

■ Ulven som rovdyr på klauvvilt i Skandinavia

BARBARA ZIMMERMANN, HÅKAN SAND, PETTER WABAKKEN,
CAMILLA WIKENROS, ANE ERIKSEN, TOMAS H. STRØMSETH, FRODE GJERLØV
HOLEN, ERLING MAARTMANN, PER AHLQVIST, JON MARTIN ARNEMO, CYRIL
MILLERET, OLOF LIBERG, HANS CHRISTIAN PEDERSEN

Artikkelen er fagfelleurdert.

SAMMENDRAG

Med ulvens tilbakekomst og bestandsøkning i Skandinavia spurte mange om ulven ville påvirke klauvviltbestanden og redusere elgjaktens avkastning. Det Skandinaviske Ulveforskningsprosjektet SKANDULV (<http://skandulv.nina.no/>) har derfor fokusert mye av forskningen på ulvens rolle som rovdyr. Ved å merke ulv med GPS og lete etter byttedyrrester på GPS-posisjonene kunne vi konstatere at elg var det viktigste byttedyret til ulv, og at rådyr bare hadde betydning i områder med svært høye rådyrtettheter. Blant elgene selekterte ulv for kalver og de eldste dyrene i bestanden. Ofte var de gamle byttedyrene i dårlig hold. Drapsraten lå på gjennomsnittlig 0,25 (vinter) og 0,58 (sommer) elg per flokk per døgn og varierte med tilgang på elg og flokkstørrelse. Ulvepar uten valper og små ulveflokker la ned mer bytte enn nødvendig for å dekke sine daglige energibehov, mens i store flokker klarte ikke ulveparet å legge ned nok bytte til alle flokkmedlemmene. Totalt vil ulveflokker ta 100 – 144 elger i løpet av et år. Hvor stor del av elgene i et jaktområde som blir drept av ulv, avhenger av ulverevirets størrelse og elgens tetthet i området.

SKANDULV har utviklet et web-basert verktøy for rettighetshavere for å forutsi jaktens avkastning i områder med ulv og/eller bjørn ved forskjellige høstingsregimer (<http://www.algforvaltning.se/moosemodel/>). Denne nye kunnskapen om ulvenes atferd og påvirkning på elgbestanden i Skandinavia er viktig for forvaltningen. I denne artikkelen belyser vi flere aspekter ved ulvens rolle som rovdyr i det kompliserte samspillet med landskapet, flere rovdyrarter, åtselsetere, klauvvilt og mennesker.

Predasjon, predator, populasjon – er noen av de vitenskapelige begrepene som brukes i dette kapitlet. Første gang et slikt uttrykk dukker opp i teksten er det framhevet med kursiv. Og for alle disse uttrykkene finnes det en kort forklaring i Boks 1.

ULV - ET STORT ROVDYR

Sammenlignet med løver (*Panthera leo*), tigre (*P. tigris*) eller våre skandinaviske brunbjørner (*Ursus arctos*) virker ulven (*Canis lupus*) med sine 40-50 kg temmelig feilplassert i *gildet* av store rovdyr. Vel, det er ikke bare kroppsvekten som avgjør et rovdyr tilhørighet til denne gruppen. Enda viktigere er hva det spiser: Store rovdyr er i stand til å drepe og spise store byttedyr og ofte er byttedyrene flere ganger større enn rovdyret! Det å drepe store byttedyr krever spesiell jaktteknikk, og selve jaktforsøket kan være risikabelt. Men når jakten lykkes, og byttet er nedlagt, er gevinsten stor og matbordet sikret for en lengre tidsperiode. Det blir mer tid igjen til andre viktige gjøremål i rovdyrets liv, slik som partnervalg og omsorg for avkom.

Forholdet mellom rovdyr og byttedyr har ved *evolusjon* over tid frambrakt utallige spesialiseringer: rovdyr har utviklet seg til effektive jegere, mens byttedyrene på sin side har utviklet egenskaper for å unngå å bli drept. Et resultat av denne *samevolusjonen* er fluktatferden til de fleste mindre hjorteviltartene. Større arter som elg (*Alces alces*) har blant annet utviklet forsvarsmekanismer som kan være en dødelig trussel for en angripende ulv. Ulv har som et svar på dette blant annet utviklet

samarbeidende flokkatferd som kan være nyttig under jakten og til forsvar av et stort kadaver mot snyltere som for eksempel bjørn.

Ulven har ikke vunnet det evolusjonære våpenkappløpet mot elgen, og ei heller omvendt. De to artene har i mange tusen år eksistert ved siden av hverandre og kommer trolig til å gjøre det i lang tid framover. Men ulven har selvfølgelig en direkte effekt på elgens overlevelse, og den kan *begrense* elgbestanden. Rent teoretisk kan man til og med tenke seg at ulven kan *regulere* en elgbestand: Når det er lite elg, dreper ulvene en mindre andel av elgpopulasjonen, noe som kan føre til at elgbestanden vokser. Og når det er mye elg, øker ulvene *predasjonsraten* slik at elgbestandens vekst kan stoppe opp eller bli negativ. Denne type respons av en predator på tettheten av byttedyr kan skyldes to ting: 1) Predatorene justerer *drapsraten* i forhold til byttedyrtetthet (*funksjonell respons*). 2) Predatorenes overlevelse og reproduksjon er påvirket av byttedyrtetthet (*numerisk respons*).

Boks 1: Viktige ord og uttrykk i forskning om rovdyr og byttedyr:

Predasjon: Prosessen i næringskjeden som omhandler dyr som lever av å spise andre organismer. Mens planteetere vanligvis ikke dreper plantene som de spiser av, brukes uttrykket predasjon mest i forbindelse med kjøttetere som dreper og spiser dyr av andre arter.

Predator: (rovdyr) Et dyr som hovedsakelig lever av å drepe og spise andre dyr.

Populasjon: (bestand) Flere individer av samme art som befinner seg samtidig i et geografisk avgrenset område.

Gilde: En gruppe av arter som har lignende økologiske funksjoner i et økosystem. Gildet av store rovdyr i Skandinavia omfatter bjørn, ulv, jerv og gaupe. Disse artene konkurrer en del om de samme ressursene, noe som kalles intragilde-konkurranse. De kan også drepe hverandre, og dette omtales som intragild-predasjon

Økosystem: Et samfunn av organismer sammen med de livløse komponentene som omgir dem og som de er i vekselvirkning med. Barskog-økosystemet er et eksempel på dette og består ikke bare av ulike plantearter, men også av dyr, sopp, jordsmonnet og atmosfæren i et avgrenset geografisk område.

Evolusjon: Endringer av artenes egenskaper gjennom naturlig eller kunstig utvalg av individer med spesielle tilpasninger. De utvalgte individene reproducerer mest. Dette fører til at genene til de utvalgte individene sprer seg i populasjonen. Dermed forandres sammensetningen av gener i populasjonen.

Samevolusjon: Evolusjon som er forment av samspillet mellom flere arter, for eksempel gjennom rovdvrs predasjon på byttedyrarter.

Begrensende faktorer: Faktorer som medfører at bestandsveksten av en populasjon begrenses. Det kan for eksempel være klimatiske faktorer slik som temperatur og nedbør, men også andre arter kan begrense populasjonen gjennom konkurranse om de samme ressursene, predasjon eller parasittisme.

Regulerende faktorer: Faktorer som regulerer bestandsveksten til en populasjon på en måte som fører til at bestandsstørrelsen svinger rundt et likevektspunkt. Ved lav tetthet vil en regulerende faktor føre til økt bestandsvekst og til nedgang ved høy tetthet.

Drapsrate, ofte også kalt *killrate* på godt norsk: hvor mange byttedyr en eller flere predatorer dreper per tidsenhet, for eksempel per dag, per uke, eller per år.

Predasjonsrate: Hvor stor andel av en byttepopulasjon som blir drept av en (eller flere) predatorer per tidsenhet.

Funksjonell respons: Sammenhengen mellom drapsrate og bestandstetthet av byttedyr. Ved økende byttedyrtetthet øker predatorene drapsraten ved å bruke mindre tid til å søke opp og/eller håndtere bytte. Øker tettheten av byttedyr mer, trenger ikke drapsraten øke, da rovdvrene alt får det som de trenger. Ved lave tettheter av byttedyr blir drapsraten liten ikke bare på grunn av lang søketid, men også fordi det kan lønne seg for predatoren å bytte til andre byttearter.

Numerisk respons: Sammenheng mellom antall rovdvyr og bestandstettheten av byttedyr. Ved økende byttedyrtetthet kan overlevelse og reproduksjon hos predatorene øke og dermed øker antallet predatorer. Det motsatte skjer ved avtagende byttedyrtetthet.

Demografi: Beskrivelse av sammensetningen av individer i en populasjon og hvordan denne utvikler seg. De viktigste demografiske egenskaper er antallet individer, kjønnsfordeling, aldersstruktur, spredningsraten, populasjonsvekst og genetisk variasjon.

Biomasse: Levende vekt til et eller flere individer.

Kompensatorisk effekt: En faktor som erstatter effekten av en annen faktor. Hvis for eksempel predatorer dreper byttedyr som uansett hadde dødd av andre årsaker, er predasjon en kompenserende dødlighetsfaktor. Dette står i motsetning til additiv dødlighet der predasjon kommer på toppen av andre dødlighetsfaktorer. Predasjon er ofte delvis kompenserende og delvis additiv.

Ulven provoserer ved å spise

Ulven er en av rovdyrartene med videst utbredelse i verden, utbredt i Europa, Asia, Nord-Amerika og på Grønland. Den er svært tilpasningsdyktig og fleksibel i sin atferd og finnes i svært forskjellige livsmiljøer som arktisk tundra, ulike skogtyper, ren kulturmark og ørken. Den kan også leve tett innpå mennesker. Verden rundt er ulike klauvviltarter den primære matkilden for ulv, og noen av disse byttedyrartene er svært store (Peterson & Ciucci 2003). I de nordligste delene av Nord-Amerika står moskus (*Ovibus moschatus*) på menyen. Også bison (*Bison bison*) kan bli tatt. For ulven her i Europa er de viktigste byttedyrartene elg, hjort (*Cervus elaphus*), rein (*Rangifer tarandus*), villsvin (*Sus scrofa*) og rådyr (*Capreolus capreolus*). Ulven forsyner seg også av bufe, hovedsakelig sau på utmarksbeite, men også tamrein.

Etter at ulven en lengre periode var utryddet som ynglende bestander i Skandinavia, har den nå igjen etablert seg i områder der lokalsamfunn var blitt vant til mer eller mindre rovdyrfriske beite- og jaktområder (Wabakken et al. 2001; Wabakken et al. 2013). Når ulven kommer tilbake, frykter og opplever deler av lokalbefolkningen ulike sider ved ulvens predasjonsatferd. Sauenæringen kan lide direkte økonomiske tap. Jegere og grunneiere frykter for elgjakta som har blitt en viktig årlig økonomisk faktor i et mangfoldig skogbruk (Nilsen et al. 2005; Storaas et al. 2008; Jonzén et al. 2013). Dessuten oppfattes ulven som en trussel for jakthunder med til dels dødelige angrep under løshundjakt (Kojola et al. 2004; Karlsson & Sjöström 2007).

Behov for kunnskap om ulvenes predasjon i Skandinavia

De fleste studiene som omhandler ulvenes predasjon kommer fra Nord-Amerika. Kort oppsummert har disse vist at drapsraten til nord-amerikanske ulver varierer mye mellom studieområder med ulik elgtetthet, tilgang til alternative byttedyrarter, ulveflokkstørrelse og klimatiske forhold (Messier 1994; Schmidt & Mech 1997; Peterson et al. 1998; Sand et al. 2006; Metz et al. 2011).

Men spørsmålet var om forskningsresultatene fra Nord-Amerika er overførbare til skandinaviske forhold. Tidlig ble det klart for oss at her var det tydelige forskjeller. Det er mye som skiller de to kontinentene, både når det gjelder klima, produktivitet, tilgjengelighet av ulike byttearter, og ikke minst i forvaltningen av rovvilt, hjortevilt og skogbruk. Bestandsskogbruket er en av de viktigste årsakene til at elgtettheter i Skandinavia har nådd rekordhøyder, noe som også har ført til elgjaktens økonomiske eventyr. Og gjennom rettet avskyting er det mennesket som i all hovedsak regulerer elgbestandene her til lands (Gervasi et al. 2012). Vi skyter årlig 25-30% av elgbestanden (Solberg et al. 2006) og justerer den kjønns- og aldersspesifikke kvoten etter den lokale eller regionale elgstammens størrelse og *demografi*. Denne høstingsmodellen har ført til en høyproduktiv og svært tett elgbestand i Skandinavia, med skjev kjønns- og aldersfordeling, unikt innen elgens sirkumpolare utbredelsesområde.

Dette var bakgrunnen for at predasjon var et av de sentrale spørsmålene da det skandinaviske ulveforskningsprosjektet SKANDULV ble startet på slutten av 1990-tallet. SKANDULV er et svensk-norsk samarbeid av forskere fra Sveriges Lantbruksuniversitet (SLU), Norsk Institutt for Naturforskning (NINA) og Høgskolen i Hedmark, Evenstad (Wabakken 1999; Sand et al. 2000). Ett mål for denne forskningen har vært å skaffe kunnskap om skandinaviske ulvers byttedyrvalg (art, kjønn og alder), drapsrater og predasjonsrater. Resultatene vil kunne brukes av forvaltere og jaktrettsinnehavere i elgforvaltningen. Forhåpentligvis vil slik ny kunnskap skape en felles forståelse for biologiske fakta for allmennheten generelt og for dem som bor der ulv har tilhold spesielt.

BRUK AV GPS TIL Å STUDERE ULVENES PREDASJONSATFERD

Det finnes hovedsakelig to innfallsvinkler til predasjonsstudier (Nilsen et al. 2012): Enten studerer man byttedyrpopulasjonen og registrerer individenes overlevelse og atferd i områder eller tidsperioder med og uten rovdyr, eller så følger man rovdirene i detalj kontinuerlig over lengre tidsperioder. Vi har gjort begge deler på Evenstad. Byttedyrstudiene finnes det mer informasjon om i andre publikasjoner (Nilsen et al. 2005;

Gundersen et al. 2008; Storaas et al. 2008). Her skal vi gjøre rede for SKANDULVS intensive og detaljerte studier av ulven.

Intensive feltstudier av ulv

De første rovdyrstudiene har i all hovedsak vært basert på diettanalyser av mageinnhold eller ekskrementer. Slike studier kan gi noe innsikt, men er ikke egnet til å beregne drapsrater eller omfanget av rovdyrenes uttak av en byttedyrbestand (Nilsen et al. 2012). Derimot kan individuelle ulver følges lengre strekninger ved snøsporing og kadavre etter ulvenes måltider kan oppdages. Men snøsporing er væravhengig, kartlegger bare bruddstykker av ulvenes liv og er oftest svært ressurskrevende med massiv feltinnsats. Da radiotelemetri ble introdusert som metode på 1960-tallet, ved å feste VHF-halsbånd på rovdyret og deretter gjentatte ganger lokalisere det ved krysspeiling, ble det satt i gang mange predasjonsstudier på ulv i Nord-Amerika. Dyrene ble i all hovedsak peilet fra fly, og drept klauvvilt ble kartlagt fra lufta ved ulvenes oppholdssteder (Sand et al. 2005; Merrill et al. 2010).

Da vi startet våre studier av ulvepredasjon, var satellittbasert GPS-teknologi det nyeste hjelpemiddelet i viltforskningen. På Evenstad ble de første elgene merket med GPS-halsbånd i 1999 og med svært gode erfaringer som resultat (Zimmermann et al. 2001). GPS-halsbånd til viltforskning er dyre i innkjøp, men gir svært presise posisjoner. Dessuten skjer satellittbasert GPS-posisjonering kontinuerlig, uavhengig av vær eller tid på døgnet. Feltinnsats for lokalisering av dyret er heller ikke nødvendig. Posisjonene blir lagret på et minnekort i halsbåndet. Ved de eldste GPS-modellene ble dataene tilgjengelig etter at man fikk halsbåndet tilbake ved gjenfangst og bedøvelse, eller hvis dyret ble skutt under jakt. Etter hvert ble det utviklet en utløsermekanisme som gjorde at halsbåndet falt av på fastsatt tid eller ved tilsendt radiosignal. Da vi merket de første elgene og ulvene, brukte vi en ny generasjon GPS-halsbånd som sendte GPS-dataene underveis som VHF-kodete signaler, slik at vi kunne laste ned posisjonene mens halsbåndet fortsatt satt på dyret uten å forstyrre det (Zimmermann et al. 2001). Dagens GPS-halsbånd sender dataene som kodete SMS-meldinger direkte til PC-ene på våre kontorer.

Denne muligheten til å få vite hvor ulvene til enhver tid befant seg var avgjørende for design av våre detaljerte drapsrate-studier: Vi programmerte GPS-ene til de merkete ulvene til å ta en posisjon hver halve eller hele time kontinuerlig over en tidsperiode på 3 – 19 uker. Dataene ble hver uke plottet på digitale kart. Punktssvermer av to eller flere posisjoner viste områder der ulvene hadde tilhold over en eller flere timer og som enten indikerte en liggeplass eller et kadaver. Punktssvermene ble oppsøkt i felt for nærmere undersøkelse gjennomsnittlig åtte dager etter at ulvene var der sist. Med denne tidsforsinkelsen unngikk vi å skremme ulvene og dermed påvirke våre forskningsresultater. Samtidig klarte vi å finne de aller fleste byttedyrene i den definerte, avgrensede tidsperioden. Vi kunne dermed konstatere dødsårsak, kjønn og alder til byttedyrene med hjelp av ferske spor og vurdering av bein- og skinnrester. Prøver fra ulvedrepte byttedyr ble også innsamlet for analyser av *kompensatoriske effekter* av ulvenes predasjon (Sand et al. 2012b)

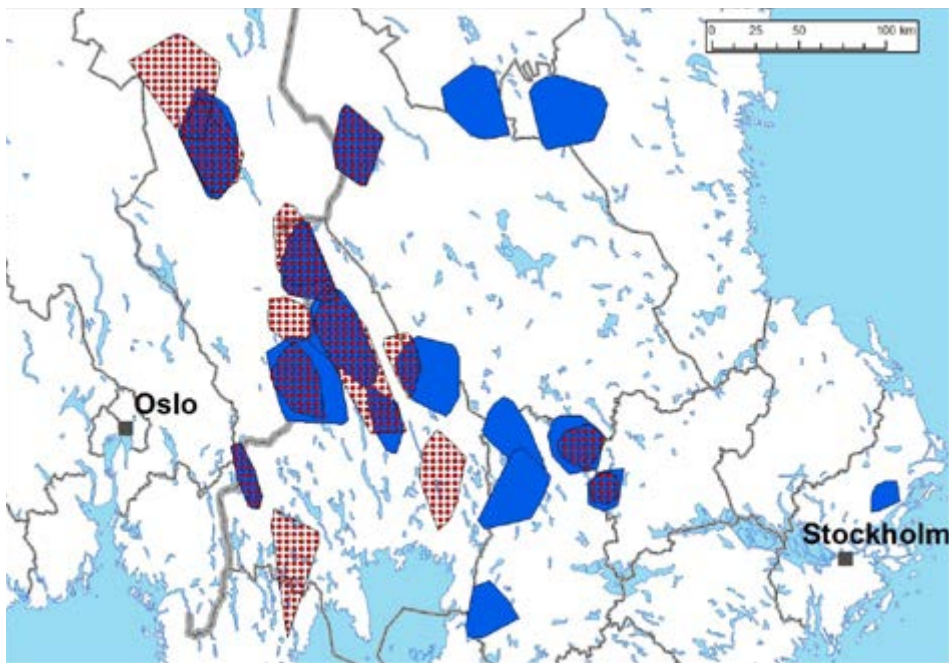


Figur 1: Gråfjellshannen var den første ulven i verden som ble utstyrt med GPS-halsbånd med nedlastingsfunksjon. Den ble GPS-merket første gang 12. februar 2001, få kilometer sørøst for Evenstad. Foto: SKANDULV

Hannen i det tidligere Gråfjellsreviret var den første ulven i verden som ble utstyrt med et GPS-halsbånd med nedlastingsfunksjon (Figur 1), og vi var de første til å utvikle og anvende denne GPS-baserte metoden i predasjonsforskning (Zimmermann et al. 2001; Sand et al. 2005; Merrill et al. 2010). De første årene jobbet vi mye med design for å finne det optimale posisjoneringsintervallet for å kunne oppdage flest mulig kadavre, men samtidig bruke minst mulig batteri for å øke GPS-halsbåndets varighet (Sand et al. 2005). Sporsnøen ble brukt til å teste metodens pålitelighet og innledningsvis besøkte vi ikke bare punktsvermene, men også en stor andel enkeltposisjoner. Vi testet om det ut fra plottmønsteret av ulvenes posisjoner var mulig å redusere feltinnsatsen ved å skille mellom punktsverm fra ulvedrepte byttedyr og liggeplasser, men vi fant ingen entydige forskjeller (Zimmermann et al. 2007). Basert på våre GPS-data simulerte vi også den nord-amerikanske flypeilingsmetoden, en veletablert metode som var brukt i Nord-Amerika i mer enn 30 år da vi startet våre predasjonsstudier i Skandinavia. Vi fant at maksimalt 40 % av alle GPS-påviste kadavre ville ha blitt oppdaget hvis vi hadde basert våre studier på den amerikanske metodikken med observasjoner av radiomerkede ulver og deres kadavre fra fly (Sand et al. 2005). Hovedårsaken var at våre ulver ikke oppholdt seg særlig lenge ved sine drepte byttedyr på dagtid, den tiden på døgnet da det er mulig å observere fra fly.

Med andre ord hadde skandinaviske ulvers uttak av klauvvilt blitt kraftig undervurdert dersom vi ukritisk hadde anvendt nord-amerikanske forskningsresultater eller brukt veletablert nord-amerikansk metodikk i våre studier av ulvepredasjon.

Da vi til slutt hadde utviklet en godt fungerende metodikk for drapsratestudier om vinteren, tilpasset vi metoden også til predasjonsstudier sommerstid. Igjen var SKANDULV først ute i verden med sommerpredasjonsstudier på ulv basert på GPS-teknologi (Sand et al. 2008). Siden 2001 har vi i Skandinavia gjennomført 38 predasjonsstudier på denne måten; 23 om vinteren og 15 om sommeren (Figur 2).



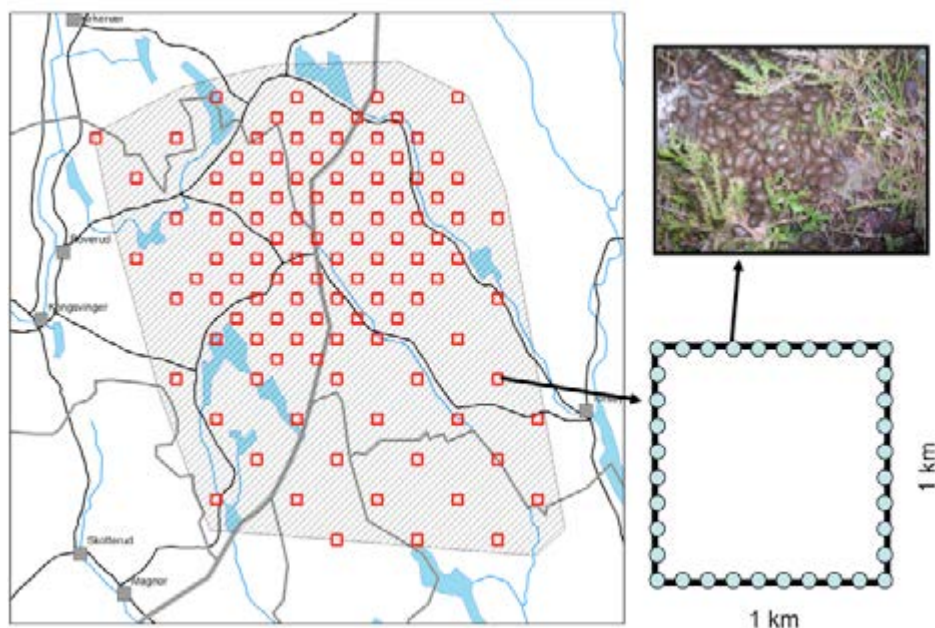
Figur 2: Ulverevir der vi har gjennomført predasjonsstudier i årene 2001-2012. Dette gjelder 23 predasjonsstudier om vinteren (ulverevir i blått) og 15 om sommeren (ulverevir med røde prikker). I noen av revirene gjennomførte vi flere studier i påfølgende år. Grensen mellom Norge og Sverige er indikert med den brede linjen i grått.

Fra drapsrate til predasjonsrate

Drapsraten alene gir oss ikke noe informasjon om hva predasjonen betyr for aktuell byttedyrbestand eller hva rovdyreets predasjon betyr for jegere som konkurrerer om det samme klauvviltet. For å få svar på dette måtte vi beregne predasjonsraten, andelen av byttedyrbestanden som ble drept av ulv. Derfor måtte vi i hvert enkelt ulverevir med GPS-baserte studier av ulvepredasjon også skaffe oss et mål på hvor mange byttedyr som var tilgjengelig i ulvereviret. Da brukte vi møkktellingsmetoden, som er basert på at hjortevilt etterlater seg et visst antall møkkhauger per døgn (Neff 1968; Rønnegård et al. 2008). Hvor ofte de skiter, varierer med klauvviltart, sesong og maten de spiser, men ligger på gjennomsnittlig 14 hauger per døgn per elg vinterstid (Rønnegård et al. 2008). Ved å telle antall møkkhauger per areal etterlatt i vintermånedene kan vi beregne tettheten og dermed antallet hjortevilt i ulverevir. Det vil i praksis bety å telle

møkkhauger fra oppå lauvfallet om høsten til startdato for møkktelling umiddelbart etter snøsmelting om våren.

Om våren la vi ut kvadratiske takseringslinjer på 4 km utover ulverevir der vi samme vinter hadde gjennomført drapsratestudier av GPS-merket ulv (Figur 3). Med 100 meters mellomrom inneholdt hver takseringslinje 40 prøveflater på 100 m² der elgens og hjortens og en indre prøveflate på 10 m² der også rådyrets vintermøkkhauger ble talt opp. Dette var et omfattende og kostnadskrevenende arbeid der vi besøkte 1 560 - 4 172 prøveflater per revir. For hvert revir kunne vi deretter lage kart som viste gjennomsnittlig fordeling og tetthet av hjortevilt i vinterhalvåret. Dermed lå veien åpen for å beregne predasjonsrater basert på drapsrater og antall hjortevilt i de enkelte revirene. Med andre ord kunne det nå beregnes ikke bare hvor mange klauvvilt ulvene drepte, men enda viktigere hvor stor andel av hjorteviltbestanden som vinterstid ble drept av ulv.



Figur 3: Møkktellingsmetoden er brukt til å beregne elgtetthet og antall elger i de enkelte ulverevir der GPS-baserte predasjonsstudier er gjennomført. Transektlinjer langs kantene av kvadratkilometer-ruter (røde firkant) ble lagt ut over hele ulvereviret. For hver 100 m talte vi opp antall møkkhauger fra elg og hjort på 100 m² prøveflater, og på 10 m² for rådyr. Karteksemplet her er fra Gräsmarksreviret i 2007 der vi undersøkte 3848 prøveflater på totalt 108 takseringslinjer à 4 km.

ULV SOM PREDATOR PÅ KLAUVVILT I SKANDINAVIA – NY KUNNSKAP SÅ LANGT

Elg er ulvens hovedføde

Av de 403 byttedyrene funnet i løpet av vinterpredasjonsstudiene, var det 279 elger (69 %), 96 rådyr (24 %), 9 skogsfugl (*Tetraoind ssp*) (2 %), 8 bevere (*Castor fiber*), 4 harer (*Lepus timidus*), 3 rødrev (*Vulpes vulpes*), ett ekorn (*Sciurus vulgaris*) og en ubestemt fugl, samt to ungvulver som ikke tilhørte flokken som trolig drepte dem (Zimmermann 2014). I noen ulverevir lenger sør i Sverige stod rådyret for en betydelig andel av byttedyrene, men omregnet til *biomasse*, var det fortsatt elg som dominerte menyen i alle revir. Sommerstid drepte ulvene også mest elg, både antallsmessig (74 %) og målt i *biomasse* (96 %). Andre byttedyr sommerstid var rådyr, bever, grevling (*Meles meles*), hare (*Lepus timidus*), skogsfugl, and (*Anas spp*), trane (*Grus grus*) og en storfekalv (Sand et al. 2008). Dette gjaldt sommermenyen til stasjonære, GPS-merkede ulver. Sau på utmarksbeite inngår også i sommerdietten til enkelte ulver, særlig enslige ulver på vandring.

Ulven foretrekker de yngste og eldste i elgbestanden

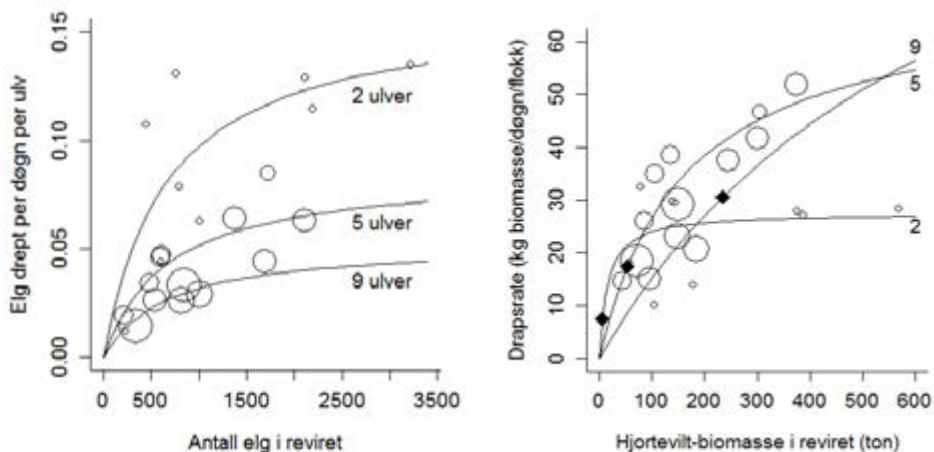
Vinterstid utgjorde andelen kalver 73 %, ungdom 12 %, og voksne dyr 15 % av de ulvedrepte elgene (Zimmermann 2014). Om sommeren utgjorde nyfødte kalver 90 % av alle ulvedrepte elger (Sand et al. 2008). Da kalver i en gjennomsnittlig elgbestand i Skandinavia utgjør ca. 29 % (Solberg et al. 2006), viste dette at ulvene hadde en tydelig preferanse for de yngste dyrene. I tillegg drepte ulvene en større andel av de eldste dyrene (> 10 år) enn forventet ut ifra andelen av gamle dyr i elgbestanden (Sand et al. 2010).

Det kan med andre ord se ut til at ulvene velger de elgene som er dårligst til å forsvare seg. Dessuten har forskningen vår også vist at ulvene fortrinnsvis tar elgkalver i dårlig kondisjon. Noen av dem er i så dårlig hold at de selv uten ulv ville ha strøket med (Sand et al. 2012b). Samtidig bidrar kalver og de eldste dyrene ikke direkte til produktiviteten i en elgbestand. Dermed blir konsekvensene av ulvenes uttak mindre enn om ulvene i større grad hadde drept reproduktive dyr.

Ulveparet jakter for hele flokken

Ulvenes drapsrate om vinteren lå på gjennomsnittlig 0,25 elger per døgn per flokk og varierte fra 0,10 - 0,40 elger drept i de ulike revirene (Sand et al. 2012a). Denne variasjonen kan til dels tilskrives andelen kalv i elgbestanden (Sand et al. 2012a), tettheten av elg i reviret og flokkstørrelsen (Zimmermann et al. 2014b). Hvis drapsraten per ulv stiger med stigende byttedyrtetthet og samtidig synker med økende flokkstørrelse, kalles dette en predator-avhengig funksjonell respons (Figur 4a). Den samme responstypen har blitt observert for ulv i tre nordamerikanske studier (Jost et al. 2005; Becker et al. 2008; Hebblewhite 2013). Den negative sammenhengen mellom drapsraten og flokkstørrelsen kan delvis forklares med at det hovedsakelig er de voksne ulvene som legger ned større byttedyr. Vi klarte ikke å konstatere at noen av de seks valpene som vi fulgte opp med GPS om vinteren hadde drept elg eller rådyr (Zimmermann et al. 2014b). Valpene bidrar altså ikke vesentlig til drapsraten, men forsyner seg av de byttedyrene som de voksne har drept (Figur 5). De voksne må ha potensiale til å legge ned mange nok byttedyr for en stor flokk med valper, og det ser ut som om ulvepar opprettholder en høy drapsrate hvis det finnes nok byttedyr tilgjengelig, nesten uavhengig av om de har valper eller ikke (Figur 4).

Klarte ulvene å dekke sine daglige energibehov? Ut ifra publiserte verdier (Peterson & Ciucci 2003) kombinert med våre gjennomsnittsvæker for voksne ulver og valper estimerte vi det daglige energibehovet til 75 kg for et ulvepar, 17,4 kg for en flokk på fem og 30,6 kg for en flokk på ni ulver (svarte prikker i Figur 4b). Seks av 22 flokker lå under dette minimumsbehovet: de fire største flokkene (> 6 ulver), og to mindre flokker med lav byttedyrtilgang. Små flokker og flokker med høy byttedyrtilgang derimot la ned betydelig mer bytte enn nødvendig for å dekke sitt energibehov (Figur 4b). Mange av disse kadavrene ble ikke fullstendig spist av ulv, og restene kom til nytte for ulike arter åtseletere (Wikenros et al. 2013). Den negative sammenhengen mellom drapsrate (biomasse/døgn/ulv) og flokkstørrelse gjenspeiler seg også i vintervektene til de 58 valpene som ble merket i regi av SKANDULV: jo flere søsken valpene hadde, desto lavere var deres vekt (Zimmermann et al. 2014b).



Figur 4: Drapsrate uttrykt som antall elg drept per døgn per ulv (a) og hjorteviltbiomasse drept per døgn per flokk (b) om vinteren i skandinaviske ulverevir. Størrelsen på punktene varierer med flokkstørrelse; de minste punktene er data fra ulvepar, de største fra flokker med 2 voksne og 7 valper. Drapsraten er ikke bare påvirket av antall elg eller hjorteviltbiomasse i reviret, men også av flokkstørrelsen, som vist med de tre linjene i begge figurene. De svarte prikkene i figur b) indikerer hvor mye biomasse en flokk skal spise for å opprettholde det daglige energibehovet.



Figur 5: I flere revir ble ulvedrepte elgkadavre overvåket med viltkamera for å finne ut mer om hvor mye ulvene utnytter byttedyrene sine, og hvilke andre arter som benytter seg av matfattet (Wikenros 2011; Wikenros *et al.* 2013). Ulvene på bildet er dyr fra Julussaflokken i april 2014.

Om sommeren var drapsratene med gjennomsnittlig 0,58 elg per døgn omtrent dobbelt så høyt som om vinteren (Sand et al. 2008). Dette skyldes i all hovedsak at de nyfødte kalvene veier lite først på sommeren, og vi så at drapsraten avtok med økende kalvevekt utover sesongen. Sju av 10 undersøkte ulvflokker la ned mer bytte enn nødvendig for å kunne dekke sitt daglige energibehov (Sand et al. 2008).

Sammenlignet med tilsvarende ulv-elg studier i Nord-Amerika, var drapsratene gjennomgående høyere i Skandinavia. Det finnes mange alternative forklaringer på dette (Boks 2). Sammen med nord-amerikanske viltforskere har vi sammenlignet vinterdrapsratene for ulv i Skandinavia med Isle Royale, en skogkledd øy i Great Lakes (USA) med mer enn 50 års sammenhengende studier av et økosystem med skog, elg og ulv (Sand et al. 2012a). Drapsratene (elg/døgn/ulv) i Skandinavia var tre ganger høyere enn på Isle Royale. Elgtetthetene og elgenes kroppsstørrelse er nokså like i Skandinavia og på Isle Royale, men de skandinaviske ulvene er litt større, opptrer i mindre flokker og bruker større revir (Mattisson et al. 2013). Dermed har de betydelig mer elg tilgjengelig per ulv (Eriksen et al. 2009). På grunn av mangeårig satsing på rettet avskyting i elgforvaltningen er det også en høyere andel kalver i den skandinaviske elgpopulasjonen, noe som forklarer mye av den høyere drapsraten i Skandinavia (Sand et al. 2012a).

Boks 2: Hvorfor fant vi høyere drapsrater på elg for ulv i Skandinavia sammenlignet med i Nord-Amerika? Vi har listet opp noen hypoteser her:

- Elgtettheten i Skandinavia er høyere enn i de fleste studieområdene i Nord-Amerika. Det kan tenkes at høyere byttetettheter reduserer ulvenes søketid under jakten som da fører til en funksjonell respons.
- I deler av Nord-Amerika er flere alternative byttearter tilgjengelig enn i Skandinavia, for eksempel wapitihjort (*Cervus elaphus*) eller hvithalehjorte (*Odocoileus virginianus*). Det er vist at ulver foretrekker disse mindre artene framfor elg hvis disse er tilgjengelige (Potvin, Jolicoeur & Huot 1988; Dale, Adams & Bowyer 1995). De er mindre farlige for ulv.
- Elg i Skandinavia er noe mindre enn i Nord-Amerika. Slik er det i noen områder, men hvis man regner om til biomasse, så vil ikke dette forklare hele forskjellen i drapsrate.
- Andelen kalver blant ulvedrepte elger er høyere i Skandinavia, noe som betyr mindre biomasse per elg og derfor en høyere drapsrate.

- Skandinaviske elger lever i et sterkere menneskepreget landskap med mange skogsbilveier og friluftaktivitet, sammenlignet med mer øde skogsområder i Nord-Amerika. Det kan medføre at skandinaviske ulver blir mer forstyrret ved byttet og derfor ikke utnytter alle kadavrene fullt ut (Zimmermann et al. 2014a).
- Der ulv nå yngler i Skandinavia, var den i en periode utryddet og er nå i etableringsfasen. Både tettheten av ulv og ulverevir er fortsatt forholdsvis lav. Muligens bruker ulvepar i etableringsfasen mye tid til å patruljere revirgrensene og tar seg derfor ikke tid til å nyttegjøre seg hele byttet.
- Skandinaviske elger har vist seg å være naïve. De er ikke vant til ulv lenger, eller dyr som forsvarer seg ble seleksjonert vekk gjennom mangeårig jakt med løshund. (Sand et al. 2006) viste at skandinaviske ulver hadde ca. tre ganger høyere jaktsuksess enn ulv i tilsvarende studier i Nord-Amerika, og langt færre elger forsøkte å forsvare seg ved ulveangrep i Skandinavia enn i Nord-Amerika (Wikenros et al. 2009). Naturlig forsvarsatferd mot ulv synes redusert for skandinavisk elg.
- Ulik feltmetodikk kan også være noe av forklaringen. Med den GPS-baserte metoden som vi har utviklet og brukt i Skandinavia, har vi større sjanse til å påvise ulvenes byttedyr sammenlignet med nord-amerikanske studier basert på flypeiling.

Basert på drapsratene fra vinter- og sommerstudiene har vi så langt konkludert med at en ulveflokk i Skandinavia gjennomsnittlig tar 120 elger (mellom 100 - 144 elger) per år (Zimmermann 2014). Disse tallene stemmer godt med estimater fra predasjonsstudier utført ved å sammenligne overlevelse hos elg i områder eller tider med og uten ulv (Solberg et al. 2003; Pedersen et al. 2005; Storaas et al. 2008).

Ulvens påvirkning på elgbestanden avhenger av elgtettheten og ulverevirets størrelse

Vintertettheten av elg i de ulike revirene var i snitt 1,4 elg per km², med en variasjon mellom revirene på 0,8 og 3,4 elg per km² (Sand et al. 2012a). Det var store lokale forskjeller: I de nordlige revirene (Figur 2) var det en mer klumpvis fordeling av elg i vinterbeiteområdene på grunn av årlig lokalt elgtrekk, mens elg lengre sør er mer stasjonære og mer jevnt utbredt i revirene.

Basert på drapsratene presentert i Figur 4 kunne vi estimere at ulvene fjernet mellom 1,5 % og 8,5 % av alle elgene som oppholdt seg i de

enkelte revirene i løpet av seks vinter måneder (Zimmermann 2014). Predasjonsraten var høyest i revir med lav tilgang til elg, fordi elgtettheten var lav og/eller fordi ulvereviret var lite. I revir med mer enn 1000 elger lå derimot predasjonsratene på under 4%. Hvis man legger til sommerpredasjonsstudiene, vil den årlige predasjonsraten i et revir med 1000 elger ligge på rundt 10-14%. Disse tallene er bare en del av bildet. Predasjon har også sekundære effekter. Antall kalver født per ku kan øke i områder med høy kalvedødelighet, og på den måten kan det tenkes en viss kompensasjon (Wam & Hjeljord 2003), noe som er vist for bjørnens predasjon av elg i Skandinavia (Swenson et al. 2007). Predasjon kan også føre til atferdsforandringer hos byttedyrene, slik at de for eksempel unngår områder eller tider der risikoen for å bli drept er høy (Muhly et al. 2010; Eriksen et al. 2011). Dette kan igjen tenkes å påvirke omfanget og utbredelsen av beiteskader i skog og på innmark. En analyse av alle stedene hvor elg og rådyr ble drept av GPS-merket ulv om vinteren, viste at åpne områder og hogstflater var høy-risiko habitat for elg, men lav-risiko for rådyr (Gervasi et al. 2013). Likevel synes elgens habitatsvalg bare i liten grad å være påvirket av ulvens tilstedeværelse, som vist i en studie av GPS-merket elg innen- og utenfor et ulverevir (Nicholson et al. 2014). Muligens har det høye jakttrykket på elg en sterkere effekt på elgens atferd enn ulvens predasjon.

Effekter av ulv for elgjakten

Rovdyr-byttedyr-modeller viser at rovdyr kan regulere en byttedyrbestand ved lave tettheter. Hvis byttedyrpopulasjonen har økt til over en viss tetthet, vil rovdyr kun ha en begrensende effekt og byttedyrets mattilgang vil være den viktigste begrensende faktor for tilveksten. Dagens elgforvaltning har som mål å kunne høste maksimalt ved å holde produktiviteten og tettheten høy med hjelp av rettet avskyting, tiltak i skogbruket og lokalt også ved vinterfôring (Milner et al. 2012). I de fleste områdene i Skandinavia er dagens elgtettheter såpass høye at ulvenes uttak vil ligge godt under produksjonen. Men når vi samtidig høster av elgstammen ved

jakt og hvis jaktkvotene ikke justeres tilsvarende, er det fare for at lokale elgbestander vil kunne minke i størrelse (Jonzén et al. 2013). I stor grad basert på våre resultater fra predasjonsforskningen i SKANDULV finnes det flere utredninger om effekter av ulv på elg og økonomiske konsekvenser der det er gitt anbefalinger på hvordan elgjaktkvotene kan justeres i områder med ulv under skandinaviske forhold (Solberg et al. 2003; Wam et al. 2005; Nilsen et al. 2009; Sand et al. 2010; Jonzén et al. 2013). I den siste artikkelen har forfatterne utviklet en populasjonsmodell som et verktøy for rettighetshavere (<http://www.algforvaltning.se/moosemodel/>), der man kan predikere elgpopulasjonens vekst og avkastning avhengig av jaktområdets størrelse, elgtetthet, predasjonstrykket fra bjørn og ulv, og ønsket kvote på kalver, okser og kyr. Ved å skyte en høyere okseandel av dyr eldre enn ett år og samtidig opprettholde en høy kalvekvote vil elgtettheten kunne opprettholdes på et nivå der konkurransen fra ulv og bjørn vil ha mindre innflytelse på avkastningen (Jonzén et al. 2013).

Ulven i forhold til andre store rovdyr i Skandinavia

Ulv kan tenkes å opptre som predator eller som konkurrent ovenfor andre medlemmer i gildet av store rovdyr. Ulven kan også være positiv for de andre artene ved å legge ned byttedyr som da kan nyttes av bjørn og jerv (*Gulo gulo*) som gjerne forsyner seg av åtsel. Våre ulvedata inngikk i en studie som sammenlignet habitatsbruken til de fire store rovdyrartene i skandinavisk fauna (May et al. 2008). Det viste seg at alle artene hadde spesielle habitatspreferanser. Jerven skilte seg mest ut fra de andre, med utstrakt bruk av fjellområder, mens ulv, bjørn og gaupe (*Lynx lynx*) som oftest brukte lavereliggende, kuperte og skogkledde områder. Til tross for at ulvebestanden har etablert seg i deler av Skandinavia der gaupa hadde tilhold fra før, ser det ikke ut til at ulvens bestandsutvikling og lokalutbredelse har hatt effekter av betydning for gaupas områdebruk, overlevelse og reproduksjon (Wikenros et al. 2010).

Våre predasjonsdata er også brukt til å sammenligne effekten de fire store rovdyrene, rødreven og mennesket har på rådyr og elg (Gervasi et al. 2012). Det ser ut til at ulv, bjørn og rødrev i mindre grad enn gaupa

påvirker byttedyrets populasjonsvekst. Hovedårsaken er trolig at gaupa som smygjeger legger ned en stor andel voksne, reproduktive dyr, mens de sistnevnte foretrekker å legge ned kalver.

REFERANSER

- Becker, M.S., Garrott, R.A., White, P.J., Jaffe, R., Borkowski, J.J., Gower, C.N. & Bergman, E.J. (2008) Wolf kill rates: Predictably variable? *The ecology of large mammals in central Yellowstone: Sixteen years of integrated field studies* (eds R.A. Garrott, P.J. White & F.G.R. Watson), pp. 339-369. Elsevier, San Diego, CA.
- Dale, B.W., Adams, L.G. & Bowyer, R.T. (1995) Winter wolf predation in a multiple ungulate prey system, Gates of the Arctic National Park, Alaska. *Ecology and conservation of wolves in a changing world*. (eds L.N. Carbyn, S.H. Fritts & D.R. Seip), pp. 223-230. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Alberta.
- Eriksen, A., Wabakken, P., Zimmermann, B., Andreassen, H.P., Arnemo, J.M., Gundersen, H., Liberg, O., Linnell, J., Milner, J.M., Pedersen, H.C., Sand, H., Solberg, E.J. & Storaas, T. (2011) Activity patterns of predator and prey: a simultaneous study of GPS-collared wolves and moose. *Animal Behaviour*, 81, 423-431.
- Eriksen, A., Wabakken, P., Zimmermann, B., Andreassen, H.P., Arnemo, J.M., Gundersen, H., Milner, J.M., Liberg, O., Linnell, J., Pedersen, H.C., Sand, H., Solberg, E.J. & Storaas, T. (2009) Encounter frequencies between GPS-collared wolves (*Canis lupus*) and moose (*Alces alces*) in a Scandinavian wolf territory. *Ecological Research*, 24, 547-557.
- Gervasi, V., Nilsen, E.B., Sand, H., Panzacchi, M., Rauset, G.R., Pedersen, H.C., Kindberg, J., Wabakken, P., Zimmermann, B. & Odden, J. (2012) Predicting the potential demographic impact of predators on their prey: a comparative analysis of two carnivore–ungulate systems in Scandinavia. *Journal of Animal Ecology*, 81, 443-454.

- Gervasi, V., Sand, H., Zimmermann, B., Mattisson, J., Wabakken, P. & Linnell, J.D.C. (2013) Decomposing risk: landscape structure and wolf behavior generate different predation patterns in two sympatric ungulates. *Ecological Applications*, 23, 1722-1734.
- Gundersen, H., Solberg, E.J., Wabakken, P., Storaas, T., Zimmermann, B. & Andreassen, H.P. (2008) Three approaches to estimate wolf *Canis lupus* predation rates on moose *Alces alces* populations. *European Journal of Wildlife Research*, 54, 335-346.
- Hebblewhite, M. (2013) Consequences of ratio-dependent predation by wolves for elk population dynamics. *Population Ecology*, 55, 511-522.
- Jonzén, N., Sand, H., Wabakken, P., Swenson, J.E., Kindberg, J., Liberg, O. & Chapron, G. (2013) Sharing the bounty—Adjusting harvest to predator return in the Scandinavian human–wolf–bear–moose system. *Ecological Modelling*, 265, 140-148.
- Jost, C., Devulder, G., Vucetich, J.A., Peterson, R.O. & Arditi, R. (2005) The wolves of Isle Royale display scale-invariant satiation and ratio-dependent predation on moose. *Journal of Animal Ecology*, 74, 809-816.
- Karlsson, J. & Sjöström, M. (2007) Human attitudes towards wolves, a matter of distance. *Biological conservation*, 137, 610-616.
- Kojola, I., Ronkainen, S., Hakala, A., Heikkinen, S. & Kokko, S. (2004) Interactions between wolves *Canis lupus* and dogs *C. familiaris* in Finland. *Wildlife Biology*, 10, 101-105.
- Mattisson, J., Sand, H., Wabakken, P., Gervasi, V., Liberg, O., Linnell, J.D., Rauset, G.R. & Pedersen, H.C. (2013) Home range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors. *Oecologia*, 173, 1-13.
- May, R., van Dijk, J., Wabakken, P., Swenson, J.E., Linnell, J.D.C., Zimmermann, B., Odden, J., Pedersen, H.C., Andersen, R. & Landa, A. (2008) Habitat differentiation within the large-carnivore community of Norway's multiple-use landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1382-1391.

- Merrill, E., Sand, H., Zimmermann, B., McPhee, H., Webb, N., Hebblewhite, M., Wabakken, P. & Frair, J.L. (2010) Building a mechanistic understanding of predation with GPS-based movement data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 365, 2279-2288.
- Messier, F. (1994) Ungulate population models with predation: A case study with the North American moose. *Ecology*, 75, 478- 488.
- Metz, M.C., Vucetich, J.A., Smith, D.W., Stahler, D.R. & Peterson, R.O. (2011) Effect of sociality and season on gray wolf (*Canis lupus*) foraging behavior: implications for estimating summer kill rate. *PloS one*, 6, e17332.
- Milner, J.M., Storaas, T., Van Beest, F. & Lien, G. (2012) Sluttrapport for elgføringsprosjektet. *Høgskolen i Hedmark. Oppdragsrapport*, 52.
- Muhly, T.B., Alexander, M., Boyce, M.S., Creasey, R., Hebblewhite, M., Paton, D., Pitt, J.A. & Musiani, M. (2010) Differential risk effects of wolves on wild versus domestic prey have consequences for conservation. *Oikos*, 119, 1243-1254.
- Neff, D.J. (1968) The pellet-group count technique for big game trend, census, and distribution: A review. *Journal of Wildlife Management*, 32, 597-614.
- Nicholson, K., Milleret, C., Månsson, J. & Sand, H. (2014) Testing the risk of predation hypothesis: the influence of recolonizing wolves on habitat use by moose. *Oecologia*, 176, 69-80.
- Nilsen, E.B., Christianson, D., Gaillard, J.-M., Halley, D., Linnell, J.D.C., Odden, M., Panzacchi, M., Toigo, C. & Zimmermann, B. (2012) Describing food habits and predation: field methods and statistical considerations. *Carnivore ecology and conservation: A handbook of techniques* (eds L. Boitani & R.A. Powell), pp. 256-272. Oxford University Press, Oxford.

- Nilsen, E.B., Pettersen, T., Gundersen, H., Milner, J.M., Mysterud, A., Solberg, E.J., Andreassen, H.P. & Stenseth, N.C. (2005) Moose harvesting strategies in the presence of wolves. *Journal of Applied Ecology*, 42, 389-399.
- Nilsen, E.B., Skonhoft, A., Mysterud, A., Milner, J.M., Solberg, E.J., Andreassen, H.P. & Stenseth, N.C. (2009) The role of ecological and economic factors in the management of a spatially structured moose *Alces alces* population. *Wildlife Biology*, 15, 10-23.
- Pedersen, H., Wabakken, P., Arnemo, J., Brainerd, S., Brøseth, H., Gundersen, H., Hjeljord, O., Liberg, O., Sand, H. & Solberg, E. (2005) Rovvilt og Samfunn (RoSa): Det skandinaviske ulveprosjektet – SKANDULV. Oversikt over gjennomførte aktiviteter i 2000-2004. *NINA Rapport*, pp. 1-78.
- Peterson, R.O. & Ciucci, P. (2003) The wolf as a carnivore. *Wolves: behavior, ecology and conservation* (eds L.D. Mech & L. Boitani), pp. 104-130. The University of Chicago Press, Chicago.
- Peterson, R.O., Thomas, N.J., Thurber, J.M., Vucetich, J.A. & Waite, T.A. (1998) Population limitation and the wolves of Isle Royal. *Journal of Mammalogy*, 79, 828-841.
- Potvin, F., Jolicoeur, H. & Huot, J. (1988) Wolf diet and prey selectivity during two periods for deer in Quebec: decline versus expansion. *Canadian Journal of Zoology*, 66, 1274-1279.
- Rönnegård, L., Sand, H., Andrén, H., Månsson, J. & Pehrson, Å. (2008) Evaluation of four methods used to estimate population density of moose *Alces alces*. *Wildlife Biology*, 14, 358-371.
- Sand, H., Liberg, O., Andrén, H. & Ahlqvist, P. (2000) Den skandinaviska vargen er en överlevnadskonstnär. *Fauna & Flora*, 95, 2.
- Sand, H., Liberg, O., Aronson, Å., Forslund, P., Pedersen, H.-C., Wabakken, P., Brainerd, S.M., Bensch, S., Karlsson, J. & Ahlqvist, P. (2010) Den Skandinaviska Vargen - en sammanställning av kunskapsläget från det skandinaviska vargforskningsprojektet SKANDULV 1998 – 2010. *Rapport till Direktoratet for Naturforvaltning i Norge*. Grimsö Forskningstation, SLU.

- Sand, H., Vucetich, J.A., Zimmermann, B., Wabakken, P., Wikenros, C., Pedersen, H.C., Peterson, R.O. & Liberg, O. (2012a) Assessing the influence of prey-predator ratio, prey age structure and packs size on wolf kill rates. *Oikos*, 121, 1454-1463.
- Sand, H., Wabakken, P., Zimmermann, B., Johansson, O., Pedersen, H.C. & Liberg, O. (2008) Summer kill rates and predation pattern in a wolf-moose system: can we rely on winter estimates? *Oecologia*, 156, 53-64.
- Sand, H., Wikenros, C., Ahlqvist, P., Strømseth, T.H. & Wabakken, P. (2012b) Comparing body condition of moose (*Alces alces*) selected by wolves (*Canis lupus*) and human hunters: consequences for the extent of compensatory mortality. *Canadian Journal of Zoology*, 90, 403-412.
- Sand, H., Wikenros, C., Wabakken, P. & Liberg, O. (2006) Effects of hunting group size, snow depth and age on the success of wolves hunting moose. *Animal Behaviour*, 72, 781-789.
- Sand, H., Zimmermann, B., Wabakken, P., Andren, H. & Pedersen, H.C. (2005) Using GPS technology and GIS cluster analyses to estimate kill rates in wolf-ungulate ecosystems. *Wildlife Society Bulletin*, 33, 914-925.
- Schmidt, P.A. & Mech, L.D. (1997) Wolf pack size and food acquisition. *The American Naturalist*, 150, 513-517.
- Solberg, E.J., Rolandsen, C.M., Heim, M., Grøtan, V., Garel, M., Sæther, B.-E., Nilsen, E.B., Austrheim, G. & Herfindal, I. (2006) Elgen i Norge sett med jegerøyne: en analyse av jaktmaterialet fra overvåkningsprogrammet for elg og det samlede sett elg-materialet for perioden 1966-2004. *NINA Rapport*, pp. 1-197. Norsk institutt for naturforskning, Trondheim.
- Solberg, E.J., Sand, H., Linnell, J.D.C., Brainerd, S.M., Andersen, R., Odden, J., Brøseth, H., Swenson, J.E., Strand, O. & Wabakken, P. (2003) Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding: Store rovdyrs innvirkning på hjorteviltet i Norge: Økologiske prosesser og konsekvenser for jaktuttak og jaktutøvelse. *NINA Fagrapport* 63, pp. 1-75. Norsk institutt for naturforskning, Trondheim.

- Storaas, T., Pedersen, S., Andreassen, H.P., Arnemo, J.M., Dötterer, M., Eriksen, A., Frugaard, A., Gundersen, H., Haug, T.A., Milner, J.M., Maartmann, E., Nicolaysen, K., Nilsen, E.B., Rønning, H., Solberg, E.J., Steinset, O.K., Strømseth, T.H., Wabakken, P., Zimmermann, B. & Aalbu, F. (2008) Effekter av ulv på elgbestanden: da ulven kom og forsvant fra Koppangkjølen. *Oppdragsrapport*. Høgskolen i Hedmark, Elverum.
- Swenson, J.E., Dahle, B., Busk, H., Opseth, O., Johansen, T., Söderberg, A., Wallin, K. & Cederlund, G. (2007) Predation on moose calves by European brown bears. *Journal of Wildlife Management*, 71, 1993-1997.
- Wabakken, P. (1999) Ulven i Skandinavia ved tusenårsskiftet. *Brennpunkt Natur* (ed. K. Brox), pp. 919. Tapir Forlag, Trondheim.
- Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O. & Bjärvall, A. (2001) The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978-1998. *Canadian Journal of Zoology*, 79, 710 - 725.
- Wabakken, P., Svensson, L., Kojola, I., Maartmann, E., Strømseth, T.H., Flagstad, Ø., Åkesson, M. & Zetterberg, A. (2013) *Ulv i Skandinavia og Finland: Sluttrapport for bestandsovervåking av ulv vinteren 2012 - 2013*. Høgskolen i Hedmark, Elverum.
- Wam, H.K. & Hjeljord, O. (2003) Wolf predation on moose - a case study using hunter observations. *Alces*, 39, 263-272.
- Wam, H.K., Hofstad, O., Nævdal, E. & Sankhayan, P. (2005) A bio-economic model for optimal harvest of timber and moose. *Forest ecology and management*, 206, 207-219.
- Wikenros, C. (2011) Wolf winter predation on moose and roe deer in relation to pack size. PhD, Swedish Agricultural University.
- Wikenros, C., Liberg, O., Sand, H. & Andren, H. (2010) Competition between recolonizing wolves and resident lynx in Sweden. *Canadian Journal of Zoology*, 88, 271-279.

- Wikenros, C., Sand, H., Ahlqvist, P. & Liberg, O. (2013) Biomass flow and scavengers use of carcasses after re-colonization of an apex predator. *PloS one*, 8, e77373.
- Wikenros, C., Sand, H., Wabakken, P., Liberg, O. & Pedersen, H. (2009) Wolf predation on moose and roe deer: chase distances and outcome of encounters. *Acta Theriologica*, 54, 207-218.
- Zimmermann, B. (2014) Predatory behaviour of wolves in Scandinavia. PhD thesis, Hedmark University College.
- Zimmermann, B., Nelson, L., Wabakken, P., Sand, H. & Liberg, O. (2014a) Behavioral responses of wolves to roads: scale-dependent ambivalence. *Behavioral Ecology*, doi 10.1093/beheco/aru1134.
- Zimmermann, B., Sand, H., Wabakken, P., Liberg, O. & Andreassen, H. (2014b) Predator-dependent functional response in wolves: From food limitation to surplus killing. *Journal of Animal Ecology*, in print.
- Zimmermann, B., Storaas, T., Wabakken, P., Nicolaysen, K., Steinset, O.K., Dötterer, M., Gundersen, H. & Andreassen, H.P. (2001) GPS collars with remote download facilities, for studying the economics of moose hunting and moose-wolf interactions. *Tracking animals with GPS* (eds A.M. Sibbald & L.J. Gordon), pp. 33- 38. The Macaulay land use research institute, Aberdeen.
- Zimmermann, B., Wabakken, P., Sand, H., Pedersen, H.C. & Liberg, O. (2007) Wolf movement patterns: a key to estimation of kill rate? *Journal of Wildlife Management*, 71, 1177-1182.