



Karaktäristika hos säsongsmigration

– En studie av en svensk-norsk älgpopulation.

Seasonal migration characteristics – A study of cross-border moose population
between Sweden and Norway.

Erik Berg

Självständigt arbete • 15 hp
Sveriges lantbruksuniversitet, SLU
Fakulteten för skogsvetenskap • Institutionen för ekologi
Biologi och miljövetenskap - Kandidatprogram
Uppsala 2020



Karaktäristika hos säsongsmigration

— *En studie av en svensk-norsk älgpopulation.*

Seasonal migration characteristics – *A study of cross-border moose population between Sweden and Norway.*

Erik Berg

Handledare: Håkan Sand, Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för ekologi
Bitr. handledare: Camilla Wikenros, Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för ekologi
Examinator: Johan Månsson, Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för ekologi

Omfattning: 15 hp
Nivå och fördjupning: G2E
Kurstitel: Självständigt arbete i biologi
Kursansvarig inst.: Institutionen för vatten och miljö
Kurskod: EX0894

Program/utbildning: Biologi och miljövetenskap

Utgivningsort: Uppsala
Utgivningsår: 2020
Omslagsbild: Erik Berg

Nyckelord: migration; förflyttning; net squared displacement; älg; spatial ekologi; förflyttningsstrategier; modeller; könsskillnader

Sveriges lantbruksuniversitet
Fakulteten för skogsvetenskap
Institutionen för ekologi
Enheten för viltekologi, Grimsö forskningsstation

Arkivering och publicering

Godkända självständiga arbeten (examensarbeten) vid SLU publiceras elektroniskt. Som student äger du upphovsrätten till ditt arbete och behöver godkänna publiceringen. Metadata och fulltext blir då synliga och sökbara på internet. I samband med att dokumentet laddas upp arkiveras det även digitalt.

JA, jag ger härmed min tillåtelse till att föreliggande arbete publiceras enligt SLU:s avtal om överlåtelse av rätt att publicera verk.
<https://www.slu.se/site/bibliotek/publicera-och-analysera/registrera-och-publicera/avtal-for-publicering/>

NEJ, jag ger inte min tillåtelse att publicera fulltexten av föreliggande arbete. Arbetet laddas dock upp för arkivering och metadata och abstract blir synliga och sökbara.

Sammanfattning

Att förstå var djur befinner sig och hur de förflyttar sig över året är en viktig del i arbetet för att nå en effektiv förvaltning. Extra viktigt är det när arten i fråga berör en stor mängd människor, både ekonomiskt och kulturellt. I den här studien har jag undersökt den spatiala och temporala aspekter hos en gränsöverskridande älgpopulation (*Alces alces*) mellan Sverige och Norge. Syftet var att kvantitativt beskriva individuella variationer i hemområdesstorlek och nyttjandet av förflyttningsstrategierna migration, spridning, sedentism och nomadism. Metoden som användes var Net Squared Displacement där data anpassades mot icke-linjära modeller som motsvarade respektive strategi. Bästa passning bestämdes utifrån AIC-värden. Modelparametrar extraherades och låg som grund till beräkningen av migrationens tidpunkt, varaktighet och distans. Utifrån dessa data kunde hemområdesberäkningar utföras för migrerande liksom residenta älgars säsongsområden. Metoden för detta var Kernel Density, med en LSCV-utjämningsparameter och ett 95% Utilization Distribution. Resultatet visar att en klar majoritet av älgarna uppvisar migrationsmönster under åtminstone ett år, såväl tjurar som kor. Individernas kön visade sig ha en signifikant effekt på hemområdesstorlek och migrationsdistans. Tjurar hade större hemområden och migrerade längre sträckor. Individernas kön som variabel var däremot inte en signifikant förklaring till skillnaden i tidpunkt och varaktighet för migrationen, även om en viss skillnad kunde observeras. Majoriteten av migrerande individer migrerade nordlig eller nordvästlig riktning för sommarområden, och sydlig eller sydöstlig till vinterområden. Att inkludera den här typen av kunskap i förvaltningssystem över de administrativa gränserna kan sannolikt vara en väsentlig del i lösningen på en effektivare och konfliktreducerande förvaltning där oenighet kan minskas, och gemensamma mål uppnås.

Nyckelord: migration; förflyttning; net squared displacement; älg; spatial ekologi; förflyttningsstrategier; modeller; könsskillnader

Abstract

Possessing knowledge of animal's space use patterns are many times fundamental for the effectiveness in management and conservation efforts. In this study, a cross-border population of 34 radio-collared moose (*Alces alces*) between Sweden and Norway were analyzed. The aim was to quantify and describe the individual spatial-temporal variation and the utilization of previously known largescale movement strategies migration, dispersal, sedentary and nomadic behavior and variation in home range sizes. The methods used was Net Squared Displacement fitted to the strategy models by Nonlinear Least Squares in the statistical program R, and the best model was chosen based on AIC-values. The model parameters were extracted and included in the calculations for the migratory characteristics. Based on these estimates, migrant's seasonal utilization areas could be separated, and seasonal home ranges estimated. The method chosen for these estimates were Kernel with a LSCV smoothing factor and a 95% utilization distribution. The result shows that a clear majority of the moose, in booth males and females exhibits migratory behavior. The sex of the individuals was identified to have a significant effect on both the migration distance and home-range size, where males utilized larger areas and traveled longer distances than females. However, this parameter was not significant to the difference on the duration and timing of migration, which contradicts previous studies on the subject. Although, a slight difference in duration between the sexes could be observed and is discussed in the later part of this rapport. The study also shows that the majority of migratory moose migrated North and North-West for summer areas, and South and South-East for winter areas, which agrees with previous moose-migratory studies in Sweden. By implementing these kinds of data and knowledge of moose large-scale movement, new and more effective strategies of management could be established. Composing these kinds of knowledge-based collaborations over the administrative borders could likely contribute to reduced conflicts and mutual goals to be reached.

Keywords: migration; animal movement; net squared displacement; moose; spatial ecology; movement strategy; modelling; sex differences

Innehållsförteckning

Förkortningar	9
1. Inledning	11
2. Material och metod.....	13
2.1. GPS-positionering och älgarna	13
2.2. Studiemråde	14
2.3. Analys.....	15
2.3.1. Förflyttningsstrategier	15
2.3.2. Hemområden	18
3. Resultat	20
3.1. Förflyttningsstrategier.....	20
3.2. Tidpunkt för migration.....	22
4. Diskussion	26
Referenser	30
Bilagor.....	34

Förkortningar

AIC	Akaike information criterion
CC	Concordance criterion
GOF	Goodness of Fit
LSCV	Least squares cross validation
NSD	Net squared displacement
SLU	Sveriges lantbruksuniversitet
UD	Utilization distribution

1. Inledning

Älgar (*Alces alces*) har förmåga att röra sig över stora områden. Dels i sina hemområden, men också förflyttningar på större skala, till andra områden genom spridning, nomadiskt beteende eller säsongsbaserad migration. Migration som livshistoriestrategi är vanligt förekommande hos däggdjur (Avgar *et al.* 2014). Hos älg och andra stora herbivorer på nordligare latituder sker migrationen under övergångssäsongerna mellan vinter och sommar. Denna säsongsbaserade migration grundar sig till stor del i tillgången och kvalitén på de födoresurser som arterna nyttjar (Fryxell *et al.* 1988; Avgar *et al.* 2014). På nordliga latituder har snön en direkt inverkan på landskapet genom förkortade växtsäsonger och temperaturer som i sig påverkar tillgången på föda och därav distributionen av djur (Sandegren *et al.* 1985). Variationer i snödjup under och mellan år, samt möjligen också snökvalitet, har således därför en stor inverkan på migrationen hos älg och valet av vinterområden (Fryxell *et al.* 1988; Singh *et al.* 2012; Ball *et al.* 2001). Det här är en bidragande anledning till att älgar har en större benägenhet att migrera på nordligare än på sydliga latituder i det boreala skogssystemet (Singh *et al.* 2012) och då dessutom längre sträckor (Allen *et al.* 2016). Samtidigt begränsas älgens utbredning i söder och val av säsongshabitat av delvis av höga temperaturer och på senare år möjligen också av stundande klimatförändringar (Street *et al.* 2015; Rempel 2011).

Att förstå hur djur förflyttar sig i landskapet, såväl inom hemområden och under de säsongsbaserade förflyttningarna är inte bara av intresse för att förstå djurens ekologi och livshistoria, utan också en förutsättning för en effektiv förvaltning av populationer (Singh *et al.* 2012). Kanske är det särskilt viktigt när det gäller arter som har stor betydelse och inverkan på en stor grupp människor, såväl positivt och negativt. En för älgarna viktig födoresurs är tall (*Pinus sylvestris*), som vintertid utgör huvuddelen av födan och vars förekomst och täthet starkt influerar valet av vinterområden och därmed den spatiala förekomsten av älgar vintertid (Rempel 2011). Älgarnas nyttjande av tall resulterar stundom i stora ekonomiska kostnader för skogsindustrin och skogsägare (Ingemarsson *et al.* 2007). Samtidigt är älgen i Sverige det enskilt viktigaste jaktbara viltet både ur en ekonomisk och en rekreationell värderingsyn. Effekten av detta har blivit den debatt gällande hur många älgar som skall finnas, där skogsindustri tenderar att förespråka lägre älgtäthet medan jägarkår och jägarorganisationer förespråkar en högre täthet för att möjliggöra större jaktuttag (Mattsson *et al.* 2014; Månsson *et al.* 2007). En

grundförutsättning för att nå en effektiv förvaltning, samtidigt som de olika intressena beaktas, är att förstå de spatiotemporala förflyttningsstrategierna som älgar anammar. Jaktuttaget har tidigare visat sig ha en stor inverkan på älgstammen och är tillsammans med trafik och naturlig predation från varg och björn de största dödsorsakerna för älg i Sverige (Ericsson *et al.* 2000, Wikenros *et al.* 2015). Det kan därför antas vara viktigt att tilldelning och avskjutning sker baserat på välgrundad kunskap för att i högsta möjliga grad nå en ett önskat resultat i förvaltningen.

En tidigare känd problematik är den spatiotemporala missanpassningen mellan förvaltning genom jakt och den migration som återfinns hos flera stora herbivorer. Detta kan resultera i att markägare som ekonomiskt drabbas hårt av betesskador under sommar- och vinterområden får en oproportionerligt liten tilldelning av det ekonomiska värde som älgen har som jaktvilt. Detta eftersom jakttiderna till stor del är förlagd före den tid på året när djuren migrerar till vinterområden (Meisingset *et al.* 2018).

Det är däremot inte bara de storskaliga förflyttningarna som är intressanta och nödvändiga att förstå utan även hur de individuella egenskaperna påverkar habitatutnyttjandet i en population kan vara minst lika viktigt. I den här studien har jag därför kvantifierat dels den storskaliga förflyttningen hos älgar men också analyserat detta med avseende på individernas ålder, kön och temporala karaktärer i en gränsöverskridande population mellan Norge och Sverige. Den här studien består därför i två delar med syftet;

a) Att identifiera och särskilja olika förflyttningsstrategier och undersöka hur olika individer nyttjar dessa och **b)** Att kvantifiera och jämföra hur individuella egenskaper som kön och ålder påverkar valet och nyttjandet av hemområden och dessas storlek och geografiska belägenhet till varandra.

2. Material och metod

2.1. GPS-positionering och älgarna

Den här studien är baserad på GPS-data från älgar som märkts inom ramarna för Grensevilt, ett Interreg Sverige-Norge-finansierat forskningsprojekt mellan Sveriges Lantbruksuniversitet (SLU) och Högskolen i Innlandet (INN) vars syfte är att minska gränsbarriärer inom skandinavisk viltförvaltning med fokus på älg, varg och järv. Projektet startade i december 2017 och under de två första märkningssäsongerna har totalt 39 älgar sövts från helikopter och försetts med GPS-halsband. GPS-halsbanden var av typen Iridium Collars, av fabrikatet Vectronic Aerospace, Tyskland. Positioner loggades i flera olika koordinatsystem, varav SweRef99 är det system som till övervägande det använts för modellering av NSD och kartprojiceringar i den här studien. Av de 39 märkta älgarna var 27 stycken kor och tolv stycken tjurar. Kön och ålder bestämdes vid fångstillfället. Åldern uppskattades genom tandslitage vilket är den mest använda metoden för åldersbestämning av älgar i fält och som generellt kan anses vara trovärdig, noggrannheten tenderar dock att minska med ökad ålder (Rolandsen *et al.* 2008). Av den anledningen är estimeringarna av ålder formulerade som en lägsta ålder, individerna kan alltså vara äldre. Åldern hos tjurarna varierade vid fångstillfällena från minst 21 månader till minst 33 månader, medan samtliga kor uppskattades till minst 33 månaders ålder.

Älgarna har försetts med GPS-halsband löpande under projektet och därav har positioneringsdata från vissa individer erhållits under två år medan positioneringsdata från andra individer bara erhållits under ett år. För samtliga individer i studien analyserades positioner separat för varje så kallat älg-år. Det vill säga om en individ följdes under två hela år, delades dessa positioner upp i två trajektorier för respektive älg-år. En svårighet i arbetet med att kvantifiera förflyttningsstrategier med hjälp av NSD är valet av starttid, där ett felaktigt bestämt startdatum kan resultera i att de vidare analyserna av timing, utsträckning och varaktighet för migrationen kan bli felbedömda. Det är därför viktigt att den valda starttiden för NSD inte sammanfaller med en migration, speciellt om denna är av kortare karaktär (Singh *et al.* 2016) Ett älg-år bestämdes starta 1 mars, när

samtliga älgarna fortfarande befann sig i sina vinterområden, och fortsätta åtminstone till den 28 (eller 29) februari efterföljande år, när de migrerande älgarna kan antas åter befinna sig i vinterområden. För de individer som erhållit positioner under två år separerades dessa ut till hela älg-år. Totalt resulterade detta i 56 älg-år med data från 39 individer. För vissa av de märkta älgarna har kontakt med halsbanden förlorats tidigare än förväntat. Bland annat sköts fyra sändarförsedda älgar under älgjakten och två tjurar tappade sitt halsband under brunsten. Trots detta så har vissa av de skjutna eller döda individerna kunnat bistå med tillräckligt långa dataset under första året. Endast de älg-år som bestod av data från 300 dagar eller mer togs med i analysen. Den slutliga datan som analyserades bestod då av totalt 50 älg-år från 34 individer. Av dessa var 40 älg-år från kor, och 10 från tjurar.

Under vissa perioder var halsbanden programmerade att logga positioner 24 gånger per dygn, medan det under andra perioder bara loggades 12 positioner per dygn. Eftersom denna studie dock endast avser analysera den årliga förflyttningen hos älgarna och de dagliga förflyttningsmönstren således inte var av intresse så skalades data ner till att endast omfatta en position per dygn. Denna position valdes till den närmast midnatt, 00:00, när detta var möjligt och i annat fall till den positionen som fanns närmast 01:00. Detta eftersom upplösningen av data tidigare visat sig vara av avgörande betydelse för estimeringen av migrationens tidpunkt och varaktighet. Där hög upplösning (i.e. stort antal positioner per dygn) haft en försvårande effekt på uppskattningen av tiden för migration (Singh *et al.* 2016).

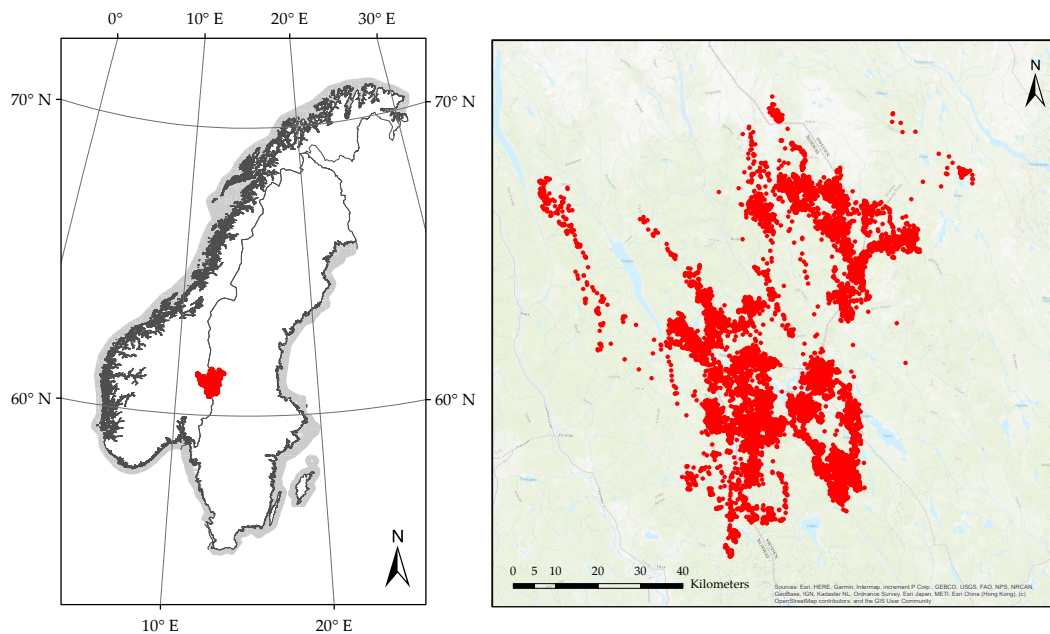
2.2. Studieområde

Det geografiska området för Grensevilt-projektet omfattar hela Värmland och Dalarna i Sverige samt Hedmarks fylke i Norge medan studieområdet för de märkta älgarna är beläget i gränzonen mellan Sverige och Norge. Området som berörs av de märkta älgarnas förflyttning sträcker sig över en latitudinell gradient om 110 km och i 104 km i longitudinell riktning (**Figur 1**). Terrängen består till övervägande del av glesbefolkad brukad skogsmark av boreal typ med regelbundet inslag av myrar. Området innefattar också ett antal fjälltoppar där de högsta är ca 1000 m.ö.h. Området tillhör den norra barrskogsregionen som karaktäriseras av stora andelar barrträd – tall (*Pinus sylvestris*) och gran (*Picea abies*). Lövträd som finns i regionen är till övervägande del björk (*Betula spp.*), asp (*Populus tremula*), och sälg (*Salix caprea*) (Skogssverige 2016). Lövträdsarterna samt gräs och örter utgör huvuddelen av älgarnas föda under sommarhalvåret.

Klimatet i området karaktäriseras av kalla vintrar med en medeltemperatur som varierar mellan -5,5 och -12° C i januari. Under Juli är medeltemperaturen istället 10 – 16 °C. De norra och västra delarna av dalarna får också vintertid omfattande snömängder, med snödjup som i vissa fall kan överstiga 150 cm (SMHI 2019). Snötäcket i Malung, som är en närbelägen ort i Dalarna, ligger som längst

från oktober till mitten eller andra halvan av maj (Wern, 2015). I de mer nordligare och högre belägna delarna av studieområdet bedöms snön kunna ligga under en längre period på året.

I området finns dokumenterad förekomst av varg (*Canis lupus*) och björn (*Ursus arctos*) som båda är naturliga predatorer på älg (Skandobs).



Figur 1. Kartan visar utbredningen av den gränsöverskridande population av älgar mellan Norge och Sverige och de positioner som analyserats i studien, 2018-2020. Projektion: SWEREF99 TM

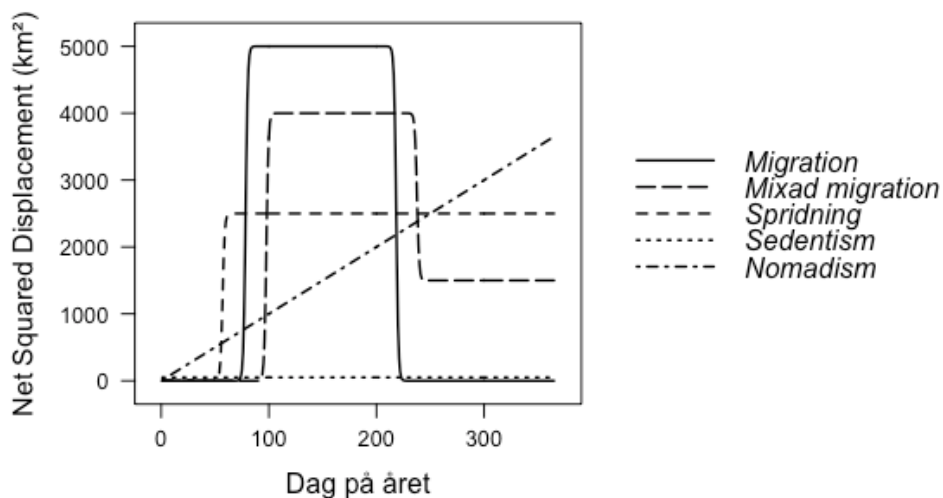
2.3. Analys

För att avgöra de ingående förflyttningsstrategierna och de temporala och spatiala faktorerna av älgarnas förflyttning har flera statistiska metoder använts. Huvuddelen av de statistiska analyserna har genomförts i programvaran R (v.1.2.5033) medan kartillustreringar och animeringar över älgarnas förflyttning utförts i ArcGIS.

2.3.1. Förflyttningsstrategier

Vid klassificering och särskiljning av förflyttningsstrategierna migration, sedentism, nomadism och spridning har den statistiska metoden net squared displacement (NSD) använts. En metod som i kombination med ickelinjära kombinerade modeller blivit en allt mer populär metod för att kvantifiera migration och särskilja det från andra förflyttningsstrategier inom ekologin (Bunnefeld *et al.*

2011; Singh *et al.* 2016). NSD-metoden består i de kvadrerade euklidiska (linjära) avstånden mellan den första punkten i en trajektoria (positionerna i en årscykel) till vardera av de efterföljande punkterna för varje individ (Singh *et al.* 2012). Om NSD plottas som en kurva för vardera individ, med antalet dagar på x-axeln och avståndet på y-axeln, kan man för migrerande individer förvänta sig följande mönster i enlighet med Bunnefeld *et al.* (2011). Älgar som befinner sig i sina vinterområden kommer att förbli någorlunda stationära till dess våren närmar sig, och därmed vandringen till sommarområdena startar. Under denna vandring kommer NSD hastigt att öka. Väl på plats i sommarområdena kan man återigen förvänta sig en något som när stabil fas med kortare avstånd mellan GPS-positionerna under ungefär 120 dagar (Singh *et al.* 2016). Man kan således förvänta sig att den plottade NSD-grafen för migrationen till sommarområdet kommer föreställa en asymptot av tydlig S-form. Liknande beteende och mönster kan förväntas under årets andra halva, med migrationen tillbaka till vinterområdena, men då en asymptot av spegelvänd S-form. Andra visuellt karaktärstypiska mönster kan observeras för de övriga förflyttningsstrategierna (**Figur 2**).



Figur 2. De karaktärstypiska graferna som representerar de fem modellerade förflyttningsstrategierna migration, mixad migration, spridning, sedentism och nomadism. Kraftiga skillnader i Y-led indikerar förflyttning över större avstånd medan en plattå indikerar en mer stationer fas. Den räta linjen indikerar att förflyttningen är näst intill konstant hela tiden, vilket skulle indikera ett nomadiskt beteende. För sedentära individer är förflyttningen liten eller nära noll under hela perioden.

De aktuella förflyttningsstrategierna kan modelleras med förhållandevis enkla matematiska ekvationer, se **Tabell 1** (Bunnefeld *et al.* 2011; Allen *et al.* 2016). Dessa modeller har en avgörande roll vid identifieringen av vilka strategier som anammats för de olika individerna i populationen. Utöver migration, sedentism, nomadism och spridning, så inkluderades i analysen också en modell som benämns mixad migration för de individer som följer ett migrationsliknande mönster men som istället för att återvända till samma plats som året före, återvänder till ett område i närheten.

Tabell 1. De matematiska ekvationer och variabler som ligger till grund för modellering av förflyttningsstrategierna i studien. δ är asymptotens höjd och motsvarar den kvadrerade förflyttade linjära sträckan. θ_s och θ_a representerar den tid då förflyttningen nått halva den kvadrerade sträckan under vår respektive höst. φ_s och φ_a är tidsparametrar som indikerar tiden från det att migrationen når en halv till $\frac{3}{4}$ av distansen. För mixad migration tilläts δ skilja mellan vår och höst. φ motsvarar den tid som passerat mellan halva sträckan och $\frac{3}{4}$ av förflyttningen. t representerar antal dagar sedan 1 mars. För den sedentära modellen är c en konstant som motsvarar den genomsnittliga småskaliga förflyttningen inom hemområdet. För den nomadiska modellen används en linjär ekvation där β är en konstant och t antalet dagar efter 1 mars.

Förflyttningsstrategi	Modellekvation
Migration	$NSD = \frac{\delta}{1 + \exp\left(\frac{\theta_s - t}{\varphi_s}\right)} + \frac{-\delta}{1 + \exp\left(\frac{\theta_a - t}{\varphi_a}\right)}$
Mixad migration	$NSD = \frac{\delta_s}{1 + \exp\left(\frac{\theta_s - t}{\varphi_s}\right)} + \frac{-\delta_a}{1 + \exp\left(\frac{\theta_a - t}{\varphi_a}\right)}$
Sedentism	$NSD = c$
Nomadism	$NSD = \beta \times t$
Spridning	$NSD = \frac{\delta}{1 + \exp\left(\frac{\theta_s - t}{\varphi}\right)}$

För att statistiskt analysera de observerade NSD kurvorna för varje individ och älg-år användes icke-linjär regression. Kurvorna plottades individuellt mot tiden, och genom att visuellt granska dessa skattades lämpliga startparametrar för modellerna för att dessa skulle konvergera för respektive älg-år. Startparametrarna tilläts endast falla inom lämpliga värden $\delta > 0$ och $0 < \theta < 365$. Dessa kriterier innebär i praktiken att NSD asymptoten (den kvadrerade euklidiska förflyttningen) måste vara större än noll och att timingen för migration måste infalla någon gång mellan dag 0 och 365. För icke-linjär regressionen av de observerade kurvorna över förflyttning mot de fem modellerna användes minsta kvadratmetoden (eng. Non-linear least squares), i R genom *nls* funktionen (se Bunnefeld *et al.* 2011).

I arbetet med att avgöra vilka förflyttningsstrategierna som varje individ anammade var det kritiskt att statistiskt avgöra den bästa modellen. Med tanke på den småskaliga omfattningen av den här studien och begränsad tidsfaktor valdes AIC för att avgöra den bäst lämpade modellen, detta trots att det finns tydliga fördelar med metoder som ger ett direkt värde på modellernas passning (GOF). Metoden går ut på att modellen som genererar det lägsta AIC-värdet kan antas vara den bästa lämpade modellen.

Efter att de olika förflyttningsstrategierna identifierats så utfördes ytterligare en analys av de migrerande individerna. Den passade modellens parametrar extraherades och utgjorde grunden till estimeringen av timing, avstånd och varaktighet för migrationen hos de olika individerna och mellan individernas olika år. I de fall modellens passning till NSD-grafen visuellt uppvisade en uppenbart dålig passning inkluderades dessa inte i den vidare analysen av tidpunkt och varaktighet, och är därför inte heller medräknad i de tabeller och värden som anges i resultatet för denna del.

Distansen mellan de migrerande individernas vinterområde (startposition) och sommarområde estimerades som kvadratroten ur den modellerade NSD-asymptoten δ . Vårmigrationens varaktighet kan estimeras som $6 * \varphi_s$. Startposition som $\theta_s - 3 * \varphi_s$ eftersom θ_s utgör inflektionspunkten (i.e. migrationens mittpunkt), och migrationens slut således av $\theta_s + 3 * \varphi_s$ (Börger & Fryxell 2012). Liknande estimering gjordes för höstmigrationen.

För att vidare analysera de individuella skillnaderna i migrationens karaktär användes linjära kombinerade effektmodeller (funktionen LME i R). För analys av vårmigrationens startdag sattes individens kön och ålder vid älgårets början som oberoende variabler, det samma gällde vid analys av höstmigrationen, men där sattes också vårmigrationens slutdag som beroende variabel. För båda modellerna sattes älg-året som oberoende variabel. Även distansen mellan de migrerande individernas startposition och sommarområde testades på liknande sätt.

2.3.2. Hemområden

Del två i studien syftar till att kvantifiera och beskriva de olika individernas val och nyttjande av hemområden. Det finns flera olika metoder för estimering av hemområden, varvid några av de vanligast använda är grid-cell metoden, minsta convex polygoner (MCP) och Kernel densitets estimatorer (KDE) (Gregory, 2017).

Metoden som valdes för att estimeras hemområdena i den här studien var en Kernel UD (utilization distribution), med en LSCV utjämningsparameter. En metod som ansetts som en av de bästa för estimering av djurs hemområden (Hemson *et al.* 2005). Analysen genomfördes med paketet adehabitatHR i R. En 95% UD isopleth valdes för att undvika att överestimera hemområdet till följd av eventuella utforskande förflyttningar hos individerna. Detsamma gäller valet av

utjämningsparameter, där LSCV (least squares cross validation) tenderar att inte överutjämnas i samma utsträckning som referensbandbredden (h_{ref}) (Celaire, 2011). Valet av utjämningsparametern LSCV kommer dock med vissa problem. Estimeringen tenderar att inte konvergera om datasetet består av ett stort antal identiska punkter, eller när punkterna är väldigt närliggande (Hemson et al. 2005). Detta uppstod vid estimeringen av flera av de migrerande individernas hemområden. En känd metod att avhjälpa detta, som också tillämpades i den här studien, är att tillföra en viss mängd spatialt brus i datan genom funktionen jitter i R (Steury et al. 2010). Jitter-faktorn sattes då till 100, 150 eller 200 men tilläts ej överstiga detta för att undvika att hemområdets storlek skulle överestimeras. Analysen utfördes på de individer som i studiens första del uppvisade förflyttningsstrategierna migration, mixad migration och sedentism men inte för spridning och nomadism eftersom dessa inte visat sig vara starkt bundna till ett specifikt hemområde. Inte heller de individer där parametrarna för migration i studiens första del identifierats som mycket osäkra, med dålig modellpassning analyserades vidare. För migrerande individer delades hemområdena in i vinterområde respektive sommarområde. Om älg-år som tidigare kategoriserats som migranter i hemområdesanalysen uppvisade ett uppenbart överlapp, och NSD-grafen tydde på sedentism, så kategoriserades dessa om till sedentära. Positionerna som inkluderades för vardera säsongsområde var de positioner som loggats från dagen efter att individen avslutat sin migration till dagen innan individen åter migrerade. För sedentära individer användes samtliga positioner. Positionsdatan var av samma frekvens och upplösning som i studiens första del.

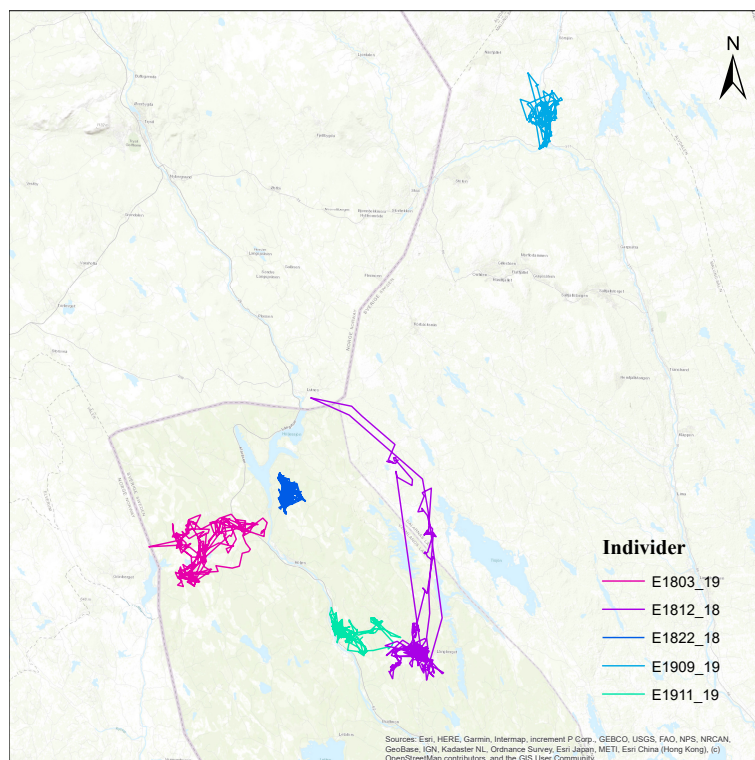
För att analysera skillnader i hemområdets storlek mellan de individuella älg-årens estimerade UD95 användes linjära mixade effekt-modeller (LMEs) där kön, ålder och säsongsområde (sommar eller vinter) sattes som fixed effects. Som random effect sattes individens ID. Analysen genomfördes på älg-år där konvergens erhållits med hemområdesestimering med LSCV som utjämningsfaktor och en jitterfaktor ≤ 200 . För de migrerande individerna beräknades också den geografiska riktningen mellan säsongsområdena. Detta gjordes genom att en medelkoordinat beräknades från de positioner som loggats under uppehållsperioden för respektive område, riktningen mellan dessa beräknades sedan med verktygen Near i ArcMap v.10.7.1.

3. Resultat

Det fanns en stor variation för såväl migrationens varaktighet, avståndet mellan de olika säsongsområdena, och de estimerade hemområdenas storlek. Variationen i tidpunkten för migration var mindre. Vissa skillnader kunde förklaras med hjälp av individens kön.

3.1. Förflytningsstrategier

I den första delen av analysen identifierades de olika förflytningsstrategierna för varje individ och älg-år. Initialt klassificerades älg-åren enbart utifrån jämförelser av AIC-värden. 13 individer (16 älg-år) klassificerades då som migrerande 15 (20 älg-år) som mixad migration, 7 (7 älg-år) som spridning, 5 (5 älg-år) som sedentära och 2 som nomader. Den procentuella fördelningen av identifierade förflytningsstrategier hos samtliga älgar var 73,4% migrerande, 20,6% sedentära, 14,7% spridande och 0 % nomader. Att den totala andelen överstiger 100% är för att vissa individer nyttjade, och är medräknade i, flera strategier. Att det totala antalet älg-år och individer här överstiger 100% beror på att vissa individer nyttjade flera strategier. Vid de fall AIC-värden mellan olika modeller var väldigt likvärdiga gjordes vidare en grafisk kontroll av dessa älg-år. NSD-kurvor, hemområdesestimeringar och förflyttningstrajektorier plottade på kartor och kontrollerades, efter detta kunde vissa individer (n = 5) klassificeras om (**Figur 3**).



Figur 3. Älg-år som felaktigt klassificerats utifrån AIC-värden. E1803_19 och E1909_19 klassificerades initialt som migranter, E1911_19 som spridning, E1812_18 och E1822_18 som nomader. Samtliga klassificerades om till sedentära trots den avvikande förflyttningen som E1812 gjorde under ett par månader.

Den efter kontroll och omklassificering slutgiltiga strategifördelningen presenteras nedan. Av de 18 individer där data erhållits under två år nyttjade 14 individer samma förflyttningsstrategi under båda åren. Dessa liksom de individer där data erhållits endast under ett år presenteras i **tabell 2**.

Tabell 2. Resultat för de individer som nyttjat samma strategi under hela perioden ($n=30$), samt den procentuella andelen nyttjade strategier för respektive kön. Aktuella värden beräknade för älg-år presenteras inom parentes.

Förflyttningsstrategi	Migration	Mixad migration	Sedentism	Spridning	Nomadism
Antal av individer	8 (11)	12 (17)	7 (11)	3 (3)	0
(älg-år inom parentes)					
%-andel	26,7% (26,2%)	40% (40,5%)	23,3% (26,2%)	10% (7,1%)	0%
Kön	Migration	Mixad migration	Sedentism	Spridning	Nomadism
Kor ($n=23$)	~ 17,6% (17,4%)	39% (41,3%)	30,4% (32,5%)	13% (8,8%)	0%
Tjurar ($n=7$)	~ 57% (62,5%)	43% (37,5%)	0% (0%)	0% (0%)	0%

Resultatet av NSD analysen visar att en klar majoritet (70,6%) av älgarna kunde kategoriseras som migrerande eller mixad migrerande under något av älg-åren. Samtliga av tjurarna och 56,6% av korna. För de älgar som uppvisat samma strategi under hela den följda perioden uppvisade 66,7% av individerna migrationsmönster. Av de 18 individer där data erhållits under två år växlade fyra individer förflyttningsstrategi mellan de två åren. Två individer, E1816 (tjur) och E1823 (ko), vars strategi identifierades som migration respektive mixad migration under första älg-året och identifierades som spridande under det andra älg-året. Individen E1807 ändrade strategi från mixad migration till migration, och E1819 från migration till mixad migration (**Tabell 3**). Endast kor uppvisade sedentärt beteende.

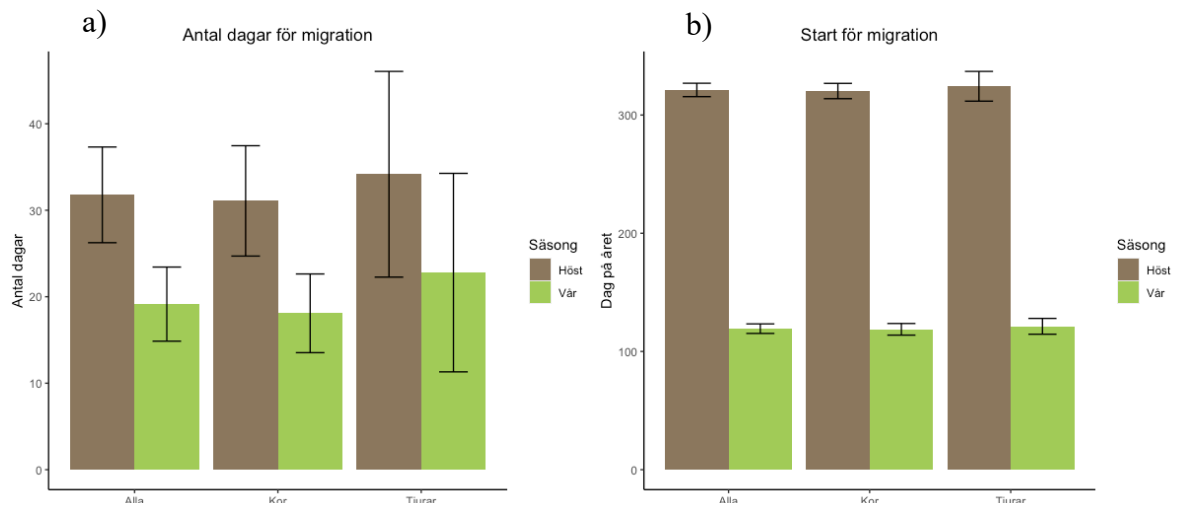
Tabell 3. Strategierna och år för de fyra individer som bytte strategi mellan åren.

Individ	År 1	År 2
E1807	<i>Mixad migration</i>	<i>Migration</i>
E1816	<i>Mixad migration</i>	Spridning
E1819	<i>Migration</i>	<i>Mixad migration</i>
E1823	<i>Migration</i>	<i>Spridning</i>

3.2. Tidpunkt för migration

Medel av estimerade startdag för vårmigration var 29 april (\pm S.E. 4 dagar) för samtliga älg-år, 28 april (\pm S.E., 5 dagar) för kor och 2 maj (\pm S.E. 7 dagar) för tjurar. För höstmigration var motsvarande medeldatum istället 17 november (\pm SE, 6 dagar), 17 november (\pm S.E. 7 dagar), 21 november (\pm S.E. 13 dagar). Det fanns dock en viss variation mellan individerna (**Figur 4**). Tabeller och värden avser beräkningar där outliers är bortplockade (se avsnitt 5. Diskussion).

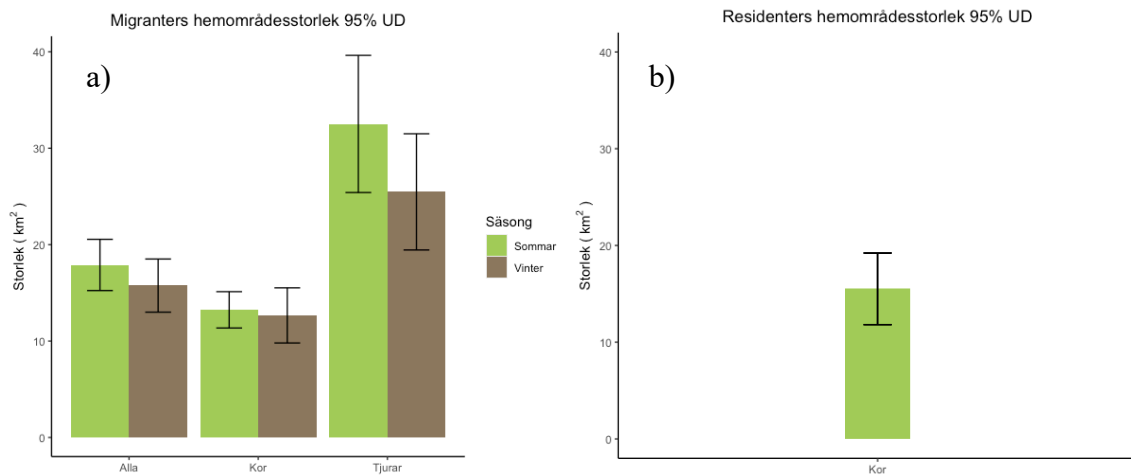
Trots att det fanns en stor variation i migrationernas varaktighet kunde det statistiskt säkerställas att det fanns en signifikant skillnad i migrationens varaktighet mellan vår och höst (parat *Wilcoxon*-test, $p = 0,0202$, $n = 31$). Höstmigrationen varade då i snitt tolv dagar längre än vårmigrationen.



Figur 4. Stapeldiagram för medelvärde med standardfel över **a)** migrationens varaktighet för samtliga älgar, kor och tjurar, samt **b)** vår- och höstmigrationens startdag.

Distansen mellan vinter och sommarområde för migranter varierade från 6,7 km till 93,2 km med ett medelvärde på 26,5 km. Avståndet mellan säsongsområdena skiljde sig signifikant mellan könen ($p = 0,0004$), där tjurar i snitt migrerade 26,97 km längre än korna (47,35 mot 20,37). Däremot visade sig åldern inte vara signifikant vare sig när det gäller migrationens varaktighet (vår: $p = 0,3532$, höst: $p = 0,0610$) eller migrationens starttid (vår: $p = 0,3241$, höst: $p = 0,3680$).

Av de 34 älg-år som identifierats som migranter kunde endast 29 stycken hemområdesanalyser fullföljas till följd av att konvergens ej uppnåts, eller för att klassificeringen av NSD-plotten bedömdes vara uppenbart felaktiga. För analyserna av hemområdesestimeringar av de migrerande individerna identifierades individernas kön som en signifikant faktor till variationen hemområdesstorlek ($p = 0,0081$), där tjurar nyttjade större områden än kor (medelstorlek_{tjurar} = 29 km², medelstorlek_{kor} = 12,97 km²). Ingen signifikans fanns för vare sig ålder eller säsong (vinter/sommar). (**Figur 5**). Motsvarande medelstorlek hos residenta individernas hemområden var 15,52 km² (\pm S.E. 3,7 km²).



Figur 5. Storlek hos de estimerade säsongsområdena med standardfel för älg-år identifierade som **a)** migranter, respektive **b)** residenta.

Migrationsriktningen bland älgarna från vinter till sommarområdet var för 15 älg-år (50%) mot norr, för 14 älg-år (46,6%) mot nordväst, hos ett älg-år (3,3%) mot öst. För de älgar där tvååriga data fanns var migrationsriktningen densamma för samtliga. Sammanställning av estimerade värden för migrerande älg-årens migrationstid, distans, områdesstorlekar och riktning presenteras i **Tabell 4**.

Tabell 4. Sammanställd migrations- och hemområdesdata för samtliga ($n = 34$) älg-år som identifierats som migrerande (inklusive mixad migrerande). Vid älg-år där data saknas har parametrarna varit uppenbart felaktiga till följd av dålig modellpassning eller för att hemområdesestimeringen inte nådde konvergens. Riktningen syftar till vårmigrationen.

Migranter	År	Vårmigration		Höstmigration		Områdesstorlek (km ²)		Riktning °	Väderstreck	Distans (km)
		Start	Varaktighet	Start	Varaktighet	Sommar	Vinter			
E1801	18-19	29-apr.	4	05-dec.	11	12,4	9,2	357	N	16
E1801	19-20	25-apr.	2	12-nov.		6,8	4,3	6	N	12,9
E1802	18-19	01-maj	11	02-jan.	26	18,3	41,9	344	N	49,2
E1802	19-20	01-maj	11	02-jan.	26	49,0	27,3	346	N	47,9
E1806	18-19	-	-	-	-	-	-	-	-	-
E1806	19-20	-	-	-	-	-	-	-	-	-
E1807	18-19	05-juni	5	03-nov.	102	8,8	8,8	356	N	28
E1807	19-20	28-apr.	9	16-nov.	32	7,5	5,4	352	N	26,6
E1809	18-19	23-apr.	17	18-okt.	41	23,4	24,6	330	NV	11,7
E1814	18-19	19-apr.	33	11-dec.	7	26,5	29,5	310	NV	14,7
E1814	19-20	08-apr.	26	13-nov.	7			337	NV	21,40
E1815	18-19	17-apr.	27	14-nov.	55	5,2	3,0	335	NV	16,7
E1815	19-20	15-apr.	2	09-nov.	3	3,0	5,8	335	NV	7,6
E1816	18-19	11-maj	24	07-dec.	16	17,8	27,5	2	N	50,3
E1817	18-19	06-maj	14	12-jan.	38	7,2	6,0	325	NV	27,2
E1817	19-20	18-apr.	14	09-dec.	16	13,1	8,7	329	NV	25,8
E1818	18-19	11-maj	7	26-sep.	16	12,5	1,6	351	N	16,6
E1818	19-20	08-maj	4	11-okt.	5	17,7	4,3	349	N	18,3
E1819	18-19	19-apr.	33	05-jan.	22	20,5	1,4	358	N	18
E1819	19-20	19-apr.	7	17-nov.	14	22,3	26,9	349	N	14,7
E1821	18-19	03-maj	12	28-sep.	62	27,3	41,3	320	NV	28
E1821	19-20	23-apr.	15	12-nov.	11	4,1	3,4	324	NV	30,3
E1823	18-19	29-apr.	2	29-jan.	4	2,0	12,8	329	NV	17,3
E1902	19-20	07-apr.	99	03-okt.	104	4,8	28,7	324	NV	44,8
E1903	19-20	22-apr.	6	04-dec.	26	27,0	17,7	326	NV	13,7
E1904	19-20	27-apr.	2	13-dec.	25	12,1	3,8	14	N	15,6
E1905	19-20	28-apr.	3	16-nov.	13	14,0	0,6	330	NV	27,8
E1906	19-20	-	-	-	-	-	-	-	-	-
E1907	19-20	04-aug.	63	25-nov.	11	1,7	3,1	70	Ö	6,7
E1910	19-20	22-apr.	12	07-okt.	95	23,1	9,2	360	N	23,6
E1914	19-20	05-juni	12	25-nov.	19	58,8	46,3	350	N	63,5
E1915	19-20	10-apr.	90	28-sep.	102	48,3	6,9	332	NV	93,2
E1916	19-20	-	-	-	-	-	-	-	-	-
E1917	19-20	23-apr.	22	19-nov.	16	23,7	47,0	348	N	28,2

4. Diskussion

I studien uppvisade alla tjurar och 14 av 27 kor migrationsmönster. Den procentuella fördelningen av identifierade förflyttningsstrategier hos samtliga älgar var 73,4% migrerande, 20,6% sedentära, 14,7% spridande och 0 % nomader. Att den totala andelen överstiger 100% är för att vissa individer nyttjade, och är medräknade i, flera strategier. Resultatet ligger trots en något högre andel sedentära individer väl i linje med de resultat som Singh et al. (2012) presenterar i sin studie, där motsvarande andelar var 84%, 10%, 5% och 2%.

Att någon signifikant skillnad inte kunde ses i tidpunkten för migration mellan könen var något som förvånande eftersom liknande tidigare genomförda studier kommit till just den slutsatsen (Singh *et al.* 2012). En förklarande anledning till detta skulle kunna vara det låga antalet tjurar som analyserats i den här studien i jämförelse med antalet kor, och att dessa helt enkelt utgörs av en grupp som inte är representativa i samma mån som tidigare undersökta älgar.

Migrationens varaktighet skilde sig tydligt mellan vår och höst, där höstmigrationerna i genomsnitt varade 12 dagar längre än vårmigrationen. Detta är ett intressant resultat, med tanke på att Singh et al. (2012) såg ett motsatt resultat bland flera av de i den studien undersökta populationerna. En del i förklaringen till detta kan vara de olikheter i metodval som finns mellan studierna. Att vårmigrationen skulle utföras under en kortare tid skulle också kunna förklaras av att valet av sommarområde kan vara mer kritiskt än valet vinterområde och därav konkurrensen starkare. Det kan vara en fördel att vara på plats tidigare, inte minst bland kor för att öka överlevnaden hos eventuella kalvar som vanligen föds under månadsskiftet maj-juni. Denna teori skulle också stödjas av den observerade skillnaden i startdag för migration där kor i medel startade sin migration 4 dagar tidigare än tjurar. Tidigare studier har också visat att reproducerande kor rör sig snabbare än icke reproducerande kor (Singh & Ericsson 2014). Detta är något som skulle vara intressant att undersöka vidare även på den här populationen, inte minst om data på dräktighet hos korna skulle kunna inkluderas.

För startdagen för de migrerande individerna observerades en förhållandevis liten variation jämfört med övriga undersökta variabler. En anledning till detta tros hänga ihop med vintern och snömängden som drivkraft till migrationen. Eftersom alla undersökta individer återfinns inom samma geografiskt begränsade område, så lär säsongerna skifta ungefär samtidigt för individerna vilket leder till näst intill synkad migration. Att däremot varaktigheten för migrationen uppvisade en större variation är intressant. Det hade fallit sig naturligt att tro att säsongen och vädret skulle ha samma starka inverkan här som på migrationens startdag. Varaktighetens variation är förstås också starkt kopplad till variationen i distanser de olika individerna migrerar. Intressant vore att undersöka detta i större skala, och då också

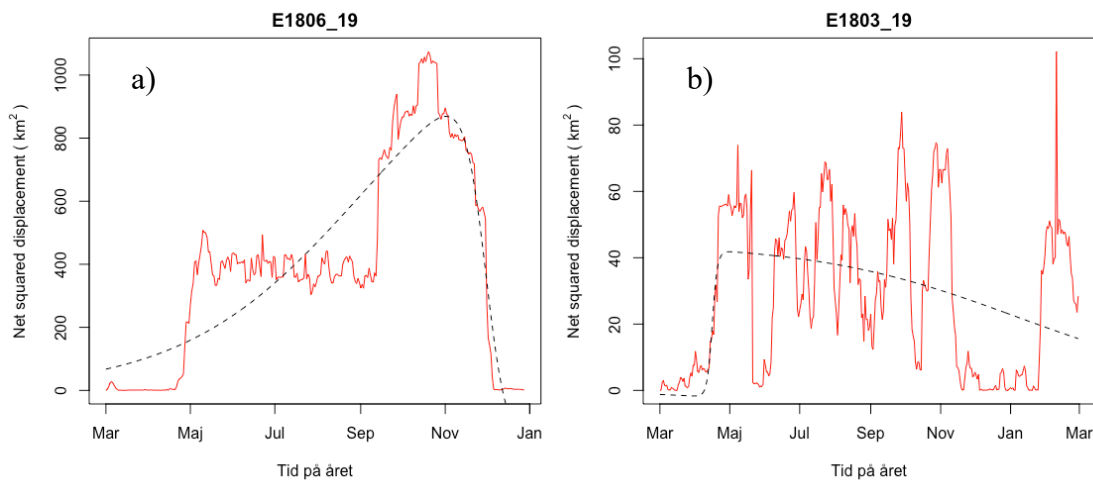
ta fram värden på migrationens hastighet, det vill säga distansen i relation till varaktigheten, och jämföra variationen hos de värdena mellan individer och år.

Alla utom en migrant migrerade åt nord eller nordväst under vårmigrationen, och syd eller sydost under höstmigrationen, något som stämmer väl överens med tidigare studier. Förklaringen ligger sannolikt också i de fördelar som älgarna får av att försöka undkomma nordligare områden med mer snö (Fryxell et. al 1988).

Individernas ålder hade ingen signifikant effekt på de undersökta migrations- eller hemområdesparametrarna. En tydlig felkälla som kan förklara detta kan vara att åldersvariabeln i detta fall endast är grova uppskattningar, där man endast uppskattat individernas lägsta möjliga ålder. Detta i sin tur resulterar i att variationen mellan individerna är ytterst liten, istället finns en variation mellan varje åren. Inte heller variationen mellan år är särskilt stor eftersom data från älgarna endast täcker ett eller två år. I studier där åldersskillnader identifierats har data i flera fall erhållits under ett större antal år, vilket bör förtydliga åldersrelaterad variation ytterligare. Det är inte osannolikt att tydligare slutsatser hade kunnat dragits om data över ålder varit mer exakt, vilket i nuläget bedöms medföra vissa fälttekniska utmaningar.

För de karaktärstypiska förflyttningsstrategierna som presenterats i rapportens inledande del fanns inga större svårigheter med att passa modellerna. Flera av individerna i studien uppvisade dock något som snarast kan beskrivas som migration i flera olika steg där individerna inte bara tycks växla mellan ett distinkt sommar- och vinterområde, utan succesivt nyttjar olika områden under migrationsperioden. Ofta nyttjas ett tredje område där stora delar av året tillbringas. Detta är någonting som de etablerade modellerna inte är anpassade för, och enbart utifrån att grafiskt studera dessa är i flera fall felskattningen uppenbar (**Figur 6a**). För dessa förflyttningar gav modellerna dålig passning och vidare parametervärden som inte överensstämde med den faktiska förflyttningen. Parametervärdena ligger till grund för estimeringen av migrationens timing, utsträckning och varaktighet för migrationen.

Framförallt var det parametrarna φ_s och φ_a som påverkades kraftigt. Dessa utgör skalan för förflyttningen och försvårade estimeringen av migrationernas varaktighet och slut. Dessa ligger i sin tur till grund för estimeringen av individernas hemområden. Felmodellerna hade också en signifikant negativ effekt på statistiken över samtliga migrationer. Dessa tenderade att dra upp medelvärden och standardavvikelse avsevärt som bedömdes därför osäkra. Därför uteslöts dessa vid beräkningar av medelvärden och standardfel samt ur den fortsatta hemområdesestimeringen.



Figur 6. Exempel på älg-år där förflyttningen inte överensstämmer med modellen. Graferna visar två olika älg-år, vars bästa modell uppenbart har dålig passning till den observerade förflyttningen. För jämförelse, se **Bilaga 1**.

Detta är ett tydligt exempel på modellernas svaghet för individuell variation utanför de klassiska förflyttingsstrategierna. Intressant vore att utveckla ytterligare matematiska modeller med direkt biologisk koppling, som skulle öka användbarheten i den här metoden genom att beakta ett större antal förflyttningstrategier. Tydligt är att metoden för val av modell inte enbart bör beakta vilken modell bland flera som är bäst, så som Akaike's information criterion. Viktigt är också att få ett värde på modellens faktiska lämplighet. Det finns flera metoder för detta, varav Concordance criterion (CC) på senare år utpekats som ett av de mer lämpligare för användning på icke-linjära mixade modeller (NLMM). Concordance Criterion ger ett mått på hur väl de teoretiska modellerna överensstämmer med det observerade värdena i modellen Concordance criterion sträcker sig över intervallet $-1 \leq CC \leq 1$, där värden närmare -1 indikerar en sämre modellpassning och värden närmare 1 en bättre modellpassning (Huang *et al.* 2009). I det här fallet skulle CC alltså ge ett mått på vilken teoretisk modell som överensstämde bäst (högst CC) med den observerade förflyttningarna. AIC ger däremot till skillnad från CC inget värde på modellens GOF (Goodness of Fit), utan används istället för att jämföra olika modeller mot varandra och deras inbördes relation till att vara den bästa modellen. Detta är något som starkt rekommenderas för framtida liknande studier att beakta noga.

En annan svårighet som uppstod var tolkningen av småskaliga förflyttningar. Periodvis olika nyttjande av delområden inom ett hemområde blev i flera fall felaktigt identifierade som migration, spridning, eller nomadism. Detta märktes särskilt tydligt under sommaren, när individerna tenderade att röra sig över ett större område. Flera av de sedentära älgarna som identifierades i den här studien blev initialt felaktigt kategoriserade och krävde ytterligare grafisk tolkning av bl.a. NSD-kurvor, vilket indikerade att förflyttningarna egentligen var av

hemområdeskaraktär, eftersom individerna regelbundet återkom i direkt närhet till startpunkten (**Figur 6b**). Felkategoriseringen bekräftades också vid estimeringen av hemområden där det uppskattade sommar- och vinterområdet uppvisade stort överlapp. Dessa individer kategoriserades då om till sedentära. En lösning för att minimera detta problem är att använda sig av den vidareutvecklade metoden MSD (Mean squared displacement) där positionerna i trajektorian istället bygger på en medelposition från x antal tidsteg framåt och bakåt. Detta ger en slätare förflyttningskurva som enklare kan anpassas till modeller, och som minimerar risken för felbedömningar av denna karaktär (Singh *et al.* 2016). Samtidigt är MSD-metoden mer tidskrävande, något det inte fanns utrymme för i denna undersökning. För vidare studier rekommenderas ändå den metoden eftersom den har klara fördelar i klassificering av förflyttningsstrategier, inte minst i kombination med Concordance Criterion eller liknande metoder för att evaluera modellers lämplighet. I stora drag kan metoden som använts i denna studie rekommenderas för arter/populationer som uppvisar tydliga migrationsmönster, och gärna över längre distanser, där skillnaden mellan migration och förflyttningar inom hemområdet enklare kan särskiljas.

Resultaten i studien indikerar tydligt att migration är en vanlig strategi för älgar, där olika områden nyttjas under olika tider på året. Tjurar förflyttar sig större sträckor inom liksom mellan säsongsområden än vad kor gör. Av den anledningen kan det vara en god idé att vid bedömning av tilldelningskvoten mellan könen vid jakt till stor del grundas på kunskap om älgarnas förflyttningsmönster och samordning mellan angränsande älgsskötselområden eller älgförvaltningsområden. Detta skulle kunna underlätta arbetet med att uppnå gemensamma mål i älgförvaltningsplaner samtidigt som en ojämn belastning av betesskador hos markägare minimeras, och därav minska oenigheterna om älgstammens täthet.

Samtidigt kan arbetet med alternativa lösningar vara en viktig del om man storskaligt vill minska betesskador från älg. En sådan lösning som tidigare undersökts är utfodring i de områden som drabbas hårt av betesskador, där man kommit fram till att skadorna på skogen kan minskas, och konflikter om älgtätheten mildras. Detta eftersom högre älgtätheter skulle kunna tillåtas utan att avsevärt öka betetrycket i området. (Jarnemo *et al.* 2014). Det hade också varit intressant att undersöka möjligheterna till att utarbeta nya älgförvaltningsområden som sträcker sig över de administrativa gränser, där utformningen baseras på kunskap om hur älgar i olika delar av landet och mellan länder förflyttar sig över året. Sannolikt krävs flera åtgärder av de olika förslag nämnda ovan för att långsiktigt nå gemensamma mål i förvaltningen.

Referenser

Allen, A.M., Månsson, J., Sand, H., Malmsten, J., Ericsson, G. & Singh, N.J. (2016). Scaling up movements: from individual space use to population patterns. *Ecosphere*, vol. 7 (10), s. e01524

Avgar, T., Street, G. & Fryxell, J.M. (2014). On the adaptive benefits of mammal migration. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 92 (6), ss. 481–490

Ball, J.P. & Dahlgren, J. (2002). Browsing Damage on Pine (*Pinus sylvestris* and *P. contorta*) by a migrating moose (*Alces alces*) Population in Winter: Relation to Habitat Composition and Road Barriers. *Scandinavian Journal of Forest Research*, vol. 17 (5), ss. 427–435

Ball, J.P., Nordengren, C. & Wallin, K. (2001). Partial migration by large ungulates: characteristics of seasonal moose *Alces alces* ranges in northern Sweden. *Wildlife Biology*, vol. 7 (1), ss. 39–47

Bunnefeld, N., Börger, L., van Moorter, B., Rolandsen, C.M., Dettki, H., Solberg, E.J. & Ericsson, G. (2011). A model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences: Quantifying migration patterns. *Journal of Animal Ecology*, vol. 80 (2), ss. 466–476

Börger, L. & Fryxell, J. (2012). Quantifying individual differences in dispersal using net squared displacement. I: Clobert, J., Baguette, M., Benton, T.G., & Bullock, J.M. (red.) *Dispersal Ecology and Evolution*. Oxford University Press, ss. 222–230.

Fryxell JM, Sinclair AR. Causes and consequences of migration by large herbivores. *Trends Ecol Evol*. 1988;3(9):237-241. doi:10.1016/0169-5347(88)90166-8

Gregory, T. (2017). Home Range Estimation. I: Bezanson, M., MacKinnon, K.C., Riley, E., Campbell, C.J., Nekaris, K.A.I.A., Estrada, A., Di Fiore, A.F., Ross, S., Jones-Engel, L.E., Thierry, B., Sussman, R.W., Sanz, C., Loudon, J., Elton, S., & Fuentes, A. (red.) *The International Encyclopedia of Primatology*. Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc., ss. 1–4.

- Hemson, G., Johnson, P., South, A., Kenward, R., Ripley, R. & Macdonald, D. (2005). Are kernels the mustard? Data from global positioning system (GPS) collars suggests problems for kernel home-range analyses with least-squares cross-validation: Kernel home-range analyses and LSCV problems. *Journal of Animal Ecology*, vol. 74 (3), ss. 455–463
- Huang, S., Meng, S.X. & Yang, Y. (2009). Assessing the goodness of fit of forest models estimated by nonlinear mixed-model methods. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 39 (12), ss. 2418–2436
- Ingemarsson, F., Claesson, S., Thuresson, T. (2007) Älg- och rådjursstammarnas kostnader och värden. *Skogsstyrelsen, rapport 3, 2007*.
- Jarnemo, A., Minderman, J., Bunnefeld, N., Zidar, J. & Månsson, J. (2014). Managing landscapes for multiple objectives: alternative forage can reduce the conflict between deer and forestry. *Ecosphere*, vol. 5 (8), s. art97
- Mattsson, L., Boman, M. & Ezebilo, E.E. (2014). More or less moose: how is the hunting value affected? *Scandinavian Journal of Forest Research*, vol. 29 (2), ss. 170–173
- Meisingset, E.L., Loe, L.E., Brekkum, Ø., Bischof, R., Rivrud, I.M., Lande, U.S., Zimmermann, B., Veiberg, V. & Mysterud, A. (2018). Spatial mismatch between management units and movement ecology of a partially migratory ungulate. (Fuller, R., red.) *Journal of Applied Ecology*, vol. 55 (2), ss. 745–753
- Månsson, J., Kalén, C., Kjellander, P., Andrén, H. & Smith, H. (2007). Quantitative estimates of tree species selectivity by moose (*Alces alces*) in a forest landscape. *Scandinavian Journal of Forest Research*, vol. 22 (5), ss. 407–414
- Rempel, R.S. (2011). Effects of climate change on moose populations: Exploring the response horizon through biometric and systems models. *Ecological Modelling*, vol. 222 (18), ss. 3355–3365
- Rolandsen, C.M., Solberg, E.J., Heim, M., Holmstrøm, F., Solem, M.I. & Sæther, B.-E. (2008). Accuracy and repeatability of moose (*Alces alces*) age as estimated from dental cement layers. *European Journal of Wildlife Research*, vol. 54 (1), ss. 6–14
- Sandegren, F., Bergström, R. & Sweanor, P.Y. 1985: Seasonal moose migration related to snow in Sweden. - *Alces* 21:322-338
- Singh, N.J., Allen, A.M. & Ericsson, G. (2016). Quantifying Migration Behaviour Using Net Squared Displacement Approach: Clarifications and Caveats. (Hays, G., red.) *PLOS ONE*, vol. 11 (3), s. e0149594
- Singh, N.J., Börger, L., Dettki, H., Bunnefeld, N. & Ericsson, G. (2012). From

migration to nomadism: movement variability in a northern ungulate across its latitudinal range. *Ecological Applications*, vol. 22 (7), ss. 2007–2020

Singh, N.J. & Ericsson, G. (2014). Changing motivations during migration: linking movement speed to reproductive status in a migratory large mammal. *Biology Letters*, vol. 10 (6), s. 20140379

SkogsSverige (2016). *Vegetationsregioner*.
Tillgänglig: <https://www.skogssverige.se/skog/fakta-om/den-svenska-skogen/vegetationsregioner> [2020-06-12]

SMHI (2019). *Dalarnas klimat*.
Tillgänglig: <https://www.smhi.se/kunskapsbanken/klimat/klimatet-i-sveriges-landskap/dalarnas-klimat-1.4940> [2020-06-12]

Steury, T.D., McCarthy, J.E., Roth, T.C., Lima, S.L. & Murray, D.L. (2010). Evaluation of Root-n Bandwidth Selectors for Kernel Density Estimation. *Journal of Wildlife Management*, vol. 74 (3), ss. 539–548

Walter, W.D., Onorato, D.P. & Fischer, J.W. (2015). Is there a single best estimator? Selection of home range estimators using area-under-the-curve. *Movement Ecology*, vol. 3 (1), s. 10

Wern, L. (2015). Snödjup i Sverige 1904/05 – 2014/14. SMHI. *Meteorologi* Nr 158, 2015.

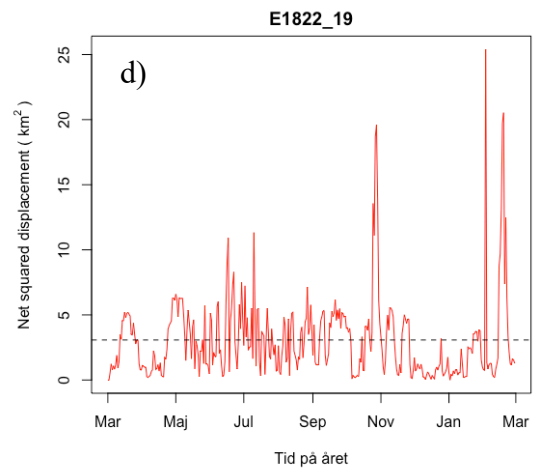
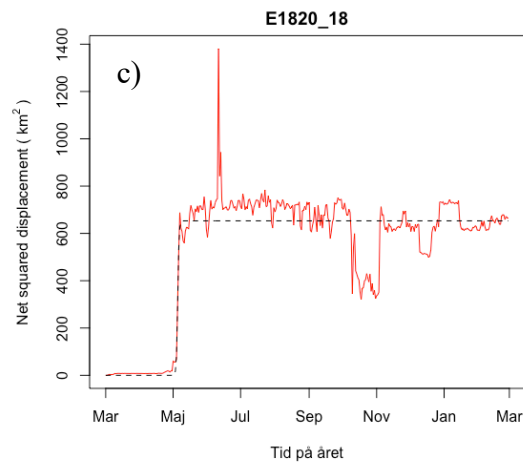
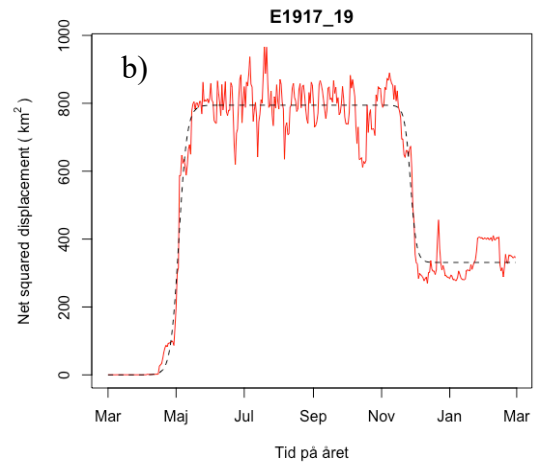
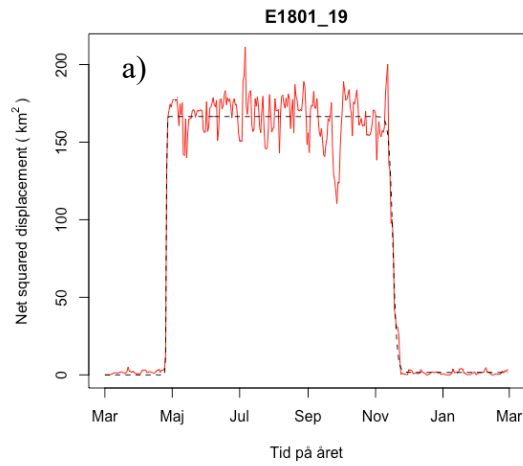
Wikenros, C., Sand, H., Bergström, R., Liberg, O. & Chapron, G. (2015). Response of Moose Hunters to Predation following Wolf Return in Sweden. (McElligott, A., red.) *PLOS ONE*, vol. 10 (4), s. e0119957

Street, Garret M., Rodgers, Arthur R. & Fryxell, John M. (2015). Mid-Day Temperature Variation Influences Seasonal Habitat Selection by Moose. *The Journal of Wildlife Management* 79(3):505–512

Tack

Jag vill rika ett stort tack till mina handledare Håkan Sand och Camilla Wikenros för all hjälp med idéer och utarbetandet av metodiken. Tack också för ert tålamod och värdefulla synpunkter på innehållet och utformningen av rapporten. Jag vill också passa på att tacka Jesper Rydén för hjälp och förklaring till vissa av de statistiska delarna. Tack!

Bilagor



1. Exempel på NSD-plottar med god modellpassning för migration **a)**, mixad migration **b)**, spridning **c)**, och sedentär **d)**.