

BEKOLOGI OCH FÖRVALTNING AV BRUNBJÖRNEN I SKANDINAVIEN: SLUTRAPPORT FRÅN DET SKANDINAVISKA BJÖRNPROJEKTET

Av

Jon Swenson , Norges Landbruksdhøgskole, Pb 5014, N-1432 Ås. jon.swenson@ibn.nlh.no
Finn Sandegren, Svenska Jägareförbundet, Bäcklösavägen 8, 75651 Uppsala. Finn.sandegren@sjf.slu.se

Sammanfattning

- Den skandinaviska brunbjörnen skiljer sig från den nordamerikanska i många viktiga avseenden. Den har en högre reproduktionstakt, utvandrar längre, är mindre benägna att ta vuxna älgar, äter mindre kött och mer myror och är mindre farliga för människor.
- Dödandet av vuxna etablerade hanar leder till ökad ungdödlighet sannolikt beroende på sexuellt selekterad infanticid.
- Vi har klarlagt täthets- och könsförhållanden i kärnområdena och deras ranzoner och funnit att utvandring från kärnområdet sker innan det är mättat på björn.
- Vi har visat, för en solitär carnivor, att brunstande honor ökar sitt hemområde, sannolikt för att söka efter hanar.
- Vi har också visat med hjälp av kärn-DNA analyser att heterozygositeten är hög hos den skandinaviska brunbjörnen trots att stammen gått igenom en numerär flaskhals och trots att mitochondrie-DNA variabiliteten var liten.
- Vi har också funnit indikationer på att flera reproduktionsparametrar är täthetsberoende vilket aldrig konstaterats hos björnar tidigare.
- Varje kärnområde för reproduktion bör vara en förvaltningsenhet.
- Den skandinaviska brunbjörnen har en hög reproduktionstakt om man jämför med andra brunbjörnstammar men är ändå känslig för överbeskattning eftersom tillväxttakten lätt minskar om vuxendödligheten ökar.
- Med den höga reproduktionstakten och starkt åldersrelaterade reproduktion och mortalitet som våra björnar har kan snabba förändringar i avskjutningen leda till ändringar i björntäthet som är svåra att upptäcka om inte förvaltningen är baserad på ett bra inventeringssystem

Bakgrund/Omvärldanalys

Projektets huvudsakliga målsättning var att undersöka hur björnar koloniserar nya områden, genom att följa ungbjörnars rörelser i förhållande till födelseplatsen och att samla sådana data om reproduktion och dödlighet som berör stammarnas förändringar. Sådana data är viktiga för dagens förvaltning och kommer att vara oumbärliga den dag man genom jakt vill stoppa tillväxten och stabilisera stammen på en lämplig nivå. Dessutom har vi drivit projekt om björnars: hemområden, viktutveckling, biotopval, predation på älg, allmänna födoval, genetik, idegång, val av ideplats, farlighet för människor, känslighet för mänskliga störningar och i Norge även predation på får. Vi har kommit fram till att den skandinaviska björnen, trots att det är samma art, skiljer sig på så många sätt från den nordamerikanska att vår förvaltning måste bygga på egna data. Våra björnar är mer produktiva, har mer utvandringsbenägna honor och hanar, äter mer myror men mindre smågnagare och rötter, är betydligt mindre aggressiva och tar färre vuxna älgar.

Projektet startade 1984 i Sareks Nationalpark i Norrbotten och 1985 i Dalarna-Hälsingland. År 1987 utvecklades det till ett gemensamt svensk-norskt projekt och studieområdet i söder utvidgades med delar av Hedmark fylke. Sedan första björnen sövdes 1984 har vi totalt arbetat med 262 olika individer, vilket gör projektet till det största björnprojektet i Eurasien. Fram till och med 1999 har vi följt björnar totalt 608 björnar. Med ett björnår menas data från en individ under ett helt år. Vi har genomfört 680 sövningar av björn, och vid endast nio tillfällen (1,3%) har sövningen lett till att björnen dött. I tabell 1 visas märkstatistik uppdelat på år.

Tabell 1. Det årliga antalet sövda, nymärkta och följda björnar mellan 1984 och 1999 samt antalet björnår detta har gett.

Table 1. The annual number of bears immobilized, newly marked and followed between 1984 and 1999 and the number of bear-years this has given.

År	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	Tot
Antal sövningar	2	8	9	18	29	40	43	25	40	49	63	66	86	71	69	62	680
Antal nymärkta	1	6	7	13	23	20	19	3	16	20	18	23	22	11	25	35	262
Max antal följda	1	7	10	18	35	43	43	37	44	57	71	78	92	86	95	100	817
Björnår	1	2	4	9	19	18	34	28	33	52	54	71	67	66	79	71	608

Hittills har projektet producerat ca 143 publikationer uppdelat på: 43 vetenskapliga artiklar, 97 populärvetenskapliga artiklar, vetenskapliga rapporter och examensarbeten, 1 bok samt 2 artiklar på Internet. Under perioden 1994 -99 har totalt 20 universitetsstudenter gjort sina examensarbeten inom projektet. Dessa har tillhört Veterinärhögskolan samt universiteten i Stockholm, Uppsala, Umeå, Oslo, Trondheim, Helsingfors och Frankfurt. Vi har numera en norsk doktorand vid universitetet i Trondheim, samt även planer på en svensk sådan.

Det Skandinaviska Björnprojektet finansieras huvudsakligen av Statens Naturvårdsverk, Svenska Jägareförbundet, Världsnaturfonden samt Direktoratet för Naturförvaltning och Norsk Institutt for Naturforskning i Norge. Projektet förser viltförvaltande myndigheter med de data som erfordras för förvaltningen av björnstammarna.

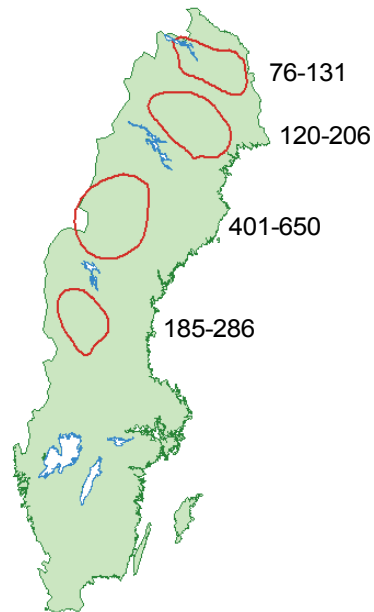
Metodik

Forskningen bygger på att följa björnar med radiosändare. Björnarna immobiliseras från helikopter på vårsnön, förses med radiohalsband, vägs och undersöks på andra sätt. Olika prover tas inklusive en tand för åldersbestämning. Björnarna pejlas en gång i veckan med hjälp av bil eller flygplan. I början av projektet arbetade vi mest med vuxna hanar, men nu ligger fokus på märkta honor vars ungar vi märker som 1-åringar. Honor med årsungar får vara i fred. Vuxna björnar immobiliseras med ett intervall på 2-3 år, då de förses med nya sändare. Unga björnar, som växer fort, märks om varje år så att halsbandet kan anpassas efter halsens tillväxt. Halsbandet på ungbjörnar har en försvagningszon så att det faller av om vi förlorar kontakten med björnen. Under de senaste åren har ungbjörnar fått en sändare som läggs in i buken i stället för en halsbandssändare. Själva ingreppet utförs inte av ordinarie personal utan av den veterinär som utvecklat metoden i Skandinavien. Genom att lokalisera björnarna varje vecka kan vi följa deras rörelser och se om och när dom utvandrar. Vi kan också snabbt konstatera om en björn är död och sedan undersöka dödsorsaken. En annan viktig del av forskningen är att samla information om de björnar som skjuts under jakten. Vi får vikter, en tand för åldersbestämning, könsorgan, hud- hår- och köttprov, skottplats och skottdatum, jaktsätt och om björnen var märkt inklusive tatuerad på insidan av läppen. Det är extra värdefullt för oss att få in data från björnar utanför våra undersökningsområden. Omfattande genetiska studier har gjorts baserade på hår-och vävnadsprover från både skjutna och märkta björnar.

RESULTAT

Stammens storlek och utveckling

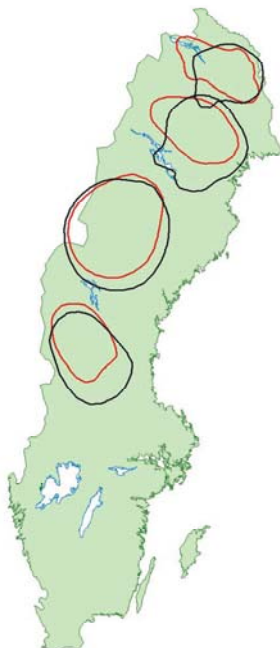
En beräkning 1996 visade att vi hade omkring 1 000 björnar i Sverige. Beräkningen var naturligtvis bara ungefärlig eftersom det är mycket svårt att få fram antalet björnar i ett så stort område som hela Sverige. Vi kan emellertid säga att antalet idag bör ligga mellan 1000 och 1 300 björnar i landet. Flertalet björnar finns i fyra ”kärnområden” som härrör från de små stammar som överlevde i början på seklet. Områdenas lägen och det beräknade antalet björnar i varje delstam dvs kärnområde med omgivande randområde visas i fig. 1. Stammarna tillväxer, men tillväxten har inte varit konstant över tiden. Stammen kan t.ex. ha varit överbeskattad under delar av 50- och 60-talen. År 1969 motionerade Jägareförbundet i Norrbotten om att björnjakten skulle stoppas i alla länets kommuner utom två (Jokkmokk och Gällivare), vilket också skedde.



Figur 1. Sveriges fyra kärnområden för brunbjörnreproduktion, baserade på (95% harmonic mean) positioner där honor skjutits i samband med ordinarie jakt under 1981-96, samt en beräkning av björnstammen i varje område med omgivningar gjord 1996.

Figure 1. The four female reproductive areas for brown bears in Sweden, based on 95% harmonic means from locations of hunter-killed females (1981-96), and the 1996 population estimate for each area with surroundings.

Kärnområdenas expansion har kartlagts med hjälp av geografiska förändringar i hondjursavskjutningen. Dessa visar på stor variation mellan områden. I fjällvärlden t.ex. tycks björnen vara på reträtt, kanske beroende på illegal jakt (Fig. 2). Radiosändareförsedda björnars oförklarliga försvinnanden tyder på detta. Den enda nykolonisation vi ser längst i norr är i vissa delar av skogslandet. I söder sker nykolonisationen framför allt i öster och söder. Men varför närmar sig t.ex. kärnområdena, dvs hondjurskoncentrationerna i Jämtland och Härjedalen inte varandra? Det är uppenbart att bilden är komplicerad. När vi säger att björnstammen ökar i Sverige betyder det alltså inte att den ökar över allt, inte heller att ökningstakten är lika i alla områden.



Figur 2. Förändringar av våra fyra kärnområden för brunbjörnreproduktion mellan 1981-90 (röd eller grå linje) och 1991-99 (svart linje).

Figure 2. Changes in the four female reproduction areas for brown bears 1981-90 (red or grey line) to 1991-99 (black line)

Hemområdesstorlek

Utifrån pejldata för perioden 1985-1997 har vi beräknat hemområdets storlek för 75 vuxna- och 120 ungbjörnar. Materialets storlek, samt att vi haft möjlighet att följa samma individer under flera år, har gett oss ett unikt material. Vi har bl.a. sett att hemområdesstorleken ökar med sjunkande björntäthet hos båda kön bland vuxna björnar. Även om andra också har rapporterat detta är vi dom första som funnit detta samband utan att ha varierande habitat kvalitet som en försvårande variabel. Vuxna hanbjörnars hemområde ligger i snitt på ca 1000 km². För honor utan årsungar ca 235 km², medan det är ca 130 km² för honor med årsungar. Både hanar och honor har som 1-åringar ett hemområde på ca 125 km². När det gäller 2-3 åriga björnar har vi två kategorier, de som är stationära och de som befinner sig i en spridningsfas. Stationära hanbjörnar har i snitt ett hemområde på ca 210 km², medan siffran för de i som är i spridningsfasen hamnar på ca 3000 km². Motsvarande siffror för honor är 100 respektive 350 km².

Vårt projekt är också först med att dokumentera ökande hemområden under brunsten bland honor hos en solitär rovdjur. Ökningen beror sannolikt på att honorna söker en hane att para sig med. Beteendet var mer påtagligt i det norra studieområdet där antalet hanar per hona var mindre. Tidigare trodde man att endast hanarna bland solitära carnivorer ökade sina hemområden för att finna honor under fortplantningssäsongen; honorna ansågs vänta passivt på en hane.

Reproduktion

Björnen har den lägsta förökningstakten av alla Sveriges däggdjur. Detta är viktigt att komma ihåg när avskjutningskvoter diskuteras. Honor kan föda sin första kull vid 4 års ålder i söder och vid 5 års ålder i norr. Men alla föder inte så tidigt, och honorna måste generellt nå 6 års ålder, innan 90% av dem föder åtminstone en unge som överlever sitt första levnadsår. Den genomsnittliga kullstorleken är 2.3 -2.4 ungar. I snitt föder honorna ungar, som överlever sitt första år, med ett intervall på 2.4 år i söder och 2.6 år i norr. Detta innebär att dom, efter könsmognaden, bara får ungefär en unge per år under sin livstid. Våra radisändarförsedda honor visar också på stora individuella skillnader vad gäller förmågan att klara ungarnas överlevnad. Även om förökningstakten är långsam, är den emellertid den snabbaste som dokumenterats bland världens brunbjörnar. Björnarna i söder producerar ungar i en takt som ligger på 80% av vad som är teoretiskt möjligt bland brunbjörnar medan motsvarande värde i norr ligger på 70%.

Björnstammarna har ökat i våra två forskningsområden. Därför har vi haft möjlighet att undersöka om tätheten påverkar reproduktionen, vilket aldrig konstaterats hos någon björntart. Att man inte konstaterat täthetsberoende reproduktionsförändringar kan bero på att studierna varit korta och gjorts i stammar som inte tillväxer. Vi fann inga förändringar vad gäller reproduktionsparametrarna i norr. I söder där stammen är tätare än i norr fann vi att åldern för ungarnas separation från modern ökade signifikant från 1,00 till 1,12 år mellan perioderna 1984-95 och 1996-99. Åldern för honornas första födsel ökade också från 4,4 till 4,9 år mellan dessa perioder. Båda dessa parametrar är viktiga när man beräknar stammens årliga tillväxt. Tillväxten har därför minskat under den senare perioden.

Mortalitet

Björnar har ett annat mönster i den naturliga dödligheten än de flesta andra svenska viltarter. Bland hjortdjur är dödligheten tex hög bland unga djur, måttlig bland medelålders djur och hög bland äldre djur. Detta är en anpassning till rollen som bytesdjur. Rovdjuren har haft ett annat naturligt urval och har därför ett annat mönster i den naturliga dödligheten. Hos björnar är dödligheten ofta hög bland ungdjuren. Vuxna björnar har å andra sidan en mycket låg naturlig dödlighet. Så när en jägare skjuter en ungbjörn blir effekterna inte särskilt stora eftersom stammen är anpassad till detta. Men att skjuta vuxna hanar och honor har en betydligt större effekt, eftersom arten är anpassad till att vuxendödlighet är låg.

Dödligheten bland vuxna individer, särskilt vuxna honor, är mycket viktig när man skall beräkna tillväxttakten i en björnstam. Kombinationen hög reproduktionstakt, låg dödlighet bland vuxna honor var anledningen till den snabba tillväxten i våra två studieområden med en årlig tillväxt på 14% i norr och 16% i söder under perioden 1984-1995. Vi har nu tillräckligt med data från perioden 1996-99 för att göra en jämförelse. Vi har inte funnit någon anmärkningsvärd förändring vad gäller dödligheten bland honor i allmänhet och den årliga tillväxten i norr även om dödligheten bland årsungar har ökat något. (tabell 2). I söder har vi däremot funnit ökad dödlighet hos nästan alla åldersklasser (tabell2). Detta beror på en högre dödlighet orsakad av vanlig jakt, illegal jakt och björnar som dödar andra björnar under den senare perioden. Detta i kombination med den lägre

reproduktionstakten under perioden 1996-99 påverkar naturligtvis den årliga tillväxten i den sydliga stammen som sjönk till 4,8%.

Tabell 2. Årlig dödlighet i procent bland brunbjörnshonor i olika åldrar i det norra och södra studieområdet under 1984-95 och 1996-99.

Table 2. Annual mortality rates in percent of female brown bears in the northern and southern study areas during 1984-95 and 1996-99.

Ålder(år)	Norr		Söder	
	1984-95	1996-99	1985-95	1996-99
Årsunge	2,0	10,8	28,0	50,8
1	10,5	11,1	19,3	43,8
2	11,1	7,7	0	7,7
3	0	8,3	0	0
4+	8,4	3,4	4,2	8,4

Vi bör komma ihåg att dödligheten bland björnar på grund av jakt sannolikt är mindre i våra studieområden än i andra delar av landet. Detta beror på markägarnas mer restriktiva regler för jakten i söder och närvaron av två nationalparker med björnjaktsförbud i norr. Men varför är skillnaden så stor mellan norr och söder? Genom att titta i tabellen nedan ser vi några uppenbara skillnader. Den mest framträdande är ”misstänkt tjuvjakt”.

Tabell 3. Dödsorsakerna, i procent, bland 110 radiosändarförsedda björnar, 48 i norr och 62 i söder mellan 1984- 1999.

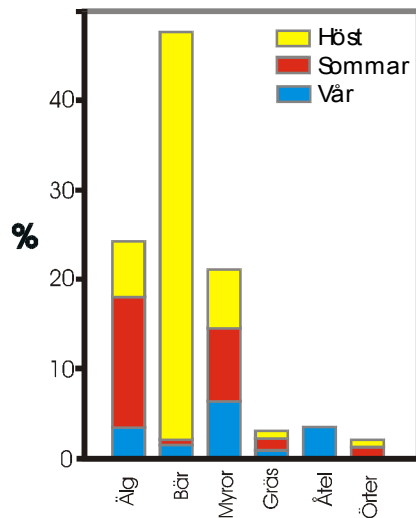
Table 3. Causes of death, in percent, among 110 radio- collared bears, 48 in the north and 62 in the south between 1984 and 1999.

Dödsorsaker (%)	Norr	Söder	Totalt
Jakt	29,2	41,9	40
Misstänkt illegal jakt	43,8	4,8	24
Illegal jakt	0	9,7	6
Björndödad	6,3	19,4	15
Avlivning efter tillstånd	2,1	9,7	7
Nödvärn	0	9,7	6
Trafik	0	4,8	3
Sjukdom	2,1	0	1
Övrigt och okänd	16,7	0	8

Födoval

Våra bästa studier av björnens föda gjordes i Dalarna. Vi mätte volymerna av de viktigaste födoslagen i 234 spillningsprover. Detta lärde oss en hel del om björnars födoval. På våren, då vi följde björnar på spårnsnö, var den viktigaste födan myror (38%), älg (23%), åtel och slaktavfall (minst 15%) och gräs (12%). Baserat på spårningar på vårsnö vet vi att den största delen av den föda som innehöll älg bestod av kadaver, åtel och slaktavfall och inte älgar som björnen själv dödat. På sommaren däremot var älg, framför allt kalvar som björnen själv dödat, den viktigaste födan (45%). Därefter kom myror (30%) och gräs (13%). På hösten dominerade bären födan (82%), med blåbär och kråkbär som dom viktigaste arterna. Bär har en hög sockerhalt, vilket gör att björnar snabbt kan öka i vikt. Studier i Nordamerika visade att björnar kan konsumera en tredjedel av sin egen vikt i bär per dag under hösten. En björn som vägde 302 kg åt 184000 bär på en dag. Det blir 92 kg när varje bär väger 0,5 gram. I områden där bærtillgången varierar mycket mer än i Sverige, ökar björnarna mindre i vikt under ett dåligt bärår. De får då inga ungar, eftersom fostret inte utvecklas eller dör kort efter födseln om honan är i för dålig kondition.

Bland björnar varierar födointaget under olika årstider med ett maximum under hösten. Dessutom har årstiderna olika längd och födan varierande energiinnehåll. Vi har räknat med detta när vi beräknat energibudgeten under året. Den absolut största delen, nästan 50%, av björnens energiintag kommer från bären. Därefter kommer älg och myror med ungefär 20-25% var. De utgör en mindre volym men har ett högre energiinnehåll och hög smältbarhet. Sist kommer gräs, örter och åtel (Figur 3).



Figur 3. Olika födoslags bidrag till energibehovet bland brunbjörnar i Dalarna

Figure 3. Annual energy assimilation from important brown bear food items in Dalarna

Predation på älg

Under sex år följde vi dödligheten bland omärkta och mortalitetssändareflörsedda älgkalvar tillhörande radiomärkta kor. Vi fann att den årliga dödligheten bland de omärkta kalvarna var 35 % i snitt och att björnen tog 26 % av älgkalvarna i området. Kalvdödligheten i tre älgforskningsområden utan björn var 10% i snitt att jämföra med 9% dödlighet utöver björnpredationen i vårt område. Detta talar starkt för att björnpredationen måste adderas till annan dödlighet. Vår slutsats är därför att björnen tar kalvar som annars skulle ha överlevt. Det finns emellertid indikationer på att björntagna kalvar var mindre än de som överlevde.

Hela 92% av kalvdödligheten skedde under kalvarnas första fyra levnadsveckor och ingen kalv äldre än 13 veckor togs av björn. Detta betyder att kor som fått sina kalvar tagna av björn inte hunnit investera särskilt mycket energi i avkomman och därför kan möta vintern i god kondition. Därför får de fler kalvar året därpå än kor som fick behålla kalvarna. Kor som förlorade kalven tidigt fick i genomsnitt 1.52 kalvar våren därpå medan kor som hade kalvarna med sig åtminstone till jaktstarten endast fick 1.00 kalvar i snitt. Om vi tar hänsyn till kornas förmåga att reparera en del av skadan blir nettoförlusten på grund av björnpredation 22%.

Den genomsnittliga årliga dödligheten (1994-98), baserad på 197 älgår bland vuxna märkta älgar orsakad av björn är mellan 0,5 och 1,5 % dvs 1-3 björndödade vuxna älgar. Under samma period sköts 23 radiomärkta älgar under älgjakten, 5 trafikdödade och 3 dog av okänd anledning men inte genom björnpredation.

Vid 666 km björnsparning på vårsnö fann vi 14 jaktförsök på älg varav två var framgångsrika (1kalv + 1ko/1kalv). Om vi slår ihop våra data med Bertil Haglunds från 1960-64 får vi 1229 km björnsparning på vårsnö och 22 jaktförsök varav två (9 %) lyckades. Detta kan också uttryckas som ett jaktförsök/ 56 km och en dödad älg/ 410 km. Det faktum att spårningarna gjordes under 12 olika vårar men att de tre älgarna togs under en och samma vår tyder på att snöförhållandena är avgörande för jaktframgången.

Vi har intensivpejlat björnar för att ta reda på hur ofta de befann sig vid älgkadaver och undersökte 22 älgar som dödat av björn inom studieområdet. Vi kom fram till att vissa björnar var mer framgångsrika än andra. Hanbjörnar tog oftare vuxna älgar än honor och yngre hanbjörnar dödade oftare vuxna älgar än äldre. Dessutom var det lättare för björnen att döda äldre älgar i randzonen för björnens utbredning där älgen ännu inte "förstått" björnens farlighet än i kärnområdet där björnar och älgar funnits tillsammans under lång tid. Fjolingar togs oftare av björn än äldre älgar och bland äldre älgar var korna mer utsatta än tjurarna. Vår slutsats blir att den skandinaviska björnen inte är en särskilt framgångsrik predator på vuxna älgar.

En jämförelse av björnens näringsval i fyra områden på olika breddgrad visade på skillnader vad gäller älgen som föda. Andelen vuxna älgar i födan ökade tex med breddgraden på våren och sommaren. Ryska biologer har också rapporterat att björnen är en viktigare predator på älg i nordliga områden. Det är alltså troligt att björnar tar fler vuxna älgar i nordligaste Sverige än i vårt studieområde i Dalarna.

UTVANDRING

I det södra studieområdet separerade 36 (av totalt 39) av kullarna från honan när ungarna var ett år gamla. Resterande tre kullar separerade som 2-åringar. I det norra studieområdet var det endast tio kullar (av totalt 26) som separerade som 1-åringar, medan övriga 16 separerade som 2-åringar. Skillnaden i strategi mellan områdena är intressant. Ju längre en hona går tillsammans med sina ungar, ju längre blir intervallet mellan kullarna. Resultatet av detta blir att den hona som separerar från sina ungar när dessa är två år gamla, får betydligt färre ungar än den som separerar ett år tidigare. Vi har börjat analysera tillväxttakt och överlevnad hos dessa ungar för att se om vi där kan få en förklaring till skillnaderna i strategi. Men för att få ett någorlunda definitivt svar behöver man troligtvis följa avkommornas reproduktiva framgång.

En viktig del av projektet har varit att söka kunskap om utvandrings- och spridningsmönster. En central del har varit att studera de faktorer som befrämjar eller hämmar utvandring / spridning. Fältarbetet avslutas i år, men vi hoppas kunna samla in data om honor i samband med insamlandet av demografiska data. Vi har just påbörjat analyserna och om utvandring har vi några preliminära resultat. I det södra studieområdet (data t.o.m. 1997) har alla hanbjörnar, som vi följt från födsel och fram till 3-års ålder, vandrat ut från moderns hemområde. En vandrade ut som 1-åring, nio som 2-åringar och 10 som 3-åringar. Den längsta utvandringen var ca 500 km. Ungefär 1/3 av de unghonorna lämnar sin moders hemområde. Den längsta utvandringen var 80 km- ett nytt världsrekord bland brunbjörnshonor. Vi har studerat expansionsfronten i vår björnstammar med hjälp av tätheten av skjutna björnar inom tiokilometerszoner från kanten av våra kärnområden för reproduktion (där 90% procent av den legala hondjursavskjutningen ägt rum). Om man rör sig från kanten mot centrum fördubblades björntätheten var tjugofjärde km (Figur 4). Utanför kärnområdet fanns låga björntätheter inom en bred zon men 85% av dessa björnar var hanar. Våra data tyder på att utvandring sker från en ökande björnstam långt innan området är mättat på björn. De snabba och markanta skillnaderna i björntäthet inom kärnområdet gör det särskilt svårt att beräkna en björnstams storlek.

Figur 4. Förändringar i relativ honbjörntäthet (rött eller mörkt) och hanbjörntäthet (blått eller ljus) inom 10km zoner inåt och utåt från kanten av ett kärnområde för reproduktion.

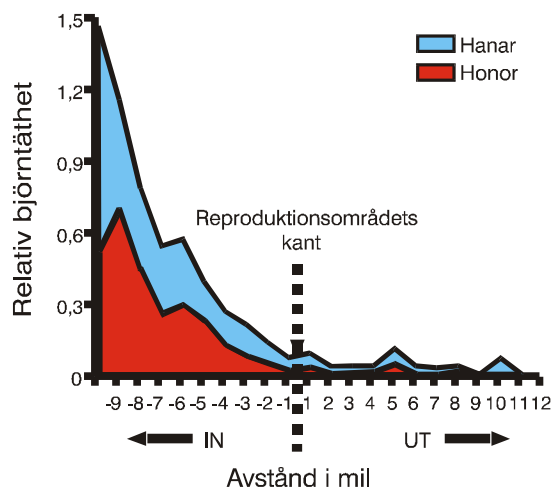


Figure 4. Structure of the expansion front of an increasing brown bear population in Sweden showing relative density of females (red or dark) and males (blue or light) within 10-km zones in and out from the edge of the female reproductive area.

Genetik

Det Skandinaviska Björnprojektet deltog i ett projekt med målsättningen att utforska europeiska björnars genetik baserat på studier av mitokondrie(mt)-DNA. Till vår förvåning framkom att björnarna i Pyreneerna och Dalarna var nära besläktade. Björnarna i Jämtland och norrut genom hela Ryssland, Alaska och in i Kanada utgör en annan grupp brunbjörnar som är den största i världen. De två brunbjörnslinjerna kan ha separerat för

850000 år sedan. Sporrade av resultaten undersökte våra genetiker mitochondrie-DNA från 127 björnar från hela Sverige. De allra flesta var dödade i samband med ordinarie jakt. Resultaten visade att dessa två mt-DNA linjer var geografiskt separerade och att skiljelinjen låg mellan Härjedalen och Jämtland (Figur 5). Detta innebär att brunbjörnen koloniserade Skandinavien från två håll efter den senaste istiden. En del björnar kom från söder och utvandrade från den björnstam som bebodde sydvästra och centrala Europa. Andra björnar invandrade från öster och kom troligen från det isfria refugiet runt Uralbergen. Centrala Skandinavien blev isfritt senare än områdena i norr och söder och mäktiga glaciärälvar separerade de två björnlinjerna tills de möttes för 5-9000 år sedan. Varför blandades inte dessa två grupper när man ser på mt-DNA. Det kan helt enkelt bero på att utbytet av honor mellan områden varit minimalt och att mt-DNA endast ärvs på av honavkommor. Om grupperna inte blandades innebär detta att våra sydligaste björnar utgör den i särklass största och enda livskraftiga kvarlevan av denna ursprungliga brunbjörnslinje och i så fall förtjänade en särskild förvaltningsstrategi. Mt-DNA sekvenserna som undersöktes visade låg grad av heterozygositet vilket bekymrade oss.

Med särskilda medel från WWF- Sverige blev det emellertid möjligt att göra kärn-DNA analyser på 380 Skandinaviska björnar. Resultaten visade att det fanns genetiska skillnader mellan våra fyra kärnområden för reproduktion men skillnaderna på ömse sidor av gränsen mellan de två mt-DNA linjerna var inte större än mellan kärnområdena i norr där alla björnar tillhör samma mt-DNA linje. Vår tolkning av detta blir att att långvandrande hannar garanterar ett omfattande genflöde mellan reproduktionsområdena inklusive de två områden som skiljer sig vad beträffar mt-DNA. Det finns alltså genetiska skillnader mellan reproduktionsområdena men samtidigt ett omfattande genflöde mellan områdena.

Ett annat överraskande resultat från kärn-DNA studierna var att alla fyra kärnområden visade hög heterozygositet i motsats till mt-DNA studierna. Heterozygositetsgraden var lika hög som i flera nordamerikanska björnstammar som inte gått igenom en numerär flaskhals som våra stammar har. Heterozygositeten var högre än bland Yellowstones och Kodiaköns björnar som varit isolerade en längre tid. Vi antar att det faktum att björnarna överlevde i fyra isolerade områden var fördelaktigt ur genetisk synpunkt. Alleler kan ha gått förlorade slumpvis i de små relikstammarna. Men efter den relativt kortvariga flaskhalsen ökade stammen igen. Genflödet som långvandrande hannar åstadkom återinförde förlorade alleler i stammarna, vilket ledde till ökad heterozygositet.

Sammanfattningsvis visar våra genetiska studier en mycket intressant kolonisationshistoria med invandring av björn från två håll. Stammen är genetiskt livskraftig med ett tillräckligt genflöde genom långvandrande hannar, mellan de fyra delstammarna.

Figur 5. Björnstammens utbredning i Skandinavien med de fyra kärnområdena för reproduktion. Den streckade linjen visar gränsen mellan de två mt-DNA linjerna. Pilarna visar de antagna kolonisationsvägarna för brunbjörnen efter den sista istiden.

Figure 5. The distribution of the brown bear in Scandinavia, With the four female reproductive areas. The dotted line shows the border between the two mt-DNA lineages. The arrows show the two proposed colonization routes for brown bears following the last Ice Age.

MANAGEMENT



Jaktens effekter; a) stammens tillväxt

Vi har rapporterat att den årliga tillväxten är hög i våra två studieområden, 14% i norr och 16% i söder (baserat på data från 1984-95). Den högsta tillväxt som tidigare rapporterats i en björnstim är 9% (Klippiga bergen). Vår björnstim tål alltså en högre avskjutning än andra kända brunbjörnstimmar i världen. Men tillväxten i studieområdena är sannolikt högre än i andra svenska björnstim, eftersom dödligheten både genom ordinarie och illegal jakt är relativt låg.

Sedan vi redovisat våra data för perioden 1984-95 ökade björnavskjutningen drastiskt i och omkring vårt södra studieområde. Detta har gett oss möjlighet att undersöka olika avskjutningsnivåers effekt på björnstimmen. Våra preliminära resultat visar att när den årliga jakt dödligheten ökade från 1,5 till 6,3% minskade stammens årliga tillväxttakt från 16,0 till 4,8% (tabell 4), vilket motsvarar 2,8 respektive 15,5 fällda björnar/ år i Dalarna-Hälsingland. Även om våra data fortfarande är begränsade verkar det som om en ökning av avskjutningskvoten till omkring 20 björnar vilket skedde 1998 och 1999 ger en årlig jakt dödlighet i björnstimmen på 8,8% och en årlig tillväxt på 2,1%. Ett fortsatt årligt jaktuttag på samma nivå i Dalarna-Hälsingland kan alltså innebära att stammen slutar växa. Detta är mycket värdefull information som behövs vid klok björnförvaltning genom jakt om målet t.ex. är att stabilisera stammen på en önskad nivå och undvika den typ av överbeskattning som uppenbarligen skedde på 50-och 60-talen.

Tabell 4. Reproduktion, mortalitet, antal legalt skjutna björnar och brunbjörnstimmens tillväxt i det södra forskningsområdet under perioderna 1985-95, 1996-99 och 1998-99.

Table 4. Reproductive and mortality rates, number of bears shot legally, and population growth rates for the brown bear in the southern study area during three periods.

	1985-95	1996-99	1998-99
Ålder vid 1:a kull	4.4 år (10)	4.9 år (11)	^a
Kullstorlek	2.37 (30)	2.22 (37)	
Kullintervall	1.7 år (27)	1.6 år (28)	
Intervall framgångsrika kullar	2.3 år (14)	2.7 år (15)	
Dödlighet-årsungar	28% (75 ^b)	51% (86 ^b)	
Dödlighet- jakt (1-åringar och äldre)	1.5% (249 ^b)	6.3% (199 ^b)	8.8% (108 ^b)
Dödlighet-total	7.5%	14.0%	17.2%
Antal legalt dödade björnar/år	2.8	15.5	20.5
Stammens tillväxttakt	16.0%	4.8%	2.1%

^a Reproduktionsdata skilde sig inte mellan 1998-99 och 1996-99.

^b N=antal björnar dvs.när en björn följts under 12 månader

Jaktens effekter: b) Illegal jakt.

Mortalitetsdata från radiomärkta björnar i våra forskningsområden visar att i norr dog 4-5 gånger fler 1-åringar eller äldre björnar, genom misstänkt illegal jakt än i söder. I norr var den årliga dödligheten som kan hänföras till misstänkt illegal jakt 2.8 gånger högre än den som kan hänföras till legal jakt. I söder var emellertid kvoten mellan misstänkt illegalt och legalt dödade björnar 0.6. Vi undersökte återfyndsfrekvensen, dvs hur ofta björnar som vi förlorat kontakten återfångades eller rapporterades döda, bland björnar som: 1) förlorade halsbandet och som vi visste var levande vid tillfället 2) plötsligt försvann utan misstanke om tjuvjakt och 3) vi misstänkte skjutits illegalt. Som väntat återfanns klass 1 björnar oftare (1 återfynd/ 7 år i genomsnitt), än klass 2 och 3 björnar (1 återfynd/44 respektive 77år i snitt).Den låga återfyndsfrekvensen i klass 2 var oväntad vilket tyder på att vi varit för restriktiva i samband med klassificeringen av misstänkt illegalt skjutna. Därför är tjuvjakten sannolikt mer omfattande än vi hade beräknat.

Våra data tillåter ingen djupgående analys av den illegale jaktens effekter på den svenska björnstammen. Men våra siffror underuppskattar sannolikt den illegala jaktens omfattning. Det är därför troligt att den illegala jakten i Sverige dödar lika många eller fler björnar än den legala. Mellan 1984 och 1998 skördade den legala jakten i genomsnitt 38,5 björnar/år

Jaktens effekter: c) Jakt och infanticid

En effekt av vuxendödlighet kan tydligt observeras när man tittar på årsungars överlevnad. En vuxen hane parar sig med flera honor och en hona med flera hanar. Därför vet en etablerad vuxen hane sannolikt inte vilka ungar som är hans egna, även om han förmodligen vet vem han har parat sig med. Vi kan därför förvänta oss en hög ungöverlevnad, när vuxna hanar inte skjuts i ett område. Detta är också exakt vad vi observerat. Vi fann att ungöverlevnaden var 92% när ingen vuxen hane sköts. Men när en vuxen hane dör vandrar en ny in för att ta hans plats. För honom är det naturligt att döda årsungar, eftersom honan då snabbt brunstar om. Han kan då para sig med henne och bli far till nästa kull. Ungöverlevnaden 1.5 år efter att en vuxen hane sköts var endast 55%. Detta har en effekt på stammens tillväxt som motsvarar avskjutningen av 0.5-1 vuxen hona. Stammens sociala struktur störs under minst 1.5 år vilket är den tid det tar för en ny hane att etablera sig. Först efter 2.5 år försvinner effekterna, förutsatt att stammen återgår till det normala tillståndet med liten dödlighet bland de vuxna djuren. Vi tror att detta är anledningen till ungdödligheten i söder var högre perioden 1996-99 än perioden 1985-95 (Tabell 4). Vi fann samma mönster bland 1-åringar honor. Även när inga vuxna hanar dog dödades en del 1-åringar honor men 1,5 år efter att en vuxen hane dödade ökade mortaliteten till 18% bland våra radosändarförsedda 1-åringar honor. Vi fann inget liknande bland 1-åringar hanar.

Inverkan på björn från mänsklig verksamhet, vägar och bebyggelse.

Under sommarhalvåret föredrar björnarna skogsområden framför myrområden och kalfjäll. Björnarna undviker vägar, och vägarnas effekt ökade med avståndet. Björnar korsar vägar, men det genomsnittliga minimiavståndet (baserat på pejling) är 0,6 km till riksväg, 0,4 km till annan asfalterad väg, 0,2 km till stora grusvägar samt 0,1 km till medelstora och små grusvägar. Samma mönster kan ses för bebyggelse. Det genomsnittliga minimiavståndet

är 0,7 km till tätbebyggelse och 0,3 km till enstaka hus. Alla resultat indikerar att det är mänsklig aktivitet i samband med vägar och bebyggelse som påverkar björnen, inte anläggningarna i sig själva.

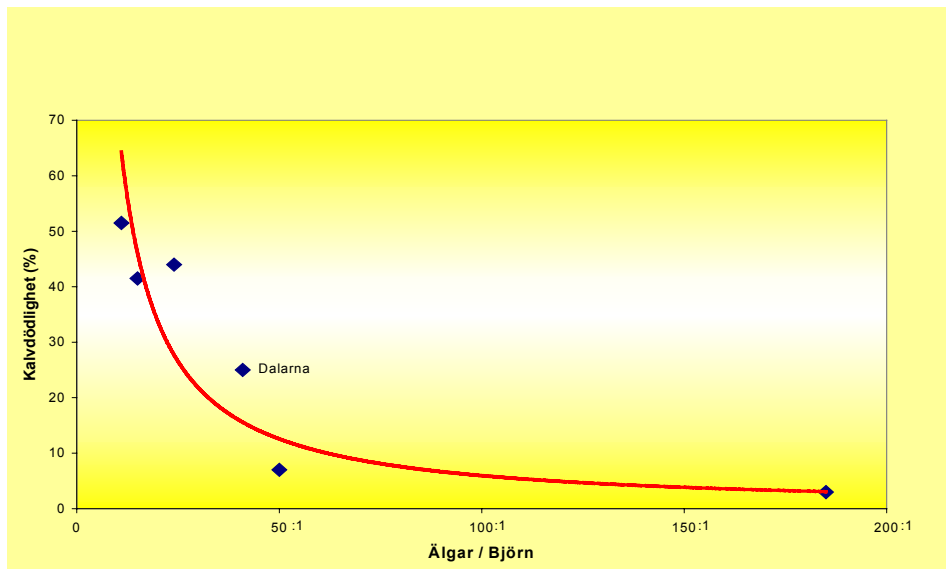
Vi ser inga skillnader i val av ideplats eller idetyp mellan honor och hanar. Björnarna föredrar igen speciell biotop, men 91% av idena ligger i skog. Idena ligger högre upp i terrängen än genomsnittet för pejllpositionerna från sommarhalvåret. Sluttning är en signifikant faktor vid val av ideplats, med en preferens för de brantaste områdena. Fler iden än förväntat ligger så till att ingen väg finns inom en radie av 1 km. Förekomst av bebyggelse påverkar också björnens placering av idet. Björnarna föredrar områden som är minst 6 km från tätbebyggelse och dom undviker områden som ligger närmare än 3 km. Områden inom 1 km från enstaka hus utnyttjas mindre än förväntat.

Björnens predation på älg- betydelse för jakt och förvaltning.

Vår predationsundersökning är gjord i ett område med hög björntäthet (20-25 björnar/1000 km².) Om vi jämför våra resultat om kalvpredation med nordamerikas ser vi att det är viktigt att ta hänsyn till både björn-och älgstäthet när man utvärderar björnens inverkan på älgstammen (Figur 6). I motsats till amerikanska biologers slutsats att björnens predation på älgkalvar inte är relaterad till älgstäthet har vi funnit ett klart och signifikant samband mellan älgstäthet i förhållande till björntäthet och andelen kalv som tas av björn. Figuren visar att över ett visst antal älgar per björn har björnen ganska liten effekt på kalvdödligheten och älgbeståndet. Så är det sannolikt över stora delar av Sverige i dag. Men när antalet älgar per björn hamnar under tröskeln ökar björnens effekt snabbt med en minskande björn/älg kvot. Detta betyder att om man tex skjuter ned älgstammen för att minska på skogsskadorna i vårt studieområde, kan älgkalvdödligheten öka snabbt och markant om man inte samtidigt minskar björnstammen. I dag finns det relativt få älgar i vissa områden i norra Sverige samtidigt som björnstammen ökar. Även om björnen inte orsakat den dåliga älgstillgången är det möjligt att björnens predation på älgkalvar i högsta grad påverkar älgstammars förmåga till återhämtning. Därför måste man ta hänsyn till både älg- och björntillgång vid förvaltningen av älgstammar i björnträden.

För jägaren betyder ökad kalvdödlighet att man skjuter färre älgar, men eftersom björnen tar relativt få vuxna älgar drabbas huvudsakligen kalvjakten. Beräkningar som använder bruttoförluster på 25 % för kalvar och 1,5 % för vuxna älgar, med kompensation för högre reproduktion för kor som mist sina kalvar visar att älgstammens tillväxt minskar med 10 % om man jämför med en älgstam i ett område utan björn.

Med en vinterstam på 7,2 älgar/1000 ha och 0,2- 0,25 björnar/1000 ha som vi hade i vårt studieområde blir konsekvensen att man får skjuta 0,7 älgar färre/1000 ha (huvudsakligen kalv). Men vi bör också tänka på att



Figur 6. Sambandet mellan älgkalvdödlighet och antalet älgar/björn i 5 nordamerikanska och 1 svenskt studieområde.

Figur 6. Relationship between moose calf mortality and the ratio moose/brown bear numbers in 5 North American and 1 Swedish study area.

den goda björntillgången tillåter jakt. Med en björnavskjutning som ligger något under tillväxten kan jägarna fälla 1 björn/ 20 älgkalvar som saknas på grund av björnpredation. Det är då en smaksak om en björn är tillräcklig kompensation för de 20 älgkalvar som inte finns kvar vid jakten.

Självfallet kommer räknexemplet att variera mycket mellan områden och kanske från år till år i samma område. Hur som helst så blir förvaltningsmodellerna i framtiden mer komplexa och kunskapskrävande. Jägarna och andra rovdjur får helt enkelt dela på bytesdjuren och jägarna förvaltar rovdjuren genom jakt. Det är därför viktigt att forskningen i framtiden belyser predationens effekter på bytesstammarna och jaktuttaget speciellt i områden med flera rovdjursarter och olika förutsättningar att hysa både rovdjur och deras bytesdjur.

Störningskänslighet under ideperioden

Det är inte ofta som de radiomärkta björnarna överger sina iden under vintern. Under de 194 tillfällen när vi kunnat följa björnar under vinterhalvåret, hände det endast vid 18 tillfällen (9%). Vid tolv (67%) av dessa tillfällen kunde vi konstatera mänsklig aktivitet i idets absoluta närhet. Vid de övriga sex tillfällena, där vi inte kunde konstatera mänsklig aktivitet, kan eventuella spår ha försvunnit bl.a. på grund av snöfall och vind. Det var oftast innan årsskiftet som björnarna övergav sina iden. Dom förflyttade sig upp till 30 km innan dom på nytt gick i ide. Avståndet var inte beroende av kön, ålder eller när på vintern dom gav sig iväg. Vi kunde däremot, troligtvis för första gången, dokumentera reproduktionsbortfall på grund av att björnarna övergav sina iden. När dräktiga honor bytte ide innan dom fött ungar, förlorade 60% av dessa minst en unge i eller i närheten av det nya idet. För honor som var kvar i samma ide hela vintern, var motsvarande siffra endast 6%.

Klarar sig övergivna ungar?

Ibland dör en hona av okänd anledning eller genom en olyckshändelse. En etisk fråga blir då vad man skall göra med ungarna? Vi fann att ungarna kan klara sig om de helt enkelt lämnas åt sitt öde. Vi följde tex två årsungar, en hane och en hona i Norrbotten, som övergavs vid idet omkring den 5 maj. Den 20 maj fick en unge radiosändare, varefter man regelbundet lade ut hundmat, bär, honung, köttbitar och fisk i närheten. Honan dog men hanen följdes tills radiosändaren föll av den 8 augusti. Fyra år senare sköts han 60 km från märkningsplatsen. Han vägde då 181 kg dvs mer än genomsnittsvikten för 4-åriga hanar på hösten i norr. I ett annat fall tjuvsköts troligen honan i september och tre årsungar lämnades ensamma. Ungarna övervintrade framgångsrikt. En av ungarna, en hane, dog av okänd anledning som 1-åring. De övriga två, en hane och en hona, levde fortfarande som 5-åringar, trots att hanar i Norrbotten bara har 31% chans att överleva fom våren som 1-åring t o m hösten som 5-åring. Honan fick 3 ungar som femåring. För en förstföderska är åldern normal men kullen stor. Båda djuren hade en normal viktökning. Våra ryska kollegor menar att årsungar kan överleva om dom förlorar modern i juli. Därför rekommenderar vi att ungar som förlorar sin mor under hösten, ja kanske tom efter midsommar lämnas ostörda. Om de påträffas i närheten av bebyggelse kan det vara klokt att förflytta dom till en ostörd plats så att de inte blir är benägna att uppsöka människor.

Är björnen farlig för människan?

Under senare år har björnstammen ökat markant och koloniserat mer tätbefolkade områden. Detta i kombination med att fler och fler björnar förknippar människor och bebyggelse med tillgång på mat har ökat antalet kontakter mellan björn och människa. En del människor är rädda för björnar och debatten om björnens farlighet har tagit fart. Men är björnen egentligen farlig? För att besvara denna fråga har vi dels analyserat 114 kontakter mellan björnar och vår fältpersonal, dels sammanställt all tillgänglig information om björnens farlighet både nationellt och internationellt.

Våra resultat är entydiga; Den skandinaviska brunbjörnen hör till de fredligaste av världens brunbjörnar. Det är betydligt mindre än 1 chans på 2 000 att bli skadad vid ett björnmöte, och sannolikheten att möta en björn är mycket liten. När björn och människa möts är det vanligast att björnen uppträder skyggt och omgående flyr. Inget angrepp förekom vid de 114 björnmöten som förekommit inom projektet, men skenangrepp förekom i fem fall. Inget tyder heller på att en björn som står på bakbenen är en hotfull björn. Rytanden och fnysningar uppfattades som hotbeteenden och förekom när björnar hade ungar eller låg på kadaver. Vid 704 björnmöten, i samband med tre ryska björnprojekt, förekom heller inte personsador.

I Sverige har sju människor skadats av björnar under de senaste 21 åren (1976-1996). Sex av dessa var jägare och en var skogstaxerare. Den senare mötte en björnhona med ungar på nära håll. I fem fall förekom skottlossning. Vid några av skadetillfällena kan björnunger, kadaver, hund eller närhet till ide ha påverkat det olyckliga händelseförloppet.

Ingen människa har dödats av björn i Sverige sedan 1902 då en jägare dog efter att ha anfallits av en skadskjuten björn i Jämtland. Mellan 1750 och 1962 fann vi 75 fall då människor antingen dödats (27 fall) eller skadats (48 fall) av björn i Skandinavien. I 83 % av fallen förekom faktorerna: skadad björn, kadaver, årsungar och/eller att man slog på björnen med ett tillhygge i samband med skyddandet av boskap.

Våra björnar är mycket mindre farliga än björnar öster om Uralbergen och i Nordamerika. Alla studier visar att skadade björnar är särskilt farliga. Följande situationer, i avtagande farlighetsgrad, tycks öka björnars aggressivitet och bör därför undvikas. Skadad björn, hona med årsungar, björn på kadaver, björn som överraskas, björn vid idet samt björn som ofredas av hund. Björnar kan provoceras till angrepp om de förföljs med snöskoter, vilket för övrigt är olagligt. På 1600-talet fick norska jägare, som dödades av björn, i samband med jakt, inte en kyrklig begravning eftersom det betraktas som en form av självmord. Detta är ett av många historiska vittnesmål om den skadade och provocerade björnens farlighet.

För att undvika björnmöten bör du ge dig till känna när du rör dig i björnmarker. Om du ändå möter en björn, som inte visar tecken på att ha sett dig, är det bäst att retirera försiktigt. Vänd dig inte om och spring! Om björnen är medveten om din närvaro är det bäst att du ger dig till känna och sedan försiktigt drar dig tillbaka. Tolka björnens beteende rätt. En björn som står på bakbenen är inte farlig, medan en som blåser eller ryter kan vara irriterad därför att den har ungar eller mat i närheten. Om björnen ändå skulle gå till anfall, vilket mycket sällan händer med en oprovocerad björn i Sverige, rekommenderar nordamerikanska experterna att man spelar död genom knäppa händerna bakom nacken och lägga sig orörlig med ansiktet mot marken i fosterställning. Men kom ihåg att björn som kommer rusande emot dig nästan utan undantag vänder innan den nått ända fram.

Det är lätt att tro att ett vapen ger ökad trygghet i björnmarker. Detta är sannolikt helt fel eftersom det, i en snabb och stressad situation, kan vara mycket svårt att få iväg ett direkt dödande skott. Ett skott i luften över björnen kan ha en skrämmande effekt och bör om möjligt alltid skjutas först. Kom alltid ihåg att en sårad björn kan vara livsfarlig. Kom också ihåg att björnar gör skenanfall som emellertid ytterst sällan leder till en fullföljd attack. Använd därför inte vapnet förrän det är absolut nödvändigt och du är helt övertygad om att ditt första skott är dödande. Om en björn kommer rakt emot dig kan du aldrig vara säker på detta. Därför ger vapnet en mycket falsk säkerhet.

CONCLUSIONS and SUGGESTIONS

The most important finding of the Scandinavian brown bear project to date is that the Scandinavian brown bear is essentially different from the North American brown bear in very many important aspects. It has a higher reproductive rate, has longer dispersal distances (although this may be due to the unoccupied area that they often disperse to), is less predaceous on adult moose, eats less meat and more ants, and is less dangerous for people. This means that the results from the extremely well studied North American brown bears are not very applicable for Scandinavian conditions. It was therefore necessary to conduct an intensive study of the population ecology of the Scandinavian brown bear. The Scandinavian brown bear seems to be demographically and ecologically more similar to the brown bears in Central and Southern Europe than to those in North America. Therefore, many of our results should be applicable there.

The project has documented many important aspects of the population ecology of the Scandinavian brown bear, which was the original goal. However, it has also made new contributions to our understanding of the brown bear and carnivores in general. The most important discoveries are: 1) We have found for the first time that killing adult resident males in a solitary carnivore has led to an increased infant mortality rate, probably due to sexually selected infanticide. 2) We were the first to document the shape of the expansion zone of an increasing bear population, and the first to find evidence of presaturation dispersal in a bear population. 3) We have shown, for the first time in a solitary carnivore, that estrous females increase their home range size, presumably searching for males. Before it was thought that only the males search for females. 4) We have also shown that the nuclear genetic heterozygosity was high in the Scandinavian bears, in spite of a population bottleneck and low mitochondrial DNA variability. This suggests that it may be better for populations to survive in several small isolated populations and later gain genetic contact than to survive in a single isolated population. 5) We have strong indications of density-dependence in several reproductive parameters, which has never been documented in bears before.

For management, we recommend that each female reproductive area be considered as one management unit. That means that if quotas are to be set on the basis on län, the län that share a reproductive area should cooperate on its management. Also, Jämtland and Norrbotten, which have more than one reproductive area within their län, should consider the two reproductive areas separately when issuing permits. Female quotas do not appear to be necessary, because the sex ratio of the legal harvest has been 50:50 whether or not female quotas were used. The Scandinavian brown bear population has a high reproductive rate, for a bear population, but it is still vulnerable to overharvest, because population growth rate is sensitive to adult mortality rate. Thus, managers should be aware of the fact that there is an upper level of harvest that the bear population can withstand. We have found that hunters can accurately notice whether the population is increasing or decreasing, but that there is a time lag of about 8-10 years after a change in harvest rates before population changes are noticed. With the high reproductive rate and strong age-related reproductive and mortality rates that our bears have, this can result

in a very unstable situation, with fluctuating harvest levels and bear population levels, if management is not based on an accurate and precise monitoring system.

The legal harvest rate has been low during most of the study period, which make it difficult for us to provide a "rule of the thumb" regarding sustainable harvest rates. Recently, however, harvest rates have increased dramatically, and we have been able to measure some effects on the population growth rate. It is important to continue monitoring this situation, because variations in harvest rate provide an important opportunity to determine the population responses to hunting and to determine the harvest rate required to stabilize the population. It is also important to test several methods of population monitoring, so that future bear management is based on monitoring data with a known accuracy and precision. Other important aspects to document in future bear research is how to predict where the bears will expand to and when, and to adequately document density-dependent effects in this increasing population.

SLUTSATSER OCH FÖRSLAG

Det Skandinaviska björnprojektets viktigaste rön hittills är att den skandinaviska brunbjörnen skiljer sig från den nordamerikanska i många viktiga avseenden. Den har en högre reproduktionstakt, utvandrar längre (detta kan emellertid bero på att det inte finns björnar i de områden dit dom vandrar), är mindre benägna att ta vuxna älgar, äter mindre kött och mer myror och är mindre farliga för människor. Detta innebär att resultaten från den mycket välstuderade nordamerikanska brunbjörnen inte är särskilt tillämpbara under skandinaviska förhållanden. Det var därför viktigt att göra en intensivstudie av den skandinaviska brunbjörnens populationsekologi. Demografiskt och ekologiskt tycks den skandinaviska brunbjörnen stå närmare central- och sydeuropeiska än nordamerikanska brunbjörnar. Därför kan en del av våra resultat sannolikt tillämpas i central- och sydeuropa.

Projektet har dokumenterat många viktiga aspekter vad gäller den skandinaviska brunbjörnens populationsekologi vilket också var den ursprungliga målsättningen. Men vi har också bidragit med nya kunskaper om brunbjörnar och carnivorer i allmänhet. De mest signifikanta upptäckterna är: 1) Vi är ensamma om att ha upptäckt att dödandet av vuxna etablerade hanar leder till ökad ungdödighet sannolikt beroende på sexuellt selekterad infanticid. 2) Vi var först med att klarlägga täthets- och könsförhållanden i kärnområdena och deras ranzoner och att utvandring från kärnområdet sker innan det är mättat på björn. 3) Vi har för första gången visat, för en solitär carnivor, att brunstande honor ökar sitt hemområde, sannolikt för att söka efter hanar. Tidigare trodde man att endast hanar söker efter honor. 4) Vi har också visat med hjälp av kärn-DNA analyser att heterozygositeten är hög hos den skandinaviska brunbjörnen trots att stammen gått igenom en numerär flaskhals (ca 130 björnar fördelade på 4 isolerade grupper) och trots att mitochondrie-DNA variabiliteten var liten. Detta betyder troligen att det är bättre för en population att överleva i flera isolerade stammar som senare får kontakt än i en isolerad stam. 5) Vi har också funnit indikationer på att flera reproduktionsparametrar är täthetsberoende vilket aldrig konstaterats hos björnar tidigare.

Vad beträffar förvaltningen rekommenderar vi att varje kärnområde för reproduktion bör vara en förvaltningsenhet. Detta innebär att avskjutningskvoterna kan vara på länsbasis förutsatt att samtliga län som har del i kärnområdet samarbetar och att totalkvoten är förenlig med målsättningen för björnstammen i det enskilda kärnområdet. Hondjurskvoter tycks inte vara nödvändigt eftersom könskvoten vid ordinarie jakt har varit 50:50 oavsett om hondjurskvotering förekommit. Den skandinaviska brunbjörnen har en hög reproduktionstakt om man jämför med andra brunbjörnstammar men är ändå känslig för överbeskattning eftersom tillväxttakten lätt minskar om vuxendödligheten ökar. Därför bör förvaltningen vara medveten om att det finns avskjutningsnivåer som inte bör överskridas om stammen skall växa eller stabiliseras. Vi har funnit att jägarna har förmågan att bedöma om en björnstam ökar eller minskar men att det dröjer 8-10 år mellan avskjutningsförändringen och den förändring som jägarna registrerar äger rum. Med den höga reproduktionstakten och starkt åldersrelaterade reproduktion och mortalitet som våra björnar har kan detta resultera i en mycket instabil situation, med snabba förändringar i både avskjutning och björntäthet om inte förvaltningen är baserad på ett bra inventeringssystem

POPULÄRVETENSKAPLIGA PUBLIKATIONER

- Bengtsson, G. & F. Sandegren. **1985**. Björnen anfaller. Svensk Jakt 123:9, 726-729.
 Bjärvall, A. & P. Ahlqvist. **1985**. Första björnen med radiosändare, Svensk Jakt 123:4, 278-81.
 Sandegren, F. & A. Bjärvall **1985**. Här radiomärks en bjässe, Svensk Jakt 123:7/8, 622-623.
 Ahlqvist P. & G. Markgren. **1987**. Ett björnmärkningsprojekt. Viltnytt:24, 6-12
 Bjärvall, A. & P. Westman **1987**. Licensjakten på björn, Svensk Jakt 125:11, 986-989
 Bjärvall, A., F. Sandegren, P. Ahlqvist, R. Franzén, O. Persson & L. Pettersson **1987**. Björnmärkningen, Svensk Jakt 125:3, 208-213.
 Pettersson, L. & F. Sandegren **1987**. Hur gammal blir björnen?. Från Hav till Fjäll 11:3, 20-21.
 Bjärvall, A. Sandegren, F. **1988**. Vi behöver veta mer om björnen. Dalajägaren 40 år, 82-92
 Bjärvall, A. **1989**. Alltjämt oviss för de fyra, Sveriges Natur 80:3, 3

- Björvall, A. **1989**. Björnens vandringar klarnar, Svensk Jakt 127:9, 902-904
- Björvall, A. Sandegren, F. Wabakken, P. **1989**. Rapport 1:1989 från det svensk-norska björnprojektet. Rapport. Svenska Jägareförbundet och SNV
- Sandegren, F. & A. Söderberg **1989**. Provtagning på björn, Svensk Jakt 127:9, 878
- Wabakken, P., A. Björvall & F. Sandegren **1989**. Bjørner med radio tvers over riksgrensa – et felles svensk norsk forskningsprosjekt, Jakt & Fiske 118:4, 38-39
- Björvall, A. **1990**. Projekt björn, Camera Natura 1:3, 2-9
- Björvall, A. Sandegren, F. Wabakken, P. **1990**. Rapport 1 från det svensk-norska björnprojektet. Rapport. Svenska Jägareförbundet och SNV
- Björvall, A. Sandegren, F. Wabakken, P. **1990**. Rapport 2 från det svensk-norska björnprojektet. Rapport. Svenska Jägareförbundet och SNV
- Wabakken, P. & A. B. Vaag **1990**. Bjørneprojektet. Naturnytt 2:40-41
- Sandegren, F. & A. Söderberg **1991**. Björnens idegång i Norrbotten, Jakt i norr 1:5-7
- Sandegren, F. & A. Söderberg **1991**. Norrbottenbjörnars hemområde i september, Jakt i norr 1:7-8
- Wabakken, P. **1991**. Hedmark Sau- og Geitalslag aktivt med i bjørneforskningen. Sau & Geit 44:108-111
- Söderberg, A. & F. Sandegren **1992**. Avskjutningsstatistik 1991 för björn i Sverige. Våra Rovdjur 9:2, 24
- Franzén, R., F. Sandegren, A. Söderberg & P. Wabakken **1992**. Det svensk-norska björnprojektet 1991, Våra Rovdjur 9:1, 34-40
- Sandegren, F. & J. E. Swenson **1992**. Björnjakten 1992-var den så dålig?, Svensk Jakt 130:12, 1316-1317
- Sandegren, F. & A. Söderberg **1992**. Brown bear. in Swedish Game, biology and management, s:115-116
- Swenson, J. E., F. Sandegren, A. Söderberg & P. Wabakken **1992**. Hur många björnar har vi i Sverige, Våra Rovdjur 9:3, 6-12
- Swenson, J. E., F. Sandegren, A. Söderberg & P. Wabakken **1992**. Hur många björnar?, Svensk Jakt 130:10, 1032-1038
- Swenson, J. E & F. Sandegren **1993**. Jo, björnräkningen stämmer visst!. Svensk Jakt 131:1, 89-90
- Swenson, J.E & F. Sandegren **1993**. Björnen i Sverige. Svensk Jakt 131:9, 978-979
- Sandegren, F. & A. Söderberg. **1993**. Brunbjörn. Sverige, jakten och EG, Svenska Jägareförbundet, s:148-149
- Swenson, J. E., F. Sandegren, P. Wabakken, A. Björvall, A. Söderberg and R. Franzén. **1994**. Historic and present status of the brown bear in Scandinavia. International Bear News 3:3, 5-6
- Swenson, J. E., F. Sandegren, R. Franzén, S. Brunberg, K. A. Olander, P. Wabakken, A. Söderberg & A. Björvall. **1994**. Bjørnen, elgen og elgjakta. Elgen. 1994:28-29
- Söderberg, A., J. E. Swenson & F. Sandegren. **1994**. Hur stor var björnen? Svensk Jakt 132:8, 832-834
- Swenson, J. E., F. Sandegren, A. Söderberg and P. Wabakken. **1995**. Bjørnen i Skandinavien. Skogsvilt 2, s:143-148
- Swenson, J. E. & F. Sandegren. **1995**. Brunbjörnens genetik i Skandinavien. Svensk Jakt 133:7, 492-497
- SagØr, J. T. & J. Swenson. **1996**. Sau i bjørneland - kilde til konflikt! sider 8-23 i Natur 96/97. K. H. Brox, Red. Tapir forlag, Trondheim.
- Sandegren, F, S. Brunberg, J. Swenson & A. Söderberg. **1996**. Rapport angående arbetet med björnhonan Koska och hennes ungar. Rapport till länsstyrelsen i Dalarna. 3 sidor.
- Swenson, J. E., F. Sandegren & A. Söderberg. **1996**. Utvärdering av björnobsen. Rapport till Svenska Jägareförbundet. 7 sidor.
- Söderberg, A. & J. E. Swenson. **1996**. Björn på villovägar? ABC Jakt 10, 6-7.
- Gossow, H. and J. Swenson. **1997**. Large predator meeting in Austria. Intern. Bear News 6(3):12-13.
- Sandegren, F. & J. E. Swenson. **1997**. Bjørnen - viltet, ekologin och människan. Svenska Jägareförbundet. Almqvist och Wiksell. 70 sidor.
- Sandegren, F. & J. E. Swenson. **1997**. Det Skandinaviska björnprojektet. Rovviltförvaltning: problem og utfordringer, Nordisk Jägersamvirke. Rapport nr. 4: 76-81.
- Swenson, J. and C. Servheen. **1997**. Does bear conservation without hunting produce problem bears? Intern. Bear News 6(4):11.
- Sandegren, F. & J. E. Swenson. **1998**. Bjørnen. Allt om djur & natur, nr. 3: 20-24.
- Sandegren, F. and J. Swenson. **1998**. Nya rön från det Skandinaviska Björnprojektet projektet om den svenska björnen. Allt om djur och natur 1998(3):20-24
- Swenson, J. **1988**. Forebyggende tiltak mot rovdyrskader. Pp. 374-379 in Husdyrforsøksmøtet 1998, Norwegian Agricultural University, Ås. 709 pp.
- Swenson, J., F. Sandegren, K. Wallin & G. Cederlund. **1998**. Karhun ja hirven yhteiselo Skandinaviassa. Riistantutkimuksen tiedote 149:3-4.
- Swenson, J., H. Busk, G. Cederlund, B. Dahle, A. Jansson, T. Johansen, A. Norin, O. Opseth, I.L. Persson, R. Riig, F. Sandegren, L. Stabel, A. Söderberg & K. Wallin. **1999**. Bjørnen som predator på elg. Elgen 1999: 12-15.
- Söderberg, A., F. Sandegren & J. Swenson. **1999**. En ovanlig vandringssväg. Våra Rovdjur 2: 8-9.

VETENSKAPLIGA RAPPORTER, EXAMENSARBETEN

- Klute, P. & E. Ness. **1988**. Älvdalsbinna - arealbruk, förflyttningar och habitatbruk 1987. Examensarbete på Statens skogsskole, Evenstad

- Dahlström, M. **1990**. Licensjakten på björn 1981-89 - en sammanställning. Examensarbete 20 p på Biologlinjen, Stockholms universitet
- Johnsson, M.O. **1992**. Brunbjörn. En ankätundersökning över björnförekomst i Värmlands norra delar. Samt en sammanställning av det Svensk - Norska björnprojektet. Examensarbete på Klarälvdalens Folkhögskola
- Wabakken, P., A. Bjärvall, R. Franzén, E. Maartmann, F. Sandegren & A. Söderberg **1992**. Det svenk-norske bjørneprosjektet 1984-91. NINA Oppdragsmelding 146
- Paulson, C. **1993**. Immobilisering av brunbjörn. Rapport. Veterinärhögskolan, Sveriges Lantbruksuniversitet (SLU), 1-18
- Swenson, J. E., F. Sandegren, P. Wabakken, A. Bjärvall, A. Söderberg and R. Franzén. **1994**. Bjørnens historiske og nåværende status og forvaltning i Skandinavia. NINA Forskningsrapport 053
- Wabakken, P. & E. Maartmann. **1994**. Sluttrapport for bjørn- sauprosjektet i Hedmark 1990-93. NINA Forskningsrapport 58
- Norin, A. **1995**. Studier av näringsval och rörelsemönster hos radiomärkta brunbjörnar. Examensarbete på Klarälvdalens Folkhögskola. Rapport nr 280
- Sagør, J. T., J. E. Swenson & E. Røskaft. **1995**. Bjørn og sauehold: Er det mulig o nå Rovdyrmeldingens målsetninger? NINA Fagrapport 14
- Andersen, R., J. Linnell, and J. Swenson. **1996**. Hovedrapport—Regionfelt Østlandet. Tema hjortevilt og rovvilt. NINA, Oppdragsmelding 405.
- Aanes, R., J. D. Linnell, J. E. Swenson, O. G. Støen, J. Odden, and R. Andersen. **1996**. Menneskelig aktivitets innvirkning på klauvvilt og rovvilt. En utredning foretatt i forbindelse med Forsvarets planer for Regionfelt Østlandet, del 1. NINA, Oppdragsmelding 412.
- Aanes, R., J. E. Swenson, and J. D. C. Linnell. **1996**. Rovvilt og sauenæring i Norge. 1. Tap av sau til rovvilt: en presentasjon av tapets omfang basert på brukeropplysninger. NINA, Oppdragsmelding 434.
- Dahle, B. **1996**. Nutritional ecology of brown bears (*Ursus arctos*) in Scandinavia with special reference to moose (*Alces alces*). Examensarbete på Norges Teknisk Naturvitenskapelige Universitet, Zoologisk Institutt
- Linnell, J. D. C., B. Barnes, J. E. Swenson, and R. Andersen. **1996**. Hvor sårbare er bjørner for forstyrrelser i hiperioden? En utredning foretatt i forbindelse med Forsvarets planer for Regionfelt Østlandet, del 2. NINA, Oppdragsmelding 413.
- Linnell, J. D. C., M. E. Smith, J. Odden, P. Kaczensky, and J. E. Swenson. **1996**. Rovvilt og sauenæring i Norge (Carnivores and sheep farming in Norway). 4. Strategies for the reduction of carnivore—livestock conflicts: a review. NINA, Oppdragsmelding 443.
- Linnell, J. D. C., M. E. Smith, J. Odden, P. Kaczensky, and J. E. Swenson. **1996**. Rovvilt og sauenæring i Norge (Carnivores and sheep farming in Norway). 5. Strategier for å redusere rovvilt husdyr konflikter: en litteraturoversikt. NINA, Oppdragsmelding 444.
- Mysterud, I., J. E. Swenson, J. D. C. Linnell, A. O. Gautestad, I. Mysterud, J. Odden, M. E. Smith, R. Aanes, P. Kaczensky. **1996**. Rovvilt og sauenæring i Norge: kunnskapsoversikt og evaluering av forebyggende tiltak. Report, Biological Institute, University of Oslo, Norway.
- Swenson, J. E., F. Sandegren, M. Heim, S. Brunberg, O. J. Sørensen, A. Söderberg, A. Bjärvall, R. Franzén, S. Wikan, P. Wabakken & K. Overskaug. **1996**. Er den skandinaviske bjørnen farlig? NINA Oppdragsmelding 404
- Swenson, J. E., T. M. Heggberget, P. Sandström, F. Sandegren, P. Wabakken, A. Bjärvall, A. Söderberg, R. Franzén, J. D. C. Linnell & R. Andersen. **1996**. Brunbjørnens arealbruk i forhold til menneskelig aktivitet. NINA Oppdragsmelding 416
- Ytterberg, R. **1996**. Do ants support the high reproductive rate in the Scandinavian brown bear (*Ursus arctos*) population? Fördjupningsarbete i evolutionär ekologi, Nr 1996:24. Zoologiska Institutionen, Stockholms Universitet.
- Anzjøn, P. & Castberg, J. H. **1997**. Omtalen av bjørn (*Ursus arctos*) i media i 1995. Høgskolen i Nord Trøndelag, Avdeling for naturbruk, miljø- og ressursfag. Kandidatoppgave.
- Arnemo, J. M. & Dypsund, P. **1997**. Kirurgisk implantation av radiosändare på vilda rovdjur. Svensk Veterinärtidning 49(1):17-18.
- Arnemo, J. M. & Dypsund, P. **1997**. Ny merketodikk på brunbjörn. Norsk Veterinærtidsskrift 109 (7):440.
- Jansson, A. **1997**. Can a high protein availability explain the high reproduction rate in the Swedish brown bear (*Ursus arctos*)? Sveriges Lantbruksuniversitet. Institutionen för naturvårdsbiologi, Grimsö. Degree thesis in wildlife ecology. Nr 2.
- Johansen, T. **1997**. The diet of brown bears (*Ursus arctos*) in central Sweden. Examensarbete på Norges Teknisk Naturvitenskapelige Universitet, Zoologisk Institutt.
- Sandegren, F. & J. Swenson. **1997**. Det skandinaviske bjørnprojektet. Pp. 76-81 in Rovviltforvaltning: problemer og utfordringer. Nordisk Jägersamvirke, Rapport Nr. 4. 1997.
- Saether, B.-E., Engen, S., Swenson, J. E., Bakke, Ö, and Sandegren, F. **1997**. Levedyktighetsanalyser av skandinavisk brunbjørn. NINA Fagrapport 25.
- Arnemo, J. M., P. Dypsund, F. Berntsen, S. J. Wedul, B. Ranheim og L. Lundstein. **1998**. Bruk av implanterbare radiosendere på store rovdjur. Norsk Veterinærtidsskrift, 110 (12): 799-803.
- Busk, H. **1998**. Brown bear (*Ursus arctos*) predation on moose (*alces alces*) calves in a Swedish boreal forest.

- Examensarbete vid Sveriges Lantbruksuniversitet. Institutionen för naturvårdsbiologi, Grimsö. Nr 15
- Dahle B, J. E. Swenson, O. J. Sørensen og E. H. Wedul. **1998**. Naeringsvalg hos brunbjørn i Sør-Skandinavia. NINAs strategiske instituttprogrammer 1991-95: 189-195.
- Linnell, J. D. C., J. Swenson, A. Landa & T. Kvam. **1998**. Methods for monitoring European large carnivores – A worldwide review of relevant experience. NINA Oppdragsmelding 549.
- Linnell, J. D. C., J. E. Swenson, A. Landa & T. Kvam. **1998**. Metodikk for bestandsovervåking av store rovdyr en litteraturgjennomgang. NINA, Oppdragsmelding 550.
- Opseth O. **1998**. Brown bear (*Ursus arctos*) diet and predation on moose (*Alces alces*) calves in the southern tiaga zone in Sweden. Norwegian University of Science and Technology, Trondheim. Cand. scient. (Master of Science) thesis
- Persson, I.-L. **1998**. Brown bear *Ursus arctos* predation upon adult moose *Alces alces* in Scandinavia: a study at two levels of scale. Cand. Scient. Thesis. Department of Biology, University of Oslo.
- Swenson, J. E. **1998**. Coordination of large-carnivore monitoring, management, and research in Scandinavia. Pages 85-88 in C. Breitenmoser-Würster, C. Rohner, and U. Breitenmoser, editors. The re-introduction of the lynx into the Alps, Council of Europe Publishing, Environmental Encounters No. 38.
- Swenson J.E., F. Sandegren, A. Bjärvall, P. Wabakken, R. Franzén og A. Söderberg. **1998**. Bjørnungers oppvekstvilkår: Hvilke faktorer er viktige for overlevelse av årssunger. NINAs strategiske instituttprogrammer 1991-95: 180-184.
- Swenson J.E., F. Sandegren, P. Wabakken, A. Bjärvall, A. Söderberg, R. Franzén og P. Segerström. **1998**. Bjørnungers spredningsdynamikk. NINAs strategiske instituttprogrammer 1991-95: 185-188.
- Vaajakari P. **1998**. Reproduktion hos brunbjørnar i Sverige. Fördjupningsarbete vid Sveriges Lantbruksuniversitet. Veterinärmedicinska fakulteten.
- Andersen, R. & J. Swenson. **1999**. Wildlife and nature conservation in Scandinavia with special regard to large predators. Pages 59-67 in Natura 2000 Eine Chance für den Naturschutz Europas/A chance for nature conservation in Europe. Schriftenreihe des Bundesministerium für Umwelt, Jugend und Familie, Band 14/1999. Vienna.
- Stabel L. **1999**. Use of ungulates by brown bears *Ursus arctos* in Scandinavia: effects of area, season, sex, age and individual. Cand. Scient. Thesis. Department of Biology, University of Oslo.
- Sisell C. **1999**. Björnen, människan och turismen – går de att förena. Examensarbete vid KY Naturturism, Älvdalen.
- Swenson, J. & F. Sandegren. **1999**. Den svenske bjørnebestandens levedyktighet. Sida 85-90 i T. Ebenhard & M. Höggren, eds. Livskraftiga rovdjurstammar. Centrum för biologisk mångfold, Skriftserie 1. Uppsala.
- Swenson, J. and F. Sandegren. **1999**. Mistänkt illegal bjørnjakt i Sverige. Sida 201-206 i Bilagor till Sammanhållen rovdjurspolitik; Slutbetänkande av Rovdjursutredningen. Statens offentliga utredningar 1999:146. Stockholm.
- Swenson, J. E. & F. Sandegren. **1999**. Recolta Anuală suportabilă in Suedia potrivit informatiilor provenite de la vânători. Simpoz. Internaț. Problematika și gestiunea Ursului Brun din Palearctic: 5-13.
- Swenson, J. E., F. Sandegren, A. Söderberg & R. Franzén. **1999**. Estimarea greutatei totale la ursul brun din Scandinavia – greutate totală și eviscerat. Simpoz. Internaț. Problematika și gestiunea Ursului Brun din Palearctic: 14-17.
- Rikako Fujita. **2000**. Bait-hunting for brown bear in Sweden: temporal and spatial occurrence and potential effects on the population. Examensarbete vid Sveriges Lantbruksuniversitet. Institutionen för naturvårdsbiologi, Grimsö.
- Swenson, J. E., N. Gerstl, B. Dahle & A. Zedrosser. In press. Action plan for the conservation of the brown bear in Europe. Council of Europe.
- Swenson, J. E. and F. Sandegren. In press. Conservation of European brown bear populations: experiences from Scandinavia. Proceedings of an interational conference on brown bear conservation in Europe, Palencia, Spain.

VETENSKAPLIGA PUBLIKATIONER

- Bjärvall, A. & F. Sandegren **1987**. Early experiences with the first radio-marked bears in Sweden. Proc. 7th Int. Conf. on Bears Res. and Management. Plitvice, Yugoslavia, 1986
- Wabakken, P., A. Bjärvall & F. Sandegren. Radio-tracking brown bears in Sweden Poster, XVIII Congr. Of Game Biologists. Krakow, Poland, **1987**
- Wabakken, P., A. Bjärvall & F. Sandegren. The Swedish-Norwegian bear study progress repor. Poster, XI Nordic congr. on Game Research. Espoo, Finland, **1988**
- Wabakken, P., A. Bjärvall & F. Sandegren **1989**. Radio-tracking Scandinavian brown bears: progress report. Poster, XIX IUGB Congress. Trondheim, Norway 1989
- Bjärvall, A., F. Sandegren & P. Wabakken **1990**. Large home ranges and possible early sexual maturity in Scandinavian bears. Int. Conf. on Bear Res. and Manage. 8:237-241
- Swenson, J. E., F. Sandegren, A. Bjärvall, A. Söderberg, P. Wabakken and R. Franzén. **1994**. Size, trend, distribution and conservation of the brown bear *Ursus arctos* population in Sweden. Biological Conservation 70:9-17
- Swenson, J. E., P. Wabakken, F. Sandegren, A. Bjärvall, R. Franzén and A. Söderberg. **1995**. The near extinction and recovery of brown bears in Scandinavia in relation to the bear management policies of Norway and Sweden. Wildl. Biol.1, 11-25
- Swenson, J. E., F. Sandegren, A. Söderberg & R. Franzén. **1995**. Estimating the total weight of Scandinavian

- brown bears *Ursus arctos* from field-dressed and slaughter weights. *Wildl. Biology* 1, 177-179
- Taberlet, P., J. E. Swenson, F. Sandegren & A. Björvall. **1995**. Localization of a contact zone between two highly divergent mitochondrial DNA lineages of the brown bear *Ursus arctos* in Scandinavia. *Conserv. Biol.* 9, 1255-1261
- Swenson, J.E. and F. Sandegren. **1996**. Sustainable brown bear harvest in Sweden estimated from hunter provided information. *J. Wildl. Res.* 1:228-231.
- Swenson, J.E. and S. Wikan. **1996**. A brown bear population estimate for Finnmark County, North Norway. *Fauna norv. Ser, A* 17:11-15.
- Linnell, J. D. C., R. Aanes, J. E. Swenson, J. Odden & M. E. Smith. **1997**. Translocation of carnivores as a method for managing problem animals: a review. *Biodiv. Conserv.* 6:1245-1257.
- SagØr, J. T, J. E. Swenson & E. RØskaft. **1997**. Compatibility of brown bear *Ursus arctos* and free-ranging sheep in Norway. *Biol. Conserv.* 81:91-95.
- Swenson, J. E., F. Sandegren, S. Brunberg & P. Wabakken. **1997**. Winter den abandonment by brown bears *Ursus arctos*: Causes and consequences. *Wildl. Biol.* 3: 35-38
- Swenson, J. E., F. Sandegren, A. Söderberg, A. Björvall, R. Franzén & P. Wabakken. **1997**. Infanticide caused by hunting of male bears. *Nature* 386: 450-451.
- Dahle, B., O. J. Sørensen, E. H. Wedul, J. E. Swenson & F. Sandegren. **1998**, The diet of brown bears *Ursus arctos* in central Scandinavia: effect of access to free ranging domestic sheep *Ovis aries*. *Wildl. Biol.* 4: 147-157.
- Swenson, J. E., R. Franzén, P. Segerström & F. Sandegren. **1998**. The age of self-sufficiency in Scandinavian brown bears. *Acta Theriol* 43 (2):213-218.
- Swenson, J. E., F. Sandegren, A. Björvall & P. Wabakken. **1998**. Living with success: research needs for an expanding brown bear population. *Ursus* 10: 17-23
- Swenson, J. E., F. Sandegren & A. Söderberg. **1998**. Geographic expansion of an increasing brown bear population: evidence for presaturation dispersal. *J. of Animal Ecology.* 67: 819-826
- Saether, B. E., S. Engen, J. E. Swenson & F. Sandegren. **1998**. Assessing the viability of Scandinavian brown bear, *Ursus arctos* populations: the effects of uncertain parameter estimates. *Oikos* 83: 403-416.
- Tryland, M., T. Sandvik, J. M. Arnemo, G. Stuve, Ø. Olsvik & T. Traavik. **1998**. Antibodies against orthopoxviruses in wild carnivores from Fenoscandia. *J. Of Wildl. Diseases* 34(3): 443-450.
- Linnell, J. C. D., J. Odden, M. E. Smith, R. Aanes, and J. E. Swenson. **1999**. Large carnivores that kill livestock: do «problem animals» really exist? *Wildl. Soc. Bull.* 27:698-705.
- Swenson, J. E., A. Jansson, R. Riig, & F. Sandegren. **1999**. Bears and ants: myrmecophagy by brown bears in central Scandinavia. *Can. J. Zool.* 77:551-561
- Swenson, J. E., F. Sandegren, A. Björvall, R. Franzén, A. Söderberg and P. Wabakken. **1999**. The brown bear in Sweden. In: S. Herrero and C. Servheen (eds), *Bear conservation action plan*. International Union for the Conservation of Nature.
- Swenson, J. E., F. Sandegren, A. Söderberg, M. Heim, O. J. Sørensen, A. Björvall, R. Franzén, S. Wikan & P. Wabakken. **1999**. Interactions between brown bears and humans in Scandinavia. *Biosphere Conservation* 2(1): 1-9.
- Swenson, J. E., K. Wallin, G. Ericsson, G. Cederlund, and F. Sandegren. **1999**. Effects of ear tagging on survival of moose calves. *J. Wildl. Manage.* 63:354-358.
- Sørensen, O. J., J. E. Swenson, T. Kvam. **1999**. The brown bear in Norway. In: S. Herrero and C. Servheen (eds), *Bear conservation action plan*. International Union for the Conservation of Nature.
- Tufto J., B. E. Saeter, S. Engen, J. Swenson and F. Sandegren. **1999**. Harvesting strategies for conserving minimum viable populations based on World Conservation Union criteria: brown bears in Norway. *R. Soc. Lond. B* 266: 961-967.
- Dahle, B. Zedrosser, A., Swenson, J. E. & Gerstl, N. In Press. Status of the brown bear in Europe. *Ursus* 11.
- Linnell, J. D. C., B. Barnes, J. E. Swenson, and R. Andersen. In press. How vulnerable are denning bears to disturbance? *Wildl. Soc. Bull.*
- Linnell, J. D. C., J. E. Swenson, and R. Andersen. In press. Conservation of biodiversity in Scandinavian boreal forests: large carnivores as flagships, umbrellas, indicators, or keystones? *Biodiversity and Conservation*.
- Matson, G. M., H. E. Caquilho-Gray, J. D. Paynich, V. G. Barnes Jr., H. V. Reynolds III and J. E. Swenson. In press *Cementum annuli* are unreliable reproductive indicators in female brown bears. *Ursus* 11.
- Smith, M. E., J. D. C. Linnell, J. Odden, and J. E. Swenson. In press. The use of guardian animals for reducing livestock depredation. *Acta Agriculturae Scandinavica*.
- Smith, M. E., J. D. C. Linnell, J. Odden, and J. E. Swenson. In press. Review of methods to reduce livestock depredation: B. Aversive conditioning, deterrents, and repellents. *Acta Agriculturae Scandinavica*.
- Swenson, J. E. In press. Does hunting affect the behavior of brown bears in Eurasia? *Ursus* 11
- Swenson, J. E., Dahle B. Sandegren, F. In Press. Conspecific killing in Scandinavian brown bears. *Ursus* 11.
- Swenson, J. E., F. Sandegren, A. Björvall, R. Franzén, A. Söderberg, P. Segerström, and P. Wabakken. In press. Factors associated with loss of brown bear cubs in Sweden. *Ursus* 11.
- Swenson, J. E., F. Sandegren, A. Björvall, R. Franzén, A. Söderberg, P. Segerström, and P. Wabakken. In press. Intraspecific killing in Scandinavian brown bears. *Ursus* 11.

- Waits, L., P. Taberlet, J. E. Swenson, F. Sandegren, and R. Franzén. In press. Nuclear DNA microsatellite analysis of genetic diversity and gene flow in the Scandinavian brown bear (*Ursus arctos*). *Mol. Ecol.*
- Swenson, J. E., B. Dahle, and F. Sandegren. Submitted manuscript. Intraspecific predation in Scandinavian brown bears older than cubs-of-the-year. *Ursus*.
- Friebe, A., J. E. Swenson, and F. Sandegren. Submitted manuscript. Denning chronology of female brown bears (*Ursus arctos*) in central Sweden. *Ursus*.
- Dahle, B., J. E. Swenson, and F. Sandegren. Submitted manuscript. Annual and seasonal home ranges in adult Scandinavian brown bears: effect of density, sex and reproductive status. *Behavioral Ecology*.
- Persson, I.-L., S. Wikan, J. E. Swenson, and I. Myrnerud. Submitted manuscript. The diet of the brown bear in the Pasvik, Valley, northeastern Norway. *Wildlife Biology*.

INTERNET

- Sandegren, F. & J. E. Swenson. **1998**. Skandinaviska Björnprojektet.
<http://www.jagareforbundet.se/forsk/projekt/bjornpro.html>
- Söderberg, A., F. Sandegren & J.E. Swenson. **1999**. En ung björnhanes ovanliga vandringsväg.
<http://www.jagareforbundet.se/forsk/projekt/granis.html>