



**Kristoffer Nordli¹, Barbara Zimmermann¹, Petter Wabakken¹,
Ane Eriksen¹, David Carricondo-Sanchez¹, Erling Maartmann¹,
Håkan Sand², Camilla Wikenros²**

Ulvevalpers flokksamhold og områdebruk i Skandinavia

Utredning om ulv og bosetting del 2

1) Høgskolen i Innlandet, Evenstad, Norge

2) Sveriges Lantbruksuniversitet (SLU), Grimsö forskningsstasjon

Skriftserien 9 - 2018

© Forfatter/ Høgskolen i Innlandet
ISBN trykt versjon: 978-82-8380-069-2
ISBN elektronisk versjon: 978-82-8380-070-8
ISSN trykt/elektronisk versjon: 2535-5678

Trykket utgave

Utgivelsessted: Elverum

© Forfatterne/Høgskolen i Innlandet, 2018

Det må ikke kopieres fra publikasjonen i strid med Åndsverkloven eller i strid med avtaler om kopiering inngått med Kopinor.

Forfatteren er selv ansvarlig for sine konklusjoner. Innholdet gir derfor ikke nødvendigvis uttrykk for Høgskolens syn.

I Høgskolens i Innlandets skriftserie publiseres både internt og eksternt finansierte FoU-arbeider.

Omslagsbilde: Ulvevalper i Juvbergsreviret 2018. Foto: Ane Eriksen

Cover page image: Wolf pups in the Juvberget territory 2018. Photo: Ane Eriksen

Tittel: Ulvevalpers flokksamhold og områdebruk i Skandinavia. Utredning om ulv og bosetting del 2.			
Forfattere: Kristoffer Nordli, Barbara Zimmermann, Petter Wabakken, Ane Eriksen, David Carricondo-Sanchez, Erling Maartmann, Håkan Sand, Camilla Wikenros			
Nummer: 9	År: 2018	Sider: 30	ISBN: 978-82-8380-070-8 ISSN: 2535-5678
Oppdragsgiver: Miljødirektoratet		Oppdragsgivers referanse: M-1197 2018	
Emneord: Atferd, Canis lupus, elg, flokksamhold, GPS, habitatvalg, menneskelig infrastruktur, ulv, utvandring			
Sammendrag: Den grunnleggende enheten i en ulveflokk, også kalt familiegruppe, består av det revirmarkerende paret med en lederhann og en ledertispe samt deres avkom fra siste yngling og/eller tidligere valpekull. Flokkens gruppeatferd og forflyningsmønster i reviret avhenger av ulvenes årssyklus. Observasjoner i Skandinavia fra langtidsserier med GPS data og det nasjonale overvåkningsprogrammet tyder på at samholdet i flokken gradvis går i oppløsning i løpet av vinteren. Ved hjelp av 15 år med datamateriale fordelt på 17 revirår der det fantes parvise GPS posisjoner tatt på samme tidspunkt fra 21 foreldre dyr og 30 valper, har vi undersøkt familiegruppers flokksamhold og valpers utvandringstidspunkt fra januar til begynnelsen av juli. Vi undersøkte flokksamholdet med en regressiv ikke-lineær tidsserieanalyse (GAMM). Flokksamholdet var sterkest i begynnelsen av vinteren, men avtagende over tid, karakterisert med at valpene beveget seg mer og mer for seg selv før de fleste (75%) til slutt hadde utvandret før de var 14 måneder gamle. Gjennomsnittlig avstand mellom kullsøsken og mellom valper og foreldre ble signifikant forskjellig fra null i paringstiden, og forble signifikant til etter fødselstidspunktet til det ny søskenkullet. Variasjonsmålet i flokksamholdet er derimot stort både mellom kullsøsken, men også mellom valper og foreldre. Med andre ord kunne valper gå atskilt fra søsken og foreldre også tidlig på vinteren, dog ikke så ofte eller lenge som senere på vinteren og våren. I de tilfellene da valpene faktisk var adskilt fra foreldrene kunne valpenes habitatvalg karakteriseres som forsiktig, lenger til skogs og lenger unna menneskelig infrastruktur. Våre resultater står i sterk kontrast mot den allmenne oppfatningen om at ulveflokker går sammen til enhver tid. Dette kan ha betydning for bestandsovervåkingen i form av beregning av antall ulv og ynglinger, men også for planlegging og gjennomføring av en etisk og effektiv lisensjakt på Skandinaviske familiegrupper av ulv i fremtiden.			

Title: Sociality and habitat use of wolf pups in Scandinavia. Report on wolf and human settlement part 2.			
Author: Kristoffer Nordli, Barbara Zimmermann, Petter Wabakken, Ane Eriksen, David Carricondo-Sanchez, Erling Maartmann, Håkan Sand, Camilla Wikenros			
Number: 9	Year: 2018	Pages: 30	ISBN: 978-82-8380-070-8 ISSN: 2535-5678
Commissioned by: Miljødirektoratet		Commissioner's reference: M-1197 2018	
Keywords: Behavior, Canis lupus, dispersal, moose, cohesion, GPS, habitat selection, human infrastructure, wolf			
Summary: The basic social unit in wolves consists of the territory-marking pair, and together with their offspring from the contemporary and/or previous litters they form a family group, commonly referred to as the wolf pack. The family group's grouping behavior and movement pattern depends on the wolves' year cycle. Observations in Scandinavia from long-term series of GPS data, and the National Monitoring Program indicates that the overall cohesion of the pack gradually dissolves during the winter. Using 15 years of data distributed over 17 pack years, 21 adult breeding pairs and 30 pups with simultaneous GPS positioning, we investigated wolf pack cohesion and pup dispersal from January to early July. We investigated the cohesion by using a regressive non-linear time series analysis (GAMM) with an added interaction term on time adjusted to appropriate reference levels. The cohesion was strongest in early winter but declining over time, characterized by wolf pups becoming increasingly independent from the rest of their family group, before most pups (75%) eventually disperse in the spring before 14 months of age. The distance between litter siblings and between pups and parents became significantly different from zero during the mating season and remained significant to after the birth of the subsequent litter. Overall the predicted variation in cohesion between siblings and between pups and their parents was large. In other words, pups could be separated from their parents and other siblings already in early winter, though not so often or over shorter time periods than later in winter-spring. In cases when the pups were separated from the parents, the pups' habitat selection could be characterized as elusive, more concealed and further away from human infrastructure. Our results are a strong contrast to the common belief that members of a wolf pack allegedly operate as a strictly synchronized unit. This also may have implications for the annual wolf monitoring program in terms of calculating the number of wolves and reproductions, and for the planning and implementation of an ethical and effective license hunt on Scandinavian wolf family groups in the future.			

Innhold

Forord.....	6
1 Innledning.....	7
1.1 Målsetning	9
2 Materiale og Metoder	10
2.1 Studieområde.....	10
2.2 Merking av ulv.....	11
2.3 Databehandling.....	11
2.4 Beregning av fødselstidspunkt.....	13
2.5 Beregning av flokksamhold.....	13
2.6 Valpers områdebruk i forhold til menneskelig infrastruktur	14
3 Resultater	16
3.1 Fødselstidspunkt og paringstid	16
3.2 Tidspunkt for utvandring	16
3.3 Ulveflokkers sosiale organisering.....	17
3.4 Valpenes avstand til menneskelig infrastruktur.....	20
4 Diskusjon	22
5 Konklusjoner	24
5.1 Generelt for utredningen.....	24
5.2 Spesifikt for denne rapporten.....	25
Referanser	26

Forord

Ulvens tilbakekomst og bestandsøkning i Sørøst-Norge og områdene østover i Sverige har gitt rovviltkonflikten nye dimensjoner. Mens utfordringene med bjørn, jerv og gaupe i hovedsak er knyttet til skader på bufe og tamrein, er ulven i tillegg i søkelyset på grunn av tapte jaktinntekter, ulveangrep på hund og menneskers frykt for deres sikkerhet. I stadig nye områder der ulv etablerer seg har folks oppfatning av ulv som truende for barnas eller deres egen sikkerhet gjennom årene fått mye oppmerksomhet i media, så også i området der Slettås-ulvene har hatt tilhold. Etter at det ikke ble åpnet for lisensfelling i Slettåsreviret, fikk Miljødirektoratet oppdrag om å forvaltningsmerke ulver i Slettås- og Osdalsreviret i januar 2017. Kort tid etter fikk det Skandinaviske ulveforskningsprosjektet SKANDULV to oppdrag, blant annet å gjennomføre intensive feltstudier av Slettåsulvenes atferd og rapportere disse fra en 37-dagers periode i januar-februar 2017 [1]. Deretter bevilget Stortinget i juni 2017 midler til forvaltning og forskning for å tette vesentlige kunnskapshull om ulv. I november samme år fikk SKANDULV ved Høgskolen i Innlandet (Evenstad) og Sveriges Lantbruksuniversitet (Grimso) i oppdrag å utrede skandinaviske ulvers atferd i forhold til menneskelig bosetting generelt og for Slettåsulvene spesielt. SKANDULV har i denne sammenhengen både innhentet nye data og analysert allerede eksisterende forskningsmateriale om ulvers atferd. Resultatene foreligger nå i en serie på ytterligere seks rapporter om ulv og bosetting. Rapportene 1 – 4 tar for seg skandinaviske ulvers atferd overfor menneskelig infrastruktur generelt, mens ulvenes atferd i Slettåsreviret spesielt blir belyst for hele 10-årsperioden 2009-2018 i rapport 5, og deres atferd gjennom et helt år blir analysert mer detaljert for 2017 i rapport 6.

I rapport 1, har vi sett på individuell atferd hos voksne, etablerte ulver. Er noen ulver mer oppsøkende enn andre, og hva kan forklare slike forskjeller mellom individer? **I denne rapporten (2) er fokuset rettet mot valpene og deres sosiale bånd til foreldrene og søsken i tiden fram til de forlater fødereviret for godt. Hvor mye er valpene atskilt fra foreldrene, og er de mer utforskende og uforsiktige når de ikke er sammen med de voksne?** Rapport 3 følger ungvulvene under utvandringen og ser hvordan spredningsulver velger sine steg i et for dem ukjent, menneskepåvirket landskap. I rapport 4 tok vi for oss ungvulvenes etableringsfase. Velger de for sitt nye revir et område som ligner på deres føderevir? Er graden av eksponering til menneskelig infrastruktur i fødereviret en pådriver av habitatvalget i det nye reviret? I rapport 5 har vi sett på ulvekonflikten i Slettås gjennom de siste ti år ved å studere årstidsvariasjoner i habitatbruk til ulv og elg i områder med trekkelg. Rapport 6 ser på Slettåsulvenes forflytninger. Her hadde vi mulighet til å følge de samme ulvene gjennom et helt år og i tillegg måle fordelingen av elg vinter og sommer.

Vi takker Regjeringen, Stortinget og Miljødirektoratet for interessen av å tette faglige kunnskapshull og påfølgende økonomisk støtte for utredningene som nå er levert. De fleste av dataene som inngår i rapportene er blitt innsamlet i forbindelse med SKANDULVs forskning på ulv gjennom 20 år, 1998-2018. I tillegg er også noen data framkommet ved forvaltningsmerking av ulv. Miljødirektoratet takkes for tilgang til disse i forbindelse med utarbeidelsen av rapportene. SKANDULV retter også en stor takk til sjefsveterinær Jon M. Arnemo og hans radiomerkingsteam ved Høgskolen i Innlandet INN og Per Ahlqvist ved Sveriges Lantbruksuniversitet SLU, og Henrike Hensel ved SLU takkes for å ha holdt orden på GPS-halsbåndene og programmering av disse. Vi takker også Cyril Milleret og Andrés Ordiz fra NMBU for verdifulle diskusjoner under utarbeiding av metodene, og for hjelp med digitale kart over Sverige og Norge.

1 Innledning

Den grunnleggende enheten i en ulveflokk (*Canis lupus*) består av det revirmarkerende paret med en lederhann og en ledertispe samt deres avkom fra et eller tidligere valpekull [3, 4]. Foreldreparet forsvarer et reviområde og lever i hovedsak et livslangt monogamt samliv, med mindre ett av dyrene omkommer [3]. Familiegruppens forflyningsmønster i reviret avhenger av ulvenes årssyklus. Når valpene fødes, vanligvis i slutten av april-mai og kort tid før kalvingsperioden til ulvens hovedbyttedyr elg (*Alces alces*), er aktivitetsområdet konsentrert i nærområdet til ynglehiet [5, 6]. Sommerstid utvides aktivitetsområdet gradvis, og valpene blir som oftest flyttet til en eller flere sekundære hilokaliteter, også kalt rendezvousplasser. I løpet av høsten tilslutter valpene seg foreldrene, og flokken går mer samlet. Samholdet er sterkt i løpet av senhøsten og tidlig vinter, og ulveflokken forflytter seg i større grad sammen over hele reviområdet [7]. Observasjoner i Skandinavia fra langtidsserier med GPS data, og det nasjonale overvåkningsprogrammet for ulv dvs. detaljorientert snøsporing og individbestemmelse ved hjelp av DNA, tyder på at det overordnede samholdet i flokken gradvis går i oppløsning i løpet av vinteren. Dette kjennetegnes ved at foreldreparet fortsetter å gå sammen over stort sett hele reviområdet, mens valpene ser ut til å gå mer og mer for seg selv, uavhengig av foreldrene og andre kullsøsken.

Det er mange ytre faktorer som kan påvirke ulvens gruppeatferd, forflytningsmønster og valg av oppholdsted. Fordelingen av byttedyr i landskapet er ansett som spesielt viktig [8]. På den sørlige delen av den Skandinaviske halvøya er byttedyrfordelingen sterkt påvirket av landskapets produktivitet og sesongrelaterte klimatiske forhold, noe som i sin tur kan medføre at klauviltet trekker til lokalt konsentrerte vinterbeiteområder i lavereliggende strøk når snøen akkumuleres i høyden [9]. Det som også kjennetegner disse lavereliggende områdene og dalstrøk, er at det fremfor alt også er her mennesker har valgt å bosette seg, nettopp på grunn av snømengde og landskapsproduktivet. Det er derfor ikke helt unaturlig at ulven oppholder seg nærmere menneskelig bosetting og infrastruktur vinterstid, da de snøfattige områdene kan direkte påvirke ulven positivt i dens energibudsjett, og indirekte gjennom økt mattilgang, ikke helt ulikt fra oss mennesker. Foruten romlig byttedyrfordeling er også byttedyrart, atferd, og kvalitet viktige faktorer for å forme ulveflokkens gruppeatferd og forflytningsmønster [10, 11]. Et stort antall predasjonsstudier på ulv gjennomført i Skandinavia har vist at valpene ikke nedlegger elg selv, et forholdsvis stort og potensielt farlig byttedyr [12]. Derimot ser det ut til at valpene fremfor alt lever av kadaverrester tilgjengeligjort av foreldrene, selvdødt eller trafikkdrept vilt, åteplasser, og i sjelden grad småvilt de har drept selv [7, 13-15]. Det er mange åpenbare fordeler med å leve i flokk, men disse fordelene kan lett omsettes til direkte ulemper, slik som at drepte byttedyr må deles innbyrdes mellom flokkmedlemmer [16]. Den sosiale organiseringen dvs. flokkstrukturen, er derfor av stor betydning for å kunne forstå de enkelte individers relative områdebruk i tid og rom, fordi dette i sin tur former balansen mellom sosial toleranse og konkurranse innad i flokken [16-18]. I en del biologiske sammenhenger kan dette være med på både å forklare og definere overordnede dynamiske prosesser som gruppestørrelser, utvandringmønster, genflyt og demografi i en hel populasjon [19, 20].

“Should I stay or should I go?” er det blitt spurt [21]. Ungulver kan enten vandre ut tidlig eller bli igjen i flokken over lengre tid, en atferd som blir kalt forsinket spredning eller filopatri. Utvandring eller forsinket spredning er et dilemma de fleste unge ulver står overfor, og med nesten uten unntak vil alle ulver på et eller annet tidspunkt i løpet av livet gjennomføre utvandring [22]. En ulempe med forsinket spredning er at avkommet som blir igjen i foreldrepares revir ikke får mulighet til å yngle så lenge begge foreldrene lever, men at dette igjen kan veies opp ved en antatt høyere sannsynlighet for overlevelse, økt mental og fysiologisk utvikling, samtidig som individet potensielt kan bidra til økt overlevelse for yngre søsken [23, 24]. Sammenlignet med andre ulvebestander er den store andelen ungunger som vandrer ut tidlig typisk for Fennoskandia [25, 26]. I Skandinavia forlater de aller fleste valpene sitt oppvekst revir for godt i månedene mars-juni ved omtrentlig ett års alder [27]. I teorien er dette en suksessstrategi dersom tettheten av andre ulverevir og byttedyr tillater det, dvs. høyt koloniseringspotensial og god mattilgang [28-30]. Drivkraften bak det å forlate et tilsynelatende trygt og velkjent hjemrevir, blir som regel ansett som individets forsøk på å finne seg en egnet partner, etablere eget revir, og dermed til sist maksimere sin egen forplantning ved å produsere egne avkom [31, 32]. Samtidig kan dette være et skjebnesvangert valg, ofte forbundet med økt dødelighet, da utvandring til et nytt og ukjent landskap er fylt med muligheter men også mange livstruende farer [11]. Tetthetsavhengige effekter av andre ulveflokker, som forsvarer sine revir er blant en av de ytre faktorene som kan forårsake slik dødelighet [33-35], men i all hovedsak som i andre steder i verden der store rovdyr må sameksistere med mennesker er hovedandelen av dødeligheten menneskerelatert, oftest i forbindelse med lovlig jakt, ulovlig avlivning eller trafikkpåkjørslar [36, 37]. Spesielt for ulven i Norge er at den ynglende bestanden fortrinnsvis forvaltes i en geografisk differensiert sone, vedtatt av det parlamentariske flertallet på Stortinget. Miljøforvaltningen møter store utfordringer rundt det å ivareta en bærekraftig bestand av ulv, men samtidig redusere skadeomfang og konfliktpotensial. Spesielt når både konfliktpotensial og dødeligheten i seg selv i de fleste sammenhenger er direkte relatert til individers retningsbestemte bevegelse og eller oppholdssted [38, 39].

Ulven er et av de best beskrevne og mest utforskede rovpattedyrene i verden [40, 41]. Til tross for dette er kunnskapen om ulvers sosiale organisering og flokkstruktur fortsatt svært begrenset. Store fremskritt i GPS-teknologien har derimot gitt unike muligheter for å følge sky og fåtallige arter med lave bestandstettheter og omfattende arealbruk [42]. Tilstrekkelige dataserier fra flere individer samtidig innenfor en og samme gruppe er imidlertid fortsatt svært sjeldne, og spesielt for arter som er utfordrende og kostnadskrevenne å fange som ulv [43, 44]. Banebrytende studier er derimot de siste årene publisert på den romlige fordelingen til medlemmer av en og samme familiegruppe [44-46]. Datatilgangen på dette området er dog fortsatt sparsom, men resultatene som foreligger er ikke bare imponerende og overbevisende, men også viktige for å korrigere vandrehistorien om at medlemmer av en ulveflokk angivelig skal gå sammen til enhver tid. De siste 20 årene har SKANDULV og Miljødirektoratet i 2017-2018 innsamlet GPS data fra radiomerkede ulver med fokus på familiegrupper. Dette har gitt et betydelig datagrunnlag for å studere familiegruppers fordeling i tid og rom. I denne rapporten presenterer SKANDULV nye og verdensunike resultater fra analyser av samtidig GPS posisjonering fra skandinaviske familiegrupper av ulv.

1.1 Målsetning

Det sviktende samholdet i flokken utover vinteren gjør at ulvespor kan bli observert på flere steder i reviret samtidig, og det kan oppstå mistanke om at det er flere enn bare en ulveflokk i et gitt område. Dessuten kan det tenkes at ungløver, når de er atskilte fra sine foreldre i fødselsreviret, er nysgjerrige og utforskende, og vil derfor kunne bli observert i nærheten av hus og veier oftere enn når de er sammen med de voksne. Uforutsigbarhet i ulvers områdebruk kan være en stor kilde til folks frykt for ulv [47]. Kunnskap om ulveflokkens flokksamhold og valpenes atferd er derfor et viktig bidrag til å bedre kunne forstå og håndtere konflikten som gjelder menneskers frykt for ulv.

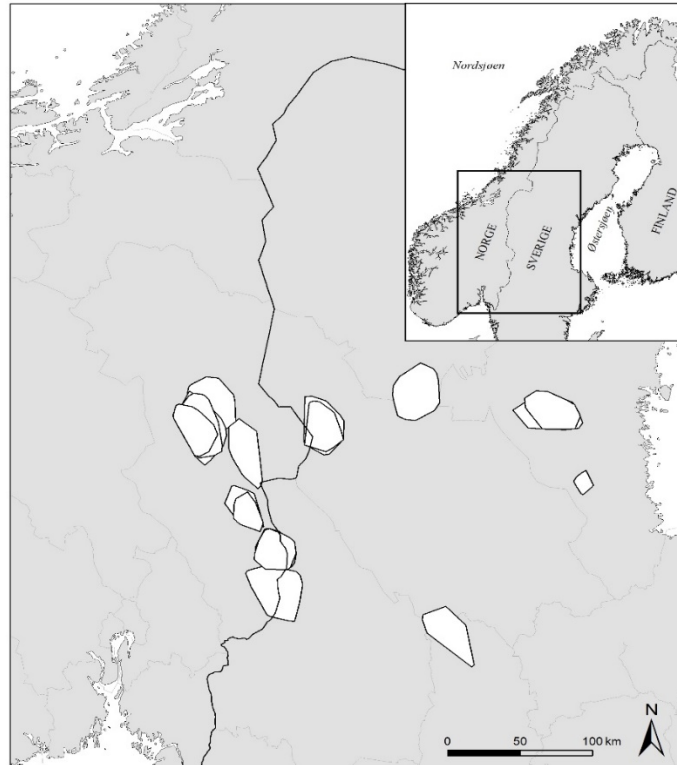
Vår undersøkelse har hatt følgende hovedmålsetninger:

- 1)** Analysere og sammenstille utvandringstidspunkt for GPS-merkede valper i Skandinavia de siste 15 årene, der flere individer i samme familiegruppe har blitt radiomerket med GPS-halsbånd.
- 2)** Beregne tidspunkt for paring og fødselstidspunkt for samtlige pardannelser av foreldre dyr.
- 3)** Med utgangspunkt i 15 år med GPS-merkede ulver, undersøke gruppeatferd fordelt på 30 valper og 21 foreldre dyr, spesifikt når det gjelder samholdet mellom **a)** lederhann og ledertispe, **b)** foreldre (hann eller tispe) og valper, og **c)** kulløsken i løpet av vinterhalvåret eller til et eventuelt utvandringstidspunkt for valpene.
- 4)** Undersøke hvordan valper oppfører seg i forhold til menneskelig infrastruktur når de enten **a)** er sammen med foreldrene eller **b)** ikke er sammen med foreldrene.

2 Materiale og Metoder

2.1 Studieområde

Denne studien ble gjennomført innenfor ulvenes yngleområde i Skandinavia (59°-62° N, 11°-19° E: Figur 1), med flest data fra GPS-merkede familiegrupper av ulv i helnorske- og eller norsk-svenske grenserevir. Store deler av landskapet er dominert av det boreale barskogbeltet med furu (*Pinus sylvestris*) og gran (*Picea abies*), og med innslag av løvtrearter som bjørk (*Betula pendula* og *B. pubescens*), osp (*Populus tremuloides*), selje (*Alnus incana* og *A. glutinosa*) og rogn (*Sorbus aucuparia*). Skogbruket er en viktig ressurs i distriktet, denne næringen har generert et omfattende nettverk skogsbilveier med en gjennomsnittlig tetthet på 0,88 km pr. km² innenfor yngleområdet [48, 49]. Klimaet karakteriseres som kontinentalt, preget av kalde og tørre vintre, der snø dekker bakken i 3-6 måneder årlig, hovedsakelig fra november til april [3, 7]. Den gjennomsnittlige befolkningstettheten i Skandinavia varierer fra 16 innbyggere per km², men lokalt i yngleområdet kan derimot befolkningstettheten være nede i <1 innbygger pr. km² [50, 51]. Hus-tettheten innenfor dette området er i gjennomsnitt 3 hus pr. km², mens urbanisert og jordbruksareal dekker bare <5% [3, 49]. Elgtettheten er relativt høy med et gjennomsnitt på 1-3 elger pr. km² [7]. Mindre hjorteviltarter som hjort (*Cervus elaphus*), rådyr (*Capreolus capreolus*) og dåhjort (*Dama dama*) er tilgjengelige i lave til mellomliggende tettheter i begrensede deler av området [7]. På bakgrunn av temperatur og snødybde kan hjorteviltet gjennomføre årlige sesongtrekk til og fra faste vinterbeiteområder lokalt [52, 53]. Tidlig i november starter elgen vanligvis sitt sesongtrekk til lavereliggende vinterområder best karakterisert som dalbunner og skogkledd lavland, for å redusere eller unngå økende utfordringer knyttet til energiforbruk- og matinntak [54, 55]. Vårtrekket tilbake begynner i perioden april til mai, og elgen beveger seg opp til kalvings- og sommerbeiteområdene i høyere høydeler [53]. Den skandinaviske rekoloniserende ulvestammen ble grunnlagt av tre innvandrende ulver, nesten isolert fra den finsk-russiske kildebestanden og den skandinaviske ulven er av den grunn også preget av alvorlig innavlsdepresjon [50, 56, 57]. I 2017-2018 var det 41 familiegrupper i den skandinaviske ulvestammen og totalbestanden ble beregnet til 410 (95% CI 324-533) individer [58]. I Sørøst-Norge forvaltes ulven i en geografisk differensiert sone langs riksgrensen mot Sverige, også kalt "Ulvesonen" eller norsk ulvesone.



Figur 1: Minimum convex polygon (MCP) i hvitt representerer 17 ulveterritorier i Norge og Sverige der minst et lederdyr og en valp var merket med GPS-halsbånd samtidig 2003-2017. – Minimum convex polygons MCP (white polygons) represent the 17 wolf territories in Norway and Sweden which had at least one breeder wolf and one pup marked with GPS-collars at the same time during 2003-2017.

2.2 Merking av ulv

For fangst og radiomerking ble ulver lokalisert ved sporing på snø og deretter bedøvet fra helikopter med et CO₂ drevet bedøvelsesgevær. Ulvene ble påsatt GPS-halsbånd enten av typen Simplex™; Televilt / Followit Positioning AB, Lindesberg, Sverige eller GPS – plus; Vectronic Aerospace, Berlin, Tyskland. Merkingene ble gjennomført av spesialtrenet fangstpersonell fra Det Skandinaviske Ulveforskningsprosjektet (SKANDULV) eller Miljødirektoratet ved deres feltorgan Statens Naturoppsyn (SNO). Ulvemerking i regi av SKANDULV var på forhånd godkjent av både Miljødirektoratet og Mattilsynet (tidligere Forsøksdyrutvalget, FDU). All fangstrelatert virksomhet fulgte standardiserte biomedisinske protokoller og prosedyrer for anestesi og håndtering av ulv [59, 60], også beskrevet i detalj i [61, 62].

2.3 Databehandling

Betegnelse lederdyr og foreldredyr er heretter brukt synonymt om hverandre i denne rapporten. Data fra individene i hver familiegruppe ble analysert parvis for to og to individer, basert på GPS-posisjoner tatt hver fjerde time for alle GPS-merkede ulver i gruppen. Dette ga 6 posisjoner jevnt fordelt innenfor en posisjoneringsplan på 24 timer i døgnet (UTC-tid kl 3, 7, 11, 15, 19 og 23). Vi definerte posisjoner fra to individer tatt innenfor 5 minutter som tatt til samme tid [46]. Videre beregnet vi den rettlinjede avstanden mellom alle samtidsposisjoner for a) lederhann og ledertispe, b) fra foreldredyr til valp, og c) mellom kullsøsken dvs. mellom to valper. Siden vi kun hadde to merkede avkom eldre enn ett år fjernet vi disse fra videre

analyser. Det ble tidlig åpenbart at foreldrepåret stort sett gikk sammen store deler av tiden. Derfor brukte vi kun data fra et av lederdyrene for å beregne avstand til valp, for å unngå en overrepresentasjon av data fra revir der begge to var GPS-merket (pseudoreplikasjon, [63]). Dette åpnet dessuten også for muligheten til å bruke kun et foreldredyr når vi manglet det andre lederdyrets posisjon. Var begge lederdyrene merket, plukket vi tilfeldige posisjoner fra de to for å unngå at et av foreldredyrene ble overrepresentert.

Fangst og immobilisering ved hjelp av kjemisk anestesi kan gi forstyrrende effekter på individers bevegelsesmønster opptil flere dager etter fangst. Litteraturen på dette området er sparsomt, dog beskrevet for en del arter, men ofte håndtert inkonsistent i mange studier [64, 65]. Vi ønsket å utelukke de delene av datamaterialet som kunne være sterkt påvirket av fangstrelatert virksomhet, dvs. ikke-representative data. Derfor utarbeidet vi fangsteffektmatriser som så på potensielle fangsteffekter i dagene etter fangst, for hvert enkelt individ separat. Våre fangst-effekt-matriser for lederdyr var mest informative ettersom paret nesten utelukkende gikk sammen i fangstperioden vinterstid, motsatt det som er vanlig for valpene. For å finne en felles tidsgrense for når ulvenes områdebruk ikke lenger kunne regnes som påvirket av merkingen, brukte vi derfor den rettlinjede avstanden mellom lederhannen og ledertispa, samtidig som vi brukte alle matriser fra fangst av valper og eventuelle ungdyr i samme revir og år. Denne analysen førte til at vi fjernet alle GPS-data opptil en uke etter fangst for alle individer.

I analysene benyttet vi data fra 17 forskjellige flokkrevir og år med ≥ 2 GPS-merkede ulver samtidig ($N = 2-9$ pr. flokk). For å beregne revirgrenser ved hjelp av GPS-posisjoner bør man bruke minst 9 måneder med > 5 posisjoner fra lederdyr i måneden og gjennomsnittlig revirstørrelse for skandinaviske ulver er beregnet til ca. 1000 km^2 [51]. Vi etablerte 100% minimum konvekse polygoner [66, 67] (MCPs) basert på foreldrepårets posisjoner i ArcGIS, ArcMap 10.5.1 for å lage årlige revir [68]. For hvert revir-år plottet vi valpenes GPS-posisjoner. Alle valpeposisjoner innenfor foreldrepårets revirgrenser ble klassifisert som *a) hjemmeværende*. Videre definerte vi valpers forflytninger utenfor foreldrepårets revirgrenser etterfulgt av minst 1 posisjon tilbake i foreldrenes revir som *b) utforskende*. Ikke uventet fant vi en høy andel utforskende valpeforflytninger i umiddelbar nærhet til foreldrepårets revirgrenser. Mange faktorer kan ha vært avgjørende for nettopp dette, deriblant metodiske feilkilder som manglende GPS-posisjoner, små tidsforsinkelser i posisjonering mellom foreldre og avkom, eller unøyaktig posisjonering. GPS-posisjoners nøyaktighet kan variere og posisjoneringsfeilen kan fordoble seg når man beregner avstand mellom to samtidige posisjoner [69-71]. For å ta høyde for dette kalkulerte vi bevegelsesavstanden mellom alle 4-timers posisjoner til foreldrene i løpet av hele studieperioden og delte dette estimatet på to. Med andre ord beregnet vi avstanden foreldredyret kunne nå utenfor sine revirgrenser definert som 100% MCP, men samtidig ha mulighet til å returnere inn i reviret igjen før neste GPS-posisjonering. Avstandene mellom påfølgende 4-timersposisjoner var langt fra normalfordelt, med mange små og få store avstander. Vi valgte derfor å bruke 75%-kvantilen og utvidet revirgrensene for hvert revirår med denne avstanden. Deretter tilbake-klassifiserte vi de bevegelsene vi fant innenfor denne utvidete sonen fra *b) utforskende* til *a) hjemmeværende*. Til sist definerte vi *c) utvandring* når valpene forlot hjemreviret uten

etterfølgende posisjonering innenfor både tilleggs-buffer og revirgrenser. Første posisjonering utenfor tilleggs-buffer ble da klassifisert som *d) tidspunkt for utvandring*.

2.4 Beregning av fødselstidspunkt

For å sette våre analyser av sosial atferd hos ulv inn i et biologisk perspektiv hadde vi som delmål å beskrive de viktigste hendelsene i lederdyrenes biologiske klokke eller årshjul. Beregning av fødselstidspunkt og paringstid var av spesiell interesse, da disse trolig er de to største årlige begivenhetene i voksne ulvers sosiale liv.

I likhet med mange andre steder i verden fødes ulvevalpene hovedsakelig i månedsskiftet april-mai [5]. I denne perioden vil både lederhannen og ledertispa gjennomgå en markant endring i det romlige forflytningsmønsteret, noe som i sin tur minsker den daglige aktivitetsmengden [6, 72, 73]. Dette kjennetegnes ved at rundt fødselstidspunktet vil aktiviteten være konsentrert rundt ynglehiet. Vi hentet derfor ut 4-timers intervallposisjonering fra 1. april – 1. juni på både lederhanner og ledertisper. Imidlertid bød dette på utfordringer da posisjonering mislyktes oftere i fødselsperioden enn ellers både for lederhanner og tisper. Lav posisjoneringssuksess skyldes trolig dårlig GPS-tilgang til satellitter når ulvene var i hi, eller at de valgte hi plasser i vanskelig terrengstruktur med lav satellittdekning. Dette er også beskrevet for andre store skandinaviske rovdyr som gaupe (*Lynx lynx*) og jerv (*Gulo gulo*) [74]. For å ta hensyn til dette beregnet vi andelen mislykkede posisjoner og den rettlinjede avstanden mellom serier av vellykkete posisjoner for hver enkelt ulv. Vi brukte den statistiske programvaren R, med det integrerte utviklingsmiljøet R-Studio [75] og gjennomførte en beskåret nøyaktig lineær tidsalgoritme (PELT) i både gjennomsnitt og variasjon over tid med pakken Changepoint for hvert lederdyr [76, 77]. Denne algoritmen oppgir om og eventuelt når det har skjedd et statistisk signifikant endringspunkt i aktivitetsmønsteret hos ulvene med en sikkerhet på 95% CI (konfidensintervall), og hvor lenge dette eventuelle endringspunktet var konsistent over tid [77]. En forutsetning for å kunne gjennomføre en slik endringspunktanalyse er komplette dataserier, noe som ikke var tilfelle for våre data. Derfor brukte vi en segmentert lengde på 72 timer, med uendelige mulige endringspunkt, og justert for antallet vellykkede posisjoner til hvert enkelt individ. Vi var helt avhengige av å velge en segmenteringslengde som ikke var for bred, dvs. ikke for mange potensielle endringspunkt uten evne til å adskille dem, eller for konservativ dvs. ikke gå glipp av reelle endringspunkter. Vi tok utgangspunkt i ulvenes drapstakt i Skandinavia, som endrer seg fra 3.6 – 4 dager før elgkalvene blir født [78], til gjennomsnittlig 1.42 dager når ulvene dreper nyfødte elgkalver sommerstid [48], og registrert tidsbruk på kadaverplass mellom 1-57 timer [48, 79]. Vi betraktet derfor 72 timer som tilstrekkelig minimumssegmentering for å skille mellom predasjonstilfeller, spiseplasser, dagleier og virkelige potensielle fødselshendelser. Alle endringspunkter ble til slutt samlet og avlest på dato, der den tidligste og seneste datoen ble definert som fødselsperioden for alle lederpar med hensyn til videre analyse. Ettersom svangerskapet for ulv strekker seg fra 61-64 dager [80, 81], trakk vi 64 dager fra den tidligste og seneste fødselsdatoen for å definere en tilsvarende periode for paringstid.

2.5 Beregning av flokksamhold

Vi fulgte rammeverket i protokollene publisert av Zuur m.fl. [82, 83], stegvis for datautforskning og regresjonsanalyse. I forkant av alle analyser fjernet vi posisjoner som var tydelig feil på

grunn av urealistisk stor avstand til foregående posisjon ($< 0.5\%$ av alle posisjonene). Allerede i datautforskningsprosedyren ble det klart at responsvariabelen (avstand mellom flokkmedlemmer) så ut til å passe med en ikke-lineær funksjon over tid. Derfor utforsket vi verktøyene i den statistiske programvaren R [75] for regressiv-tidsserie analyse i generaliserte additive modeller (GAM) implementert i R pakken mgcv. GAM er en ikke-lineær regresjonsanalyse som relaterer en respons Y til en eller flere forklaringsvariabler X, og sammenlignet med en vanlig lineær regresjonsanalyse er forklaringsvariablene i GAM erstattet med en eller flere fleksible glidefunksjoner (også kalt smoothers) for å fange det ikke-lineære mønsteret i dataene [84]. Siden vi ønsket å analysere avstanden mellom flokkmedlemmer og teste om disse avstandene var signifikant forskjellige fra null, men også fra hverandre, brukte vi R-pakken itsadug i forgrunnen av mgcv [85]. Dette ga oss muligheten til å håndtere den tidsmessige autokorrelasjonen (AR1) i dataene samt definere undergrupper av flokkmedlemmers avstand til ulike ønskede referansenivåer. Vi ønsket ikke at resultatene skulle være påvirket av vår evne til å genere sikre revirgrenser fra foreldrepares områdebruk, dvs. størrelsen på reviret. Derfor inkluderte vi både flokkmedlemmers bevegelser som var *a) hjemmeværende* og *b) utforskende*. På grunn av den lengre tiden det tok å gjennomføre analysene på dette omfattende datasettet brukte vi funksjonen bam fra mgcv, for å analysere kompleksiteten i undergrupper av modellmatriser separat, ikke uvanlig for datasett på mer enn titusenvise av observasjoner [86]. Vi brukte en skalert T-fordeling som er egnet for å håndtere den lange halen i fordelingen. For å korrigere for at dataene fra et gitt individ-par er forventet å være mer like (autokorrelerte) enn data fra forskjellige par, inkluderte vi par-id som en blandet faktor i modellene [84, 85].

Når man tar i bruk regresjonsanalyser med glidefunksjoner er det avgjørende å bestemme et passende antall knutepunkter for å gjenspeile de virkelige ikke-lineære effektene i datamaterialet. Vi gjennomførte derfor flere tester for å bestemme tilstrekkelig antall knutepunkter. Den ene var å sammenligne analysetilpasningen basert på effektive frihetsgrader i modellen, den andre var å uformelt endre antall knutepunkter for så videre evaluere restmønsteret av ikke forklart variasjon, dvs. modellpresisjonen [84]. Når vi til sist hadde avgjort modellstrukturen, og senere evaluert den generaliserende additive blandede regresjonsanalysen (GAMM) med interaksjonen på tid, inkluderte vi både et tilleggskrysningspunkt og en fast effekt, for å oppnå nødvendig fleksibilitet mellom referansenivåer og for å unngå sentreringsproblemer [85]. Vi opprettet referansenivåer mellom parkonstellasjonene 'lederhann og ledertispe' til 'lederdyr og valp', 'lederhann og ledertispe' til 'valp og valp', og til sist 'valp og valp' til 'lederdyr og valp'

2.6 Valpers områdebruk i forhold til menneskelig infrastruktur

Vi brukte to forskjellige analyser for å se om hvordan valpene oppførte seg i forhold til menneskelig infrastruktur. I den første analysen så vi på om valpenes habitatbruk var forskjellig når de var atskilt fra de voksne enn når de var sammen med dem. I den andre analysen sammenlignet vi valpenes habitatbruk med de voksnes når de gikk atskilt fra hverandre. I begge tilfeller valgte vi 1000 m som terskelavstand. Var valpen nærmere enn 1000 m fra den nærmeste voksen, var den «sammen», ellers ble den regnet som atskilt. Denne avstanden har tidligere blitt brukt av [46] Vi brukte kun posisjoner fra begynnelsen av januar

til slutten av april, for å unngå en sterk påvirkning av valper som forble i reviret utover det første leveåret. For den første analysen som så på habitatbruk til valpene når de var atskilt fra eller sammen med de voksne, brukte vi en blandet logistisk regresjonsanalyse, der den binære responsvariabelen var valp uten voksne (1) eller valp med voksne (0). Forklaringsvariablene var Avstand til tettsted, Avstand til hovedvei, Avstand til skogsbilvei, Tetthet av bygninger, og Avstand til skogskant (Tabell 1). Vi skalerte samtlige variabler for å kunne sammenligne betydningen av disse. Fordi vi forventet en sterk sammenheng i dataene fra samme valp og fra valper i samme revir, korrigererte vi for denne autokorrelasjonen ved å ta med valp-id bundet i revir-id som tilfeldige faktorer («random factors») i modellen. Vi brukte AIC-modellseleksjon til å finne den beste modellen og valgte den med minst antall ikke-informative variabler, når det var flere innen $\Delta AIC < 2$. I den andre analysen sammenlignet vi valpenes habitatbruk med de voksne når de gikk atskilt fra hverandre. Vi tok utgangspunkt i alle posisjoner som ble tatt samtidig for valpene og de voksne. Statistisk kan man løse det ved enkle parvise t-test, men da sammenligner man hver variabel for seg. Vi valgte istedenfor en betinget logistisk regresjon, der den binære responsvariabelen var valp (1) eller voksen (0), og vi tok med de samme forklaringsvariablene som i første analysen, igjen skalert (Tabell 1). For å knytte sammen de parvise samtidsobservasjonene til valp og voksen, brukte vi parobservasjons-id som strata. Vi korrigererte for autokorrelasjon innen samme valp ved å ta med valp-id som cluster. Dette gjør at beregning av konfidensintervallene blir basert på antall valper istedenfor antall parobservasjoner, og dermed blir variansmålene og modellene mer robuste. Vi brukte AIC modellseleksjon og robust score test for å finne fram til den beste modellen.

Tabell 1: Habitatsvariabler brukt i modellene for å forklare valpenes og de voksnes habitatbruk mens de gikk sammen eller atskilt. – Habitat variables used to describe the habitat use of wolf pups and adults while they were together or separated.

Variabel	For-kortelse	Beskrivelse
Høyde over havet	Hoh	Digital høydemodell fra Statens kartverk, 25m rastercelle
Avstand til skogkant	ASkog	Avstand til nærmeste skogkant i meter, fra negativ (innover i skogen) til positiv (vekk fra skog). Skogareal fra SatVeg [87] i Norge og Corine land cover i Sverige
Avstand til hovedvei	AHvei	Avstand til nærmeste offentlige vei. Norge: Veikategori R, F eller K fra Statens kartverk N50 Allmäna vägar i Sveriges kart 1:100 000
Avstand til skogsbilvei	ASvei	Avstand til nærmeste private vei. Norge: Veikategori P fra Statens Kartverk N50 Enskilda vägar i Sveriges kart 1:100 000
Avstand til tettsteder	ATett	Avstand til nærmeste tettsted, fra Statens kartverk N50 og Sveriges kart 1:100 000
Tetthet bygninger	TByg	Bygninger per km ² Beregnet i ArcGIS med Kernel og 1 km søkeradius. Gjelder alle typer bygninger registrert i matrikkeldata fra Statens Kartverk og Lantmäteriet
Menneskelig fotavtrykk	MFot	Globalt kart som beskriver menneskets fotavtrykk basert på 6 indikatorer [88]

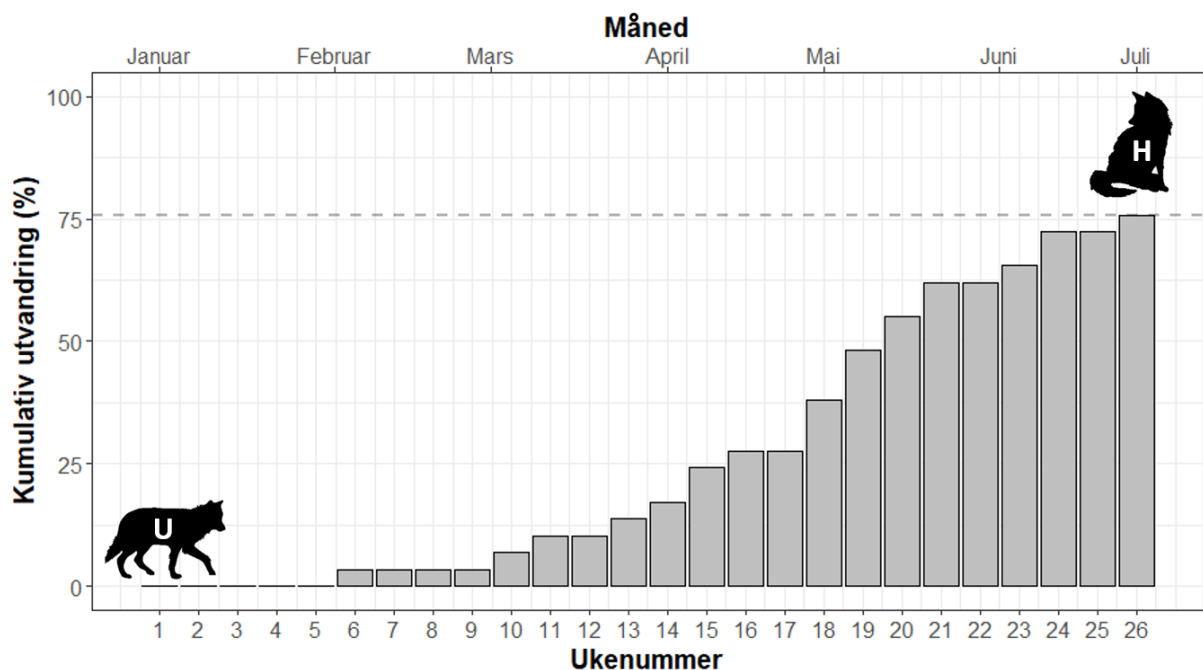
3 Resultater

3.1 Fødselstidspunkt og paringstid

Totalt 21 GPS-merkede foreldreulver ble studert i til sammen 15 revir-år. Vi beregnet fødselstidspunktet for alle revir-år med tilgjengelig data fra 1. april til 1. juni ved hjelp av endringsspunktanalyse. Vi kunne avgjøre fødselstidspunkt for samtlige 12 leder tisper og for 6 av de 9 hannene. For de resterende 3 hannene hadde vi heldigvis tilgang til GPS-posisjoner fra deres tisper, og avviket mellom hanners og tispers beregnede fødselstidspunkt overskred aldri 28 timer. Fødselstidspunktet varierte fra 22. april til 12. mai, med en median på 2. mai (n = 12 valpekullet). Ved å subtrahere 64 dagers svangerskap fra første og siste estimerte fødselstidspunkt definerte vi paringsperiode fra 17. februar til 9. mars, med en median på 27. februar.

3.2 Tidspunkt for utvandring

Til sammen 30 GPS-merkede valper i totalt 17 familiegrupper og revir-år ble studert. Vi kunne avgjøre utvandringstidspunkt, eller om den forble hjemmeværende for totalt 29 valper. Det tidligste tidspunktet for utvandring var 9. februar, og før den første uken i mai hadde over 50% av alle utvandrerne forlatt fødselsreviret for godt (Figur 2). Denne andelen økte til 75% (n=22) i den første uken i juli. De sju valpene som da var igjen, ble igjen i reviret i minst en påfølgende vinter.



Figur 2: Kumulativ utvandring for alle valper i 17 territorier i forhold til ukenummer og måned. Den grå stiplede linjen (75%) indikerer når alle utvandrende valper (U) n = 22 hadde forlat sitt hjemrevir før 14 måneders alder. Hjemmeværende valper (H) som etter april-mai var ett-åringer er indikert over den grå stiplede linjen og utgjorde 25% (n = 7). - Cumulative dispersal of all pups in 17 wolf territories in relation to week number and month. The grey stippled line (75%) indicates the time when all dispersers (U) had left the natal territory before 14 months of age. Philopatric pups (H, n=22) which filled one year in April-May, are indicated above the stippled line and made up 25% (n=7).

3.3 Ulveflokkers sosiale organisering

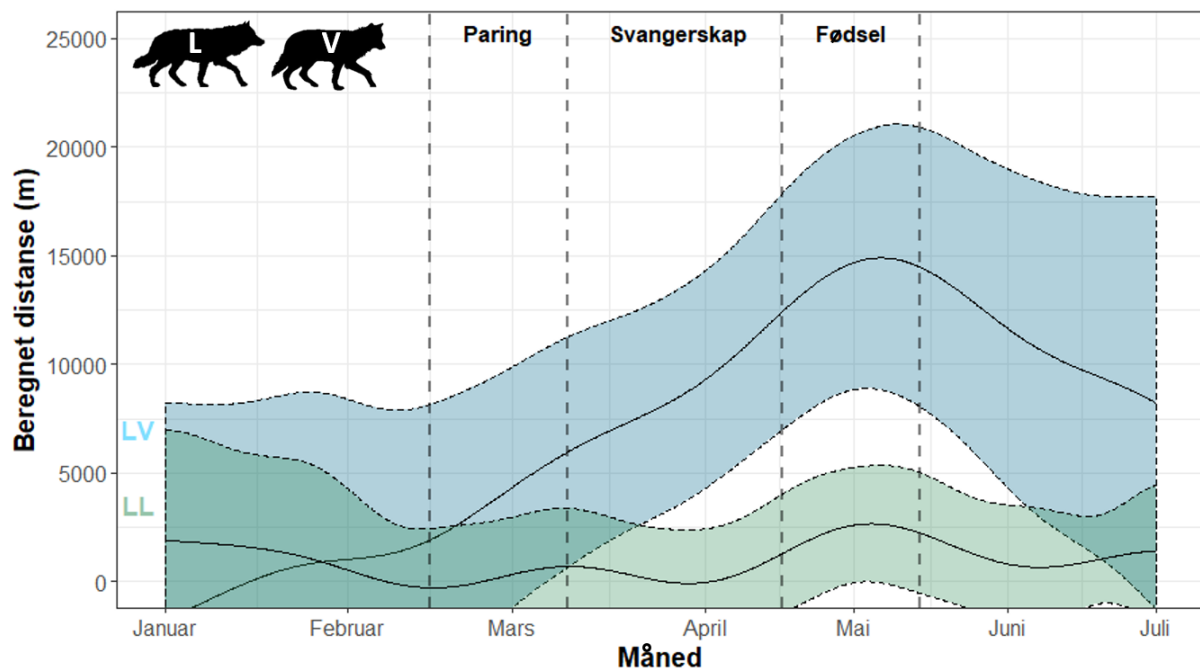
Lederparet forflyttet seg fortrinnsvis sammen, med en gjennomsnittlig avstand mellom dem på 26,5 meter før fødselstidspunkt. Den eneste tiden avstanden mellom tispå og hannen var signifikant forskjellig fra null, var rundt og etter fødselstidspunkt (Figur 3, AB; Tabell 2). Avstanden mellom lederdyr og valper var signifikant forskjellig fra null i slutten av februar og økte gradvis igjennom senvinter og tidlig sommer (Figur 3A; Tabell 2). Tilsvarende var avstanden mellom valper (kullsøsken) signifikant forskjellig fra null i midten av februar med en progressiv økning til fødselsperioden til neste valpekull (Figur 3B; Tabell 2).

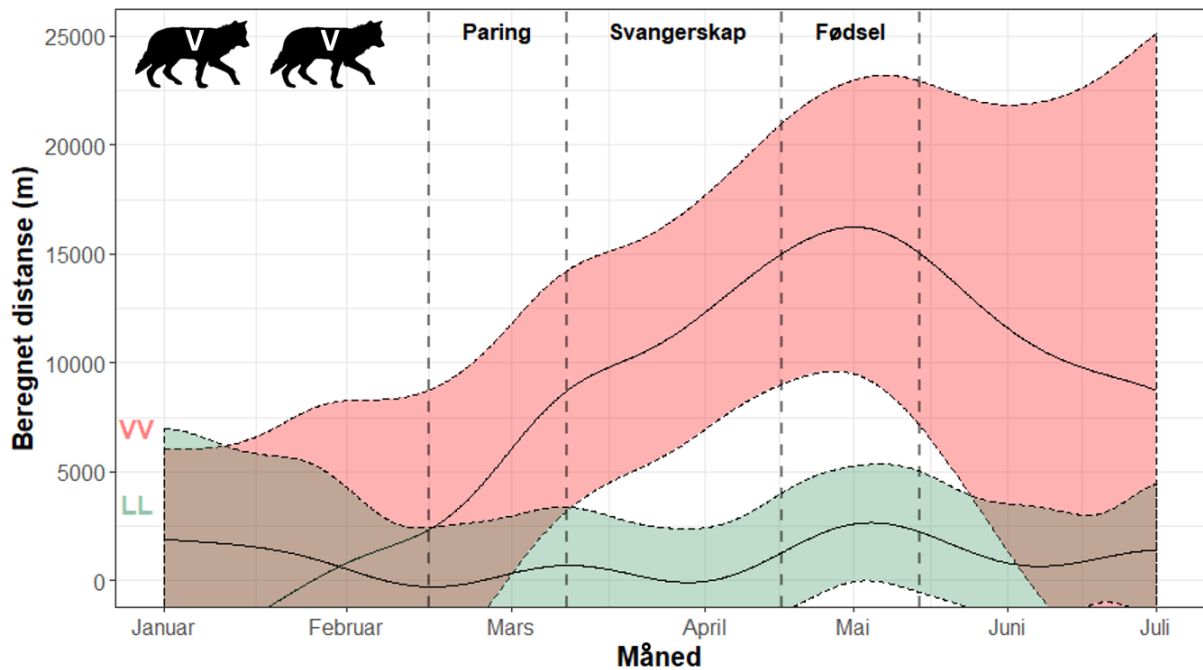
Tabell 2: Oppsummering av GAMM-analysene på flokkmedlemmers parvise avstand seg imellom, med justerte referansenivåer og interaksjon på tid. Referansenivået er indikert for betegnelsen OFstatus. – Summary table from GAMM-analysis on pack members pairwise distance with adjusted reference levels and interaction term on time. OFstatus indicates the reference level.

A: Parametriske Koeffisienter	Estimat	Standard feil	t-verdi	p-verdi
Intercept	1594	1112	1.434	0.151651
OFstatusVoksenValp	6524	1726	3.78	<0.0001
OFstatusValpValp	7440	2242	3.318	<0.0001
B: Tilnærmede Glidefunksjoner	efd	Ref.f.d	F-verdi	p-verdi
s(time)	1.001	1.001	0.135	0.7137
s(time):OFstatusVoksenValp	4.475	5.214	2.631	0.0207
s(time):OFstatusVoksenValp	4.697	5.447	2.643	0.0187
s(time,parID)	237.328	518	5.362	<0.0001

R²(justert) = 0.418, avvik forklart av modellen= 44.7%, fREML 21807.75.

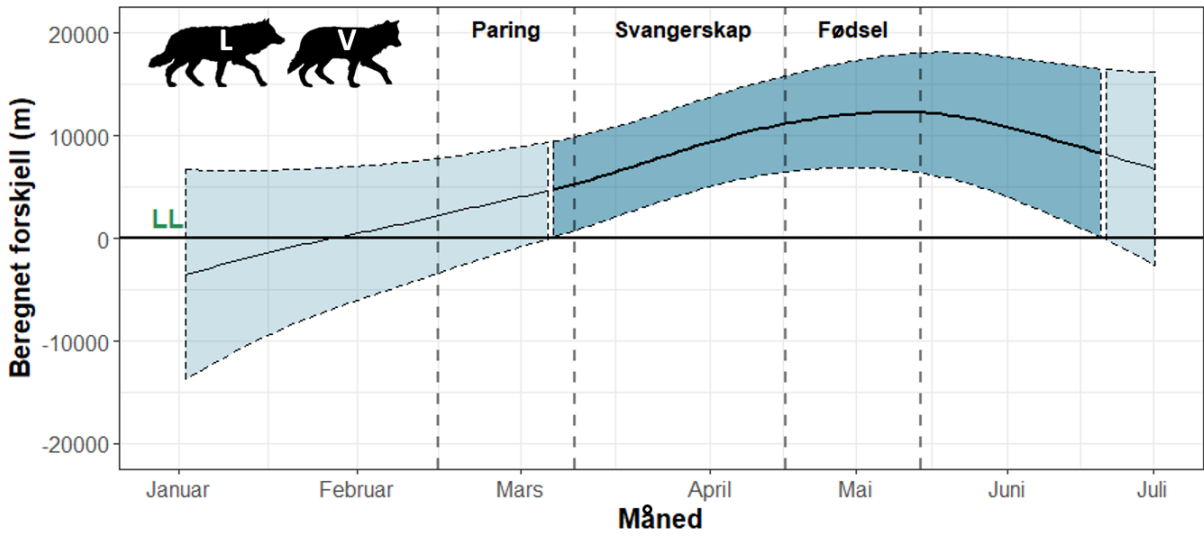
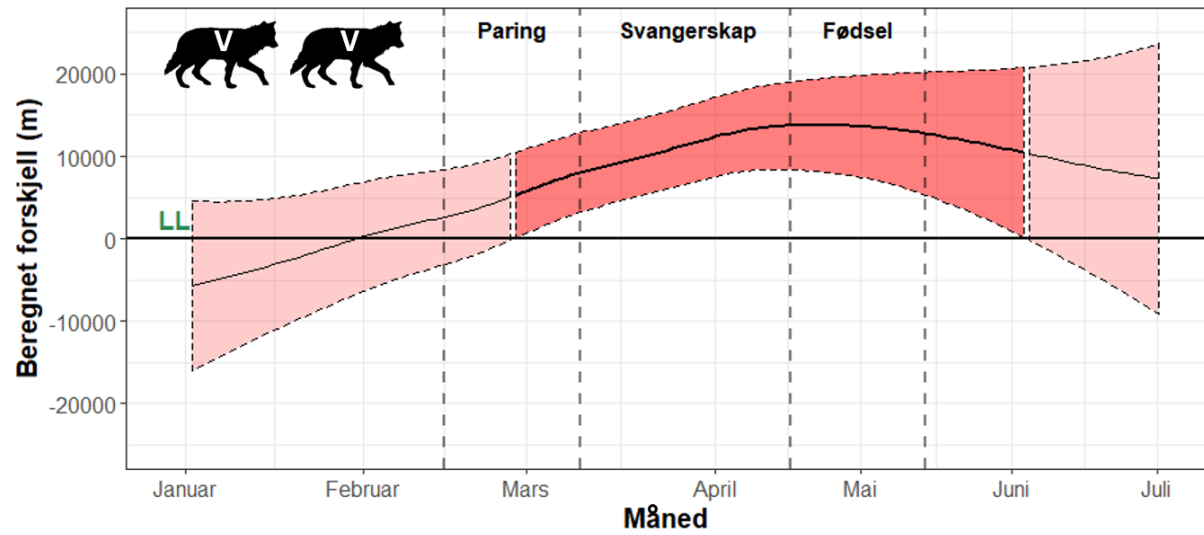
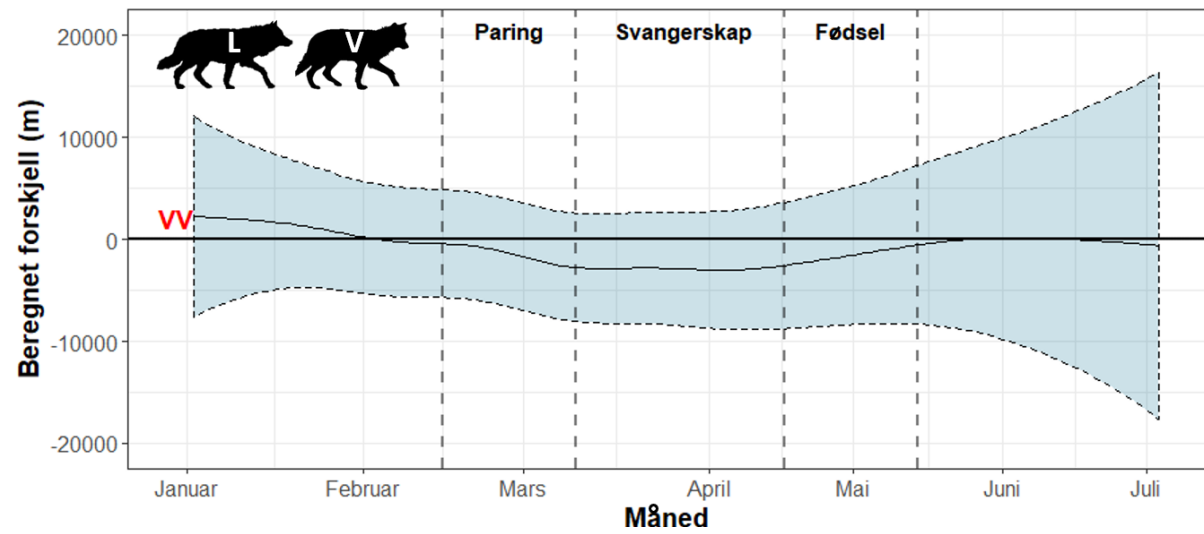
A



B

Figur 3: Parvise avstand mellom ulver over tid beregnet med GAMM analyser, for lederparet - LL (grønt i A og B), lederdyr til valp - LV (blått i A) og valp til valp - VV (rødt i B). Den heltrukne linjen er gjennomsnittet mens de fargede båndene er 95 % simultant konfidensintervall. Vertikale linjer indikerer perioden for paringstid, svangerskap og fødsel beregnet ved endringspunktanalyse. – Pairwise distances between wolves over time predicted from the GAMM analysis, for the leader pair LL (green in A and B), leader to pup LV (blue in A) and pup to pup VV (red in B). The solid line is the mean distance while the colored bands are the 95% simultaneous confidence intervals. Vertical lines indicate the periods of the mating season, pregnancy and birth estimated from change point analyses.

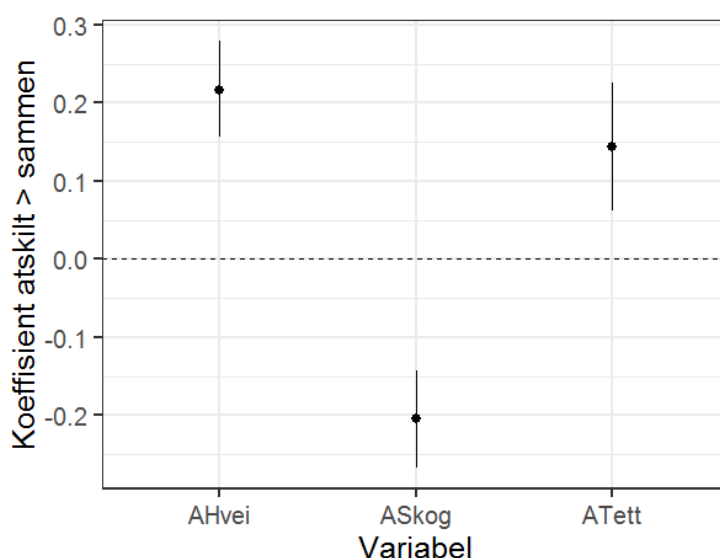
Ved å justere referansenivået, dvs. endre linjen fra å være null som vist i Figur 3, til istedenfor å ta høyde for den beregnede avstanden til enten lederpar eller lederdyr og valper kunne vi avgjøre om avstanden mellom de ulike gruppene var signifikant forskjellig fra hverandre i tid. Valpers avstand til lederdyr der lederparets avstand ble satt som referansenivå viste at valpenes avstand til lederdyret ble signifikant forskjellig i paringstiden, og at denne effekten vedvarte til etter fødselsperioden (Figur 4A; Tabell 2). Tilsvarende var avstanden mellom valpene, sammenlignet med avstanden mellom lederdyrene (Figur 4B; Tabell 2) også signifikant forskjellig i paringstiden og vedvarte også til etter fødselstidspunktet. Til sist, men og på samme måte (Figur 4C; Tabell 2), undersøkte vi avstanden mellom valp og lederdyr sammenlignet med avstanden mellom valpene. Her fant vi at valper og lederdyr var gjennomsnittlig litt nærmere hverandre enn avstanden mellom valper i paringstiden og fram til fødselen, men denne forskjellen var ikke signifikant.

A**B****C**

Figur 4: Parvise avstander mellom dyrene over tid beregnet med GAMM-analyse. A) i blått viser lederdyr til valper (LV) der lederpar (LL) er satt som referansenivå, B) i rødt viser valper til valper (VV) der lederparet (LL) er satt som referansenivå, og C) lederdyr til valper i blått (LV) der valper til valper (VV) er satt som referansenivå. Solid heltrukken linje er gjennomsnittet mens det fargede båndet er 95 % simultant konfidensintervall. Den horisontale solide linjen indikerer referansenivået, og når konfidensintervallet ikke krysser denne linjen er effekten ansett som signifikant (uthevet i mørkere fagre). Vertikale linjer indikerer perioden for paringstid, svangerskap og fødsel beregnet ved endringspunktanalyse. – Pairwise distances between wolves over time predicted from the GAMM analysis. A) in blue represents leader pair to pup (LV) when the leader pair (LL) is set to the reference level, B) in red represents pup to pup (VV) when the leader pair (LL) is set to the reference level, C) leader pair to pup in blue (LV) when pup to pup (VV) is set to the reference level. The solid line is the mean distance and the colored bands are the 95% simultaneous confidence intervals. Horizontal solid lines indicate the reference level, and when the confidence interval does not overlap, the effect is considered significant (darker colors). Vertical lines indicate the periods of the mating season, pregnancy and birth estimated from change point analyses.

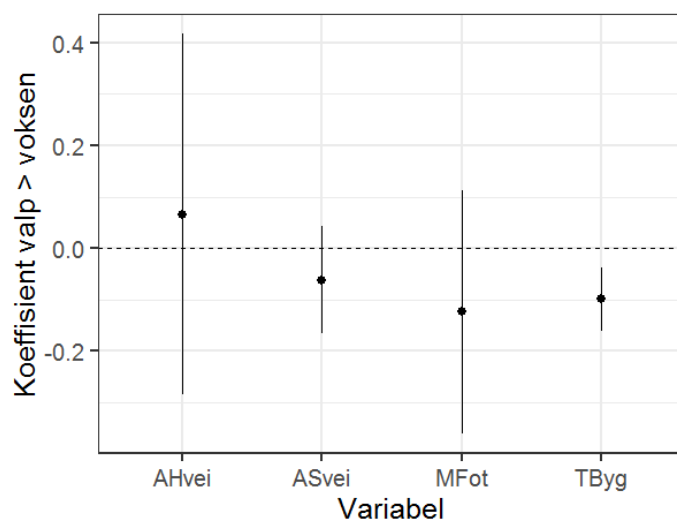
3.4 Valpenes avstand til menneskelig infrastruktur

Når valpene gikk atskilt fra de voksne, foretrakk de områder lenger unna vei og tettbebyggelse, og også lenger inn i skogen, enn når de gikk sammen med de voksne (Figur 5; Tabell 3). De andre forklaringsvariablene som beskrev avstand til skogsbilvei, tetthet av bygninger og menneskelig fotavtrykk var ikke av stor betydning (var ikke med i den beste modellen).



Figur 5: Koeffisienter og 95% konfidensintervall for de skalerte habitatsvariablene som best klarte å skille mellom habitatbruk når valpene gikk atskilt mot når de gikk sammen med de voksne. AHvei = Avstand til hovedvei; ASkog = Avstand til nærmeste skogkant; ATett = Avstand til nærmeste tettsted. For nærmere forklaring, se Tabell 1. – Coefficients and 95% CI of the scaled habitat variables that best separated between the habitat use of the pups while alone versus together with the parents. AHvei = distance to main road; ASkog = distance to forest edge; ATett = distance to settlement.

Når valpene var atskilt fra de voksne, brukte de områder med lavere tetthet av bygninger enn det de voksne gjorde på samme tidspunkt (Figur 6; Tabell 3). Til tross for at flere habitatsvariabler var med i den beste modellen, hadde de lav forklaringsverdi (konfidensintervallet overlappet med 0, Figur 6).



Figur 6: Koeffisienter og 95% konfidensintervall for de skalerte habitatvariablene som best klarte å skille mellom habitatvalget til valpene og de voksne når de ikke var sammen. AHvei = Avstand til hovedvei; ASvei = Avstand til skogsbilvei; MFot = Menneskelig fotavtrykk; TByg = Tetthet av bygninger. For nærmere forklaring, se Tabell 1. - Coefficients and 95% CI of the scaled habitat variables that best separated between the habitat use of the pups and their parents when they were separated from each other. AHvei = distance to main road; ASvei = distance to forest road; MFot = human footprint; TByg = density of buildings.

Tabell 3: AIC-tabell fra modellene for å forklare hvilke variabler som best skiller mellom habitatbruk 1) til valper når de er atskilt og når de er sammen med voksne, og 2) til valper og voksne når de er atskilt fra hverandre. Modellen utpekt som best er i fet skrift. – AIC-table of the models used to differentiate between the habitat use 1) of pups when separated from versus together with parents, and 2) of pups and adults when separated from each other.

Analyse 1: Valp atskilt mot valp sammen med voksen											
Modell	Atett	Ahvei	Asvei	Tbyg	Mfot	Askog	K	AICc	ΔAICc	AICcWt	LL
m4	x	x				x	6	8204.32	0	0.43	-4096.15
m3	x	x			x	x	7	8204.76	0.44	0.34	-4095.37
m2	x	x		x	x	x	8	8206.29	1.97	0.16	-4095.14
m1	x	x	x	x	x	x	9	8207.97	3.65	0.07	-4094.97
Analyse 2: Valp mot voksen når atskilt											
m1	x	x	x	x	x	x	6	5856.41	0	0.49	-2922.2
m2		x	x	x	x	X	5	5857.97	1.56	0.22	-2923.98
m3		x	x	x	x		4	5858.09	1.69	0.21	-2925.04
m4			x	x	x		3	5860.41	4.01	0.07	-2927.21
m5				x	x		2	5865.13	8.73	0.01	-2930.56
m6				x			1	5891.67	35.26	0	-2944.83

4 Diskusjon

Medlemmene av en ulveflokk går ikke alltid sammen, snarer tvert imot, i løpet av vinteren er valpene oftere separert fra foreldrene og andre kullsøsken enn de er sammen med dem. Dette vises ved en gradvis økning i distanse mellom valp til foreldre dyr, og mellom valp og kullsøsken gjennom hele vinteren fram til at et nytt valpekull ble født i reviret. Både mellom valp og foreldre dyr og mellom valper var avstanden signifikant forskjellig i paringsperioden og forble signifikant til etter fødsel av det nye søskenkullet. Det at effekten ikke lenger var signifikant i tiden etter fødsel forklares av at de fleste valpene utvandret og at storparten av de gjenværende nå ettåringene forble stasjonære i reviret og en del av familiegruppen en sesong til. Valper og foreldre seg imellom så ut til å ha et litt sterkere samhold enn valper med andre kullsøsken fra paringstid og utover, men denne forskjellen var ikke tydelig nok til å være vitenskapelig holdbar (signifikant). Det betyr at valper gradvis blir uavhengige fra foreldrene men også fra sine kullsøsken mer eller mindre samtidig. Våre funn stemmer med tidlige pionerstudier på fagfeltet [44-46]. Dette er interessant i seg selv fordi dette står i sterk kontrast til oppfatningen om at en ulveflokk er en sammensveiset enhet som jakter i lag og forflytter seg sammen til enhver tid.

Flokksamholdet som vi rapporterer her samsvarer godt med våre og tidligere resultater på utvandring av unglulver i Fennoskandia, der også en stor andel av valpene forlot sitt oppvekstrevir i løpet av sitt første leveår [25-27]. Ettersom utvandring er å betrakte som ensomme ekspedisjoner ut i et ukjent landskap, på søk etter egne muligheter for å etablere seg, er det derfor ikke helt utenkelig at de på forhånd før utvandring mens de fortsatt er i hjemreviret allerede har blitt relativt uavhengige fra resten av familien. Forklaringene på dette er trolig sammensatt, men for å starte med tiden før paring midtvinters da familiegruppen var mer samlet, kan det være energi å spare ved at flere familiemedlemmer kan bytte om på å brøyte vei når snøen ligger dyp og har mindre hold i seg til å bære tyngden av ulv [11]. Samtidig er valpene dårlige jegere og lite aktive i jakt på klauvvilt. Samhold med resten av familien vil derfor for valpene ha den store fordel med økt mattilgang til hver enkelt. I denne sammenhengen har flokkstørrelsen trolig en forklaringsverdi [45, 46]. Begrensingene i vårt datagrunnlag på revirnivå forhindret oss derimot å teste dette spesifikt over tid.

Når valpene er separert fra foreldrene, tyder resultatene våre på at valpene er forsiktige i sin atferd. Dette vises ved at valpene i all hovedsak holder seg lengre unna menneskelig infrastruktur, og mer i skjul i oppvekstreviret enn hva foreldrene gjør. Men når vinteren er på hell og snøen blir fastere, kan både valper og foreldre begynne å bevege seg mer fritt fra hverandre uten å sløse for mye energi. Valpene fortsetter å utnytte matfatet til foreldredyrene, men i større grad også av gamle kadaverplasser eller andre matkilder som åteplasser, slakteavfall fra jakten, trafikkdrept eller vinterdrept- klauvvilt som smelter frem. Selv om effekten ikke er statisk holdbar, er det likevel interessant i denne sammenhengen at valpene ser ut til å assosiere seg mer med foreldrene enn med sine kullsøsken. Den kanskje mest naturlige forklaringen, også kjent for andre flokklevende dyr, er at din nærmeste slektning også kan være din nærmeste konkurrent [89, 90]. Således kan valpene forbinde foreldrene både med trygghet og mat, mens andre kullsøsken glupske konkurranse. Selv om valpene blir gradvis uavhengige virker de fortsatt indirekte avhengige av sine foreldre som

realiserer tilgangen på elgkadaver utover senvinteren. I de tilfellene der en eller begge foreldrene dør vil dette påvirke bevegelsesmønsteret til valpene som fortsatt er igjen i oppvekstreviret [91, 92], ikke helt unaturlig vil uerfarne ulvevalper da i større grad kunne oppsøke menneskerelaterte strukturer som veier og bebodde hus i søk etter matrester for å bøte med sulten etter tapet av familieforsørger. Vi manglet derimot tilgjengelig datagrunnlag for å analysere endringer i flokkstruktur som følge av tapet av en familieforsørger, ettersom våre flokker i hovedsak besto av intakte lederpar under datainnsamlingen.

At oppsplitting blant valpene først blir synlig i paringstiden er heller ikke helt uventet, da hormonelt styrt sosial aggresjon internt i flokken da vil være på sitt høyeste nivå [93-95]. Når våren inntar de Sør-Skandinaviske skogene øker også tilgangen på mindre og mellomstore byttedyr som er enklere og langt mindre farlige å fange enn elg [48, 61]. For valpene betyr dette at tilgjengeligheten av potensielle byttedyr på menyen har blitt mye større, men samtidig at tiden som foreldrenes favoritt snart er forbi [23]. For foreldredyrene betyr dette at de skal bli foreldre på nytt og at prioriteringsrekkefølgen som forsørger endres [23, 24]. I samtid bytter derfor foreldredyrene fra å drepe ettårs gamle elgkalver til å drepe nyfødte elgkalver [48], noe som i sin tur betyr et langt mindre matoverskudd for de ettårige, tidligere valpene.

Lederparet gikk stort sett sammen, og den eneste perioden lederhannen og ledertispa gikk lite sammen var rundt fødselstidspunktet. Dette er naturlig ettersom hannen supplerer tispa med mat når hun har født ungene i hiet, når hun dier og når hun holder de nyfødte valpene varme [6]. Dette medfører at hannen beveger seg travelt til og fra hiet med fast føde i munn eller magen som han gulper opp til henne. For de nå omlag ettårs gamle valpene fra det foregående valpekullet, som fortsatt befinner seg i hjemreviret, betyr dette at det er ikke mye oppmerksomhet eller matoverskudd å hente fra foreldrene, som kan deles innbyrdes i den nå fordoblede søskenflokk. Derfor er det ikke helt unaturlig at den største utvandringen skjer nettopp i denne perioden da det å være uavhengig, og derfor ensom, strengt talt bare er en nødvendighet.

5 Konklusjoner

Denne rapporten er en del av et omfattende utredningsarbeid om ulvers atferd overfor menneskelig bosetting. Konklusjonene fra denne rapporten som omtales nederst bør derfor sees i sammenheng med viktige resultater fra de andre fem rapportene i samme utredning. Et utvalg av konklusjonene fra hver av disse fem rapportene er nevnt i det følgende:

5.1 Generelt for utredningen

Rapport 1) Tema var individuell atferd hos voksne, revirhevdende ulver i Skandinavia. Disse utviste ulik grad av oppsøkende eller unnvikende atferd overfor veier og bosetting. De var generelt mer unnvikende på dagtid enn om natten og mer unnvikende om sommeren enn vinterstid. Dessuten ble slike ulver i de nordlige delene av norsk utbredelsesområde, spesielt om vinteren påvist med nærmere tilhold til mennesker enn ulver i sørlige områder, trolig en effekt av sesongtrekk og vinterkonsentrasjoner av elg i lavereliggende strøk med bosetting [96]

Rapport 3) Tema var utvandrende ungunulvers atferd. Under spredning unngikk ungunulvene åpne områder og menneskelig infrastruktur, med unntak av skogsbilveier som ble foretrukket når ulvene var under forflytning. Mest unnvikende var spredningsulvene der de oppholdt seg over lengre perioder. Spredningsulvene viste ikke tegn til å bli mer eller mindre unnvikende over tid. Til tross for at ulvene generelt så ut til å unngå mennesker fant vi imidlertid eksempler på at spredningsulver noen ganger kunne passere områder med svært høy grad av menneskelig aktivitet, men dette utgjorde en minimal andel av ulveposisjonene [97].

Rapport 4) Tema var de utvandrede ungunulvenes atferd ved etablering i revir. Ungulver som vandret relativt kort fra føderetivet før de etablerte egne revir, etablerte seg i områder som lignet oppvekstretivet. Vi så en tendens til at ulver oppvokst i områder med større grad av menneskelig påvirkning var mer unnvikende overfor menneskelig infrastruktur innenfor sine etablerte revir enn ulver oppvokst i områder med mindre grad av menneskelig påvirkning [98].

Rapport 5) Tema var å oppsummere og belyse faktorer som kunne forklare noe av dynamikken i konflikten og Slettåsulvenes atferd i 10-årsperioden, 2009-2018. Observasjoner av ulv, ofte beskrevet i media som nærgående, var ikke slumpvis fordelt over året, men årstids- og sesongbestemt. Snø var en forutsetning for konflikten og ulveobservasjoner i media var konsentrert til januar-mars da snødjupet var størst og elg som ulvens viktigste byttedyr var konsentrert i lavereliggende strøk nær hus. Slettåsulvene viste en årssyklus i atferd som er kjent fra andre områder med mye snø og trekkelg [99].

Rapport 6) Tema var intensive studier av Slettåsflokkens atferd gjennom en hel årssyklus. De voksne i Slettåsflokken oppholdt seg nærmere bebodde hus enn forventet vinterstid, hovedsakelig om natten når de jaktet i områder med høye elgtettheter og forekomst av rådyr. Hi- og valpeplasser ble foretrukket langt fra hus, men de voksne fortsatte å jakte nærmere hus enn forventet også i sommermånedene, noe som delvis kunne gjenspeiles av elgens preferanse for opphold nær hovedveier sommerstid. Om høsten jaktet og oppholdt ulvene seg langt unna bebodde hus [66].

5.2 Spesifikt for denne rapporten

- 1) Mens lederdyrene i de undersøkte ulveflokkene gikk stort sett sammen hele tiden, kunne valpene i perioder være atskilt fra foreldrene og/eller kullsøskene.
- 2) Flokksamholdet var sterkest tidlig på vinteren, men avtok over tid. Dette karakteriseres ved at valpene beveget seg mer og mer for seg selv før de fleste til slutt vandret ut på våren før de var 14 måneder gamle.
- 3) Den variable flokkstrukturen om vinteren gjør at ulvespor fra flokkmedlemmene kan observeres samtidig i ulike deler av et ulverevir.
- 4) I de tilfeller da valpene faktisk var adskilt fra foreldrene kunne deres habitatvalg karakteriseres som forsiktig, lenger til skogs og lenger unna menneskelig infrastruktur.
- 5) Flokksamholdet vi beskriver i denne rapporten kan ha betydning for bestands-
overvåkingen i form av beregning av antall ulv og ynglinger, men også for planlegging og gjennomføring av en etisk og effektiv lisensjakt på familiegrupper av ulv i fremtiden.

Referanser

1. Zimmermann B, Wabakken P, Eriksen A, Maartmann E, Holen FG, Dahl ER, Nordli K, Teräväinen M, Fuchs B, Svarstad IB *et al*: **Atferdsstudier på ulv i Slettås- og Osdalsreviret. Foreløpige resultater fra feltperioden januar-februar 2017**. In: *Oppdragsrapport 2017/1*. Høgskolen i Innlandet; 2017.
2. Wabakken P, Maartmann E, Eriksen A, Zimmermann B, Flagstad Ø, Liberg O, Sand H, Wikenros C: **Ulv som skadegjører på bufe, tamrein og hund i Norge. Skadehistorikk og skadepotensiale i forhold til ulvens spredningsmønster**. In: *Høgskolen i Innlandet Oppdragsrapport*. vol. Nr. 2 - 2017: Høgskolen i Innlandet; 2017.
3. Milleret C, Wabakken P, Liberg O, Åkesson M, Flagstad Ø, Andreassen HP, Sand H: **Let's stay together? Intrinsic and extrinsic factors involved in pair bond dissolution in a recolonizing wolf population**. *Journal of Animal Ecology* 2017, **86**(1):43-54.
4. Chapron G, Wikenros C, Liberg O, Wabakken P, Flagstad Ø, Milleret C, Månsson J, Svensson L, Zimmermann B, Åkesson M: **Estimating wolf (*Canis lupus*) population size from number of packs and an individual based model**. *Ecol Model* 2016, **339**:33-44.
5. Jordan PA, Shelton PC, Allen DL: **Numbers, turnover, and social structure of the Isle Royale wolf population**. *American Zoologist* 1967, **7**(2):233-252.
6. Jedrzejewski W, Schmidt K, Theuerkauf J, Jedrzejewska B, Okarma H: **Daily movements and territory use by radio-collared wolves (*Canis lupus*) in Bialowieza Primeval Forest in Poland**. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 2001, **79**(11):1993-2004.
7. Zimmermann B, Sand H, Wabakken P, Liberg O, Andreassen HP: **Predator-dependent functional response in wolves: from food limitation to surplus killing**. *Journal of Animal Ecology* 2015, **84**(1):102-112.
8. Gervasi V, Sand H, Zimmermann B, Mattisson J, Wabakken P, Linnell JD: **Decomposing risk: landscape structure and wolf behavior generate different predation patterns in two sympatric ungulates**. *Ecological Applications* 2013, **23**(7):1722-1734.
9. Gundersen H, Andreassen HP, Storaas T: **Spatial and temporal correlates to norwegian moose**. *Alces* 1998, **34**(2):385-394.
10. Macdonald DW: **The ecology of carnivore social behaviour**. *Nature* 1983, **301**(5899):379-384.
11. Mech LD: **The Wolf: The Ecology and Behavior of an Endangered Species**. Minneapolis: University of Minnesota press; 1970.
12. Barber-Meyer SM, Mech LD, Newton WE, Borg BL: **Differential wolf-pack-size persistence and the role of risk when hunting dangerous prey**. *Behaviour* 2016, **153**(12):1473-1487.
13. Sand H, Vucetich J, Zimmermann B, Wabakken P, Wikenros C, Pedersen H-C, Rolf P, Liberg O: **Assessing the influence of prey- predator ratio, prey age structure and pack size on wolf kill rate**. *Oikos* 2012, **121**(9):1454-1463.
14. Sand H, Zimmermann B, Wabakken P, Andrèn H, Pedersen HC: **Using GPS technology and GIS cluster analyses to estimate kill rates in wolf-ungulate ecosystems**. *Wildlife Society Bulletin* 2005, **33**(3):914-925.
15. Zimmermann B, Wabakken P, Eriksen A, Maartmann E, Holen F, Dahl ER, Nordli K, Teräväinen M, Fuchs B, Svarstad IB: **Atferdsstudier på ulv i Slettås- og Osdalsreviret: Foreløpige resultater fra feltperioden januar-februar 2017**. In: *Oppdragsrapport*. vol. 1-2017: Høgskolen i Innlandet; 2017.
16. Alexander RD: **The evolution of social behavior**. *Annual review of ecology and systematics* 1974, **5**(1):325-383.
17. Caraco T, Wolf LL: **Ecological determinants of group sizes of foraging lions**. *The American Naturalist* 1975, **109**(967):343-352.
18. Giraldeau L-A, Caraco T: **Social foraging theory**: Princeton University Press; 2000.
19. Singleton GR, Hay DA: **The effect of social organization on reproductive success and gene flow in colonies of wild house mice, *Mus musculus***. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1983, **12**(1):49-56.

20. Morin PA, Moore JJ, Chakraborty R, Jin L, Goodall J, Woodruff DS: **Kin selection, social structure, gene flow, and the evolution of chimpanzees.** *Science* 1994, **265**(5176):1193-1201.
21. Zedrosser A, Støen O-G, Sævbø S, Swenson JE: **Should I stay or should I go? Natal dispersal in the brown bear.** *Animal Behaviour* 2007, **74**(3):369-376.
22. Mech LD, Boitani L: **Wolf Social Ecology.** In: *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation.* Edited by Mech LD, Boitani L: University Chicago Press; 2003: 1-35.
23. Packard JM, Mech LD, Seal US: **Social influences on reproduction in wolves.** 1983.
24. Creel SF: **Dominance, aggression, and glucocorticoid levels in social carnivores.** *Journal of Mammalogy* 2005, **86**(2):255-264.
25. Kojola I, Kaartinen S, Hakala A, Heikkinen S, Voipio HM: **Dispersal Behavior and the Connectivity Between Wolf Populations in Northern Europe.** *Journal of Wildlife Management* 2009, **73**(3):309-313.
26. Kojola I, Aspi J, Hakala A, Heikkinen S, Ilmoni C, Ronkainen S: **Dispersal in an expanding wolf population in Finland.** *Journal of Mammalogy* 2006, **87**(2):281-286.
27. Wikenros C, Berg L, Brendryen SA, Flagstad Ø, Jonsson B, Larsson P, Strømseth TH, Svensson L, Liberg O: **Förslag till samordning av inventering av varg i Norge och Sverige.** 2014.
28. Bekoff M: **Mammalian dispersal and the ontogeny of individual behavioral phenotypes.** *The American Naturalist* 1977, **111**(980):715-732.
29. Moehlman PD: **Social organization in jackals: the complex social system of jackals allows the successful rearing of very dependent young.** *American Scientist* 1987, **75**(4):366-375.
30. Fritts SH, Mech LD: **Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota.** *Wildlife Monographs* 1981(80):6-79.
31. Wabakken P, Sand H, Kojola I, Zimmermann B, Arnemo JM, Pedersen HC, Liberg O: **Multistage, long-range natal dispersal by a global positioning system-collared Scandinavian wolf.** *Journal of Wildlife Management* 2007, **71**(5):1631-1634.
32. Howard WE: **Innate and environmental dispersal of individual vertebrates.** *Am Midl Nat* 1960:152-161.
33. Rich LN, Mitchell MS, Gude JA, Sime CA: **Anthropogenic mortality, intraspecific competition, and prey availability influence territory sizes of wolves in Montana.** *Journal of Mammalogy* 2012, **93**(3):722-731.
34. Mech LD: **Buffer zones of territories of gray wolves as regions of intraspecific strife.** *Journal of Mammalogy* 1994, **75**(1):199-202.
35. Cubaynes S, MacNulty DR, Stahler DR, Quimby KA, Smith DW, Coulson T: **Density-dependent intraspecific aggression regulates survival in northern Yellowstone wolves (Canis lupus).** *Journal of Animal Ecology* 2014, **83**(6):1344-1356.
36. Liberg O, Chapron G, Wabakken P, Pedersen HC, Hobbs NT, Sand H: **Shoot, shovel and shut up: cryptic poaching slows restoration of a large carnivore in Europe.** *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 2012, **279**(1730):910-915.
37. Chapron G, Kaczensky P, Linnell JDC, von Arx M, Huber D, Andren H, Lopez-Bao JV, Adamec M, Alvares F, Anders O *et al*: **Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes.** *Science* 2014, **346**(6216):1517-1519.
38. Wabakken P, Maartmann E, Eriksen A, Zimmermann B, Flagstad Ø, Liberg O, Sand H, Wikenros C: **Ulv som skadegjører på bufe, tamrein og hund i Norge: skadehistorikk og skadepotensiale i forhold til ulvens spredningsmønster.** In: *Oppdragsrapport.* vol. 2-2017. Høgskolen i Innlandet; 2017.
39. Mech LD: **The challenge and opportunity of recovering wolf populations.** *Conservation biology* 1995, **9**(2):270-278.
40. Amori G, Gippoliti S: **What do mammalogists want to save? Ten years of mammalian conservation biology.** *Biodiversity & Conservation* 2000, **9**(6):785-793.
41. Brooke ZM, Bielby J, Nambiar K, Carbone C: **Correlates of research effort in carnivores: body size, range size and diet matter.** *PLoS one* 2014, **9**(4):e93195.

42. Cagnacci F, Boitani L, Powell RA, Boyce MS: **Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges.** *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 2010, **365**(1550):2157-2162.
43. Miller JA: **Using spatially explicit simulated data to analyze animal interactions: a case study with brown hyenas in northern Botswana.** *Transactions in GIS* 2012, **16**(3):271-291.
44. Barber-Meyer SM, Mech LD: **Gray Wolf (*Canis lupus*) dyad monthly association rates by demographic group.** *Canadian Wildlife Biology and Management* 2015, **4**(2):163-168.
45. Metz MC, Vucetich JA, Smith DW, Stahler DR, Peterson RO: **Effect of Sociality and Season on Gray Wolf (*Canis lupus*) Foraging Behavior: Implications for Estimating Summer Kill Rate.** *Plos One* 2011, **6**(3):10.
46. Benson JF, Patterson BR: **Spatial overlap, proximity, and habitat use of individual wolves within the same packs.** *Wildlife Society Bulletin* 2015, **39**(1):31-40.
47. Johansson M, Karlsson J, Pedersen E, Flykt A: **Factors governing human fear of brown bear and wolf.** *Human dimensions of wildlife* 2012, **17**(1):58-74.
48. Sand H, Wabakken P, Zimmermann B, Johansson Ö, Pedersen H, Liberg O: **Summer kill rates and predation pattern in a wolf-moose system: can we rely on winter estimates?** *Oecologia* 2008, **156**(1):53-64.
49. Zimmermann B, Nelson L, Wabakken P, Sand H, Liberg O: **Behavioral responses of wolves to roads: scale-dependent ambivalence.** *Behav Ecol* 2014, **25**(6):1353-1364.
50. Wabakken P, Sand H, Liberg O, Bjarvall A: **The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978-1998.** *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 2001, **79**(4):710-725.
51. Mattisson J, Sand H, Wabakken P, Gervasi V, Liberg O, Linnell JDC, Rauset GR, Pedersen HC: **Home range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors.** *Oecologia* 2013, **173**(3):813-825.
52. Bischof R, Loe LE, Meisingset EL, Zimmermann B, Van Moorter B, Myrsetrud A: **A Migratory Northern Ungulate in the Pursuit of Spring: Jumping or Surfing the Green Wave?** *American Naturalist* 2012, **180**(4):407-424.
53. Gundersen H: **Vehicle collisions and wolf predation: Challenges in the management of a migrating moose population in southeast Norway.** *Doktorgrad, Universitetet i Oslo* 2003.
54. Gundersen H, Andreassen HP, Storaas T: **Supplemental feeding of migratory moose *Alces alces*: forest damage at two spatial scales.** *Wildlife Biology* 2004, **10**(3):213-223.
55. Storaas T, Nicolaysen KB, Gundersen H, Zimmermann B: **Prosjekt Elg-trafikk i Stor-Elvdal 2000-2004: hvordan unngå elgpåkjørslar på vei og jernbane.** 2005.
56. Liberg O, Andren H, Pedersen HC, Sand H, Sejberg D, Wabakken P, Akesson M, Bensch S: **Severe inbreeding depression in a wild wolf (*Canis lupus*) population.** *Biol Lett* 2005, **1**(1):17-20.
57. Vilà C, Sundqvist AK, Flagstad Ø, Seddon J, Kojola I, Casulli A, Sand H, Wabakken P, Ellegren H: **Rescue of a severely bottlenecked wolf (*Canis lupus*) population by a single immigrant.** *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 2003, **270**(1510):91-97.
58. Wabakken P, Svensson L, Maartmann E, Åkesson M, Flagstad Ø: **Bestandsovervåking av ulv vinteren 2017-2018.** 2018.
59. Arnemo JM, Evans A: **Biomedical protocols for free-ranging brown bears, wolves, wolverines and lynx.** 2017.
60. Arnemo J, Ahlqvist P, Segerström P: **Biomedical protocol for free-ranging wolves (*Canis lupus*): capture, anaesthesia, surgery, yagging, sampling and necropsy procedures.** In.; 2004.
61. Sand H, Wikenros C, Wabakken P, Liberg O: **Effects of hunting group size, snow depth and age on the success of wolves hunting moose.** *Animal Behaviour* 2006, **72**:781-789.
62. Eriksen A, Wabakken P, Zimmermann B, Andreassen HP, Arnemo JM, Gundersen H, Liberg O, Linnell J, Milner JM, Pedersen HC *et al*: **Activity patterns of predator and prey: a simultaneous study of GPS-collared wolves and moose.** *Animal Behaviour* 2011, **81**(2):423-431.

63. Hurlbert SH: **Pseudoreplication and the design of ecological field experiments.** *Ecological monographs* 1984, **54**(2):187-211.
64. Cattet M, Boulanger J, Stenhouse G, Powell RA, Reynolds-Hogland MJ: **An evaluation of long-term capture effects in ursids: implications for wildlife welfare and research.** *Journal of Mammalogy* 2008, **89**(4):973-990.
65. Teräväinen M: **Short term effects of capture on movements in free -ranging wolves (*Canis lupus*) in Scandinavia.** *Masters Thesis.* Hedmark University College; 2016.
66. Zimmermann B, Wabakken P, Eriksen A, Maartmann E, Carricondo-Sanchez D, Versluijs E, Sand H, Wikenros C: **Slettåsulvenes atferd i forhold til menneskelig bosetting gjennom et helt år, utredning om ulv og bosetting del 6.** In: *Skriftserien.* vol. 13-2018: Høgskolen i Innlandet; 2018.
67. Mohr CO: **Table of equivalent populations of North American small mammals.** *The American Midland Naturalist* 1947, **37**(1):223-249.
68. ESRI: **ArcGIS Desktop Release 10.5.1.** In.: Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.; 2017.
69. Yamazaki K, Kasai S, Koike S, Goto Y, Kozakai C, Furubayashi K: **Evaluation of GPS collar performance by stationary tests and fitting on free-ranging Japanese black bears.** *Mammal Study* 2008, **33**(4):131-142.
70. Morehouse AT, Boyce MS: **Deviance From Truth: Telemetry Location Errors Erode both Precision and Accuracy of Habitat-Selection Models.** *Wildlife Society Bulletin* 2013, **37**(3):596-602.
71. Lewis JS, Rachlow JL, Garton EO, Vierling LA: **Effects of habitat on GPS collar performance: using data screening to reduce location error.** *Journal of applied ecology* 2007, **44**(3):663-671.
72. Boyd DK, Ream RR, Pletscher DH, Fairchild MW: **Variation in denning and parturition dates of a wild gray wolf, *Canis lupus*, in the Rocky Mountains.** *Canadian field-naturalist Ottawa ON* 1993, **107**(3):359-360.
73. Eggermann J, Gula R, Pirga B, Theuerkauf J, Tsunoda H, Brzezowska B, Rouys S, Radler S: **Daily and seasonal variation in wolf activity in the Bieszczady Mountains, SE Poland.** *Mamm Biol* 2009, **74**(2):159-163.
74. Mattisson J, Andrén H, Persson J, Segerström P: **Effects of Species Behavior on Global Positioning System Collar Fix Rates.** *Journal of Wildlife Management* 2010, **74**(3):557-563.
75. R Development Core Team: **R: A language and environment for statistical computing** In.: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria; 2017.
76. Killick R, Eckley I: **changepoint: An R package for changepoint analysis.** *Journal of statistical software* 2014, **58**(3):1-19.
77. Killick R, Fearnhead P, Eckley IA: **Optimal detection of changepoints with a linear computational cost.** *Journal of the American Statistical Association* 2012, **107**(500):1590-1598.
78. Sand H, Wikenros C, Wabakken P, Liberg O: **Cross-continental differences in patterns of predation: will naive moose in Scandinavia ever learn?** *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 2006, **273**(1592):1421-1427.
79. Zimmermann B, Wabakken P, Sand H, Pedersen HC, Liberg O: **Wolf movement patterns: a key to estimation of kill rate?** *Journal of Wildlife Management* 2007, **71**(4):1177-1182.
80. Pulliainen E: **Studies on the wolf (*Canis lupus L.*) in Finland.** In: *Annales Zoologici Fennici: 1965.* JSTOR: 215-259.
81. Packard JM: **Wolf Behavior: Reproductive, Social, and Intelligent.** In: *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation.* Edited by Mech LD, Boitani L: University Chicago Press; 2003: 35-65.
82. Zuur AF, Ieno EN: **A protocol for conducting and presenting results of regression-type analyses.** *Methods in Ecology and Evolution* 2016, **7**(6):636-645.
83. Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS: **A protocol for data exploration to avoid common statistical problems.** *Methods in Ecology and Evolution* 2010, **1**(1):3-14.
84. Wood SN: **Generalized additive models: an introduction with R:** Chapman and Hall/CRC; 2017.

85. van Rij J, Wieling M, Baayen RH, van Rijn H: **itsadug: Interpreting time series and autocorrelated data using gamms**. *R package version* 2016, **2**:2.
86. Wood SN, Goude Y, Shaw S: **Generalized additive models for large data sets**. *Journal of the Royal Statistical Society: Series C (Applied Statistics)* 2015, **64**(1):139-155.
87. Johansen B, Aarstad P, Øien D: **Vegetasjonskart for Norge basert på satellittdata. Delprosjekt 1: Klasseinndeling og beskrivelse av utskilte vegetasjonstyper**. In., vol. 3/2009: NORUT - NINA - NTNU; 2009.
88. Sanderson EW, Jaiteh M, Levy MA, Redford KH, Wannebo AV, Woolmer G: **The Human Footprint and the Last of the Wild**. *BioScience* 2002, **52**(10):891.
89. West SA, Pen I, Griffin AS: **Cooperation and competition between relatives**. *Science* 2002, **296**(5565):72-75.
90. Smith JE: **Hamilton's legacy: kinship, cooperation and social tolerance in mammalian groups**. *Animal Behaviour* 2014, **92**:291-304.
91. Ballard W, Stephenson R: **Wolf control-take some and leave some**. *Alces* 1982, **18**:276-300.
92. Brainerd SM, Andrén H, Bangs EE, Bradley EH, Fontaine JA, Hall W, Iliopoulos Y, Jimenez MD, Jozwiak EA, Liberg O et al: **The effects of breeder loss on wolves**. *The Journal of Wildlife Management* 2008, **72**(1):89-98.
93. Rabb GB, Woolpy JH, Ginsburg BE: **Social relationships in a group of captive wolves**. *American Zoologist* 1967, **7**(2):305-311.
94. Sands J, Creel S: **Social dominance, aggression and faecal glucocorticoid levels in a wild population of wolves, *Canis lupus***. *Animal Behaviour* 2004, **67**:387-396.
95. Zimen E: **On the regulation of pack size in wolves**. *Ethology* 1976, **40**(3):300-341.
96. Carricondo-Sanchez D, Zimmermann B, Wabakken P, Eriksen A, Erling M, Sanz Perez A, Sand H, Wikenros C: **Individuell atferd hos ulv ovenfor menneskelig infrastruktur i Skandinavia, Utredning om ulv og bosetting del 1**. In: *Skriftserien* vol. 8-2018: Høgskolen i Innlandet; 2018.
97. Eriksen A, Zimmermann B, Wabakken P, Carricondo-Sanchez D, Sand H, Wikenros C: **Ulver på vandring: Spredningsulvers bevegelser i forhold til menneskelig bosetning og infrastruktur. Utredning om ulv og bosetting del 3**. In: *Skriftserien*. vol. 10-2018: Høgskolen i Innlandet; 2018.
98. Sanz-Pérez A MC, Ordiz A, Uzal A, Carricondo-Sanchez D, Eriksen A, Sand H, Wabakken P, Wikenros C, Åkesson M et al: **Oppvekstrevirets effekt på habitatvalg hos voksne ulver. Utredning om ulv og bosetting del 4**. In: *Skriftserien*. vol. 11-2018: Høgskolen i Innlandet.
99. Wabakken P, Zimmermann B, Eriksen A, Maartmann E, Nordli K, Carricondo-Sanchez D, Sand H, C W: **Sesongkonflikter mellom mennesker og ulv i områder med snø og trekkelg. Ulv i Slettåsreviret, 2009-2018. Utredning om ulv og bosetting del 5**. In: *Skriftserien*. vol. 12-2018: Høgskolen i Innlandet; 2018.

Den grunnleggende enheten i en ulveflokk, også kalt familiegruppe, består av det revirmarkerende paret med en lederhann og en ledertispe samt deres avkom fra siste yngling og/eller tidligere valpekull. Flokkens gruppeatferd og forflyningsmønster i reviret avhenger av ulvenes årssyklus. Observasjoner i Skandinavia fra langtidsserier med GPS data og det nasjonale overvåkningsprogrammet tyder på at samholdet i flokken gradvis går i oppløsning i løpet av vinteren. Ved hjelp av 15 år med datamateriale fordelt på 17 revirår der det fantes parvise GPS posisjoner tatt på samme tidspunkt fra 21 foreldredyr og 30 valper, har vi undersøkt familiegruppers flokksamhold og valpers utvandringstidspunkt fra januar til begynnelsen av juli. Vi undersøkte flokksamholdet med en regressiv ikke-lineær tidsserieanalyse (GAMM). Flokksamholdet var sterkest i begynnelsen av vinteren, men avtagende over tid, karakterisert med at valpene beveget seg mer og mer for seg selv før de fleste (75%) til slutt hadde utvandret før de var 14 måneder gamle. Gjennomsnittlig avstand mellom kullsøsken og mellom valper og foreldre ble signifikant forskjellig fra null i paringstiden, og forble signifikant til etter fødselstidspunktet til det ny søskenkullet. Variasjonsmålet i flokksamholdet er derimot stort både mellom kullsøsken, men også mellom valper og foreldre. Med andre ord kunne valper gå atskilt fra søsken og foreldre også tidlig på vinteren, dog ikke så ofte eller lenge som senere på vinteren og våren. I de tilfellene da valpene faktisk var adskilt fra foreldrene kunne valpenes habitatvalg karakteriseres som forsiktig, lenger til skogs og lenger unna menneskelig infrastruktur. Våre resultater står i sterk kontrast mot den allmenne oppfatningen om at ulveflokker går sammen til enhver tid. Dette kan ha betydning for bestandsovervåkingen i form av beregning av antall ulv og ynglinger, men også for planlegging og gjennomføring av en etisk og effektiv lisensjakt på Skandinaviske familiegrupper av ulv i fremtiden.