figure 10: Posterior distribution of model parameters. Prior distribution for $\lambda \sim \text{uniform}(0, 2)$, for $\beta \sim \text{norm}(0, 100)$, for $\sigma_{proc} \sim \text{unif}(0, 0.5)$ on the log scale and for $\sigma_{Nobs} \sim \text{unif}(0, 100)$.

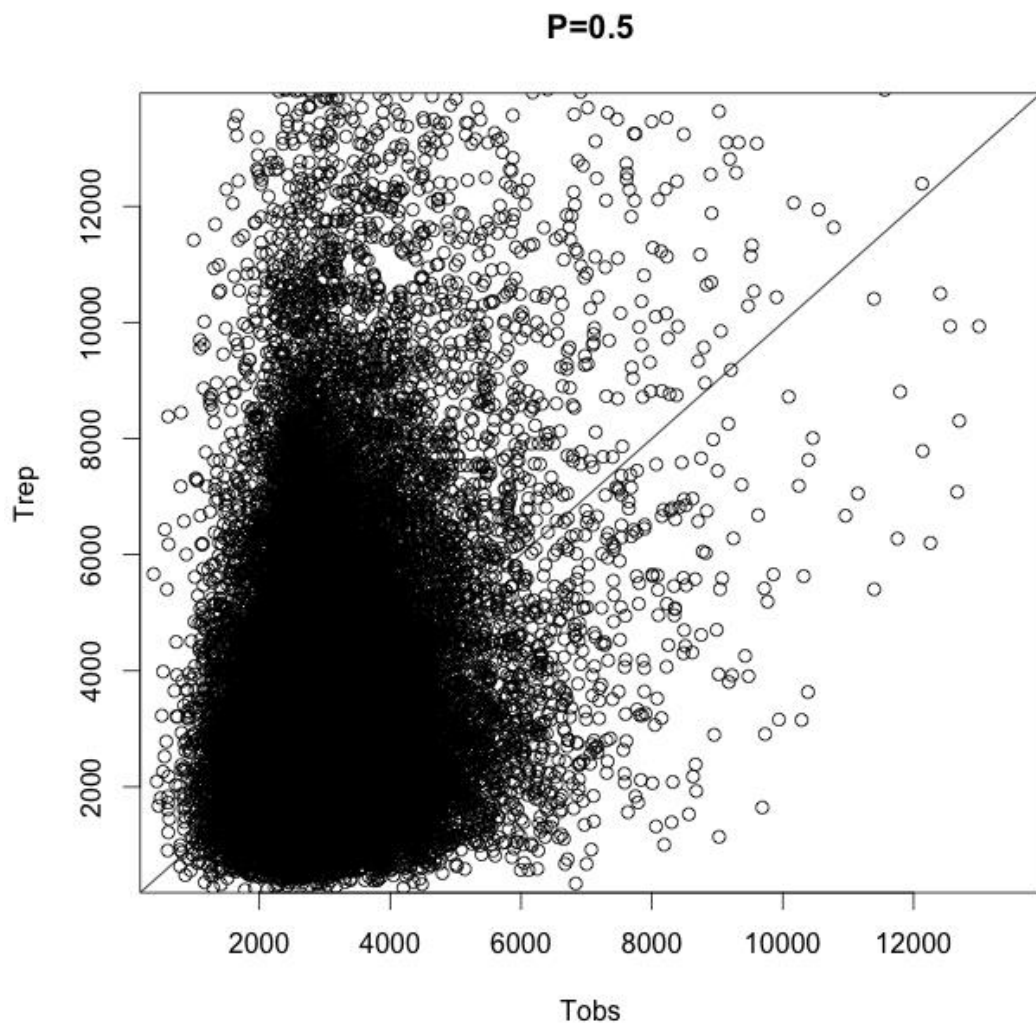


Figure 11: Posterior predictive checks for the model fitted to the time series 2004-2016 of the Scandinavian wolf population. The graph shows summary statistics for observed data (Tobs) and simulated data (Trep). Bayesian p value = 0.5 and shows that the model is adequate for the data because the dots are placed on both sides of the first diagonal.

Table 5: Probabilities to have the targeted wolf population smaller or larger than certain thresholds (centered on 350 wolves) after a hunting quota H .

H	Probability population size is:						
	<275	<300	<325	<350	>350	>375	>400
20	0.23	0.34	0.46	0.62	0.38	0.19	0.07
21	0.23	0.35	0.47	0.63	0.37	0.19	0.06
22	0.23	0.35	0.47	0.64	0.36	0.18	0.06
23	0.24	0.36	0.48	0.65	0.35	0.17	0.06
24	0.24	0.36	0.48	0.65	0.35	0.17	0.06
25	0.25	0.36	0.49	0.66	0.34	0.16	0.05
26	0.26	0.37	0.49	0.67	0.33	0.15	0.05
27	0.26	0.37	0.5	0.68	0.32	0.15	0.05
28	0.26	0.38	0.51	0.68	0.32	0.14	0.05
29	0.27	0.38	0.51	0.69	0.31	0.14	0.04
30	0.27	0.39	0.52	0.7	0.3	0.13	0.04
31	0.28	0.39	0.53	0.71	0.29	0.12	0.04
32	0.28	0.39	0.53	0.71	0.29	0.12	0.04
33	0.29	0.4	0.54	0.72	0.28	0.11	0.03
34	0.29	0.4	0.55	0.73	0.27	0.11	0.03
35	0.3	0.41	0.55	0.74	0.26	0.1	0.03
36	0.3	0.41	0.56	0.74	0.26	0.1	0.03
37	0.31	0.42	0.57	0.75	0.25	0.09	0.03
38	0.31	0.42	0.57	0.76	0.24	0.09	0.03
39	0.31	0.43	0.58	0.77	0.23	0.09	0.03
40	0.32	0.43	0.59	0.78	0.22	0.08	0.03
41	0.32	0.44	0.6	0.78	0.22	0.08	0.02
42	0.33	0.45	0.6	0.79	0.21	0.08	0.02
43	0.33	0.45	0.61	0.8	0.2	0.07	0.02
44	0.34	0.46	0.62	0.8	0.2	0.07	0.02
45	0.34	0.46	0.62	0.81	0.19	0.07	0.02
46	0.35	0.47	0.63	0.82	0.18	0.06	0.02
47	0.35	0.47	0.64	0.82	0.18	0.06	0.02
48	0.35	0.48	0.65	0.83	0.17	0.06	0.02
49	0.36	0.48	0.65	0.84	0.16	0.05	0.02
50	0.36	0.49	0.66	0.84	0.16	0.05	0.01
51	0.37	0.49	0.67	0.85	0.15	0.05	0.01
52	0.37	0.5	0.68	0.86	0.14	0.05	0.01
53	0.38	0.51	0.68	0.86	0.14	0.04	0.01
54	0.38	0.51	0.69	0.87	0.13	0.04	0.01
55	0.38	0.52	0.7	0.87	0.13	0.04	0.01
56	0.39	0.53	0.7	0.88	0.12	0.04	0.01
57	0.4	0.53	0.71	0.88	0.12	0.04	0.01
58	0.4	0.54	0.72	0.89	0.11	0.04	0.01
59	0.4	0.54	0.73	0.89	0.11	0.03	0.01
60	0.41	0.55	0.74	0.9	0.1	0.03	0.01

Table 6: Probabilities of population growth rate after a hunting quota H .

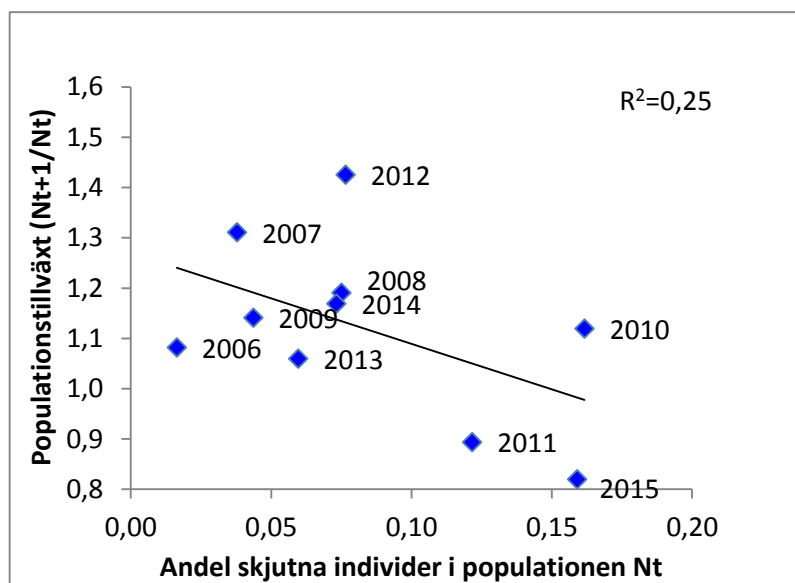
H	Probability effective growth rate λ_{2017} is:						
	<0.9	<0.95	<1.00	>1.00	>1.05	>1.1	>1.15
1	0.4	0.43	0.46	0.54	0.51	0.49	0.37
2	0.4	0.44	0.46	0.54	0.51	0.48	0.35
3	0.41	0.44	0.47	0.53	0.51	0.48	0.34
4	0.41	0.44	0.47	0.53	0.5	0.47	0.32
5	0.41	0.45	0.47	0.53	0.5	0.47	0.3
6	0.42	0.45	0.48	0.52	0.5	0.46	0.28
7	0.42	0.45	0.48	0.52	0.5	0.46	0.27
8	0.43	0.46	0.48	0.52	0.49	0.46	0.24
9	0.43	0.46	0.48	0.52	0.49	0.45	0.23
10	0.43	0.46	0.49	0.51	0.49	0.44	0.21
11	0.44	0.46	0.49	0.51	0.48	0.44	0.19
12	0.44	0.47	0.49	0.51	0.48	0.43	0.17
13	0.44	0.47	0.5	0.5	0.47	0.42	0.16
14	0.45	0.47	0.5	0.5	0.47	0.42	0.15
15	0.45	0.47	0.5	0.5	0.46	0.4	0.13
16	0.45	0.48	0.5	0.5	0.46	0.4	0.12
17	0.46	0.48	0.51	0.49	0.46	0.38	0.12
18	0.46	0.48	0.51	0.49	0.45	0.37	0.11
19	0.46	0.49	0.52	0.48	0.44	0.35	0.1
20	0.46	0.49	0.52	0.48	0.43	0.34	0.09
21	0.47	0.49	0.52	0.48	0.43	0.32	0.09
22	0.47	0.49	0.53	0.47	0.42	0.3	0.08
23	0.47	0.5	0.53	0.47	0.41	0.29	0.08
24	0.48	0.5	0.54	0.46	0.4	0.27	0.07
25	0.48	0.51	0.54	0.46	0.39	0.25	0.07
26	0.48	0.51	0.55	0.45	0.37	0.23	0.06
27	0.48	0.51	0.55	0.45	0.36	0.21	0.06
28	0.49	0.52	0.56	0.44	0.34	0.2	0.06
29	0.49	0.52	0.57	0.43	0.33	0.18	0.05
30	0.49	0.53	0.58	0.42	0.31	0.16	0.05
31	0.5	0.53	0.59	0.41	0.29	0.15	0.05
32	0.5	0.53	0.59	0.41	0.28	0.14	0.04
33	0.5	0.54	0.61	0.39	0.26	0.12	0.04
34	0.51	0.55	0.62	0.38	0.24	0.12	0.04
35	0.51	0.55	0.64	0.36	0.22	0.11	0.04
36	0.51	0.56	0.65	0.35	0.21	0.1	0.04
37	0.52	0.56	0.67	0.33	0.19	0.09	0.03
38	0.52	0.57	0.68	0.32	0.17	0.09	0.03
39	0.52	0.58	0.7	0.3	0.16	0.08	0.03
40	0.53	0.59	0.72	0.28	0.14	0.08	0.03

Övriga frågeställningar och diskussion

Olof Liberg och Håkan Sand

Sambandet mellan jaktuttag och populationens tillväxt perioden 2007 – 2016

För att bättre förstå jaktens inverkan på populationens tillväxt mellan olika år genomfördes en enkel regressionsanalys mellan andelen skjutna individer under ett år (N_t) och tillväxten i populationen under det följande året (N_{t+1}/N_t) för perioden 2007 till 2016. Denna analys visar att det finns ett relativt svagt negativt samband mellan tillväxten mellan olika år och jaktuttagets storlek (Figur 12). Mer intressant är att denna analys visar att det förekommer en stor variation mellan olika år som inte kan förklaras av jaktuttagets storlek. Endast 25% av variationen i tillväxt mellan olika år kunde förklaras av andelen skjutna individer i populationen året innan. Det betyder att det finns flera andra faktorer som tillsammans bidrar till att skapa en betydande osäkerhet i populationens tillväxt mellan olika år. Tänkbara sådana faktorer är osäkerhet i inventeringen, omfattningen av annan typ av dödlighet inklusive illegal jakt, demografiska slumpeffekter, samt eventuella inavelseffekter. För den senaste 10-års perioden är det endast två år som uppvisar en negativ tillväxt (2012, 2016) varav det senaste året uppvisar den största negativa tillväxten (18%).



Figur 12. Sambandet mellan andelen skjutna individer under ett år (N_t , 1 maj – 30 april) och populationens realiserade tillväxt till följande år (N_{t+1}) för perioden 2006/2007 till 2015/2016. Årtalen för respektive punkt representerar den vinter (1/1-30/4) som jakten genomfördes.

Tabell 7. Sammanställning av inventerad population, olika typer av jaktuttag samt beräknad årlig tillväxt i populationen.

Inventeringsår (höst/vinter)	Inventerad bruttopop	Totalt jaktuttag 1/5 – 30/4	Licens+ Skydds jakt 1/10 – 30/4	Skydds jakt sommar 1/5 – 30/9	Realiserad tillväxt	Potentiell tillväxt
2006/07	132	5	4	1	1,08	1,11
2007/08	173	13	10	3	1,31	1,38
2008/09	206	9	8	1	1,19	1,27
2009/10	235	38	37	1	1,14	1,19
2010/11	263	32	29	3	1,12	1,34
2011/12	235	18	15	3	0,89	1,02
2012/13	335	20	18	2	1,43	1,53
2013/14	355	26	18	8	1,06	1,15
2014/15	415	66	59	7	1,17	1,25
2015/16	340	35	28	7	0,82	0,97

Hur kan olika sammansättningar av jaktuttag påverka populationens tillväxt?

Licensjakten 2015

Vi undersökte hur utfallet av fem olika jaktstrategier för licensjakten vintern 2015 påverkar populationens tillväxt på kort sikt dvs. till hösten efter jakten. Under denna licensjakt sköts totalt 45 vargar. För denna beräkning användes modell 2 i denna rapport (se sidan 6) och simulerat utfallet av olika jaktstrategier med 1000 replikat vardera.

Den planerade jaktstrategin för licensjakten 2015 var att ta ut hela flockar i ett antal olika revir, där alla djuren i flocken skulle skjutas. Man beslutade att ta ut åtta flockar, två i Dalarna, fyra i Värmland och två i Örebro län, vilket också genomfördes. Dessutom sköts av misstag en vuxen hane och en tikvalp i ett grannrevir till ett av de utsedda målreviren. I fyra av de åtta reviren sköts båda de revirhävande individerna ("alfa-djuren"), i två revir fälldes den ena av dessa (en hane och en tik), och i två revir fälldes endast ungdjur.

Sammansättningen bland de fällda djuren avvek (dock ej signifikant; $P=0,137$, Chi-2-test) från en förväntad slumpmässig fördelning byggd på sammansättningen av hela populationen (Tabell 2). Vuxna revirhävande djur var underrepresenterade, medan årsvalpar var överrepresenterade. Spridningsdjur och subadulta flockdjur sköts i ungefär samma proportion som de utgör i populationen.

Tabell 8. Sammansättning på kön och social klass hos de 45 vargar som sköts på licens under vintern 2015, i jämförelse med förväntade fördelning som bygger på populationens beräknade sammansättning.

	Hanar	Tikar	Totalt	Sammansättning skjutna	Sammansättning populationen
Revirhävare	6	5	11	0,24	0,45
Spridningsdjur	2	1	3	0,07	0,10
Subadulta flockdjur	0	2	2	0,04	0,03
Valpar	14	15	29	0,64	0,42
Totalt	22	23	45		

Förutom ett scenario med den funna sammansättningen bland de skjutna djuren (1), undersökte vi effekten av fem alternativa jaktstrategier (Tabell 9). Dessa innefattade ingen licensjakt alls (2), slumpmässig jakt (samma sammansättning i jaktuttaget som populationen) (3), inriktning enbart på årsvalpar (4), inriktning enbart på vuxna djur (3 år och äldre) (5). Slutligen modellerades ett scenario (6) där målsättningen var att skjuta alla djur i de utvalda flockarna, inklusive de två revirhävare (totalt 16 alfadjur), dvs. den målsättning som inte uppfylldes helt under jakten (endast 11 av avsedda 16 alfadjur fälldes). För samtliga sex scenarios användes samma antal djur som i verkligheten fälldes under jakten (45), vilket innebar att fem alfadjur fick ersätta fem valpar för den sista jaktstrategin (6).

Modellen beräknade effekten av jakt på dels antalet födda kullar våren efter jakten, samt på populationens storlek påföljande höst (2015). För samtliga scenarios applicerades även det uttag som genomfördes i de verkliga skyddsjakterna på 15 resp. 5 djur som genomfördes hösten-vintern 1/10 2014 – 30/4 2015 och sommaren 1/5 – 30/9 2015. I tabell 9 presenteras resultaten i form av medelvärden för respektive jaktstrategi.

I alternativ 2 (ingen jakt) 2015 resulterade simuleringarna i en förväntad höstpopulation på 472 djur med 46 föryngringar våren 2015. Minst effekt av en licensjakt på 45 djur erhöles med en jakt som enbart var inriktat på årsvalpar (strategi 4). Denna jaktstrategi hade ingen påverkan på antalet föryngringar till våren 2015 medan höstpopulationen beräknades till 434 djur. Störst effekt hade den strategi (5) som inriktade jakten mot enbart vuxna djur (3 år och äldre). Den beräknade höstpopulationen 2015 med denna strategi skulle då ha blivit 393 djur. Den låga nivån orsakades av att antalet reproduktioner våren 2015 då skulle ha minskat till 34 stycken. Effekterna av den verkliga jakten 2015 och en slumpmässig jakt (2) (proportionell mot samtliga åldersklasser) ligger mellan dessa båda ytterligheter. På grund av underrepresentationen av vuxna djur i den verkliga jakten (strategi 1) var dess beräknade effekt mindre jämfört med den från en helt slumpmässig jakt (strategi 3). En korrigering av den verkliga jakten så att den innefattade alla de 16 avsedda alfadjuren (strategi 6) ändrade detta endast marginellt. De detaljerade effekterna på respektive ålders- och könklass ges i Appendix 1.

Från denna analys kan vi dra två slutsatser. För det första att en jaktstrategi som enbart riktar mot hela flockar inte medför en större effekt på populationens tillväxt jämfört med en jakt

som är proportionell mot populationens sammansättning. För det andra att den oväntat stora nedgången i populationen till hösten 2015 inte kan förklaras av sammansättningen i det genomförda jaktuttaget.

Tabell 9. Beräknat utfall för antal reproduktioner 2015 och totalpopulation hösten 2015 efter olika jaktstrategier, inklusive den verkliga, för licensjakten januari-februari 2015.

Typ av jaktstrategi	Population hösten 2014	Skyddsjakt 1/10-30/4	Licensjakt jan/feb 2015	Pop 2015 direkt efter jakten	Beräknat antal reprod. 2015	Beräknad population hösten 2015
Ingen licensjakt	415	15	0	400	46	472
Verklig jakt	415	15	45	355	42	422
Alla 16 alfadjur skjutna	415	15	45	355	42	421
Sluppmässig	415	15	45	355	40	414
End. valpar	415	15	45	355	46	434
End. aduler (3+ år)	415	15	45	355	34	393

Strukturella förändringar i populationen - vad händer med familjegrupper och par från ett år till nästa?

För att bättre förstå vad som orsakat den låga tillväxten i vargpopulationen från 2014/2015 till 2015/2016 har vi analyserat hur antalet familjegrupper och par har förändrats från ett år till nästa under den senaste femårsperioden och hur detta är relaterat till den verkliga tillväxten i populationen. För denna analys har vi använt data från hela den skandinaviska vargpopulationen för att undvika den slumpfaktor som avgör hur stor andel av populationen som finns på den svenska respektive den norska sidan ett visst år. För varje enskild familjegrupp och par har vi undersökt om och hur deras status förändrats från ett år till nästa. Vi har betraktat befintliga par år 1, både de som finns i intakta familjegrupper och de som finns i revirmarkerande par, som den pol utifrån vilken familjegrupper kan bildas till år 2. Vi har sedan klassificerat vad som hänt med dessa par från år 1 till år 2 i olika typer av övergångar. Frekvensen av varje övergångstyp har dividerats med polens storlek år 1 för att få jämförbara siffror mellan åren. Följande typ av övergångar har beräknats, först ges den korta benämning som används i Tabell 10 (observera att de par i polen år 1 som vi utgår ifrån kan antingen ha funnits i en familjegrupp eller i ett revirmarkerande par):

Lyckad stabilitet = samma par i polen år 1 har bildat familjegrupp år 2.

Lyckad omsättning = ena eller båda parterna i ett par år 1 har bytts ut men har ändå bildat en familjegrupp år 2.

Misslyckad stabilitet = revir där samma par som fanns år 1 finns kvar år 2 men endast som ett par dvs. ingen familjegrupp har bildats.

Misslyckad omsättning = ena eller båda parterna i ett par år 1 har bytts ut till år 2 och utgör endast ett revirmarkerande par dvs. har misslyckats att bilda familjegrupp.

Total förlust = båda djuren i ett par har försvunnit från år 1 till år 2 utan att dessa har ersatts dvs. inget annat par har etablerat sig i samma revir.

Nytt par i nytt revir år 1 = slutligen har vi i Tabell 10 lagt in frekvensen av nybildade par i nya revir år 1.

Tabell 10. Antal familjegrupper och par i Skandinavien samt realiserade tillväxttakter för åren 2010/11 till 2015/16. Den nedre delen av tabellen visar frekvensen av olika typer av övergångar för det revirmarkerande paret i familjegrupper och par från år 1 till år 2 i varje kolumn. Dessa typer av övergångar förklaras i texten.

År 1	2010/11	2011/12	2012/13	2013/14	2014/15
År 2	2011/12	2012/13	2013/14	2014/15	2015/16
N fam.grp år 1	31	33	39	43	49
N par år 1	29	32	25	26	20
N fam.grp år 2	33	39	43	49	37
Verklig tillväxt	0,96	1,29	1,05	1,15	0,93
Nytt par i nytt revir år 1	0,36	0,41	0,33	0,28	0,23
Lyckad Stabilitet	0,45	0,43	0,48	0,55	0,51
Lyckad omsättning	0,10	0,15	0,17	0,16	0,09
Misslyckad stabilitet	0,07	0,06	0,06	0,04	0,06
Misslyckad omsättning	0,15	0,08	0,11	0,06	0,13
Total förlust	0,23	0,28	0,17	0,19	0,22

En översiktlig analys av data inom den valda studieperioden visar att vi har två år med låga tillväxter ($\lambda < 1$), nämligen det första (2011/12) och det sista (2015/16) året och ett år med hög tillväxt ($\lambda 1,29$) däremellan (2012/13). Det finns inga typer av förändringar som är entydigt negativa för de två åren med låg tillväxt och positiva för året med hög tillväxt. Möjligen kan man se ett mönster för antalet par som har omsatts i populationen (där ena eller båda parterna har bytts ut) där dessa har lyckats sämst de två åren med låg tillväxt.

Skillnaderna är dock små. En genomgång av dessa data tyder istället på att flera olika faktorer som av slumpen verkar åt samma håll ett visst år kan ge relativt stort utslag på populationens tillväxt för detta år. Endast en faktor uppvisar en tydlig tidstrend och det är nybildning av par som nästan har halverats under denna 5-års period. Denna faktor är den som har tydligast samband med nedgången i populationen under det senaste året (dock inte med den låga tillväxten 2011/12). Detta kan vara en signal om att vi börjar få täthetseffekter i det nuvarande vargutbredningsområdet. En intressant observation som har samband med inaveln är antalet sterila par. Vi har noterat fem par som vi klassificerar som sterila dvs. de har varit tillsammans minst två säsonger utan att få avkommor. Tre av dessa par var aktiva senaste inventeringsåret 2015/2016. Utöver dessa fem känner vi till ett par som endast var tillsammans ett år innan det upplöstes men där vi vet att hanen var steril.

Hur stämmer årets inventeringsresultat överens med fjolårets beskattningsmodelleringar?

I rapporten för 2016 års beräkningar av beskattningsnivåer användes flera olika metoder för att beräkna variationen i den årliga potentiella tillväxten i populationen mellan olika år. Alla tre modellerna använde den 90% eller 95% konfidensintervallet för de sista 10 årens tillväxttakter. Konfidensintervallet beräknar det intervall inom vilket populationens verkliga årliga tillväxt ligger med en viss sannolikhet. Medan konfidensintervallet beskriver variationen av årliga tillväxttakter i populationen så kan sannolikheten för att tillväxten överstiger eller understiger ett visst värde under ett enskild kommande år beräknas på flera olika sätt. Beräkningarna från de två första modellerna bygger på konfidensintervall av tillväxt och kan tolkas så att sannolikheten för att erhålla en negativ potentiell tillväxt på 3% (den uppmätta enligt inventerings data) från år 2014/2015 till följande år är mycket låg. En beräkning för sannolikheten att ett enskilt kommande år skall uppvisa värden utanför detta konfidensintervall är dock mer komplicerad. Modell 3 innehöll dock en sådan beräkning och visade att sannolikheten för att populationen vintern 2015/2016 skulle uppgå till färre än 325 individer var lägre än 0.04. Sammantaget visade alla tre modellerna att det fanns en viss men relativt liten sannolikhet för att populationen skulle uppvisa en negativ tillväxt i samma storlek som den som senare observerades. Denna beräkning bygger dock på antagandet att populationen påverkas av samma faktorer som tidigare dvs. att ingen ny stark faktor har tillkommit och som verkar på populationens demografi under det sista året. Det är därför relevant att fundera kring vilka potentiella orsaker (förutom demografiska slumpeffekter) som kan bidra till att förklara hur det senaste årets inventeringsresultat avviker från tidigare års tillväxttal samt utförda beskattningsprognoser för 2015/2016.

Inventeringsinsats

En möjlig förklaring skulle kunna vara att inventeringsinsatsen under det senaste året har varit lägre än under tidigare år och att den låga skattningen av populationens storlek egentligen beror på att en mindre andel av populationen registrerades under inventeringen. En bedömning av de spårningsinsatser och DNA-analyser som har genomförts de senaste vintrarna stöder dock inte en sådan förklaring. Dessutom har man under inventeringen funnit i stort sett samma antal revir under de senaste två åren men med skillnaden att man under det sista året har registrerat färre flockar men istället flera revirmarkerande par. Det finns alltså inget som styrker att en lägre inventeringsinsats under den senaste vintern kan förklara populationens låga tillväxt.

Jaktuttaget 2015

En annan förklaring som har framförts är att tidigare års jaktuttag kan vara orsaken till den relativt sett låga populationsskattningen. I beräkningarna för samtliga 3 modeller som använts för att beräkna det möjliga jaktuttaget för de senaste åren finns dock denna typ av dödlighet beaktad. Genom att räkna med det genomförda jaktuttaget 2014/2015 och därmed beräkna dess effekter på den potentiella tillväxten i populationen för 2015/2016 har vi tagit hänsyn till tidigare års jaktuttag vid framtagandet av prognosen för populationens tillväxt för det sista året. I föregående avsnitt använde vi modell 2 för att besvara frågan om sammansättningen av det genomförda jaktuttagets eller dess avsedda inriktning 2015 skulle ha resulterat i starkare effekter på populationen under det kommande året än vad en slumpmässig avskjutning hade medfört. Resultaten från denna simulering visar det inte finns något som tyder på att sammansättningen med avseende på kön och åldrar av tidigare års jaktuttag skulle kunna förklara den låga tillväxten för 2015/2016.

Andra möjliga orsaker

Mot bakgrund av ovanstående resonemang är det därför möjligt att det under det senaste året har tillkommit en ny eller skett en förändring i de faktorer som påverkar dödligheten, reproduktionen, eller båda dessa parametrar i populationen. Det har länge varit känt att den Skandinaviska vargpopulationen påverkas av negativa inavelseffekter och att dessa påverkar olika typer av reproduktiva parametrar såsom kullstorlek, reproduktiv framgång (t.ex. kryptorchism) och parbildning (Liberg m.fl. 2005, Bensch m.fl. 2006, Åkesson m.fl. und. publ.). Det är dock inte troligt att inaveln kan få en nästintill momentan effekt på populationens demografi som inverkar från ett år till ett annat. Populationens genomsnittliga inavelsnivå har dessutom minskat sedan 2008 och har under de senaste fyra åren legat relativt stabilt (Wabakken m.fl. 2016).

En annan möjlig förklaring är att populationen drabbats av någon form av sjukdomsepidemi som har påverkat antalet flockar i populationen. Möjliga sjukdomar är valpsjuka (CPV), parvovirus och skabb. Det finns dock inte några data som styrker att en sådan epidemi skall ha utbrutit i populationen genom en ökad rapportering av fallvilt. Antalet registrerade sjukdomsfall i Skandinavien eller döda funna vargar med okänd dödsorsak var 8 för perioden 1 maj – 30 april 2015/2016 och kan jämföras med 2, 7 och 16 för samma tidsperiod under de tre föregående åren. Vad som ytterligare talar emot en plötslig sjukdom av epidemisk karaktär är att den norska delen av populationen parallellt med minskningen i Sverige har uppvisat en ökning sista året (se nedan). Mot bakgrund av vad man känner till om sjukdomarnas effekter på vargpopulationer från andra delar av världen och från tidigare radiomärkta varg i Skandinavien så är det ovanligt att dessa resulterar i omfattande demografiska effekter av den storleksordning som skulle kunna förklara den låga tillväxten i denna population för 2015/2016.

En tredje förklaring är att mänskligt orsakad dödlighet i form av illegal jakt i populationen har ökat i omfattning under det senaste året. Tidigare undersökningar har visat att denna form av dödlighet har varit omfattande och under vissa perioder har varit den viktigaste dödlighetsfaktorn i populationen. Liksom för att mäta effekten av sjukdomsförekomst på populationens demografi krävs ett större antal individer försedda med radiosändare så att man kan kvantifiera omfattningen av denna faktor.

En fjärde förklaring inkluderar det som ekologer kallar demografiska slumpeffekter. Med detta menas att slumpen kan ha viss inverkan på dödlighet och reproduktion i små populationer och på så sätt skapa en ryckighet i populationens tillväxt mellan år. Det som talar för en sådan förklaring är att den norska delen av den skandinaviska vargpopulationen under det sista året har visat på en hög tillväxt vilket betyder att den reella minskningen i den skandinaviska populationen är mindre (realiserad $\lambda=0,97$) än om man bara beaktar den svenska delen av populationen (0,82). Dessutom är det totala antalet registrerade flockar och par tillsammans (potentiellt reproduktiva enheter) under den sista vintern nästan lika många som året innan för Sverige (56,5 mot 58) och för den skandinaviska populationen som helhet faktiskt fler än förra året (70 mot 69).

Slutsatser

Mot bakgrund av ovanstående data och uppgifter drar vi slutsatsen att det inte finns någon tydlig enskild faktor som kan förklara senaste årets låga tillväxt. Det är inte troligt att varken omfattning av inventeringsinsats eller negativa inavelseffekter har bidragit till detta. Mera osäkert är hur omfattningen av sjukdomar och illegal jakt har bidragit till detta. Vi kan inte heller bortse från möjligheten av begynnande täthetseffekter inom det nuvarande

vargutbredningsområdet. Återstående faktorer såsom omfattningen av lagligt jaktuttag och demografiska slumpeffekter har båda troligen bidragit till den lägre tillväxten.

Appendix 1. Beräknad sammansättning av populationen på köns- och åldersklasser hösten 2015, efter licensjakten 2015, för olika jaktstrategier för licensjakten.

KÖN	Ålder	Ingen licens	Verklig	Alla 16 alfas	Slump	Valpar	End ad
TIK	0	80	74	72	70	80	59
TIK	1	53	41	43	45	35	53
TIK	2	25	24	24	24	25	25
TIK	3	23	22	22	22	23	23
TIK	4	17	15	14	14	17	11
TIK	5	11	10	10	10	11	7
TIK	6	9	9	8	7	9	6
TIK	7	6	6	6	5	6	4
TIK	8	4	4	3	3	4	3
TIK	9	3	3	3	3	3	2
TIK	10	2	2	2	1	2	1
TIK	11	0	0	0	0	0	0
TOT. AD. TIKAR		76	71	69	66	76	57
HAN	0	80	74	72	70	80	59
HAN	1	60	47	49	51	40	60
HAN	2	33	32	32	31	33	33
HAN	3	18	18	18	18	18	18
HAN	4	15	13	13	13	15	10
HAN	5	10	8	8	9	10	7
HAN	6	6	6	5	5	6	4
HAN	7	6	5	5	5	6	4
HAN	8	4	4	4	4	4	3
HAN	9	2	2	2	2	2	2
HAN	10	2	2	2	1	2	1
HAN	11	1	1	1	1	1	1
TOT. AD. HANAR		65	59	58	57	65	48
TOT VALPAR		160	148	144	140	160	118
TOT 1 +2 ÅRINGAR		170	144	148	152	132	170
TOT. AD. DJUR		141	130	126	123	141	105
TOT. ALLA DJUR		472	422	417	414	434	393

Referenslista

Liberg, O., Andrén, Pedersen, H-C., Sand, H., Sejberg, D., Wabakken, P., Åkesson, M., & Bensch, S. 2005. Severe inbreeding depression in a wild wolf (*Canis lupus*) population. *Biol. Lett.* 1:17-20.

Bensch, S., H. Andrén, H-C. Pedersen, H. Sand, D. Sejberg, B. Hansson, M. Åkesson, P. Wabakken and O. Liberg 2006. Selection for Heterozygosity Gives Hope to a Wild Population of Inbred Wolves. *PLoS ONE* 1(1).

Wabakken, P., Svensson, L., Maartmann, E., Åkesson, M & Flagstad, Ø. 2016. Bestandsovervakning av ulv vinteren 2015-2016. Bestandsstatus for store rovdyr i Skandinavia 1-2016. 49 s.

Åkesson M., O. Liberg, H. Sand, P. Wabakken, S. Bensch , och Ø. Flagstad (Und. Tryckning). Genetic rescue in a severely inbred 1 wolf population. *Molecular Ecology*.