



UPPSALA
UNIVERSITET

Hur har älgen (*Alces alces*) anpassat sig till ett liv i kallt klimat?

Hur kommer den att påverkas av den pågående klimatförändringen?



Nathalie Kindbladh

Independent Project in Biology

Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2014

Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Sammandrag

Älgen (*Alces alces*) lever i ett tempererat klimat med kalla och snörika vintrar och är anpassad därefter. Med pågående klimatförändring ställs den inför nya problem och riskerar att drabbas av värmestress. Älgen har anpassat sig till ett kallt klimat på många plan, fysiologiskt med varierande kost, planerad födsel och välisolerande päls, morfologiskt med stor kroppsvolym och långa ben, beteendemässigt med migrationer mellan sommar- och vinterområden. Studier av individer i älgens södra utbredningsområde visar på motriktade resultat av reaktioner på högre temperaturer. I vissa områden har populationen minskat på grund av lägre överlevnad och sämre reproduktion kopplat till varmare väder. Även ändrat beteende för att undvika värmestress har observerats. Andra studier visar på att älgar i det södra utbredningsområdet inte verkar besväras av högre temperaturer och en teori är att det kan vara en början till anpassning till ett varmare klimat. Om älgen måste anpassa sig för att överleva har människan ett stort ansvar. Vi ansvarar för 80 % av mortaliteten hos älg och kan därmed vara ett hinder för den naturliga selektionen.

Introduktion

Längs norra Euroasien och Nordamerika råder ett kalltempererat klimat med säsongsvariationer i väder och temperatur (Met Office 2011). Varma somrar och kalla vintrar ställer krav på anpassningar hos arterna som lever där. Kylan och snön medför problem. Det blir svårare att hitta mat, bibehålla kroppsvärme samt svårt och energikrävande att röra sig i den djupa snön. Arter har utvecklat olika strategier och lösningar för att undvika kylan och snön, allt från migration till andra sidan jorden till att gå i ide. Andra arter har anpassat sig till att hantera kylan. Älgen har anpassat sig både beteendemässigt, fysiologiskt och morfologiskt till ett kalltempererat klimat (Coady 1974, Telfer & Kelsall 1984, Lundmark 2008). Med anpassningar till kallt klimat ställs älgen istället inför problemet att den riskerar överhettning nu när medeltemperaturen ökar (Renecker & Hudson 1986, IPCC 2013). Med pågående klimatförändring (IPCC 2013) lär det heller inte bli lättare för älgen. Sedan 1950-talet har man mätt en förhöjning av medeltemperaturen på jorden som kan härledas till den ökande mängden av växthusgaser (IPCC 2013). De kommande 100 åren beräknas medeltemperaturen på jorden stiga med 1,4–5,8°C, och ökningen kommer även ske mer drastiskt än tidigare (IPCC 2008). Redan nu har man kunnat se effekter på flora och fauna över hela världen av temperaturhöjningarna. En sammanfattande studie av Parmesan och Yohe (2003) har visat att flera arter kan leva längre norrut än tidigare, samtidigt som att arter anpassade till ett kallt klimat har fått ett minskat utbredningsområde söderut. Totalt 68 % av de studerade arterna visade tecken på att deras livscykelstadier (till exempel migration till sommarområde, äggläggning och kläckning hos bland annat fåglar och knoppbildning hos växter) börjar tidigare på året än förut, med stor sannolikhet en konsekvens av en tidigare meteorologisk vår. Av de fenotypiska ändringarna som observerades på de 677 studerade arterna kunde 87 % härledas till klimatförändringen (Parmesan & Yohe 2003). Även FN's klimatpanel (IPCC 2008) rapporterar att växter har börjat blomma tidigare och att migrerande arter kommer till sina sommarområden tidigare på våren men också stannar kvar längre in på hösten. Jämfört med siffror från 1940 smälter nu snötäcket tidigare i Europa och Nordamerika (IPCC 2008) och arter har ökat sitt utbredningsområde mot minskande latitud, det vill säga mot polerna, och ökande altitud, till högre höjder (Parmesan & Yohe 2003). Parmesan och Yohe (2003) analyserade data som sträckte sig över 132 år, och fann att arter har kunnat sprida sig

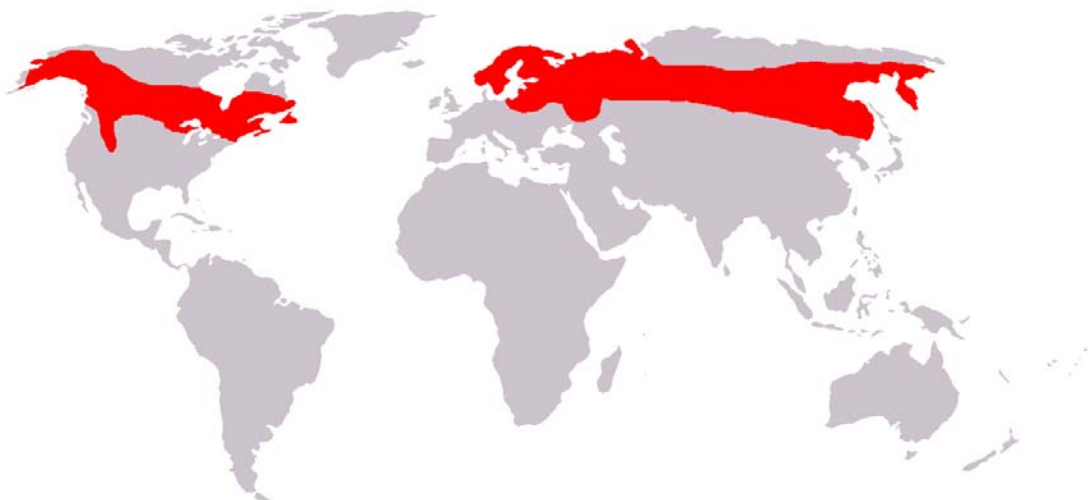
i snitt 6,1 km längre norrut för varje decennium, samt 6,1 meter högre i altitud, och att livscykelstadierna på våren sker ungefär 2-3 dagar tidigare varje decennium.

Då denna klimatförändring till stor del beror på människans aktiviteter är det av största vikt att vi tar ansvar och analyserar konsekvenserna. För att tydliggöra konsekvenserna av denna klimatförändring kommer i denna uppsats älgen användas som modellart. Älgen är en välstuderad art och är anpassad till ett kalltempererat klimat (Telfer & Kelsall 1984). Med långa ben och breda klövar som underlättar gång i djupsnö (Coady 1974, Ball *et al.* i Lundmark 2008), stor kroppsvolym som håller värmen (Ball *et al.* i Lundmark 2008) och ett beteende anpassat för snö (Coady 1974, Lundmark 2008) fyller älgen de flesta kraven för att kunna överleva i kyla.

Observerade förändringar av bland annat beteende, migration och dygnsrytm hos älgen (Coady 1974, Dussault *et al.* 2004) kan vara effekter av en temperaturhöjning. Syftet med uppsatsen är att studera närmare vilka anpassningar älgen har gjort till kallt klimat och vilka nya utmaningar den nu står inför med pågående klimatförändring. Hur kommer en framtid med förhöjd medeltemperatur påverka älgen?

Älgens biologi

Älgen hör till familjen hjortdjur (Cervidae) med 47 arter där älgens närmaste släktingar är bland annat rådjur (*Capreolus capreolus*), ren (*Rangifer sp.*) och vitsvanshjort (*Odocoileus virginianus*) (<http://animaldiversity.ummz.umich.edu/>). Det finns sju underarter av älg och *Alces alces alces* är underarten som finns i Sverige. Älgen har en cirkumpolär utbredning och finns i Kanada, Alaska och i hela norra Eurasien, från Skandinavien i väst till Ryssland i öst (se figur 1) (<http://animaldiversity.ummz.umich.edu/>).



Figur 1. Karta över älgens utbredning. Bild från Wikimedia Commons, Jürgen Gbruiker (2007).

I Sverige vandrade älgen in söderifrån för cirka 10 000 år sedan då inlandsisen försvann (Cederlund & Bergström 1996), och finns idag i hela landet utom på Gotland (Bjärvall & Ullström 1985).

Älgen är starkt förknippad med barrskog men förekommer nu även, som resultat av en ökning i beståndsstorlek, i de flesta biotoper, alltifrån lövskog till våtmark och jordbrukslandskap (Bjärvall & Ullström 1985). Älgar i vilt tillstånd kan bli upp till 20 år gamla (Hagström *et al.* 2010). De viktigaste sinnena är hörsel och lukt (Svensson 2008). Med åldern försämras hörseln vilket Ericsson *et al.* (2001) observerade i sina studier. De observerade kor som verkade ha kraftigt försämrad hörsel eller vara helt döva. Dessa åldersbestämdes sedan till 15, 16 och 18 år gamla. Älgtjuren lever solitärt medan kon oftast är i sällskap av kalv. Vintertid kan man dock se grupper av älgar stå och beta tillsammans, framförallt i norr där de vandrar mellan sommar- och vintermarker (Hagström *et al.* 2010). Storleken på hemområdena varierar mellan könen, men beror också på habitatets kvalitet. Tjurens hemområde är i genomsnitt 384 km² och kons 178 km² (Rolandsen *et al.* 2010). Tjurens område överlappar ofta flera kors hemområden (Hagström *et al.* 2010). Under sommarmånaderna (juni-augusti) är älgen aktivare än under resterande del av året och rör sig över större områden (Coady 1974, Moen *et al.* 1997).

Utseende

Älgen är världens största hjortdjur med en mankhöjd på dryga 2 m och en vikt från 200 kg upp till 600 kg, i enstaka fall så mycket som 800 kg (Hagström *et al.* 2010). Älgar som lever i områden med en intensiv sommar och kort växtsäsong väger generellt mer och ökar i vikt under en längre tid i sitt liv än älgar i områden där växtperioden är längre (Garel *et al.* 2006, Nygrén *et al.* 2007). Älgen tillväxer till den är cirka 5 år gammal (Jensen *et al.* 2013). Älgkalven föds rödbrun men som vuxen får den raggiga pälsen en mer gråbrun ton. Benen har en ljusare nyans än övriga kroppen och på kon går även en ljus strimma upp på insidan av bakbenen (Svensson 2008). Älgen har en uttalad könsdimorfism där tjuren är generellt 20 % större än kon (Sand *et al.* 1995) och ger med sitt stora bogparti och kraftiga huvud ett grovt och framtungt intryck. Kon har ett mer avlångt, utmejslat huvud och tenderar att se svankryggig ut i kroppen. Båda könen har hakskägg, men kons är mindre än tjurens (Svensson 2008). Den tydligaste skillnaden mellan könen under sommar och höst är hornen som enbart tjuren bär. Stora horn indikerar hälsa och är en sexuellt selekterad egenskap hos älg (Solberg & Saether 1994, Bowyer *et al.* 2001). Det finns två olika typer av horn, cervina (stånghorn) och palmata (skovelhorn), se figur 2. Palmata horn har oftare fler taggar än cervina horn (Nygrén *et al.* 2007).



Figur 2. Till vänster cervint horn och till höger palmata. Unga djur har ofta cervint horn, när de blir äldre palmata horn. Modifierad efter Svensson (2008).

Vilken typ och vilken storlek hornen får beror på flera faktorer, bland annat ärftlighet, ålder och hur mycket näring tjuren har att tillgå (Bowyer *et al.* 2002, Nygrén *et al.* 2007, Svensson 2008). Palmata horn är vanligare norrut och cervina horn är vanligare i söder (Nygrén *et al.* 2007). Älgar som lever i mer öppna landskap har ofta större horn än älgar i skogslandskap (Hundertmark & Bowyer 2004). Hornen är som störst när tjuren är i 6-8-årsåldern (Solberg & Saether 1993, Bowyer *et al.* 2001, Jensen *et al.* 2013) och tjuren benämns då som kapital. Att producera nya horn varje år är kostsamt för tjuren vilket kräver god tillgång på näring. Samtidigt har man jämfört hornstorlek mellan underarter som lever i samma område med lika näringstillgång och fann att tjurarna hade olika horn beroende på underart. Skillnaden i storlek på hornen mellan underarterna förklaras av det genetiska arvet (Bowyer *et al.* 2002). Hornen består av benvävnad och börjar växa i april. Tillväxten är hormonellt styrd och hornen kan växa så mycket som 19 mm per dygn (Svensson 2008). Medan hornen växer täcks de av basthud, ett skyddande hudlager som försörjer hornen med näring. När brunsten närmar sig börjar könshormonet testosteron hämma tillväxthormonet. Hornen slutar växa, förkalkas och basthuden torkar ut och kan fejas. Hornen får sin ljusbruna färg då tjuren fejar dem mot träd och buskar samt från blod från basthuden som torkar fast. När brunstaktiviteten avtar minskar testosteronet, tillväxthormonet tar vid och nya horn börjar växa. De gamla hornen faller av i november-april (beroende på tjurens ålder) i samband med att benmassan vid rosenkransen börjar luckras upp (Svensson 2008).

Reproduktion

Åldern för könsmognad hos båda könen är starkt korrelerad till individens vikt (Belovski 1977). Oftast blir korna könsmogna under andra eller tredje levnadsåret då de uppnår en vikt av 300 kg (Belovski 1977, Saether & Heim 1993, Sand & Cederlund 1996). Älgkor som väger mer vid födseln brukar generellt även väga mer vid ett års ålder och blir således könsmogna tidigare, medan en del älgkor parar sig först vid fjärde levnadsåret (Saether & Heim 1993). Tvillingkalvar väger generellt mindre vid födseln och blir därför ofta könsmogna vid en högre ålder. Älgkor som lever i mer karga och näringsfattiga områden har heller inte samma sannolikhet att få tvillingar jämfört med kor i näringsrika områden. För att uppnå samma fruktbarhet krävs det att de väger 22 % mer (Sand 1996). Kalvar som föds av kor i god kondition har på så sätt en fördel då de får en bättre start i livet med en tyngre födelsevikt. Kalvens födelsevikt är dock inte korrelerad med kons vikt men däremot mängden föda som kon har att tillgå i sitt hemområde under dräktigheten (Saether & Heim 1993). I slutet av september och i början av oktober är älgarnas parningsperiod (Svenska Jägarförbundet 2012). Rolandsen *et al.* (2010) rapporterar om en toppbrunst mellan 29 september-1 oktober. Brunsten är energikrävande för tjurarna, de kan förlora så mycket som 17 % av sin kroppsvikt (Belovski 1977, Renecker & Hudson 1986). Kon är mottaglig för befruktning under ett dygn. Om ingen befruktning sker brunstar hon om efter cirka 3 veckor (Svenska Jägarförbundet 2012). Efter cirka 8 månaders dräktighet föder kon 1-3 kalvar i mitten av maj (Ericsson *et al.* 2001, Svensson 2008). Vid födseln väger de cirka 12 kg och lagom till vintern har de ökat till 150 kg (Saether & Heim 1993). Kalvar som föds i början av juni är ofta resultat av en ombrunstning. Om många kalvar föds i juni kan det vara ett tecken på få tjurar i populationen. Tjuren hinner då inte betäcka korna i sitt hemområde under deras första ägglossning (Svensson 2008). Yngre kor föder enstaka kalvar oftare, medan äldre kor istället får tvillingar (Saether & Haagenrud 1985). Mellan 3-10 års ålder är korna som mest produktiva i sin reproduktion (Ball *et al.*

1999), de föder under dessa år en större andel tvillingar (Saether & Haagenrud 1983). Vid 12 års ålder har man märkt en senescens hos korna i form av minskad ungvårdnad, minskad produktion av mjölk, samt att de föder färre kalvar per år. Vad man dock har sett är att kalvar hos äldre kor (> 12 år) oftare väger mer, jämfört med kalvar hos yngre kor. Detta kan vara ett sätt att kompensera för minskad omsorg (Ericsson *et al.* 2001).

Ungvårdnadskostnaderna för kon är stora och kräver mycket resurser. Kon ska dels bära på ett foster och sedan även producera mjölk åt kalven, vilken diar upp till 7-8 månader (Moen *et al.* 1997, Svensson 2008). Kon måste därför ha ett bra hemområde av hög kvalitet som kan förse de båda med tillräckligt mycket näring (Saether & Heim 1993). Yngre kor föder i större andel kalvar av honkön, vilket har visat sig vara det minst energikrävande fostret (Veeroja *et al.* 2010). Kalvar av hankön kräver mer energi och tvillingar mest energi. Kor i 3-10 års ålder producerar i högre andel tvillingar av både han- och honkön vilket tyder på att de är i god kondition i den åldern (Veeroja *et al.* 2010).

Föda

Älgen är en herbivor och idisslare som kan kategoriseras som generalist (Svenska Jägareförbundet 2012). Huvudfödan sommartid består av björk (*Betula* spp.) (Jonsdottir & Saether 1987). Utöver det äter den även asp (*Populus tremula*), videväxter (*Salix* spp.), rönn (*Sorbus aucuparia*), tall (*Pinus* spp.), ris, örter, fräkenväxter (*Equisetum* spp.) och vattenväxter (Saether & Heim 1993, Hagström *et al.* 2010). Sommartid kan älgar ses stående i grunda vatten och äta bland annat näckrosor (Nymphaeaceae). Detta för att tillgodose sitt behov av natrium som finns i högre andel i vattenväxter (Belovski 1977). Den största andelen energi får dock älgen ifrån lövträd (Belovski 1977), även stora mängder mjölke (*Epilobium angustifolium*) konsumeras (Saether *et al.* 1996). Vid hög tillgång på föda blir älgen mer selektiv i sitt val och prioriterar spädare kvistar med saftigare blad (Jonsdottir & Saether 1987). Vintertid när det inte finns blad kvar på träden övergår älgen till att äta bara kvistar, främst från tall, men även björk (Moen *et al.* 1997). Vid födosök strövar älgen omkring vad som mest kan beskrivas som planlöst. När den däremot hittat ett bra område med hög tillgång på föda stannar den kvar längre än i lågkvalitativa områden (Jonsdottir & Saether 1987).

Älgen delar sina födopreferenser med rådjur, hare (*Lepus* spp.) och kronhjort (*Cervus elaphus*), men då älgen är så mycket större när den föda som de andra arterna inte kommer åt och påverkas därför inte negativt av denna konkurrenssituation (Svenska Jägareförbundet 2012).

Älgens anpassningar till kallt klimat

Älgen lever i ett tempererat klimat med växlingar i vädret under årstiderna. Sommartid är temperaturen cirka 20°C och nederbörden består av regn (Map Office 2011). Vintertid kan temperaturen sjunka ner till -30°C och snön kan lägga sig över en meter djup (Met Office 2011, SMHI 2014). Efter över 10 000 år i ett tempererat klimat med återkommande vintrar har älgen evolverat fram flera anpassningar för att klara av kyla, snö och begränsad födotillgång. Anpassningarna är både morfologiska, fysiologiska och beteendemässiga.

Morfologi

År 1847 skrev Bergmann ner en teori om att individer och släkten inom endoterma vertebrater har en ökande kroppsvolym i förhållande till minskande latitud i deras levnadsområden. Det vill säga djur i kallare klimat närmare polerna borde ha en större kroppsmassa än artfränder och närbesläktade arter som lever närmare ekvatorn. Denna teori har validerats och motbevisats om vartannat under historien (Ashton *et al.* 2000). Ashton *et al.* (2000) gjorde en omfattande jämförande studie som stärkte Bergmanns teori. De fann att 78 av de 110 arterna som studien omfattade hade en signifikant korrelation mellan kroppsstorlek och latitud, det vill säga en ökande kroppsstorlek i förhållande till minskande latitud. Hos älg var sambandet starkt, något tydligare för tjur än kor ($R = 0,91$ för tjurar, $R = 0,77$ för kor) (Sand *et al.* 1995).

I en studie där man jämförde arters morfologiska anpassningar till snödjup ansågs älgen näst bäst anpassad efter ren (*Rangifer sp.*) (Telfer & Kelsall 1984). I studien gav man varje art ett morfologiskt index baserat på olika faktorer, bland annat brösthöjd och belastning på snön vid isättning av fot. För varje faktor fick arten ett betyg 1-5, där värdet 5 var det bästa betyget, det vill säga att arten ansågs väl anpassad. En intressant teori som Telfer & Kelsall (1984) lyfte fram är att en anledning till varför älgar sällan flyr från varg i snö är att de har relativt lika morfologiskt index (140 för älg, 135 för varg). Att försöka fly då skulle vara meningslöst. Älgen står därför stilla och försöker försvara sig till skillnad från ren (morfologiskt index 154) som flyr ut i djupsnö (Telfer & Kelsall 1984).

Det har visat sig att älgar i snörika områden, med högre andel djupsnö och där snötäcket ligger kvar under en längre period av året, har längre ben och större klövar relativt till deras kroppsstorlek jämfört med älgar från mindre snörika områden (Ball *et al.* i Lundmark 2008). Benlängd och höjden mellan mark och bröstorg är två mått som tydligt visar om arten är anpassad till djupsnö (Coady 1974, Telfer & Kelsall 1984). Trots att vikten skiljer sig mellan könen är skillnaden i brösthöjd förvånansvärt liten, bara 0,8 % (Belovski 1977, Telfer & Kelsall 1984). Snöns djup är avgörande för älgen vintertid. Så länge snön inte når upp till bröstet på älgen kan den röra sig nästan obehindrat tack vare sin speciella gångstil (figur 3) (Coady 1974, Lundmark 2008). Det är när älgen tvingas ploga sig fram i snön som energiförlusterna blir stora (Coady 1974). Även snökvalitén har visat sig vara betydande, framför allt för kalvarna då den är avgörande för hur djupt de sjunker (Lundmark 2008). Snökvalitén har ingen, eller en väldigt liten, betydelse för adulta tunga individer då deras vikt gör att de sjunker ner i snön oavsett kvalité (Lundmark 2008).



Figur 3. En älg kan röra sig obehindrat i djup snö så länge snön inte når upp till brösthöjd. Lägg märke till gångstilen som möjliggör det för älgan att dra upp benen rakt ur snön och därmed ha ett mer energibesparande rörelsemönster. Bild från © Jim Brandenburg (2014) med tillstånd från upphovsrättsinnehavaren.

Fysiologi

Mängden föda älgan äter varierar under året. Vintertid då födotillgången är låg klarar sig älgan på 6-8 kg om dagen. Under sommaren kan en vuxen älg äta upp till 30 kg om dagen (Svensson 2008). Älgan är energimaximerare, det vill säga den maximerar intaget av näring genom att fokusera sitt födointag på växter med högre näringsinnehåll, speciellt sommartid då det gäller att äta upp sig inför vintern (Belovski 1977). En älg kan öka i vikt med 75 kg under sommaren (Moen *et al.* 1997).

Kor i älgens södra utbredningsområde har ägglossning tidigare än individerna i norr (Saether *et al.* 1996). Detta kan tyda på en anpassning till varmare väder då kalven har bättre förutsättningar om tiden för förlossning sammanfaller i tiden på året då det är stor tillgång på föda (Saether & Heim 1993). I norr är växtperioden kortare och kalvarna där har därför inte lika lång tid på sig att gå upp i vikt inför vintern jämfört med kalvarna i söder. Men tack vare den näringsrika växtligheten i norr kan kalvarna snabbt lägga på sig vikt och växer ofta snabbare än sina släktingar i söder (Saether *et al.* 1996). Herfindal *et al.* (2006) fick liknande resultat som visar på att årsgamla kalvar i norr väger mer än de i söder. Om de inte är tillräckligt stora till vintern riskerar de att dö på grund av undernäring då tillgången på föda minskar drastiskt. Även näringsinnehållet i födan vintertid är liten och fettdepåer är välbehövliga, i vissa fall livsnödvändiga då älgan går ner i vikt vintertid, speciellt under år med ett tjockt snötäcke och stor spatial utsträckning av snö (Cederlund *et al.* 1991). I områden med barmark eller tunt snötäcke kan älgan komplettera sin vinterföda med blåbärsris (*Vaccinium myrtillus*) och brukar då heller inte minska lika mycket i vikt (Saether *et al.* 1992, Saether & Heim 1993). Kalvar som föds efter snörika eller kalla vintrar väger generellt mindre (Saether 1985). Kon har då inte kunnat undvara

tillräckligt med energi till fostret (van Beest & Milner 2013). I norra delen av älgens utbredningsområde föder korna generellt färre kalvar än de i söder (Saether & Heim 1993). Även korrelationen mellan storlek och könsmognad är tydligare i älgens södra utbredningsområde, i norr sker könsmognaden generellt senare jämfört med söder (Saether *et al.* 1996).

Älgen har en välisolerande päls som minimerar värmeförlust vintertid (Scholander *et al.* 1950). Älgen verkar vara nästan opåverkad av kyla, vid temperaturer kring -25°C till -30°C har älgen fortfarande en hudtemperatur på cirka 28°C utan att för den delen behöva öka ämnesomsättningen (Renecker & Hudson 1986). Däremot om det blir varmare än -2°C vintertid måste älgen lägga energi på att göra av med överskottsvärme (Renecker & Hudson 1986).

Beteende

Telfer & Kelsall (1984) undersökte även beteenden i sin studie över några däggdjurs anpassningar till snö. Här studerade man bland annat på vilken höjd över marken arten sökte föda, följningsmönster i snö (att individer går i redan upptrampade spår), migration och deras rörelsemönster i snörika områden. Här kom älgen på tredje plats efter ren och vitsvanshjort där ren ansågs vara bäst anpassad till snö. Älgen har sommar- och vinterområden som den migrerar mellan. När den första snön faller börjar älgen vandra till områden med mindre snö (Coady 1974, Ball *et al.* 1999, Lundmark & Ball 2008, Rolandsen *et al.* 2010), där är det lättare att röra sig över områden vid till exempel födosök. Migrationen brukar inträffa från slutet av november till mitten på december (Ball *et al.* 1999, Rolandsen *et al.* 2010) och de kan migrera upp till 17 mil för att komma till sina vinterområden (Ballard *et al.* 1991). Vinterområdena har ofta färre öppna platser än sommarområdena och tätare vegetation med högre andel gran och tall (Lundmark 2008). Även snökvalitén har visats sig skilja mellan sommar- och vinterområden. För de vuxna djuren har det en liten effekt, men för kalvarna innebär det att de sjunker ner mindre i snön i vinterområdena än i sommarområdena, vilket resulterar i en lägre energiåtgång (Ball *et al.* 2001). Först när det börjar bli barmark vandrar älgen tillbaka till sitt sommarområde. Detta brukar inträffa i slutet av april, början av maj (Ball *et al.* 1999). Älgar söder om breddgrad 60 i Skandinavien (i nivå med Uppsala och Oslo) uppvisar inget migrationsbeteende (Lundmark 2008). Observera att till skillnad från många andra djur som har fotoperiodens längd (dygnsljuset) som avgörande faktor för initiering av migration (Bradshaw & Holzapfel 2007) är det snön som är den avgörande faktorn till när älgen migrerar.

Ett beteende som många hjortdjur har, och så även älgen, är att gå i redan upptrampade spår i snön (Telfer & Kelsall 1984). Detta är mindre energikrävande än att trampa upp egna spår. Då kalven har kortare ben än kon använder den sig oftare av detta beteende än vuxna individer (Coady 1974, Lundmark 2008). För att minska energiförlusterna rör sig älgarna över mindre områden vintertid (Coady 1974, Lowe *et al.* 2010). Detta medför ett ökat betetryck på de områden de befinner sig i under vinterhalvåret, men även en energibesparing för älgen då den inte lägger lika mycket energi på förflyttningar, något som kan vara krävande beroende på snödjupet och snökvalitén (Coady 1974).

Påverkan av varmare klimat

Med ett varmare klimat förutspås en förändring i snökvaliteten och snömängden. Detta kan komma att påverka älgens migrationsmönster, både tiden på året när den migrerar och hur lång tid som den vistas i sitt vinter- respektive sommarområde (Ball *et al.* 1999). Då älgan vintertid till större andel äter tallskott kan det i sin tur få ekonomiska konsekvenser för markägare om betestrycket ökar på skogen och konflikten mellan skogsägare och älg kan trappas upp.

Flera studier har gjorts på hur älgan påverkas av höga temperaturer och de flesta pekar på samma slutsats. Att älgan är ett värmekänsligt djur som redan nu märker av en skillnad i temperatur. En studie står dock ut från mängden. Lowe *et al.* (2010) studerade älgar i Ontario, Kanada, nära älgens södra utbredningsgräns och resultatet visade inte på någon skillnad i älgens beteende under varmare dagar jämfört med svala. Kan detta vara början på en anpassning till det varmare klimatet hos de sydligt levande populationerna?

Om klimatförändringen fortsätter i den förutspådda riktningen kan utbredningsområdet för älg komma att flytta längre norrut, samtidigt som de sydligt levande populationerna får det svårare då konkurrensen från andra arter kan komma att öka (Parmesan & Yohe 2003). En art som kan komma att bli en konkurrent om födan till älgan är vitsvanshjorten. Vitsvanshjorten är en generalist när det kommer till födosök och äter alla växter som ingår i älgens föda (Saether & Heim 1993, Lavigne 1999).

Värmestress

Flera studier har visat på att älgan besväras av höga temperaturer (Saether 1985, Renecker & Hudson 1986, Dussault *et al.* 2004, Broders *et al.* 2012). Renecker & Hudson (1986) gjorde en studie på älgar i Alberta, Kanada. De mätte bland annat vilket temperaturintervall det bör vara för att älgan varken ska behöva lägga energi på en ökad metabolism för att undgå låg kroppstemperatur, eller göra av med överskottsvärme för att undgå värmestress. Man mätte bland annat ämnesomsättning, hjärtrytm och andning för att se hur de reagerade på olika temperaturer under årstiderna. Sommartid visade sig den övre gränsen vara 14-20°C och vintertid -2°C. Den nedre gränsen vintertid var -25 till -30°C, älgan visade då svaga tecken på att känna av kyla, men ingen ökad metabolism (Renecker & Hudson 1986).

Utgrävningar har visat att älgan minskade i antal i Norden för 4200 år. Minskningen i beståndsstorlek skedde i samband med en temperaturhöjning (Larsson *et al.* 2012). Idag har man observerat minskningar i både antal individer inom populationer samt i antal älgpopulationer som lever i södra delen av deras utbredningsområde (Murray *et al.* 2006, Lenarz *et al.* 2010). Är historien på väg att återupprepas? Förutom minskade populationer har man sett att älgan rör sig mindre under varma dagar och blir istället mer aktiv nattetid (Dussault *et al.* 2004, Broders *et al.* 2012). Den söker även upp svalare områden och skugga, till exempel täta barrskogar, oftare (Dussault *et al.* 2004). Detta kan vara för att minska värmestress. Älgan är ett endotermt djur vilket innebär att den har en jämn kroppstemperatur. Men att reglera kroppstemperaturen för att undgå att bli för varm är kostsamt (Boyles *et al.* 2011). Saether (1985) lade märke till att älgar i norr påverkades starkt av varma och nederbördsrika somrar med resultatet att de vägde mindre jämfört med kallare somrar. Detta för att de istället för att äta fokuserar på att göra av med

överskottsvärme, vilket resulterar i ökad ämnesomsättning, ökad puls och andning och en minskning i födointag, vilket i sin tur leder till viktnedgång (Renecker & Hudson 1986). Detta kan resultera i att färre kalvar föds då kon inte har tillräckligt med energi för att investera i fosterutveckling och mjölkproduktion (van Beest & Milner 2013).

Parasiter

Älgen har de senaste åren minskat drastiskt i antal i deras södra utbredningsområde i Nordamerika. Detta beror på flera faktorer men Murray *et al.* (2006) anser att den största orsaken är klimatförändringen. Tack vare ett varmare klimat kan vitsvanshjorten öka sitt utbredningsområde norrut, och med hjorten kommer även dess parasiter. Levermask (*Fascioloides magna*) har observerats öka på älg i områden där både vitsvanshjort och älg förekommer (Murray *et al.* 2006) och så många som 67 % av älgarna som obducerades i studien antas ha dött på grund av angrepp från levermask och hjärnhinnemask (*Parelaphostrongylus tenuis*). Även i Sverige och Norge har en ökning av parasiter observerats, framförallt av hjortlusflugor (*Lipoptena cervi*) (Kindberg *et al.* 2009, Hagström *et al.* 2010). Flugan orsakar håravfall och i vissa områdena visade så många som 20 % av älgarna symptom (Kindberg *et al.* 2009).

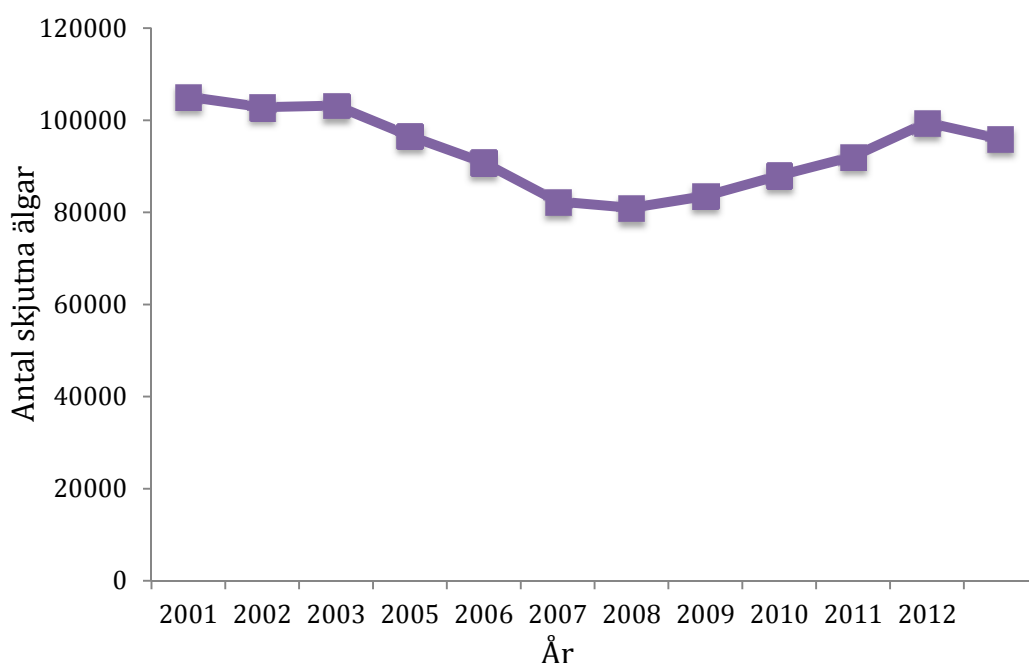
I samband med varmare väder har parasiter, bland annat fästingar (Ixodidae), kunnat öka sitt utbredningsområde norrut (Jaenson & Lindgren 2011). I Kanada är älgen vinterfästingens (*Dermacentor albipictus*) främsta värd, men den drabbar även kronhjort och vitsvanshjort (Samuel 2004). När klimatet blir varmare kan fästingarna förkorta sin livscykel, de ökar snabbt i antal och fler värddjur, inklusive människan, kommer hårdare drabbas (Jaenson & Lindgren 2011). Vinterfästingar kan sitta i tusental på älgen och orsakar primärt blodförlust. Sekundärt drabbas älgen även av näringsbrist, speciellt vintertid då älgen redan är utsatt näringsmässigt (Samuel 2004). Fästingarna gör att älgen lägger mindre tid på födosök och istället fokuserar på att försöka göra sig av med parasiterna genom att klia eller skrapa sig mot träd. När älgen försöker skava bort parasiterna orsakar det istället håravfall. Vissa vintrar är nästan helt päslösa älgar, så kallade spökälgar, en vanlig syn (Samuel 2004). Att förlora sin isolerande päls under vintern resulterar i en förlust av kroppsvärme. För att kompensera för detta ökar älgen sin ämnesomsättning, vilket leder till reducerat fettlager (McLaughlin & Addison 1986, Mooring & Samuel 1999). Under år med goda förhållanden för fästingar dör många djur av anemi. Samuel (2004) undersökte 29 kor i Alberta, Kanada, under mars och april och räknade hur många fästingar de hade. Medelvärdet blev 17650 stycken, vilket leder till att en ko förlorar cirka 3,2 liter blod bara under mars och april till parasiter. Detta sammanfaller i tiden med sista trimestern av dräktigheten.

Älgen i Sverige och relationen till människan

I Sverige är det förutom människan bara varg (*Canis lupus*) och brunbjörn (*Ursus arctos*) som predatorer på älg. Vargen jagar älg året runt medan björn främst tar kalvar under deras första levnadsveckor. Studier har visat att cirka 20 % av alla älgkalvar blir tagna av brunbjörn (Swenson *et al.* 2007). I en studie gjord i Quebec om vargens predation på älg visade det sig att ju högre täthet älg det fanns i området desto fler blev tagna av varg. Studien gjordes i tre områden med olika förhållanden av antalet vargar och älgar. I området med mest älg tog vargarna i snitt 5,3 älgar över

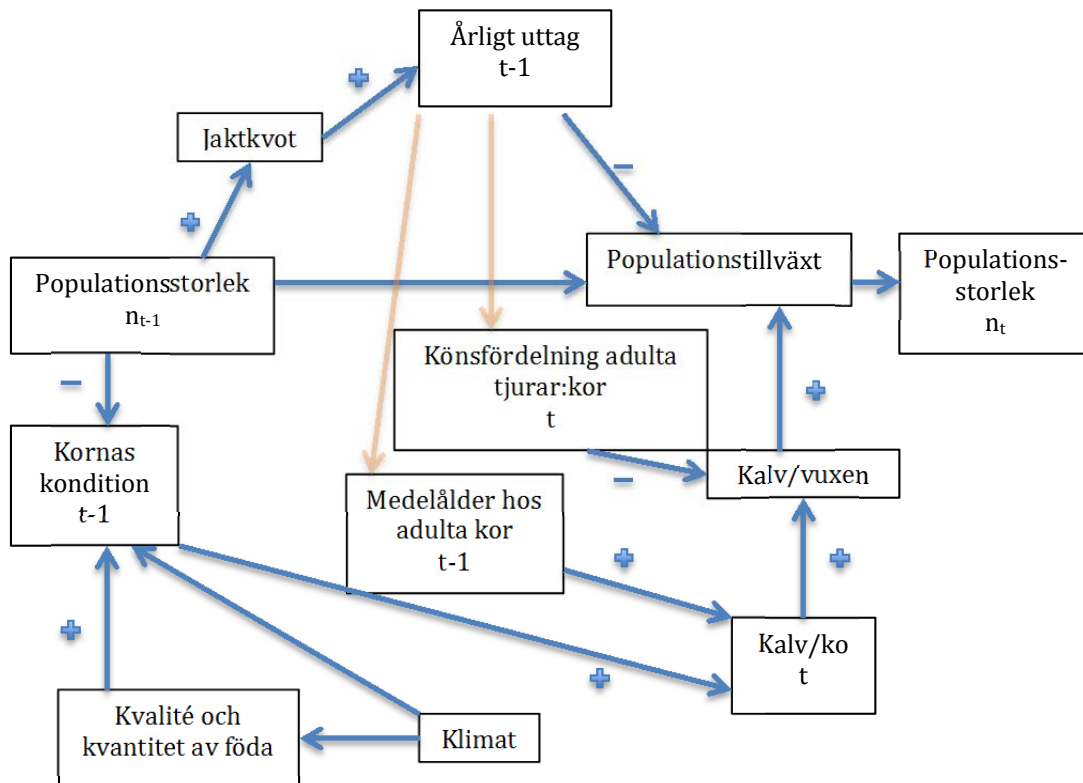
en period på 100 dagar, jämfört med området med minst älg där de bara tog 1,1 älgar (Messier & Crête 1985).

Älgbeståndet i Sverige har varierat genom tiden men är sedan 1960-talet på uppgång (Björvall & Ullström 1985) och man räknar med att det idag finns cirka 300 000 älgar innan jaktsäsongen börjar (Kindberg *et al.* 2009). I genomsnitt är tätheten av älg 0,72-0,92 älgar km⁻² i Norge och Sverige (Sand *et al.* 1995, Garel *et al.* 2006). Den största dödsorsaken för älg idag är jakten (Ball *et al.* 1999, Hagström *et al.* 2010) då cirka en tredjedel av populationen skjuts. Säsongen 2011/2012 sköts det nästan 100 000 älgar i Sverige (figur 4) (Viltdata 2012). Det finns flera metoder för inventering av älg. Sedan mitten av 1980-talet har observationer av jägare varit den viktigaste inventeringskällan i Sverige och anses vara en pålitlig metod (Ericsson & Wallin 1999). Observationer ger aldrig ett 100 % exakt resultat men ger ofta en uppskattning om antalet individer i området. Metoder för spillningsinventering håller på att utvecklas och spås att bli en välanvänd inventeringsmetod i framtiden (Kindberg *et al.* 2009).



Figur 4. Statistik över antalet skjutna älgar i Sverige åren 2001-2012. Data från Svenska Jägareförbundet (2014).

Under 50-talet växte älgstammen kraftigt och med den då gällande lagstiftningen var det inte längre möjligt att reglera och förvalta älgstammen på ett hållbart sätt (Svenska Jägareförbundet 2014). Nya direktiv arbetades ut och idag ligger förvaltningsansvaret på regional nivå med tillstånd, registrering och tilldelning av älgar länsvis (Svenska Jägareförbundet 2013). Jakten är därför kontrollerad och endast ett visst antal djur (jaktkvot) får skjutas varje säsong, beroende på hur populationerna i området ser ut (figur 4). Jaktområdenas kvoter är uppdelade i tjurar, kor och kalvar (Svenska jägareförbundet 2013).



Figur 4. Flödesschema över faktorer som påverkar populationsstorleken hos älg. De oranga pilarna visar påverkan av selektivt uttag vid jakt av populationen. Omritad från Solberg *et al.* (1999).

Att människan har den största inverkan på älgpopulationen kan ha stor påverkan på älgens populationsstruktur och genetiska variation. Livsdugliga individer med potentiellt hög fitness dör nu i förtid, vilket kan resultera i en onaturlig selektion i älgpopulationen, men även en onaturlig demografi (Ball *et al.* 1999, Hundertmark & Bowyer 2004).

Trafikolyckor är en ytterligare mortalitetsorsak hos älg som människan orsakar, år 2013 omkom drygt 5700 älgar i trafiken i Sverige (Nationella Viltolycksrådet 2014). Älgen har jagats i tusentals år, från början använde man sig av fallgropar (Larsson *et al.* 2012) men idag är passjakt och jakt med ställande hund mer vanligt. Älgjakten är en gammal tradition i Sverige och Norden vilket även har satt sina spår i konsumentensamhället där älgen har en stor ekonomisk roll. Varje år omsätts varor från älg för en dryg miljard svenska kronor och vi äter mer älgkött än ren och får tillsammans (Hagström *et al.* 2010).

Diskussion

Älgen är anpassad för ett liv i kallt klimat men den verkar i vissa områden kunna hantera det varmare vädret förhållandevis bra (Lowe *et al.* 2010, Murray *et al.* 2011). Samtidigt som studier, framförallt ifrån Nordamerika, har visat på tillbakagångar i älgens södra utbredningsområde (Murray *et al.* 2006, Lenarz *et al.* 2010). Älgar som drabbas av värmestress går upp mindre i vikt under sommar och höst vilket för kon resulterar i att hon inte kan investera tillräckligt med energi i kalvar. Antalet kalvar som föds blir då lägre, samt att överlevnaden för kalvar minskar (van Beest & Milner

2013). Hur väl kan älgen komma att hantera en ökad temperatur? Flera studier visar antydning till att älgen försöker hantera värmen genom att söka sig till svalare, mer beskuggade områden (Dussault *et al.* 2004). Vintertid kan snöförhållanden komma att ändras, framförallt kvalitén på snön då den till stor del påverkas av temperaturen. Egenskaper som snöns densitet och hårdhet på skare ändras snabbt när temperaturen varierar (Coady 1974, Lundmark 2008) och att ta sig fram vintertid kan bli svårare och kostsammare.

Kan selektion på älgen fortgå naturligt, eller har människan en för stor inverkan i och med det stora antal älgar som skjuts varje år (Ball *et al.* 1999, Kindberg *et al.* 2009)? Förvånansvärt lite forskning har gjorts på hur jakten på älg påverkar populationen och jag instämmer helt med Ball *et al.* (1999) resonemang: Om en predator ansvarar för 80 % av mortaliteten hos ett vanligt förekommande och viktigt bytesdjur skulle man kunna förvänta sig att jaktbeteendet hos den predatorn studerats nog. Förvånansvärt nog är så inte fallet vad gäller människans predation på älg.

Hur kan det komma sig? Blundar vi för sanningen för att slippa ta ansvar för konsekvenserna?

Hur vi påverkar älgens utveckling, anpassningsförmåga och möjlighet till evolution finns det än så länge inga svar på. Men det kommer nog inte göra det lättare för älgen att anpassa sig till ett varmare klimat då det inte längre är enbart naturliga processer som bestämmer vilka individer som är bäst anpassade, utan människans jaktkvoter och slumpen. Vilken älg hamnar först i gevärets sikte? Effekten av människans påverkan på älgpopulationerna över världen kan tänkas vara oavsiktliga, men är fortfarande av betydande roll i selektionen och evolutionen av älg. Till älgens fördel ligger dock att den inte verkar vara påverkad av tidigare flaskhalsar, och att isolerade populationer där dagens 150 000 individer härstammar från två individer inte påvisar några tecken på inavel utan istället har en hög andel heterozygoter (Broders *et al.* 1999).

En mänsklig faktor att ha i åtanke rörande studierna kan vara att vi ofta vill finna EN förklaring, EN orsak till allt. Oftast är det avvägningar mellan flera faktorer som avgör i vilken riktning och vilket resultat anpassningar hos djur och växter utvecklas till. Ett exempel är älgens benlängd. Långa ben ger fördelar vid förflyttning i djupsnö, men ökar även tillgängligheten av bete på nivåer som konkurrerande arter inte når upp till. Evolution är ett komplext maskineri med många faktorer som påverkar. Trots att det har gjorts många studier på älg och hur den påverkas av klimatet den lever i känns det som att det finns fler frågor än svar. Det är svårt att ge svar när vi inte vet med säkerhet hur framtiden ser ut. Älgen är dessutom bara en av alla arter som kommer påverkas, hur kommer det gå för de andra nordligt levande arterna?

Tack

Jag skulle vilja tacka min handledare Katariina Kiviniemi Birgersson för vägledning och tips genom arbetets gång. Mina medstudenter Sara Andersson och Therese Jonsson för återkoppling och förbättringsförslag. Tack till Peter Rolén för fantastiskt fotografi till framsidan.

Referenser

- Ashton KG, Tracy MC, de Queiroz A. 2000. Is Bergmann's rule valid for mammals? *The American Naturalist* **156**: 390-415.
- Ball JP, Ericsson G, Wallin K. 1999. Climate changes, moose and their human predators. *Ecological Bulletins* **47**: 178-187.
- Ball JP, Nordengren C, Wallin K. 2001. Partial migration by large ungulates: characteristics of seasonal moose *Alces alces* ranges in northern Sweden. *Wildlife Biology* **7**: 39-47.
- Ballard WB, Whitman JS, Reed DJ. 1991. Populations dynamics of moose in South-central Alaska. *Wildlife Monographs* **114**: 3-49.
- Belovski GE. 1977. Diet optimization in generalist herbivore: the moose. *Theoretical Population Biology* **14**: 105-134.
- Björvall A, Ullström S. 1985. Däggdjur. Europas alla arter. Wahlström & Widstrand.
- Bowyer RT, Stewart KM, Kie JG, Gasaway WC. 2001. Fluctuating asymmetry in antlers of alaskan moose: size matters. *Journal of Mammalogy* **82**: 814-824.
- Bowyer RT, Stewart KM, Pierce BM, Hundertmark KJ, Gasaway WC. Geographical variation in antler morphology of alaskan moose: putative effects of habitat and genetics. *Alces* **38**: 155-165.
- Boyles JG, Seebacher F, Smit B, McKechnie AE. 2011. Adaptive thermoregulation in endotherms may alter responses to climate change. *Integrative and Comparative Biology* **51**: 676-690.
- Bradshaw WE, Holzapfel CM. 2007. Evolution of animal photoperiodism. *The Annual review of Ecology, Evolution, and Systematics* **38**: 1-25.
- Broders HG, Coombs AB, McCarron JR. 2012. Ecothermic responses of moose (*Alces alces*) to thermoregulatory stress on mainland Nova Scotia. *Alces* **48**: 53-61.
- Broders HG, Mahoney SP, Montevecchi WA, Davidson WS. 1999. Population genetic structure and the effect of founder events on the genetic variability of moose, *Alces alces*, in Canada. *Molecular Ecology* **8**: 1309-1315.
- Cederlund G, Bergström R. 1996. Trends in the moose-forest system in Fennoscandia, with special reference to Sweden. I: DeGraaf RM, Miller RI (red.). *Conservation of Faunal Diversity in Forested Landscapes*, ss. 265-281. Chapman & Hall, Suffolk.
- Cederlund G, Sand H, Pehrson Å. 1991. Body mass dynamics of moose calves in relation to winter severity. *The Journal of Wildlife Management* **55**: 675-681.
- Coady JW. 1974. Influence of snow on behavior of moose. *Le Naturaliste Canadien* **101**: 417-436.
- Dussault C, Ouellet JP, Courtois R, Huot J, Breton L, Larochelle J. 2004. Behavioural responses of moose to thermal conditions in the boreal forest. *Ecoscience* **11**: 321-328.
- Ericsson G, Wallin K. 1999. Hunter observations as an index of moose *Alces alces* population parameters. *Wildlife Biology* **5**: 177-185.
- Ericsson G, Wallin K, Ball JP, Broberg M. 2001. Age-related reproductive effort and senescence in free-ranging moose, *Alces alces*. *Ecology* **82**: 1613-1620.
- Garel M, Solberg EJ, Saether B-E, Herfindal I, Hogda K-A. 2006. The length of growing season and adult sex ratio affect sexual size dimorphism in moose. *Ecology* **87**: 745-758.
- Hagström T, Hagström E, Lundwall B. 2010. Däggdjuren i Norden. Ica Bokförlag.
- Herfindal I, Solberg EJ, Saether B-E, Hogda KA, Andersen R. 2006. Environmental phenology and geographical gradients in moose body mass. *Oecologia* **150**: 213-

- Hundertmark KJ, Bowyer RT. 2004. Genetics, evolution, and phylogeography of moose. *Alces* **40**: 103-122.
- IPCC. 2008. Climate Change (2007). Impacts, adaptation and vulnerability: working group II contribution to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge, Cambridge University Press.
- IPCC. 2013. Climate change 2013: The physical science basis. Working group I contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge, Cambridge University Press.
- Jaenson TGT, Lindgren E. 2011. The range of *Ixodes ricinus* and the risk of contracting lyme borreliosis will increase northwards when the vegetation period becomes longer. *Elsevier* **2**: 44-49.
- Jensen WF, Smith JR, Maskey JJ, McKenzie JV, Johnson RE. 2013. Mass, morphology, and growth rates of moose in North Dakota. *Alces* **49**: 1-15.
- Jonsdottir H, Saether BE. 1987. Interactions between a generalist herbivore, the moose *Alces alces*, and its food resources: an experimental study of winter foraging behaviour in relation to browse availability. *Journal of Animal Ecology* **56**: 509-520.
- Kindberg J, Holmqvist N, Bergqvist G. 2009. Årsrapport viltövervakningen 2006/2007. Svenska Jägareförbundet. Viltforum 2/2009.
- Larsson TB, Rosqvist G, Ericsson G, Heinerud J. 2012. Climate change, moose and humans in northern Sweden 4000 cal. yr BP. *Journal of Northern Studies* **6**: 9-30.
- Lavigne GR. 1999. White-tailed deer assessment and strategic plan 1997. Department of Inland Fisheries and Wildlife, Maine.
- Lenarz MS, Fieberg J, Schrage MW, Edwards AJ. 2010. Living on the edge: viability of moose in northeastern Minnesota. *The Journal of Wildlife Management* **74**: 1013-1023.
- Lowe S, Patterson BR, Schaefer JA. 2010. Lack of behavioral responses of moose (*Alces alces*) to high temperatures near the southern periphery of their range. *Canadian Journal of Zoology* **88**: 1032-1041.
- Lundmark C. 2008. Morphological and behavioral adaptations of moose to climate, snow, and forage. Doktorsavhandling på Institutionen för vilt, fisk och miljö, Sveriges lantbruksuniversitet, Umeå. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae* 2008: 67.
- Lundmark C, Ball JP. 2008. Living in snowy environments: quantifying the influence of snow on moose behavior. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **40**:111-118.
- McLaughlin RF, Addison EM. 1986. Tick (*Dermacentor albipictus*)-induced winter hair-loss in captive moose (*Alces alces*). *Journal of Wildlife Diseases* **22**: 502-510.
- Messier F, Crête M. 1985. Moose-wolf dynamics and the natural regulation of moose populations. *Oecologia* **65**: 503-512.
- Met Office. 2011. National Meteorological Library and Archive Fact sheet No. 16 – World Climates
- Moen R, Pastor J, Cohen Y. 1997. A spatially explicit model of moose foraging and energetics. *Ecology* **78**: 505-521.
- Murray DL, Cox EW, Ballard WB, Whitlaw HA, Lenarz MS, Custer TB, Kuller TK. 2006. Pathogens, nutritional deficiency, and climate influences on a declining moose population. *Wildlife Monographs* **166**: 1-30
- Murray DL, Hussey KF, Finnegan LA, Lowe SJ, Price GN, Benson J, Loveless KM, Middel KR, Mills K, Potter D, Silver A, Fortin MJ, Patterson BR, Wilson PJ. 2011. Assessment of the status and viability of a population of moose (*Alces alces*)

- at its southern range limit in Ontario. *Canadian Journal of Zoology* **90**: 422-434.
- Nationella Viltolycksrådet. 2014. Viltolyckor för respektive viltslag. WWW-dokument: <http://www.viltolycka.se/statistik/viltolyckor-for-respektive-viltslag/>. Hämtad 2014-02-12.
- Nygrén T, Pusenius J, Tiilikainen R, Korpelainen J. 2007. Moose antler type polymorphism: age and weight dependent phenotypes and phenotype frequencies in space and time. *Annales Zoologici Fennici* **44**: 445-461.
- Parmesan C, Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**: 37-42.
- Renecker LA, Hudson RJ. 1986. Seasonal energy expenditures and thermoregulatory responses of moose. *Canadian Journal of Zoology* **64**: 322-327
- Rolandsen CM, Solberg EJ, Bjørneraas K, Heim M, Van Moorter B, Herfindal I, Garel M, Pedersen PH, Sæther B-E, Lykkja ON, Os Ø. 2010. NINA Rapport 588.
- Saether B-E. 1985. Annual variation in carcass weight of norwegian moose in relation to climate along a latitudinal gradient. *The Journal of Wildlife Management* **49**: 977-983.
- Saether B-E, Andersen R, Hjeljord O, Heim M. 1996. Ecological correlates of regional variation in life history of the moose *Alces Alces*. *Ecology* **77**: 1493-1500.
- Saether B-E, Haagenrud H. 1983. Life history of the moose (*Alces alces*): fecundity rates in relation to age and carcass weight. *Journal of Mammalogy* **64**: 226-232.
- Saether B-E, Heim M. 1993. Ecological correlates of individual variation in age at maturity in female moose (*Alces alces*): The Effects of Environmental Variability. *Journal of Animal Ecology* **62**: 482-489.
- Saether B-E, Solbraa K, Sødal DP, Hjeljord O. 1992. NINA rapport 28.
- Samuel B. 2004. White as a ghost. Winter ticks & moose. Federations of Alberta Naturalists.
- Sand H. 1996. Life history patterns in female moose (*Alces alces*): the relationship between age, body size, fecundity and environmental conditions. *Oecologica* **106**: 212-220.
- Sand H, Cederlund G. 1996. Individual and geographical variation in age at maturity in female moose (*Alces alces*). *Canadian Journal of Zoology* **74**: 954-964.
- Sand H, Cederlund G, Danell K. 1995. Geographical and latitudinal variation in growth patterns and adult body size of Swedish moose (*Alces alces*). *Oecologica* **102**: 433-442.
- Scholander PF, Walters V, Hock R, Irving L. 1950. Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. *Biological Bulletin* **99**: 225-236.
- Solberg EJ, Saether B-E. 1993. Fluctuating asymmetry in the antlers of moose (*Alces alces*): does it signal male quality? *Proceeding Biological Sciences* **254**: 251-255.
- Solberg EJ, Saether B-E. 1994. Male traits as life-history variables: annual variation in body mass and antler size in moose (*Alces alces*). *Journal of Mammalogy* **75**: 1069-1079.
- Solberg EJ, Saether B-E, Strand O, Loison A. 1999. Dynamics of harvested moose population in a variable environment. *Journal of Animal Ecology* **68**: 186-204.
- SMHI. 2014. Snödjup. WWW-dokument 2014-03-13: <http://www.smhi.se/vadret/vadret-i-sverige/snodjup>. Hämtad 2014-03-13.
- Svenska Jägareförbundet. 2012. Älg. WWW-dokument 2012-11-22: <http://www.jagareforbundet.se/Viltet/ViltVetande/Artpresentation//daggdjur/Alg//algens-foda>. Hämtad 2014-03-13.

- Svenska Jägareförbundet. 2013. Älgjakt och förvaltning. WWW-dokument 2013-10-01. <http://jagareforbundet.se/vilt/vilt-vetande/artpresentation/daggdjur/alg/algjakt-och-forvaltning/>. Hämtad 2014-03-17.
- Svenska Jägareförbundet. 2014. Del 4: Den reglerade jakten kritiserades. WWW-dokument 2014-01-30. <http://jagareforbundet.se/jakten/algjakten/sagan-om-algen/del-4-den-reglerade-jakten-kritiserades/>. Hämtad 2014-03-17.
- Svensson R. 2008. Älgen. Från kalv till vuxen. Svenska Jägareförbundets förlag.
- Swenson JE, Dahle B, Busk H, Opseth O, Johansen T, Söderberg A, Wallin K, Cederlund G. 2007. Predation on moose calves by european brown bears. *The Journal of Wildlife Management* **71**: 1993-1997.
- Telfer ES, Kelsall JP. 1984. Adaptation of some large North American mammals for survival in snow. *Ecology* **65**: 1828-1834.
- van Beest FM, Milner JM. 2013. Behavioural responses to thermal conditions affect seasonal mass change in a heat-sensitive northern ungulate. *PloS ONE* **8**: 1-10
- Veeroja R, Kirk A, Tilgar V, Säde S, Kreitsberg M, Tõnisson J. 2010. Conception date affects litter type and foetal sex ratio in female moose in Estonia. *Journal of Animal Ecology* **79**: 169-175.
- Viltdata. 2012. WWW-dokument 2012-10-05:
<http://www.viltdata.se/Default.asp?oewCmd=3&id=94454&archiveid=1144&pageid=22084&path=>. Hämtad 2013-02-11.
- Wikimedia Commons. 2007. WWW-dokument 2002-01-22:
http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Moose_distribution.png. Hämtad 2014-04-14.