

Ana Sanz-Perez^{1,2,3}, Cyril Milleret², Andres Ordiz², Antonio Uzal⁴,
David Carricondo-Sanchez¹, Ane Eriksen¹, Håkan Sand⁵,
Petter Wabakken¹, Camilla Wikenros⁵, Mikael Åkesson⁵,
Barbara Zimmermann¹

Oppvekstrevirets effekt på habitatvalg hos voksne ulver

Utredning om ulv og bosetting del 4

1. Høgskolen i Innlandet, Evenstad, Norge
2. Norges miljø- og biovitenskapelige universitet, Fakultet for miljøvitenskap og naturforvaltning, Norge
3. Forest Sciences Center of Catalonia (CTFC), Biodiversity and Animal Conservation Lab, Solsona, Spania
4. Nottingham Trent University, School of Animal, Rural and Environmental Sciences, Brackenhurst, Southwell, Nottinghamshire NG25 0FQ, UK
5. Sveriges Lantbruksuniversitet (SLU), Grimsö forskningsstasjon, Sverige

Skriftserien 11 - 2018

© Forfatter/ Høgskolen i Innlandet
ISBN trykt versjon: 978-82-8380-073-9
ISBN elektronisk versjon: 978-82-8380-074-6
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 Høgskolen i Innlandets skriftserie publiseres både internt og eksternt finansierte FoU-arbeider

Omslagsbilde: Spredningen til ulvetispene som inngår i studien. Røde punkter markerer senterpunktene til oppvekstrevirene og fargede polygoner viser hjemmeområdene etter at ulvene hadde etablert revir med en partner. Hvite piler kobler sammen senterpunktene til oppvekstrevir og etablert revir for de individuelle ulvetispene.

Cover page image: The dispersal of the studied female wolves. Red dots represent the centroid of the natal territories and colored polygons represent the range of the individual once settled within a pair. White arrows connect the centroids of the natal and settled territories for each individual wolf.



Høgskolen
i Innlandet

Tittel: Oppvekstrevirets effekt på habitatvalg hos voksne ulver. Utredning om ulv og bosetting del 4			
Forfattere: Ana Sanz-Perez, Cyril Milleret, Andrés Ordiz, Antonio Uzal, David Carricondo-Sanchez, Ane Eriksen, Håkan Sand, Petter Wabakken, Camilla Wikenros, Mikael Åkesson, Barbara Zimmermann			
Nummer: 11	År: 2018	Sider: 32	ISBN: 978-82-8380-073-9 ISSN: 2535-5678
Oppdragsgiver: Miljødirektoratet		Oppdragsgivers referanse: M-1199 2018	
Emneord: Atferd, Canis lupus, forflytning, GPS, habitatvalg, menneskelig infrastruktur, ulv			
Sammendrag: Vi undersøkte hvorvidt graden av menneskelig påvirkning i skandinaviske ulvers oppvekstrevir kunne forklare noe av variasjonen i deres habitatvalg og områdebruk i forhold til menneskelig aktivitet og infrastruktur. Først testet vi hypotesen om oppvekstpåvirket habitatpreferanse (OPHP) ved etablering av eget revir, det vil si hvorvidt ulver under spredning var påvirket av egenskaper ved oppvekstreviret, deriblant faktorer relatert til menneskelig aktivitet, når de valgte å etablere seg i eget revir. Siden spredningsavstand kan ha en betydning for likhetsgraden mellom oppvekstrevir og etablert revir, og hanner ofte sprer seg lenger enn hunner, testet vi om spredningsavstand og kjønn kan være av betydning, og vi testet ulike metoder for å definere tilgjengelig habitat. Deretter testet vi hypotesen om OPHP ved ulvers habitatvalg innenfor det etablerte reviret, med to konkurrerende hypoteser: A) Ulver som er eksponert for høy grad av menneskelig aktivitet i oppvekstreviret vil senere unngå menneskelig aktivitet og infrastruktur innenfor sitt etablerte revir. B) Ulver som er eksponert for høy grad av menneskelig aktivitet i oppvekstreviret vil senere selektere for menneskelige strukturer i det etablerte reviret på grunn av en tilpasning eller habituering til menneskelig aktivitet. Vi fant at ulvetisper, og til en viss grad hanner, med kort spredningsavstand fra oppvekstreviret fortrinnsvis valgte å etablere revir i områder som lignet oppveksthabitatet, uavhengig av definisjonene på tilgjengelig habitat og habitatlikhet. Dette var ikke tilfellet for ulver som vandret over lengre avstander. Vi fant også svak men konsistent støtte for at ulvepar der tispa var oppvokst et område med stor grad av menneskelig aktivitet unngikk menneskelig påvirkning innenfor sitt etablerte revir. For hanner var dette mønsteret mindre tydelig. Noe av bakgrunnen for denne utredningen var en bekymring blant folk bosatt i ulveområder for om ulver som vokser opp i områder med stor grad av menneskelig aktivitet vil vise oppsøkende atferd overfor mennesker. Våre funn antyder derimot at ulver som er blitt eksponert for større grad av menneskelig påvirkning i oppvekstreviret muligens unngår nærhet til menneskelig bosetting og infrastruktur innenfor sine revir senere i livet. Metodene brukt i denne studien kan være nyttige for videre forskning på og forvaltningen av ulv i Skandinavia og andre steder, både for å vurdere om ulvenes respons på erfaring med menneskelig aktivitet endrer seg med eventuelle endringer i ulvebestanden eller menneskenes bosettingsmønstre, men også for å sammenligne ulvers respons i Skandinavia med andre deler av Europa der ulven er i ferd med å reetablere seg i områder med langt høyere befolkningstetthet.			



Inland Norway
University of
Applied Sciences

Title: Effects of natal territory on habitat selection in adult wolves. Report on wolves and human settlement part 4			
Authors: Ana Sanz Pérez, Cyril Milleret, Andrés Ordiz, Antonio Uzal, David Carricondo-Sanchez, Ane Eriksen, Håkan Sand, Petter Wabakken, Camilla Wikenros, Mikael Åkesson, Barbara Zimmermann			
Number: 11	Year: 2018	Pages: 32	ISBN: 978-82-8380-073-9 ISSN: 2535-5678
Commissioned by: Norwegian Environment Agency		Commissioner's reference: M-1199 2018	
Keywords: Behaviour, Canis lupus, GPS, habitat selection, human infrastructure, movement ecology, wolf			
Summary: We investigated whether the degree of natal exposure to anthropogenic influences could explain some of the variation in the selection of habitat with regard to anthropogenic factors in Scandinavian wolves. In the first part of the study we tested whether anthropogenic influences in the natal habitat might affect the choice of a breeding territory. Because dispersal distance may influence habitat similarity between natal and established territories, and mammals often show male-biased dispersal, we investigated the importance of dispersal distance and sex, and we tested alternative methods for defining habitat availability. In the second part of the study we evaluated whether the natal habitat may affect the habitat selection of wolves within their established territories, and we tested two competing hypotheses. A) Wolves exposed to a high degree of human activity in the natal territory may avoid human-related features within their established territory. B) Wolves exposed to a high degree of human activity in the natal territory may select for human related features in the established territory because of a certain degree of adaptation or habituation to human activity. We found that female, and to a smaller degree male wolves with short dispersal distances established in natal-like habitat types, regardless of the definition of habitat availability and habitat similarity. This was not the case for wolves that dispersed longer distances. We also found weak but consistent statistical evidence that wolf pairs in which the female had dispersed from a natal territory with a high degree of anthropogenic influence tended to select areas further away from humans within their established territory. The effects of the natal territory of the males was less clear. Part of the background for this evaluation was a concern among people living in wolf areas that wolves growing up in areas with high anthropogenic influence would seek human activity. On the contrary, our results suggest that wolves that have been exposed to larger degrees of anthropogenic influence in the natal territory may avoid proximity to human settlements and infrastructure inside their established territories. Our methodological approach may be useful for the continued wolf research and management in Scandinavia and elsewhere, both for the monitoring of whether wolves' response to exposure to humans changes following changes in the wolf population or in the patterns of human settlement, but also to compare the response of wolves in Scandinavia to those in other parts of Europe, in which wolves are recolonizing areas of much higher anthropogenic influence.			

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 [2-6]. 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? Rapport 2 har fokus på 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 denne rapporten som er nummer 4 i utredningen 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.

Innhold

Forord.....	5
1 Innledning.....	7
2 Metoder.....	8
2.1 Studieområde.....	8
2.2 Analyser del 1.....	9
2.2.1 Datainnsamling.....	9
2.2.2 Definisjon av tilgjengelig habitat.....	10
2.2.3 Definisjon av habitatlikhet.....	12
2.2.4 Statistiske analyser.....	12
2.3 Analyser del 2.....	12
2.3.1 Datainnsamling.....	12
2.3.2 Statistiske analyser.....	13
3 Resultater.....	16
3.1 Oppvekstpåvirket habitatpreferanse nivå 2 (del 1).....	16
3.2 Oppvekstpåvirket habitatpreferanse nivå 3 (del 2).....	19
4 Diskusjon.....	24
5 Konklusjoner.....	27
5.1 Generelt for utredningen.....	27
5.2 Spesifikt for denne rapporten.....	27
Referanser.....	29

1 Innledning

Når voksne dyr tar beslutninger, ved for eksempel valg av habitat, kan de være påvirket av erfaringer fra læringsfaser tidlig i livet [7, 8]. Slik kan erfaringer tidlig i et dyrs liv påvirke individets overlevelse og reproduksjon senere i livet [9], og de tidlige erfaringene kan igjen være påvirket av miljøfaktorer som for eksempel det fysiske og sosiale miljøet under oppveksten [10]. Habitatbruk hos individer i én generasjon kan også være påvirket av valgene som ble tatt i tidligere generasjoner [11]. Ut fra hypotesen om *oppvekstpåvirket habitatpreferanse* (OPHP), dvs. at oppveksthabitatet kan påvirke senere habitatpreferanser, forventes det at individer er mer tilbøyelige til å velge et habitat som ligner habitatet der de vokste opp, noe det finnes støtte for hos flere dyregrupper [8].

Habitatvalg er en prosess som foregår på flere skalaer [12], og deles gjerne inn i fire nivåer: (1) Utbredelsesområde for en art eller bestand. Dette nivået er ofte begrenset av artens spesifikke krav til leveområder. (2) Individets valg av hjemmeområde. (3) Valg av ulike delområder eller habitatflekker innenfor hjemmeområdet for ulike aktiviteter som hvile, fødesøk osv. (4) Finskala habitatvalg av spesifikke strukturer [13]. Habitatvalget på en gitt romlig skala kan være et resultat av begrensninger på habitatvalget på et høyere nivå [12]. Oppveksthabitatet kan altså potensielt påvirke ikke bare valg av hjemmeområde (nivå 2), men også habitatvalget innenfor dette hjemmeområdet (nivå 3 og 4). Tidligere studier har sett på sammenhenger mellom tidlige erfaringer og utvandring fra oppvekstområdet og etableringen av et eget hjemmeområde (nivå 2, [8]). Miller m.fl. [14] poengter imidlertid at potensielle effekter av tidlig erfaring på senere habitatvalg på nivå 3 og 4 har blitt studert i overraskende liten grad, selv om perioden etter utvandring og etablering av et eget hjemmeområde kan være den lengste perioden i et dyrs liv, og den viktigste perioden for individets bidrag til neste generasjon.

En preferanse for habitattyper som ligner oppveksthabitatet er blitt brukt som en mulig forklaring på rødrevens *Vulpes vulpes* atferdsmessige tilpasning til å utnytte menneskedominerte landskap, der rever født og oppvokst i urbane områder i større grad enn andre rever brukte slike områder senere i livet [15, 16]. Hvorvidt dette skyldes oppvekstpåvirket habitatpreferanse har imidlertid ikke blitt testet. Enda færre studier har vurdert om oppvekstpåvirket habitatpreferanse påvirker habitatvalg etter spredning hos store rovdyr [17, 18]. Studiene som har sett på dette har så langt fokusert på etablering av hjemmeområder (nivå 2), og resultatene er ikke entydige. En rekke ulike stimuli tidlig i livet kan påvirke atferden til voksne individer, og hos arter som lever i grupper vil sosiale interaksjoner være av stor betydning for å forme ulike atferdsprofiler [se f.eks. 19]. Store rovdyr er også svært kognitive, og man kan forvente at ulike typer stimuli kan ha en betydning senere i livet, ikke bare for spredning og etablering av hjemmeområder. Mennesker kan være en viktig forstyrrelsesfaktor og utgjøre en reell risiko for store rovdyr, som generelt unngår mennesker, menneskelige aktivitet og menneskeskapt infrastruktur (se f.eks. [1-3, 20-22]). Mennesker kan altså være en type stimulus som kan påvirke rovdyrs atferd gjennom hele livet.

Ulven *Canis lupus* som har reetablert seg i Skandinavia og andre deler av Europa lever i landskap som i varierende grad er dominert av mennesker [23]. Selv om de kan dra nytte av f.eks. veier, åteplasser og slakteavfall unngår ulver i Skandinavia menneskelige strukturer på flere romlige skalaer [2, 3, 24, 25], og mennesker står for den største andelen av bestandens dødelighet [20, 21]. I denne studien undersøkte vi hvorvidt graden av menneskelig påvirkning i oppvekstreviret kunne forklare noe av variasjonen i skandinaviske ulvers habitatvalg og områdebruk i forhold til menneskelig aktivitet og infrastruktur. Vi studerte mulige effekter på ulvenes habitatvalg på to ulike nivåer:

I **del 1** studerte vi ulvers etablering av eget revir (habitatvalg nivå 2). Ved hjelp av den langvarige, detaljerte overvåkingen og den nærmest komplette stamtavlen som er blitt rekonstruert for den

skandinaviske ulvebestanden undersøkte vi hvorvidt ulver under spredning var påvirket av egenskaper ved oppvekstreviret når de valgte å etablere seg i eget revir. Blant disse var ulike faktorer relatert til menneskelig aktivitet. Vår generelle hypotese for denne delen av studien var at ulver foretrekker å etablere seg i revir som ligner oppvekstreviret, og mer spesifikt, at ulver fra oppvekstrevir med høy grad av menneskelig påvirkning også velger å etablere seg i mer menneskedominerte områder og landskap. Siden spredningsavstand kan ha en betydning for likhetsgraden mellom oppvekstrevir og etablert revir [26], og hanner ofte sprer seg lenger enn hunner [27], testet vi om spredningsavstand og kjønn kan være viktige faktorer, og vi brukte ulike metoder for å definere tilgjengelig habitat siden definisjonen på tilgjengelig habitat kan være av betydning for hvorvidt man finner en sammenheng mellom habitatet i oppvekstreviret og det etablerte reviret.

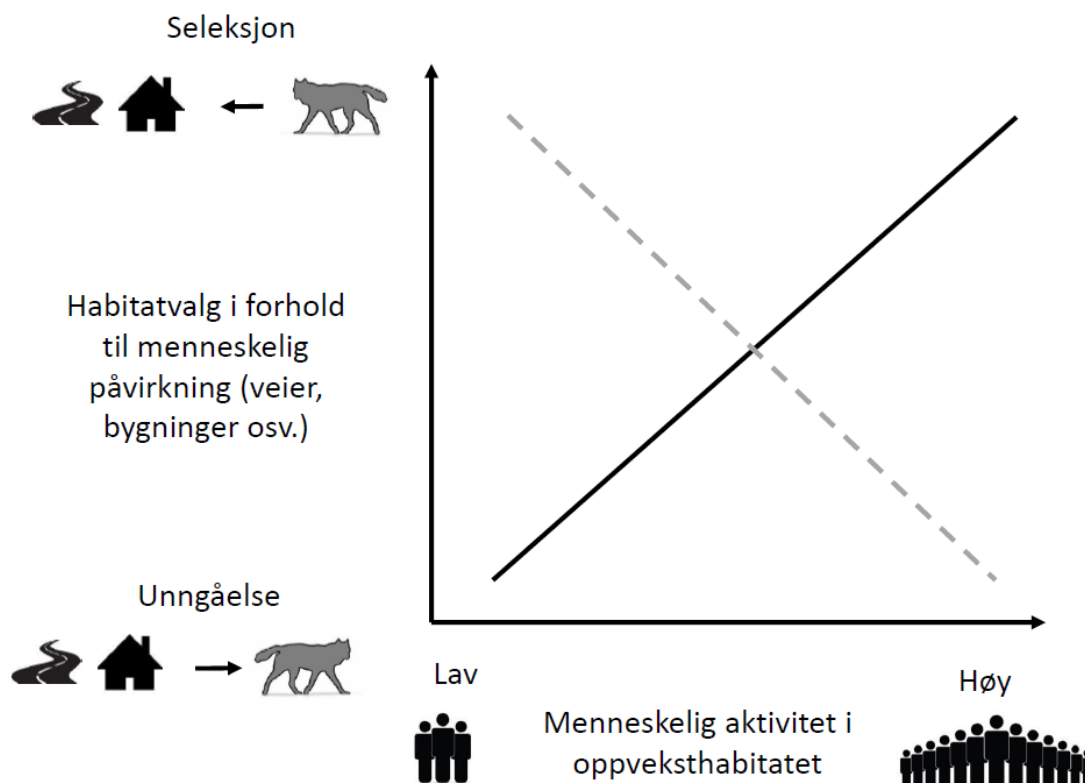
I **del 2** testet vi om ulver som var eksponert for ulike grader av menneskelig aktivitet i oppvekstreviret viste ulikt habitatvalg innenfor det etablerte reviret (habitatvalg nivå 3). Vi testet to konkurrerende hypoteser (Fig. 1): A) Individuelle ulver som er eksponert for høy grad av menneskelig aktivitet i oppvekstreviret vil senere unngå menneskelig aktivitet og infrastruktur innenfor sitt etablerte revir, mens ulver som er mindre eksponert for menneskelig aktivitet i oppvekstreviret i større grad vil benytte seg av menneskelige strukturer innenfor sitt etablerte revir ved at de f.eks. finner næring fra slakteavfall og åteplasser og bruker veier for effektiv forflytning (Fig. 1, stiplede grå linje). B) Individuelle ulver som er eksponert for høy grad av menneskelig aktivitet i oppvekstreviret vil senere selektere for menneskelige strukturer i det etablerte reviret på grunn av en tilpasning eller habituering til menneskelig aktivitet, mens ulver som er mindre eksponert for menneskelig aktivitet i oppvekstreviret vil unngå mennesker i større grad som voksne siden mennesker representerer noe ukjent (Fig. 1, hel sort linje).

Denne studien befinner seg i skjæringspunktet mellom økologi og forvaltning og kan være nyttig for viltforvaltere både i og utenfor Skandinavia. Rovviltbestander er under reetablering i menneskedominerte landskap i en rekke land (f.eks. Bruskotter og Shelby [28] i Nord-Amerika og Chapron m.fl. [23] i Europa). Derfor blir en god forståelse av store rovdyrs habitatvalg og områdebruk i befolkede områder mer og mer nødvendig for å kunne oppnå en varig sameksistens mellom mennesker og rovdyr.

2 Metoder

2.1 Studieområde

Studieområdet for denne rapporten var det omkring 100 000 km² store utbredelsesområdet til den skandinaviske ulvebestanden i Norge og Sverige. Området var dominert av boreal barskog med innslag av myrer og innsjøer, med en gjennomsnittlig befolkningstetthet på < 1 person/km² i store deler av studieområdet [29]. Gjennomsnittlig tetthet av asfalterte veier var 0,19 ± 0,02 km/km², og på grunn av omfattende skogbruk er tettheten av skogsbilveier omlag 4.6 ganger høyere [24]. Den viktigste byttedyrarten for den skandinaviske ulven er elg *Alces alces*, og rådyr *Capreolus capreolus* i områdene lengst sør [30]. Deler av ulvens utbredelsesområde overlapper med utbredelsen til brunbjørn *Ursus arctos*, gaupe *Lynx lynx* og jerv *Gulo gulo*.



Figur 1: Beskrivelse av ulike mønstre for habitatvalg hos voksne ulver som kan forventet ved ulik grad av tidlig erfaring med mennesker. Den grå, stiplede linjen illustrerer tilfeller der individer som hadde omfattende og muligens negativ erfaring med menneskelig aktivitet tidlig i livet unngår mennesker senere i livet. Den sorte linjen illustrerer tilfeller der individer med omfattende erfaring med mennesker tidlig i livet blir mindre sky overfor mennesker og velger områder med større grad av menneskelig påvirkning senere i livet. – Description of different habitat selection patterns of adult wolves towards human related landscape features expected under different degrees of natal experience with humans. The grey dashed line illustrates cases in which individuals that had an extensive and possibly negative experience with high levels of human activity during their natal phase would avoid humans later in life. The black solid line illustrates cases in which individuals that had extensive experience with humans during their natal phase would become less shy towards humans and select areas closer to humans later in life.

2.2 Analyser del 1

2.2.1 Datainnsamling

Vi hentet informasjon om reviretableringer og de revirhevdende ulvenes foreldre fra den skandinaviske bestandsovervåkingen for ulv som er basert på en kombinasjon av sporing på snø, telemetri, og DNA-analyser som har resultert i en nær komplett stamtavle for den skandinaviske ulvebestanden [20, 21, 29, 31]. Etablerte revir ble lokalisert ut fra DNA-funn og springer fra ulver som markerte revir sammen med en partner. Deretter ble foreldrene til de revirmarkerende ulvene identifisert ved hjelp av stamtavlen, og fødselsrevir ble lokalisert ut fra DNA-funn og springer fra foreldrene. Vi beregnet senterpunktet for alle sporfunnene for hvert fødselsrevir og etablert revir, og lagde en buffer rundt senterpunktet på størrelse med et gjennomsnittlig skandinavisk ulverevir (1000 km², [32]). Arealet innenfor denne bufferen ble brukt for å hente ut informasjon om habitatet i det aktuelle reviret [21, 25]. Habitatvariablene er oppsummert i Tabell 1.

Tabell 1: Habitatvariabler brukt for å karakterisere føderetir og etablerte revir til skandinaviske ulver. – Habitat variables used to characterize natal territories and established territories of Scandinavian wolves

Habitatvariabel	Beskrivelse
Befolkningstetthet	Innbyggere / km ² Fra www.scb.se og www.ssb.no
Tetthet hovedvei	Beregnet som km/km ² med 1 km søkeradius. Offentlig vei med veikategori E, R, F fra Statens kartverk N50 Allmänna vägar i Lantmäteriet 1:100 000
Tetthet skogsbilvei	Beregnet som km/km ² med 1 km søkeradius. Privat vei med veikategori P fra Statens kartverk N50 Enskilda vägar i Lantmäteriet 1:100 000
Bruk og tilgjengelighet	Kombinasjon av tetthet av bygninger og veier pr km ² (29, 46)
Vegetasjon	Andel skog, myr, snaufjell, tettbebyggelse, vann og dyrket mark. Statens kartverk N50 og Corine landcover, Lantmäteriet
Høyde over havet	Digital høydemodell fra Statens kartverk og Lantmäteriet, 25 m rastercelle
Helning	Grader fra 0 (flatt) til 90 (vertikalt) Digital høydemodell fra Statens kartverk og Lantmäteriet, 25 m rastercelle
Kupertet	Indeks fra 0 (flatt) til 1 (kupert) basert på variasjon i høyde over havet innenfor de 9 nærmeste rastercellene [33] Digital høydemodell fra Statens kartverk og Lantmäteriet, 25 m rastercelle
Bjørnetetthet	Kernel density estimat basert på jaktstatistikk (29)
Elgetetthet	Antall elg skutt pr år på kommunenivå (Norge) eller elgforvaltningsområde-nivå (Sverige) Fra www.viltdata.se og www.ssb.no

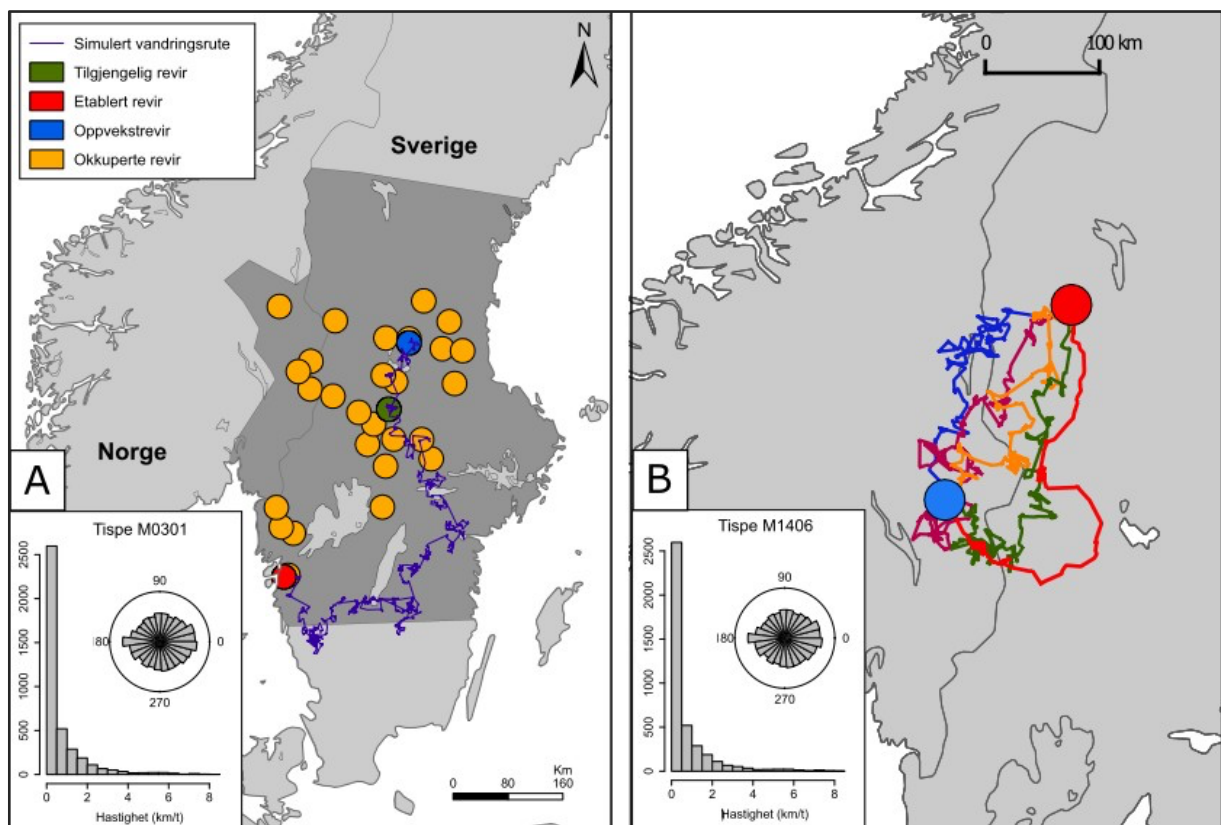
2.2.2 Definisjon av tilgjengelig habitat

Siden de fleste ulvene ikke hadde GPS-halsbånd i spredningsperioden hadde vi ikke tilgang til ulvenes spredningsruter, og heller ikke informasjon om de ulike tilgjengelige habitatene som hver av ulvene ble eksponert for under vandringen mellom oppvekstreviret og det etablerte reviret. Definisjonen av tilgjengelig habitat er imidlertid svært viktig i habitatvalganalyser [13]. Vi testet derfor hvordan ulike definisjoner av tilgjengelig habitat påvirket resultatene våre. De ulike definisjonene var basert på to metoder som er forklart under: såkalte *virrevandringer* og *buffer*.

Når ulver vandrer ut fra oppvekstrevir i Skandinavia er i teorien hele studieområdet tilgjengelig for etablering av et eget revir. Likevel er det habitatet som ulven møter på sin spredningsrute som i praksis er tilgjengelig for den enkelte ulven. Vi brukte derfor GPS-data fra spredningsrutene til 13 ulver som var GPS-merket i oppvekstreviret og deretter vandret ut og etablerte eget revir. Vi brukte disse 13 ulvenes bevegelsesmønster i spredningsperioden for å simulere såkalte *virrevandringer* (*correlated random walks*, CRW, [34]) mellom oppvekstreviret og det etablerte reviret for hver av ulvene i vårt datasett (Fig. 2). Vi brukte null-modellen 'NMs.randomCRW' fra R-pakken 'adehabitatLT' [35]. Spredningsrutene til de 13 merkede ulvene ble brukt hver for seg for å simulere ulike ruter for å ta hensyn til individuell variasjon. Virrevandringer gjorde det slik mulig å definere tilgjengelig habitat

individuelt for den enkelte ulven. For hver ulv i vårt datasett lagde vi 11 simulerte spredningsruter, og for hver av disse hentet vi ut ett tilfeldig punkt. Disse 11 tilfeldige punktene ga et robust utvalg av tilgjengelig habitat for de individuelle ulvene [24, 25].

Fordelen med virrevandringer er at man kan bruke bevegelsesmønstre fra reelle ulver under spredning. Siden dette likevel gir en veldig grov definisjon på tilgjengelig habitat sjekket vi hvor følsomme resultatene våre var ved å teste dem med en alternativ definisjon på tilgjengelighet: Vi trakk en rett linje mellom oppvekstrevir og etablert revir for hver ulv i datasettet, og lagde 11 tilfeldige punkter som var jevnt fordelt innenfor en gitt buffer rundt denne linjen. Vi gjentok denne prosessen med ulike bufferstørrelser, fra 25 til 300 km i hver retning, for å teste hvor følsomme konklusjonene vår var for definisjonen på tilgjengelig habitat.



Figur 2: Eksempler på simulerte virrevandringer: A) Spredningsrute (blå linje) simulert fra vandringsmønsteret til den GPS-merkede ulvetispa M0301. Den simulerte vandringsruten går fra oppvekstreviret (blått) til det etablerte reviret (rødt) til hannen G5310. Okkuperte revir året før hannens etablering er vist i oransje. Det tilfeldig valgte reviret langs den simulerte vandringsruten er vist i grønt. Studieområdet er vist i mørkegrått. B) Reell spredningsrute (rød linje) fra oppvekstreviret (blått) til det etablerte reviret (rødt) til ulvetispa M1406. De blå, oransje, rosa og grønne linjene viser eksempler på virrevandringer som er simulert basert på vandringsmønsteret fra GPS-posisjonene til den samme ulven. - Examples of simulated correlated random walks: A) Trajectory (blue line) simulated from the dispersal movement characteristics of the GPS-collared wolf M0301. The simulated trajectory goes from the natal (blue) to the established (red) territory of the male G5310. The locations of the territories occupied one year before establishment are shown in orange. The randomly selected territory along the simulated dispersal trajectory is shown in green. The study area is shown in dark gray. B) Real dispersing trajectory (red line), from the natal (blue) to the established (red) territory of the GPS-collared wolf M1406. The blue, orange, pink, and green lines represent examples of CRW simulated by using the dispersing characteristics of the GPS trajectory of the same individual.

2.2.3 Definisjon av habitatlikhet

Et av nøkkelpunktene i del 1 av denne studien er å definere graden av likhet mellom oppvekstreviret, tilgjengelige revir og det etablerte reviret. Vi gjorde først en *hovedkomponentanalyse* (*principal component analysis*, PCA) av en matrise bestående av de ulike variablene som karakteriserer oppvekstrevirene, de tilgjengelige revirene og de etablerte revirene. Vi tok med år som en kontinuerlig variabel for å kontrollere for en potensiell effekt av tid. Alle variabler ble standardisert. Deretter brukte vi grupperingsmetoden *k-means* for hovedkomponentene fra hovedkomponentanalysen for å gruppere ulverevir med lignende habitat inn i seks grupper. Hver gruppe inneholdt altså oppveksthabitat, tilgjengelige habitat og etablerte habitat som hadde lignende egenskaper.

For å forsikre oss om at vår definisjon av habitatlikhet ikke påvirket muligheten til å påvise OPHP testet vi hvorvidt alternative grupperingsmetoder (Partition Around Medoids PAM, hierarkiske grupperingsmetoder og et avstandsmål på grad av likhet til oppveksthabitatet) eller antall grupper (4-10) ga andre resultater.

2.2.4 Statistiske analyser

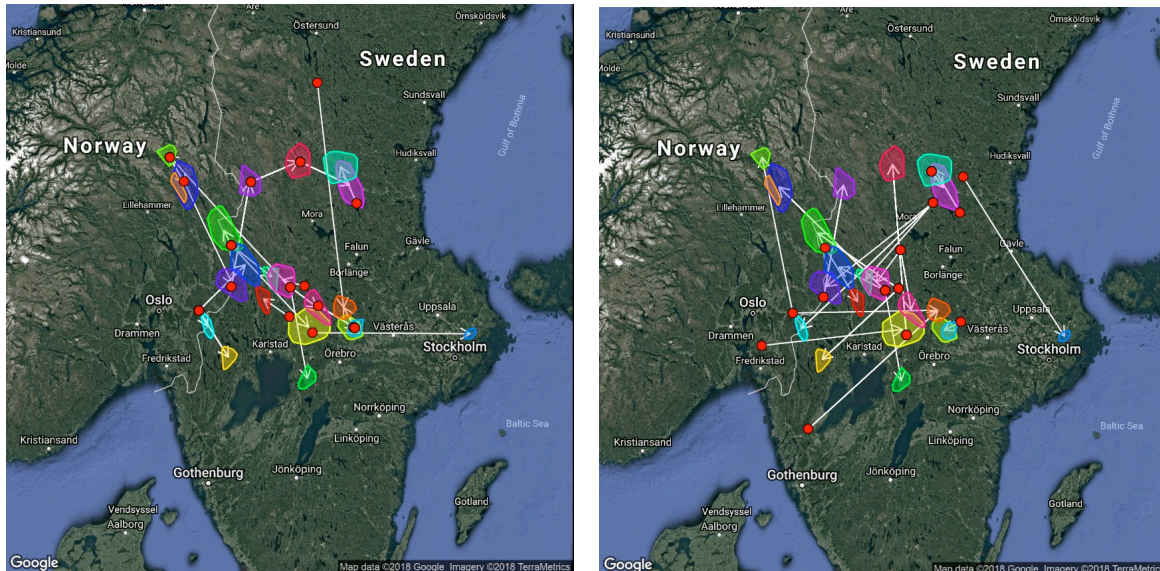
Vi brukte betingede logistiske regresjonsanalyser med den binære responsvariabelen etablert (1) og tilgjengelig (0) for hvert individ for å teste hvorvidt individuelle ulver etablerte revir med habitat som lignet på oppvekstreviret i større grad enn forventet ut fra de tilgjengelige revirene (R-pakke *survival*; [36]). Det etablerte reviret ble koblet med de 11 tilgjengelige revirene ved at hvert individ ble brukt som et "stratum" [37]. Den binære forklaringsvariabelen OPHP markerte hvorvidt tilgjengelige og etablerte revir befant seg i same gruppering som individets oppvekstrevir. En positiv verdi for beta-estimatet til OPHP-variabelen tolkes som støtte til OPHP-hypotesen. Vi testet også om kjønn hadde en effekt på OPHP. På grunn av den potensielle effekten av spredningsavstand på habitatvalg [38] kjørte vi separate modeller for ulver med korte (< 40 km), middels (40 - 200 km) og lange (> 200 km) spredningsavstander. Dette for å unngå å kjøre treveis-interaksjoner mellom OPHP*kjønn*distanse eller kontrollere for ikke-lineære effekter av spredningsavstand. Vi inkluderte habitatvariablene beskrevet i Tabell 1 for å kontrollere for unngåelse/seleksjon for spesifikke habitat typer. Vi sjekket om noen av variablene var korrelerte, og ekskluderte tettsteder, dyrket mark, høyde over havet, kuperthet, myrer, og skogsbilveier fra alle modeller (Pearson korrelasjonskoeffisient > 0.6). I tillegg testet vi hvorvidt ulvetetthet kunne påvirke OPHP ved å inkludere et interaksjonsledd mellom ulvetetthet og OPHP. Vi kjørte modellene med forskjellig antall grupperinger, forskjellige grupperingsmetoder, og et avstandsmål på grad av likhet med oppvekstreviret, og med ulike definisjoner på tilgjengelig habitat. Vi testet hvorvidt individer viste en signifikant seleksjon eller unngåelse av habitat typer som lignet oppveksthabitatet ved å bruke $p < 0.05$ som terskel for statistisk signifikans. Alle analyser ble gjort i programmet R 3.1.1 [39].

2.3 Analyser del 2

2.3.1 Datainnsamling

Fra 2001 til 2015 ble 21 revirmarkerende ulvepar fanget og utstyrt med GPS-halsbånd etter metoder beskrevet av Arnemo og Evans [40]. Ulvene brukt i denne delen av studien var revirmarkerende individer som hadde etablert seg med en partner og var merket med GPS-halsbånd. Fra GPS-dataene fikk vi detaljert informasjon om ulvenes habitatvalg innenfor de etablerte revirene (Fig. 3). Vi brukte GPS-data fra intensivperioder der halsbåndene var programmert til å ta posisjoner med 30-60-minutters intervaller. Siden ulvepar tilbringer det meste av tiden sammen utenom i hiperioden [41]

brukte vi kun GPS-data fra én ulv fra hvert par i habitatvalganalysene. Vi begrenset også dataene til par der vi hadde sammenhengende GPS-data fra mer enn 10 dager for å sikre at vi fikk et representativt utvalg av ulvenes habitatbruk.



Figur 3: Studieområdet i Norge og Sverige med spredningen til ulvene brukt i denne studien (tisper til venstre og hanner til høyre). Røde punkter markerer senterpunktene til oppvekstrevirene og fargede polygoner viser hjemmeområdene til GPS-merkede ulver etter at ulvene hadde etablert revir med en partner. Hvite piler kobler sammen senterpunktene til oppvekstrevir og etablert revir for de individuelle ulvene. – The study area in Norway and Sweden with the dispersal of the studied wolves (females in the left panel and males in the right panel). Red dots represent the centroid of the natal territories and colored polygons represent the range of the individual once settled within a pair. White arrows connect the centroids of the natal and settled territories for each individual wolf.

2.3.2 Statistiske analyser

Vi estimerte betydningen av oppveksthabitatet for ulveparenes habitatvalg innenfor det etablerte reviret i tre trinn. Først kvantifiserte vi habitatvalget til individuelle ulver innenfor hjemmeområdet (habitatvalg på 3. nivå). Deretter identifiserte vi oppvekstrevirene som beskrevet over, og karakteriserte habitattypene de individuelle ulvene hadde blitt eksponert for i oppvekstfasen, og til slutt kvantifiserte vi effekten av oppveksthabitatet på habitatvalget til ulvepar i de etablerte revirene.

Habitatvalg: Vi brukte ressursseleksjonsanalyser (*resource selection function, RSF* [42]) til å kvantifisere habitatvalget til ulveparene innenfor de etablerte revirene. I ressursseleksjonsanalyser sammenligner man habitatvariabler ved brukte og tilgjengelige punkter i en logistisk regresjon. I dette tilfellet sammenlignet vi reelle halvtimes- og timesposisjoner fra de GPS-merkede ulvene innenfor sine etablerte revir med tilgjengelig habitat innenfor de sammen revirene. Siden periodene vi hadde GPS-data fra hvert ulvepar var begrenset er det sannsynlig at vi underestimerte revirstørrelsene [32]. Derfor brukte vi 100% MCP (minimum convex polygon MCP) for å definere revirenes utstrekning. Fra hvert revir trakk vi et antall tilfeldige punkter som tilsvarte 20 ganger antallet ulveposisjoner fra det samme reviret for å representere tilgjengelig habitat. For hvert ulvepar kjørte vi en logistisk regresjonsmodell med den binære responsvariabelen brukt (1: ulveposisjon) eller tilgjengelig (0: tilfeldig posisjon innenfor det aktuelle ulvereviret). For å teste effekten av metoden vi brukte for å definere tilgjengelig habitat gjorde vi de samme analysene der vi brukte 99%

kernel for å definere revirenes utstrekning. Siden ulvenes habitatvalg kan variere gjennom året [43] delte vi dataene inn i en vinterperiode (1. desember til 30. april) og en sommerperiode (1. mai til 31. juli). Siden vi ønsket å kunne si noe om individuell variasjon kjørte vi separate ressursseleksjonsanalyser for hvert ulvepar for hver årstid [44].

Vi hentet ut habitatvariabler som tidligere er vist å ha en betydning for ulvers habitatvalg [21, 24, 25, 43] (Tabell 2). Siden målet vårt var å kvantifisere variasjonen i ulvers atferd overfor menneskelig aktivitet, lagde vi to romlige variabler som var ment å representere graden av menneskelig påvirkning. Den første, som vi kalte «Avstand menneskelig påvirkning 1» var avstand til nærmeste bygning, hovedvei eller skogsbilvei. Det er imidlertid vist at ulver bruker skogsbilveier til forflytning, og dermed kan ha et ambivalent seleksjonsmønster overfor disse [24]. Den andre variabelen, «Avstand menneskelig påvirkning 2», inkluderte derfor ikke skogsbilveier, men avstand til nærmeste bygning eller hovedvei.

Vi lagde en full modell med alle variablene i Tabell 2, der vi la til enten «Avstand menneskelig påvirkning» 1 eller 2. Siden vi kjørte separate ressursseleksjonsanalyser for hvert ulvepar kunne vi slik undersøke hvert ulvepars preferanse eller unngåelse av menneskelig påvirkning. Vi undersøkte om noen av forklaringsvariablene var korrelerte og fjernet variabler med Persons korrelasjonskoeffisient $> 0,6$.

Habitatvalg kan være aktivitets- eller situasjonsavhengig. Ulver kan for eksempel foretrekke å forflytte seg langs skogsbilveier, men unngå de samme veiene når de er på dagleie [24]. Vi gjentok derfor ressursseleksjonsanalysene beskrevet over med et datasett som kun inneholdt forflytningsposisjoner. Forflytningsposisjoner definerte vi som påfølgende posisjoner som hadde en forflytningshastighet på mer enn 200 m per time. Posisjoner der ulven hadde beveget seg mindre enn 200 m pr time siden forrige posisjon ble fjernet.

Oppveksthabitat: Siden vi manglet informasjon om den nøyaktige utstrekningen til oppvekstrevirene hentet vi ut informasjon om habitatet innenfor en 1000 km² buffer rundt oppvekstrevirenes antatte senterpunkter [32]. Vi brukte følgende mål på menneskelig aktivitet: tetthet av hovedveier, skogsbilveier og bygninger, befolkningstetthet, andel dyrket mark, befolkede områder og uberørte områder (Tabell 3) og gjorde en hovedkomponentanalyse (PCA) av matrisen som inneholdt disse variablene. Vi vet ikke hvilken mekanisme som ligger bak en eventuell preferanse for habitat som ligner oppveksthabitatet. Derfor valgte vi å bruke resultatene fra hovedkomponentanalysen som en indeks for det totale nivået av menneskelig aktivitet som ulvene var eksponert for i oppvekstreviret.

Sammenheng mellom oppveksthabitat og habitatvalg i etablert revir: For å vurdere om det var en sammenheng mellom grad av menneskelig aktivitet i ulvenes oppvekstrevir og deres habitatvalg i det etablerte reviret brukte vi lineære blandede modeller (linear mixed models). Responsvariabelen var ulveparenes seleksjonskoeffisienter for Avstand menneskelig påvirkning 1 og 2 fra ressursseleksjonsanalysen for det etablerte reviret. Vi kjørte altså separate analyser for koeffisientene for Avstand menneskelig påvirkning 1 og 2. Forklaringsvariabelen vi var interessert i var resultatet fra hovedkomponentanalysen for menneskelig aktivitet i oppvekstreviret. Siden vi hadde data fra et varierende antall år og årstider fra de forskjellige parene inkluderte vi ulveparets ID som en tilfeldig effekt (random intercept). Siden tispa og hannen i hvert ulvepar hadde ulikt oppvekstrevir testet vi hvorvidt oppveksthabitatet til tispa (Oppvekst_F), hannen (Oppvekst_M), eller begge (Oppvekst_M + Oppvekst_F og Oppvekst_M * Oppvekst_F) påvirket parets habitatvalg i det etablerte reviret. Vi kontrollerte for ulik byttedyrtetthet ved å ta med elgtetthet som en kovariat i alle modellene, ettersom elg er hovedbyttet til ulv i Skandinavia. Vi beregnet elgtetthet fra jaktstatistikk på elgforvaltningsområde-nivå (ÄFO) i Sverige og kommunenivå i Norge, som antall felte elger per km²

innenfor hvert revir [21, 25]. Vi brukte også årstid (sommer og vinter) som en kovariat. Vi valgte den endelige modellen ut fra prinsippet om parsimoni ved hjelp av seleksjonskriteriet AIC [45] og regnet modeller som likeverdige når ΔAIC mellom konkurrerende modeller var < 2 [46].

Tabell 2: Variabler brukt for å modellere habitatvalget til etablerte ulvepar i Skandinavia. Variabelen Myr var korrelert med Skog og derfor ekskludert fra modellen. Avstand menneskelig påvirkning 1 var korrelert med Bygninger og Avstand menneskelig påvirkning 2 var korrelert med Skogsbilvei. Bygninger og Skogsbilveier ble derfor ikke brukt i modeller som inkluderte den korrelerte varianten av Avstand menneskelig aktivitet. – List of covariates used to model habitat selection of established wolf pairs in Central Scandinavia. The variable Myr (mire) was correlated with Skog (forest) and was not included in the model. Avstand menneskelig aktivitet (distance human activity) 1 and 2 were correlated with Bygninger (buildings) and Skogsbilvei (forest gravel roads), respectively. Therefore, we did not use buildings and second roads when Avstand menneskelig aktivitet 1 and 2 were used, respectively.

Navn	Beskrivelse	Kjent effekt
Skog	Andel skog Statens kartverk N50 og Corine landcover, Lantmäteriet	Preferanse (May et al. 2008, Milleret et al. 2018)
Høyde over havet	Digital høydemodell fra Statens kartverk og Lantmäteriet, 25 m rastercelle	-
Myr	Andel myr Statens kartverk N50 og Corine landcover, Lantmäteriet	Unngåelse (Milleret et al. 2018)
Kupertet	Indeks fra 0 (flatt) til 1 (kupert) basert på variasjon i hoh innenfor de 9 nærmeste rastercellene [33] Digital høydemodell fra Statens kartverk og Lantmäteriet, 25 m rastercelle	Preferanse (Milleret et al. 2018)
Hovedvei	Avstand til hovedvei Offentlig vei med veikategori E, R, F fra Statens kartverk N50 Allmänna vägar i Lantmäteriet 1:100 000	Unngåelse (Zimmermann et al. 2014, Ordiz et al. 2015)
Skogsbilvei	Avstand til skogsbilvei Offentlig vei med veikategori P fra Statens kartverk N50 Enskilda vägar i Lantmäteriet 1:100 000	Preferanse/unngåelse (Zimmermann et al. 2014, Ordiz et al. 2015)
Bygninger	Avstand til nærmeste bygning Statens kartverk N50 Lantmäteriet 1:100 000	Unngåelse (Milleret et al. 2018)
Avstand menneskelig påvirkning 1	Avstand til nærmeste bygning, hovedvei eller skogsbilvei. Statens kartverk N50 Lantmäteriet 1:100 000	-
Avstand menneskelig påvirkning 2	Avstand til nærmeste bygning eller hovedvei Statens kartverk N50 Lantmäteriet 1:100 000	-

Tabell 3: Liste over variable brukt som mål på menneskelig aktivitet som ulvene var eksponert for i oppvekstreviret. List of covariates used to characterize the degree of anthropogenic activity to which wolves were exposed to within their natal territory.

Navn	Beskrivelse
Hovedvei	Km hovedvei / km ² Offentlig vei med veikategori E, R, F fra Statens kartverk N50 Allmänna vägar i Lantmäteriet 1:100 000
Skogsbilvei	Km skogsbilvei / km ² Offentlig vei med veikategori E, R, F fra Statens kartverk N50 Allmänna vägar i Lantmäteriet 1:100 000
Bygninger	Bygg / km ² Statens kartverk N50 Lantmäteriet 1:100 000
Befolkningstetthet	Innbyggere / km ² Fra www.scb.se og www.ssb.no
Dyrket mark	Nærvær/fravær av dyrket mark Statens kartverk N50 og Corine landcover, Lantmäteriet
Befolkede områder	Nærvær/fravær av befolkede områder Statens kartverk N50 og Corine landcover, Lantmäteriet
Veier og bygninger	Kombinasjon tetthet av veier og bygninger / km ²

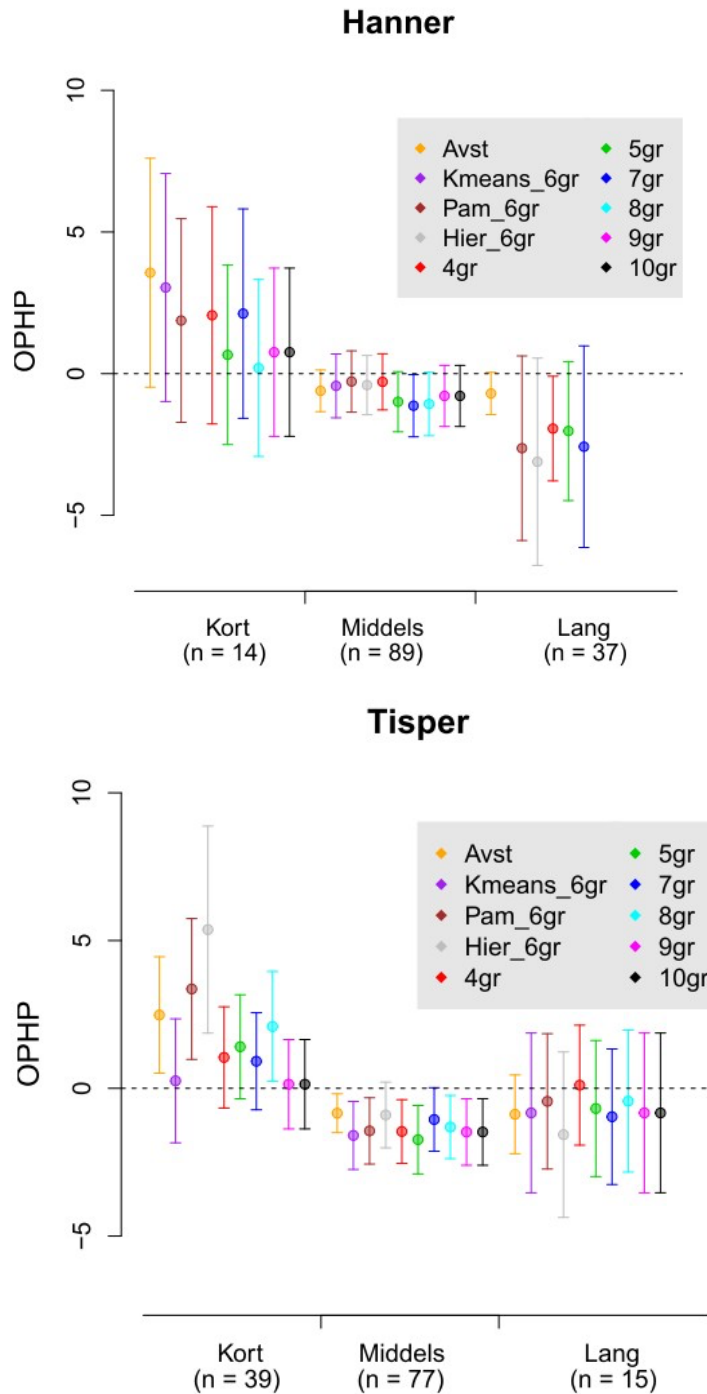
3 Resultater

3.1 Oppvekstpåvirket habitatpreferanse nivå 2 (del 1)

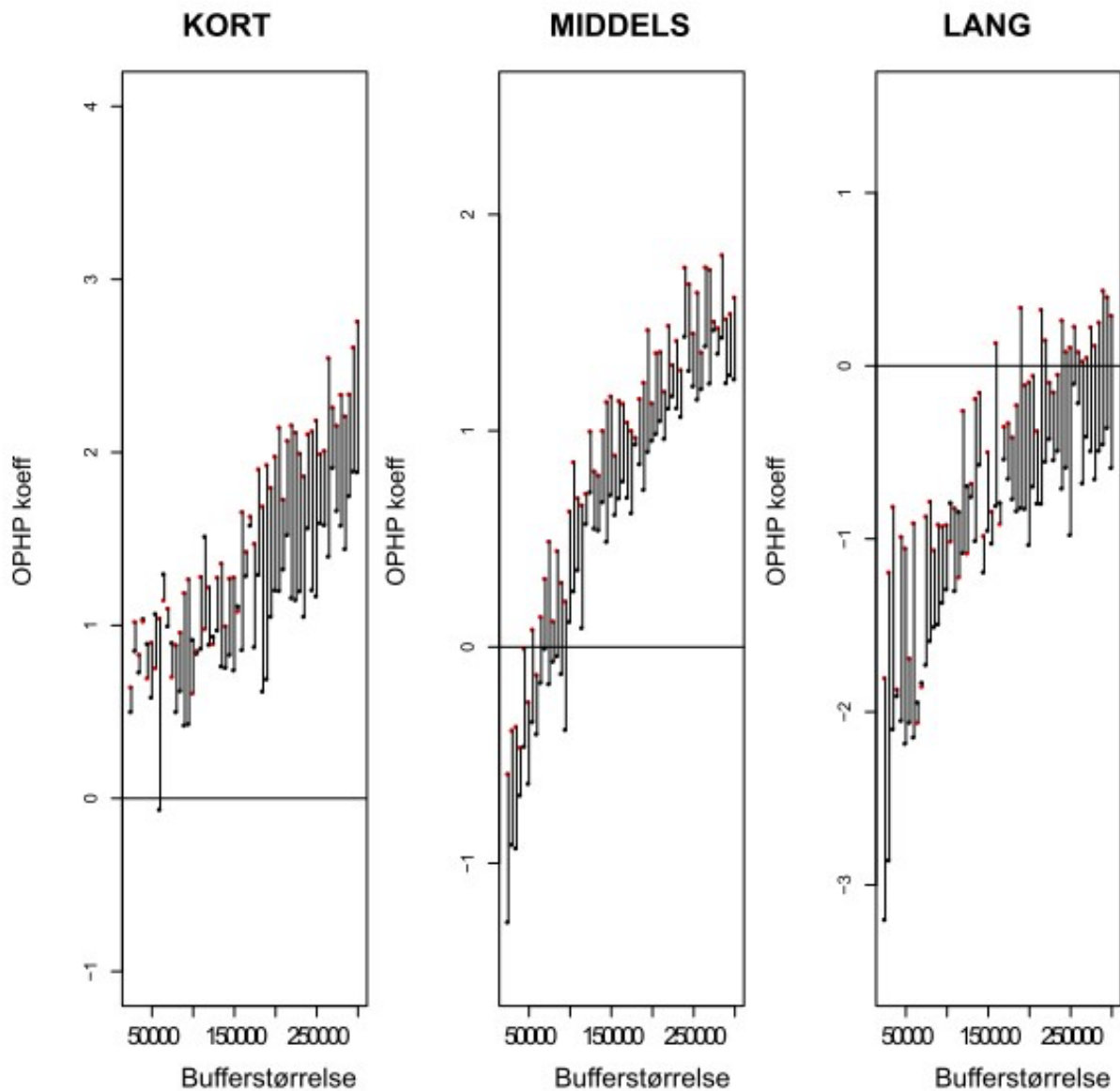
Ved bruk av virrevandring for å definere tilgjengelig habitat hadde ulver med både kort, middels og lang spredningsavstand tilgang til revir med både lignende og forskjellig habitat fra oppvekstreviret. Vi fant oppvekstpåvirket habitatpreferanse (OPHP) hos ulver med kort spredningsavstand, og tisper med kort spredningsavstand hadde høyest grad av OPHP (Fig. 4). Ulver med middels eller lang spredningsavstand viste ikke tegn til OPHP, og hanner med lang spredningsavstand selekterte klartest mot habitat som lignet oppveksthabitatet (Fig. 4). Vi fikk de samme resultatene uavhengig av hvilken metode vi brukte for å definere habitatlikhet (Fig. 4).

Ved bruk av buffermetoden for å definere tilgjengelig habitat økte sannsynligheten for å konkludere med OPHP ved bruk av større buffer (Fig. 5). Dette mønsteret var det samme for begge kjønn, og uavhengig av spredningsavstand, men tispene viste større grad av OPHP enn hannene (Fig. 5). Ulver med lang spredningsavstand viste ikke tegn til OPHP (Fig. 5), uavhengig av bufferstørrelse. Dette bekrefter resultatene vi fikk ved å bruke virrevandring (Fig. 4), og som med virrevandringene var konklusjonene de samme uavhengig av metoden for å definere habitatlikhet.

Ulvene selekterte for skog ($\beta = 9,21$; 95 % konfidensintervall (CI) = 5,87-12,55; Tabell 1) og snaufjell ($\beta = 11,45$; CI = 6,70-16,20; Tabell 1) når de etablerte eget revir. Ulvene unngikk bratte helninger ($\beta = 0,70$; CI = -0,96 - -0,43; Tabell 1), områder med høy grad av bruk og tilgjengelighet ($\beta = -0,01$; CI = -0,01 - -0,004; Tabell 1) og områder med høy bjørnetetthet ($\beta = -1,20$; CI = -2,12 - -0,28); Tabell 1). Høyere ulvetetthet økte sannsynligheten for reviretablering ($\beta = 0,36$; CI = 0,24-0,49; Tabell 1), men viste ingen signifikant interaksjon med OPHP ($\beta = -0,03$; CI = -0,20-0,14; Tabell 1).



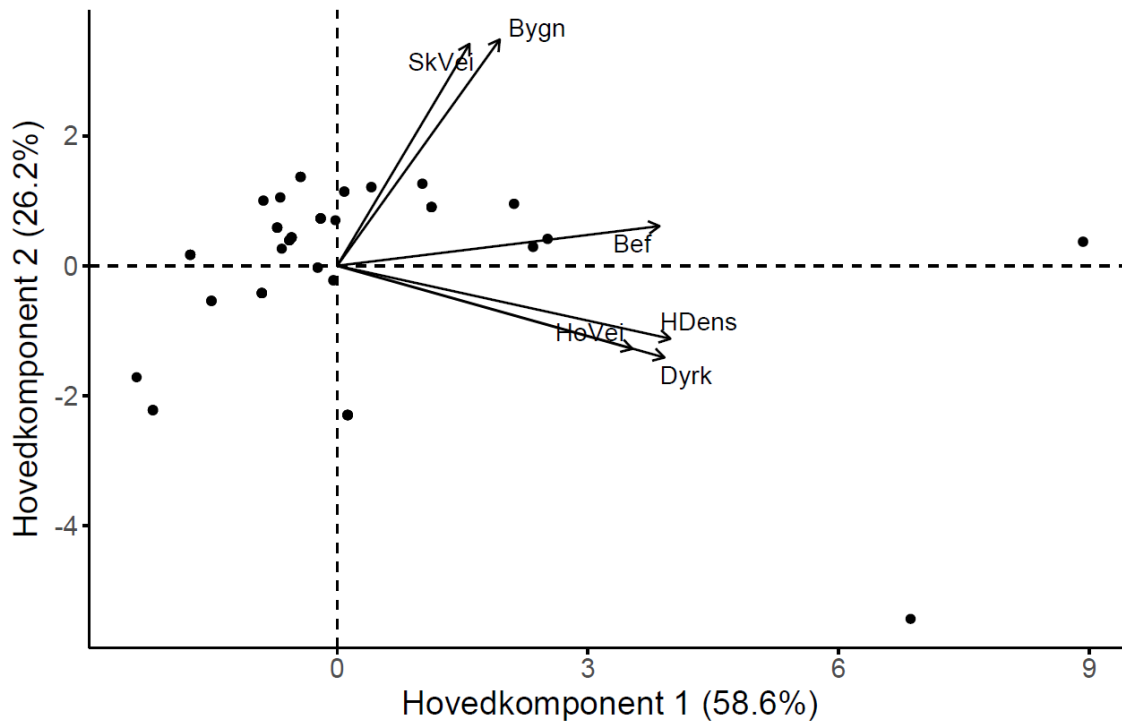
Figur 4: Koeffisienter og 95% konfidensintervaller for oppvekstpåvirket habitatpreferanse (OPHP) hos ulver i Skandinavia (1998-2012). Verdier > 0 indikerer seleksjon og verdier < 0 indikerer unngåelse av habitat som ligner oppveksthabitatet ved etablering av eget revir. Tilgjengelig habitat ble definert ved hjelp av virrevandringer. Parametere ble estimert ved hjelp av betingede logistiske regresjonsmodeller for ulver med korte (< 40 km), middels (40-200 km) og lange (> 200 km) spredningsavstander. Ulike metoder for å definere habitatlikhet er vist med ulike farger. – Coefficients and 95 % confidence intervals of natal habitat biased habitat preference (OPHP) for wolves in Scandinavia (1998 - 2012). Values > 0 represents selection and values < 0 represents avoidance of habitat characteristics similar to the natal one when establishing. Availability was quantified by using correlated random walks. Parameters were estimated from the conditional logistic regressions for short (< 40 km), medium (40 - 200 km) and long (> 200 km) dispersers. Different methods of defining habitat similarity are represented by different colors.



Figur 5: Koeffisienter for oppvekstpåvirket habitatpreferanse (OPHP) for ulvehanner (svarte punkter) og -tisper (røde punkter) i Skandinavia 1998-2012). Verdier > 0 indikerer seleksjon og verdier < 0 indikerer unngåelse av habitat som ligner oppveksthabitatet ved etablering av eget revir. Vertikale linjer kobler sammen hanner og tisper for en gitt bufferstørrelse for bedre visualisering av kjønnsforskjeller. Parametere ble estimert ved hjelp av betingede logistiske regresjonsmodeller for ulver med korte (< 40 km), middels (40-200 km) og lange (> 200 km) spredningsavstander. Tilgjengelig habitat var definert ved ulike bufferstørrelser. Habitatlikhet var definert vha. K-means med 6 grupperinger. – Coefficients of natal habitat biased habitat preference (OPHP) for male (black dots) and female (red dots) gray wolves in Scandinavia (1998 - 2012). Values > 0 represents selection and values < 0 represents avoidance of habitat characteristics similar to the natal one when establishing. Vertical segments link female and males coefficients for a specific buffer size for a better visual interpretation of sex differences. Parameters were estimated from the conditional logistic regressions for short, medium, and long dispersers. Availability was defined by using different buffer sizes. Habitat similarity was defined by using K-means with a 6-cluster division.

3.2 Oppvekstpåvirket habitatpreferanse nivå 3 (del 2)

Ulveparene unngikk generelt menneskelig påvirkning og selekterte skogdekkede områder i sine etablerte revir. Den første aksen fra hovedkomponentanalysen av oppveksthabitat forklarte 58,6% av variasjonen og ble brukt i analysene (Fig. 6). Denne aksen skilte mellom oppvekstrevir med stor (positiv) og liten (negativ) grad av menneskelig påvirkning.



Figur 6: Ulvenes oppveksthabitat plottet for første og andre hovedkomponent. SkVei: tetthet av skogsbilveier; Bygn: tetthet av bygninger; Bef: befolkningstetthet; HoVei: tetthet av hovedveier; Dyrk: andel dyrket mark. – Scores of the natal territories of the studied wolves on the first and second axes of the Principal component analysis. SkVei: density of secondary roads; Bygn: building density; Bef: human density; HoVei: main road density; Dyrk: proportion of agricultural areas.

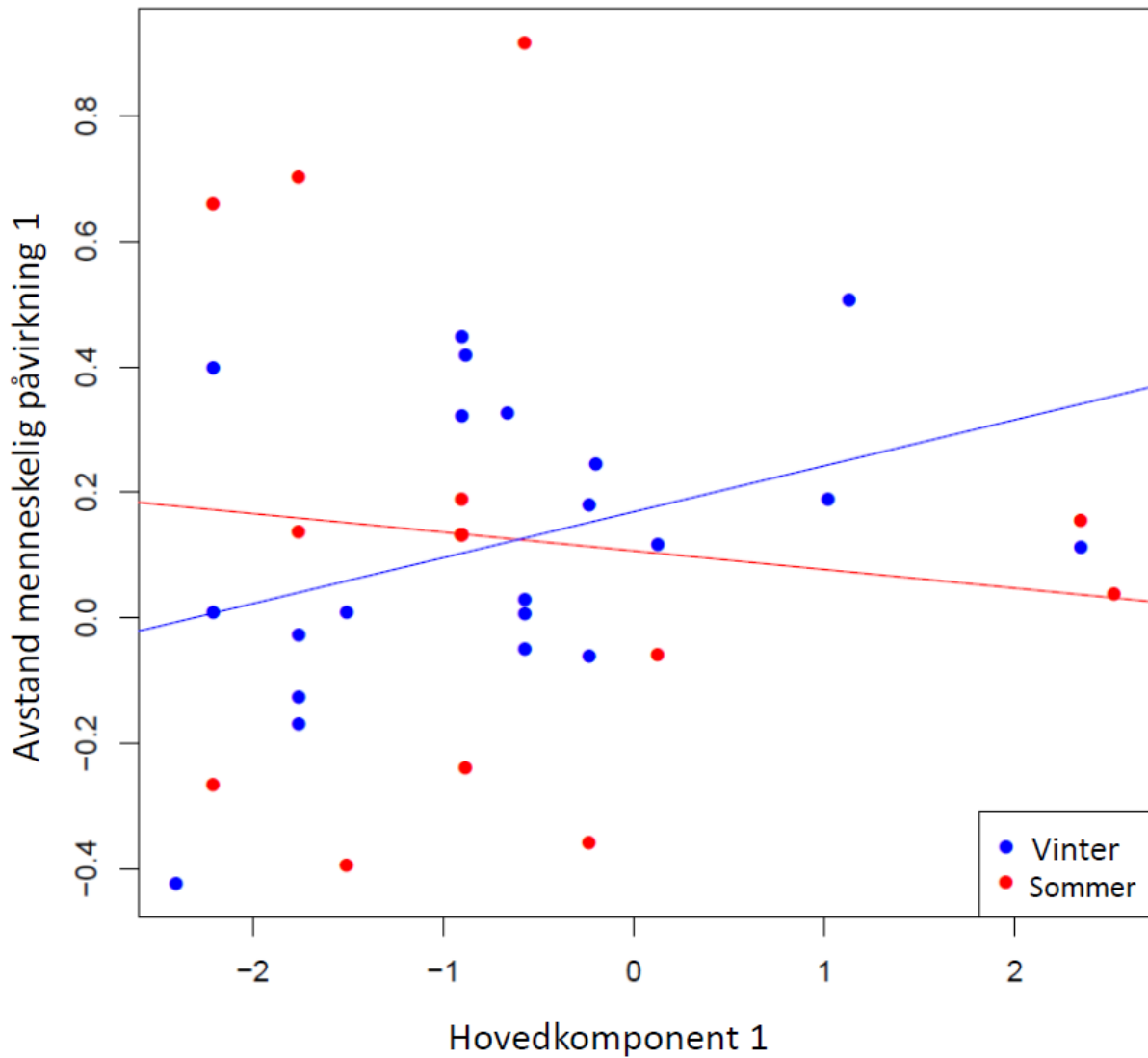
Med ett unntak kom nullmodellen alltid ut som den beste modellen for å forklare variasjonen mellom ulike ulvepars seleksjon for avstand til menneskelig påvirkning innenfor etablerte revir, uavhengig av mål på menneskelig påvirkning, tilgjengelig habitat definert ved MCP eller kernel, og enten vi inkluderte alle ulvenes GPS-posisjoner eller kun forflytningsposisjonene (Tabell 4 og 5). Det ene unntaket gjaldt seleksjonen for Avstand til menneskelig påvirkning 2 når kun forflytningsposisjoner var inkludert og tilgjengelig habitat definert ved MCP (Tabell 5). Likevel var modellene som inkluderte menneskelig aktivitet i oppvekstreviret som forklaringsvariabel alltid nær den beste modellen (delta AIC < 2), og dette så ut til å være tydeligere for tisper enn for hanner (Tabell 4 og 5). Dette kan tolkes som at ulvepar bestående av en tisper født i et revir med stor grad av menneskelig påvirkning hadde en tendens til å unngå områder nær mennesker innenfor sitt etablerte revir (alltid positive beta-koeffisienter, Fig 4 and 5). Resultatene fra én av modellene tilsa at denne effekten var tydeligere om vinteren enn om sommeren (Tabell 4, Figur 4 og 5), men denne årstidseffekten var veldig svak, og kom ikke fram i noen andre modeller med delta AIC < 2 (Tabell 4 og 5). For hannene var resultatene mindre tydelige.

Tabell 4: Sammenligning av kandidatmodeller for habitatvalget innenfor det ulveparets etablerte revir der alle GPS-posisjoner er inkludert. Forklaringsvariablene Oppvekst_F og Oppvekst_M representerer verdiene for hovedkomponent 1 for menneskelig aktivitet i oppvekstrevirene til henholdsvis tisper og hannen. Alle modeller inkluderte elgtetthet som en forklaringsvariabel. – Candidate models for the habitat selection within the established territories of wolf pairs. The explanatory variables Oppvekst_F and Oppvekst_M correspond to the score of the natal territory obtained on the first axis of the PCA for the female and male, respectively. All models included moose density as an explanatory variable.

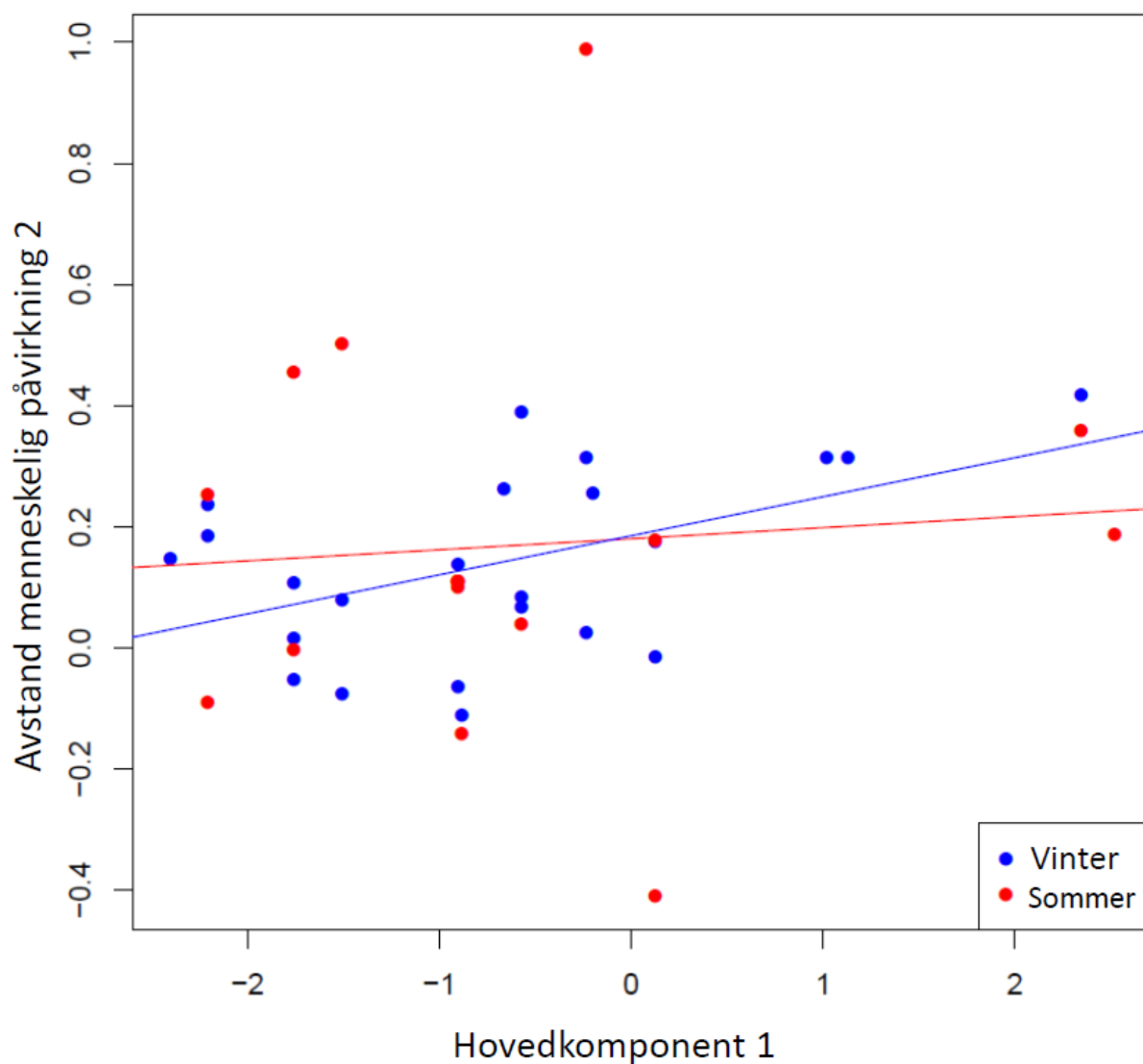
Alle GPS-posisjoner									
Modell	AIC	LL	df	Delta	Modell	AIC	LL	df	Delta
				AIC					AIC
MCP					KERNEL				
Avstand menneskelig påvirkning 1									
Null	13,12	-2,56	29	0	Null	22,26	-7,13	33	0
Oppvekst_F * Årstid	13,84	0,08	26	0,72	Oppvekst_F	23,95	-6,98	32	1,69
Oppvekst_M	15,08	-2,54	28	1,95	Oppvekst_M	24,25	-7,13	32	2
Oppvekst_F	15,12	-2,56	28	1,99	Oppvekst_M+Oppvekst_F	25,88	-6,94	31	3,62
Oppvekst_M * Årstid	16,21	-1,1	26	3,09	Oppvekst_F * Årstid	26,09	-6,04	30	3,83
Oppvekst_M+Oppvekst_F	17,07	-2,54	27	3,95	Oppvekst_M * Årstid	27,37	-6,69	30	5,12
Oppvekst_M*Oppvekst_F	18,59	-2,3	26	5,47	Oppvekst_M*Oppvekst_F	27,42	-6,71	30	5,16
Avstand menneskelig påvirkning 2									
Null	2,65	2,68	29	0	Null	22,22	-7,11	33	0
Oppvekst_F	3,97	3,02	28	1,32	Oppvekst_F	23,65	-6,83	32	1,43
Oppvekst_M	4,48	2,76	28	1,83	Oppvekst_M	24,22	-7,11	32	2
Oppvekst_M+Oppvekst_F	5,16	3,42	27	2,51	Oppvekst_M+Oppvekst_F	25,51	-6,76	31	3,29
Oppvekst_M*Oppvekst_F	7,06	3,47	26	4,42	Oppvekst_M * Årstid	27,34	-6,67	30	5,12
Oppvekst_F * Årstid	7,81	3,1	26	5,16	Oppvekst_M*Oppvekst_F	27,43	-6,72	30	5,21
Oppvekst_M * Årstid	8,13	2,93	26	5,49	Oppvekst_F * Årstid	27,49	-6,75	30	5,27

Tabell 5: Sammenligning av kandidatmodeller for habitatvalget innenfor det ulveparets etablerte revir der kun forflytningsposisjoner er inkludert. Forklaringsvariablene Oppvekst_F og Oppvekst_M representerer verdiene for hovedkomponent 1 for menneskelig aktivitet i oppvekstrevirene til henholdsvis tisper og hannen. Alle modeller inkluderte elgtetthet som en forklaringsvariabel. – Candidate models for the habitat selection within the established territories of wolf pairs. The explanatory variables Oppvekst_F and Oppvekst_M correspond to the score of the natal territory obtained on the first axis of the PCA for the female and male, respectively. All models included moose density as an explanatory variable.

Kun forflytningsposisjoner									
Modell	AIC	LL	df	Delta AIC	Modell	AIC	LL	df	Delta AIC
MCP					KERNEL				
Avstand menneskelig påvirkning 1									
Null	14,46	-3,23	36	0	Null	15,33	-3,66	36	0
Oppvekst_F	15,87	-2,94	35	1,41	Oppvekst_F	16,84	-3,42	35	1,51
Oppvekst_M	16,46	-3,23	35	2	Oppvekst_M	17,3	-3,65	35	1,98
Oppvekst_M+Oppvekst_F	17,68	-2,84	34	3,22	Oppvekst_F * Season	18,3	-2,15	33	2,97
Oppvekst_F * Season	18,09	-2,04	33	3,63	Oppvekst_M+Oppvekst_F	18,57	-3,28	34	3,24
Oppvekst_M * Season	18,73	-2,36	33	4,26	Oppvekst_M * Season	19,07	-2,54	33	3,75
Oppvekst_M*Oppvekst_F	19,33	-2,66	33	4,87	Oppvekst_M*Oppvekst_F	20,38	-3,19	33	5,05
Avstand menneskelig påvirkning 2									
Oppvekst_F	1,06	4,47	35	0	Null	-1,9	4,95	36	0
Null	1,13	3,43	36	0,07	Oppvekst_F	-0,71	5,36	35	1,19
Oppvekst_M+Oppvekst_F	2,6	4,7	34	1,54	Oppvekst_M	-0,01	5	35	1,91
Oppvekst_M	3,13	3,44	35	2,06	Oppvekst_M+Oppvekst_F	0,64	5,68	34	2,54
Oppvekst_F * Season	3,98	5,01	33	2,91	Oppvekst_M*Oppvekst_F	2,47	5,77	33	4,37
Oppvekst_M*Oppvekst_F	4,6	4,7	33	3,53	Oppvekst_F * Season	2,93	5,54	33	4,83
Oppvekst_M * Season	6,29	3,85	33	5,23	Oppvekst_M * Season	3,48	5,26	33	5,38



Figur 7: Sammenhengen mellom voksne ulvepars habitatseleksjon i forhold til Avstand til menneskelig påvirkning 1, og første akse i hovedkomponentanalysen for ulvetispas oppvekstrevir. Alle GPS-posisjoner i det etablerte reviret er inkludert. Positiv verdi på y-aksen indikerer unngåelse av menneskelig påvirkning. Relationships between the habitat selection of settled wolf pairs towards Avstand menneskelig påvirkning 1 (distance to all human features) and score for the natal territory of the female on the first axis of the PCA. All GPS locations from the settled territory are included. A positive value on the y axis denotes avoidance of areas close to main human features.



Figur 8: Sammenhengen mellom voksne ulvepars habitatseleksjon i forhold til Avstand til menneskelig påvirkning 2, og første akse i hovedkomponentanalysen for ulvetispas oppvekstrevir. Kun forflytningsposisjoner i det etablerte reviret er inkludert. Positiv verdi på y-aksen indikerer unngåelse av menneskelig påvirkning. Relationships between the habitat selection of settled wolf pairs towards Avstand menneskelig påvirkning 2 (distance to human features except forest gravel roads) and score for the natal territory of the female on the first axis of the PCA. Only travel positions from the settled territory are included. A positive value on the y axis denotes avoidance of areas close to main human features.

4 Diskusjon

Hvorvidt vi fikk støtte for hypotesen om oppvekstpåvirket habitatpreferanse (OPHP) under spredning og reviretablering var avhengig av hvor langt ulvene hadde vandret vekk fra oppvekstreviret til sitt etablerte revir, og av definisjonen på tilgjengelig habitat. Selv om våre resultater gir noe støtte til OPHP, er støtten avhengig av både biologiske (ulvens spredningsavstand) og metodiske faktorer (definisjon på tilgjengelig habitat). Vi fant at ulver med kort spredningsavstand (< 40 km) fortrinnsvis etablerte revir i områder som lignet oppveksthabitatet, uavhengig av definisjonene på tilgjengelig habitat eller habitatlikhet. Dette gjaldt begge kjønn, men tispene viste større grad av OPHP enn hannene (Figur 4). I tillegg fant vi at skandinaviske ulver unngikk å etablere revir i områder med mer menneskelig påvirkning. Dette samsvarer med hva som er funnet i tidligere studier av ulvers habitatvalg [25, 47, 48]

Skandinaviske ulver som vandret lengre avstander (40 km eller mer) mellom oppvekstrevir og etablert revir viste ikke tegn til å etablere seg i habitat som lignet oppveksthabitatet (Figur 2 og 3). Sannsynligheten for å finne et habitat som ligner oppveksthabitatet er størst nærmest oppvekstreviret [26, 49]. Derfor vil individer som har vandret langt ha mindre sannsynlighet for å finne et habitat som ligner oppveksthabitatet, uavhengig av hva som ligger til grunn for de individuelle forskjellene i spredningsavstander [29, 50]. Likevel er det sannsynlig at et individ som har vandret langt har passert gjennom områder som ligner oppveksthabitatet tidligere i spredningsfasen, men muligheten for å velge et slikt habitat kan ha blitt begrenset etter at den forflyttet seg lenger unna. Individer med kort spredningsavstand har derimot større mulighet til å finne et habitat som ligner oppveksthabitatet. Hvis et individ har en preferanse for oppveksthabitatet vil det derfor være en fordel ikke å vandre langt. Det kan være mange årsaker som ligger til grunn for den individuelle variasjonen i spredningsavstand [27], og vi har ikke testet om OPHP er en av dem. Det at ulver med kort spredningsavstand viste en preferanse for habitat som lignet oppveksthabitatet styrker likevel hypotesen om OPHP og kan være en god grunn til å etablere revir nærmere oppvekstreviret.

Kvantifisering av tilgjengelig habitat er en sentral del av studier som ser på dyrs habitatvalg. I denne studien fant vi en positiv sammenheng mellom sannsynligheten for å påvise OPHP og størrelsen på arealet vi definerte som tilgjengelig habitat. I studier av dyrs habitatvalg under spredning burde man ideelt sett ha informasjon om dyrenes reelle vandringsruter, for eksempel ved bruk av telemetri slik som vi har gjort i del 3 av utredningen som denne rapporten er en del av [3]. I de fleste tilfeller er dette imidlertid ikke gjennomførbart, så alternative metoder der man for eksempel integrerer dyrenes vandringsmønster er verdifulle (f.eks. [51]).

Virrevandringer som vi brukte i denne studien er en forenkling av individuell spredningsatferd siden de ikke tar hensyn til habitatvalget underveis slik man for eksempel kan gjøre med stegvalgsanalyser når man har tilgang til telemetridata [3]. Vi mener likevel at tilgjengelig habitat hentet fra simulerte virrevandringer kan reflektere hvordan et individ på vandring møter på og til slutt velger et habitat på en mer realistisk måte enn vilkårlige buffere. Metoden med økende bufferstørrelser ga likevel nyttig informasjon ved å fremheve viktigheten ved å velge en god definisjon på tilgjengelig habitat og ved å tolke habitatvalg-resultater med forsiktighet. Det er verdt å legge merke til at våre analyser viste at ulver med kort spredningsavstand viste tegn til oppvekstpåvirket habitatpreferanse, uavhengig av våre ulike definisjoner på tilgjengelig habitat.

Resultatene fra del 2 i denne studien støtter til en viss grad hypotesen om at ulvers habitatvalg innenfor det etablerte reviret er påvirket av hvor ulven vokste opp. Men denne støtten er statistisk svak ettersom modellene som inkluderte oppvekstrevir stort sett ikke forklarte variasjonen i dataene bedre enn nullmodellene. Skandinaviske ulvepar unngikk områder med stor grad av menneskelig

påvirkning innenfor det etablerte reviret, og det var en tendens til at ulver oppvokst i revir med stor grad av menneskelig påvirkning unngikk mennesker i større grad enn ulver fra revir med mindre menneskelig påvirkning. Denne tolkningen samsvarer med scenariet illustrert ved den grå stiplede linjen i Figur 1. Effekten av oppvekstrevir var noe tydeligere for tisper enn for hanner, og resultatene våre er noe styrket av at de var konsistente, uavhengig av målet på menneskelig påvirkning, definisjonen på tilgjengelig habitat, og hvorvidt vi brukte alle GPS-posisjonene eller begrenset datamaterialet til kun forflytningsposisjoner.

Scott m.fl. [15, 16] argumenterte for at preferansen for habitattyper som ligner oppveksthabitatet kan forklare revers tilpasning til å forbli i og utnytte sine urbane oppvekstmiljøer. Det ble imidlertid ikke testet om OPHP var en av mekanismene bak denne atferden, og vi kjenner ikke til andre studier som har funnet en sammenheng mellom oppveksthabitat og habitatvalg på tredje eller fjerde nivå senere i livet. Våre resultater er derfor unike i denne sammenhengen.

Ulver kan unngå menneskelig infrastruktur som et resultat av læring fra foreldrene [11], og/eller det kan reflektere en medfødt, nedarvet unnvikende atferd overfor mennesker og menneskelig aktivitet. En nedarvet frykt for mennesker har blitt beskrevet hos fugler [52, 53], og graden av sosialisering som kreves for at ulv i fangenskap skal miste sin frykt for mennesker tilsier at denne frykten har et genetisk grunnlag også hos ulver [54, 55]. Mennesker står for den største delen av dødeligheten til ulv i Skandinavia [20, 56] og andre steder [57, 58], og det er det rimelig å anta at en generelt unnvikende atferd overfor mennesker har gitt en evolusjonær fordel. Den mulige sammenhengen mellom større grad av menneskelig aktivitet i fødereviret og en økt tendens til å unngå menneskelig infrastruktur som voksen kan peke i retning av en læringskomponent som påvirker ulvenes atferd overfor mennesker senere i livet. Det er tidligere blitt vist at brunbjørn unngår mennesker på ulike skalaer i tid og rom [22], noen ganger som en direkte respons på menneskelig aktivitet, for eksempel ved å bli mer nattaktive når jaktseasonen starter [59] og rett etter eksperimentelle møter med mennesker [60]. Lignende erfaringer kan muligens også forklare hvorfor ulver født i områder med større grad av menneskelig aktivitet så ut til å unngå menneskelig påvirkning i landskapet i større grad enn ulver oppvokst i mer grisgrendte områder som sannsynligvis ga færre muligheter til å lære av erfaringer fra interaksjoner med mennesker.

Resultatene våre tilsier at ulvepar der tisper var oppvokst i et område med stor grad av menneskelig aktivitet unngikk menneskelig påvirkning innenfor sitt etablerte revir i større grad enn ulvepar der tisper kom fra fødereviret med mindre menneskelig aktivitet. For hanners oppvekstrevir var dette mønsteret mindre tydelig. Hos flere pattedyr ser man at områdebruken til hunner er påvirket av fordelingen av føde og oppfostring av avkom mens hannenes områdebruk i større grad er påvirket av fordelingen av potensielle partnere [61]. I tillegg er hunner ofte mer forsiktige enn hanner [62, 63]. Tispene i vår studie kan muligens ha vært mer forsiktige enn hannene og derfor ha vist større grad av unngåelse av menneskelig påvirkning.

Vi valgte et sett med landskapsvariabler som vi mente ville være gode mål på graden av menneskelig aktivitet som ulver var eksponert for i oppvekstreviret (Tabell 3). Det er mulig at det i tillegg, eller i stedet for disse er andre menneskerelaterte faktorer under oppveksten som er med på å forme ulvenes atferd senere i livet. For eksempel er det vist både for gnagere og for mennesker at stressende opplevelser tidlig i livet kan påvirke atferden hos voksne [64, 65]. Enkelte stressende opplevelser tidlig i en ulvs liv, som for eksempel direkte møter med mennesker eller en plutselig økning i menneskelig forstyrrelse på grunn av jakt, kan tenkes å bidra til å forme individuelle ulvers atferd. I tillegg kan noen av våre variabler være av for grov skala til å finne et tydelig mønster. Det kan også ha vært forstyrrende faktorer som vi ikke tok hensyn til i analysene. For eksempel kan

ulvenes habitatbruk være påvirket av byttedyrfordelingen, som igjen kan være påvirket av klimatiske faktorer [1, 5, 6, 66]. Elg er ulvenes hovedbytte i Skandinavia [30, 41, 67, 68], og i nordlige deler av ulvens yngleområde trekker elgen ned til konsentrerte vinterbeiteområder med opp til 5-6 elg pr km² i lavlandet når snødybden øker i høyden [5, 6, 69-71]. Hvis ulvene følger tettheten av byttedyr vil de derfor også komme relativt nær veier og bosetting, som også er konsentrert i dalbunnen [1, 5, 6]. Vi inkluderte elgtetthet i modellene våre for å ta hensyn til dette, men disse dataene foreligger ikke på tilstrekkelig fin skala til at de kan reflektere elgens sesongvandringer på en god måte.

I andre studier har vi funnet stor individuell variasjon i habitatvalget til både ulver og bjørner i Skandinavia [2, 43]. Dette øker kompleksiteten i tolkningene av habitatvalget til ulver som lever i par siden hannen og tispas har ulike erfaringer og personligheter. Selv om det er viktig å være klar over de ulike usikkerhetsfaktorene i denne typen studie, og selv om denne studien kun ga svak statistisk støtte til hypotesen om oppvekstpåvirket habitatpreferanse innenfor ulvenes etablerte revir, er det likevel viktig å presisere at denne støtten var svært robust overfor ulike varianter av responsvariabelen og ulike metoder for å definere tilgjengelig habitat.

Hvorvidt oppvekstpåvirket habitatpreferanse er noe som påvirker individers habitatvalg er interessant både for å forstå dyrs spredning og valg av hjemmeområder [8], men også potensielt for å forstå deres habitatvalg på finere skala, innenfor hjemmeområdene. Slik informasjon er verdifull når rovviltbestander reetableres og fortettes i områder med menneskelig bosetting. Områder med stor grad av menneskelig påvirkning og tilgang til rovvilthabitat kan øke risikoen for dødelighet av store rovdyr [72, men se 73], og rovdyrobservasjoner nær menneskelig bosetting kan føre til økninger i konfliktnivået [1, 6, 74]. Noe av bakgrunnen for utredningen som denne rapporten er en del av var en bekymring blant mennesker bosatt i ulveområder for hvorvidt ulver som vokser opp i områder med stor grad av nærhet til mennesker vil vise oppsøkende atferd overfor mennesker. Resultatene i denne studien antyder derimot at ulver som er blitt eksponert for større grad av menneskelig påvirkning i oppvekstreviret unngår nærhet til menneskelig bosetting og infrastruktur innenfor sine revir senere i livet.

Metodikken som vi brukte i denne studien kan være nyttig for den videre forvaltningen av ulv i Skandinavia og andre steder. Blant annet gir den en mulighet til å vurdere om ulvenes respons på erfaring med menneskelig aktivitet endrer seg med eventuelle endringer i ulvebestanden eller menneskenes bosettingsmønstre. Metodene kan også være nyttige for å sammenligne ulvers respons i Skandinavia med andre deler av Europa der ulver er i ferd med å reetablere seg i områder med langt høyere befolkningstettheter. Som tidligere nevnt er det forsket overraskende lite på potensielle effekter av tidlige erfaringer på senere habitatvalg på nivå 3 og 4, i perioden etter utvandring og etablering av eget hjemmeområde [14]. Vi håper at denne studien kan stimulere til mer forskning på hvorvidt habitatpreferansene til store rovdyr påvirkes av erfaringer tidlig i livet, da dette kan ha konsekvenser for forvaltningen av disse artene og deres interaksjoner med andre arter, inkludert mennesket.

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 [2].

Rapport 2) Tema var valpenes atferd før ett års alder og utvandring. Samholdet mellom valper og mellom valper og voksne ble svakere utover vinteren, og valpene gikk mer og mer atskilt fra de voksne og søsken før de fleste til slutt utvandret på våren ved ca. ett års alder. Når de var atskilt fra de voksne, var de mer tilbaketrukket og unnvikende overfor menneskelig infrastruktur [4].

Rapport 3) Tema var utvandrende ungvulvers atferd. Under spredning unngikk ungvulvene 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 [3].

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 [5].

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 [6].

5.2 Spesifikt for denne rapporten

1. Ulvetisper, og til en viss grad hanner, med kort spredningsavstand fra oppvekstreviret valgte fortrinnsvis å etablere revir i områder som lignet oppveksthabitatet, uavhengig av definisjonene på tilgjengelig habitat og habitatlighet. Dette var ikke tilfellet for ulver som vandret over lengre

avstander. Resultatene våre understreker likevel betydningen av å bruke en realistisk definisjon på tilgjengelig habitat.

2. Resultatene våre antyder at ulvepar der tispa var oppvokst i et område med stor grad av menneskelig aktivitet unngikk menneskelig påvirkning innenfor sitt etablerte revir, men for hanner var dette mønsteret mindre tydelig.

3. Noe av bakgrunnen for denne utredningen var en bekymring blant folk bosatt i ulveområder for hvorvidt ulver som vokser opp i områder med stor grad av menneskelig aktivitet vil vise oppsøkende atferd overfor mennesker. Resultatene våre antyder derimot at ulver som er blitt eksponert for stor grad av menneskelig påvirkning i oppvekstreviret muligens i større grad unngår nærhet til menneskelig bosetting og infrastruktur innenfor sine revir senere i livet.

4. Metodikken i denne studien kan være nyttig for den videre forvaltningen av ulv i Skandinavia og andre steder, både for å vurdere om ulvenes respons på erfaring med menneskelig aktivitet endrer seg med eventuelle endringer i ulvebestanden eller menneskenes bosettingsmønstre, men også for å sammenligne ulvers respons i Skandinavia med andre deler av Europa der ulven er i ferd med å reetablere seg i områder med langt høyere befolkningstetthet.

Referanser

1. Zimmermann B, Wabakken P, Eriksen A, Maartmann E, Holen F, 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*. vol. 1. Elverum, Norway: Høgskolen i Innlandet; 2017: 25.
2. Carricondo-Sanchez D, Zimmermann B, Wabakken P, Eriksen A, Maartmann E, Sanz-Perez A, Sand H, Wikenros C: **Individuell atferd hos ulv ovenfor menneskelig infrastruktur i Skandinavia. Utredning om ulv og bosetting del 1**. In: *Høgskolen i Innlandets Skriftserie*. vol. 8-2018. Elverum: Høgskolen i Innlandet; 2018.
3. Eriksen A, Zimmermann B, Wabakken P, Carricondo-Sanchez D, Sand H, Wikenros C: **Spredningsulvers bevegelser i forhold til menneskelig infrastruktur. Utredning om ulv og bosetting del 3**. In: *Høgskolen i Innlandets Skriftserie*. vol. 10-2018. Elverum; 2018.
4. Nordli K, Zimmermann B, Wabakken P, Eriksen A, Maartmann E, Sand H, Wikenros C: **Ulvevalpers flokksamhold og områdebruk i Skandinavia. Utredning om ulv og bosetting del 2**. In: *Høgskolen i Innlandets Skriftserie*. vol. 9-2018. Elverum: Høgskolen i Innlandet; 2018.
5. Wabakken P, Zimmermann B, Eriksen A, Maartmann E, Nordli K, Carricondo-Sanchez D, Sand H, Wikenros C: **Sesongkonflikter mellom mennesker og ulv i områder med snø og trekkelg: ulv i Slettåsreviret 2009-2018. Utredning om ulv og bosetting del 5**. In: *Høgskolen i Innlandets Skriftserie*. vol. 12-2018. Elverum: Høgskolen i Innlandet; 2018.
6. Zimmermann B, Wabakken P, Eriksen A, Maartmann E, Carricondo-Sanchez D, Versluijs E, Sand H, Wikenros C: **Slettåsulvenes atferd overfor menneskelig bosetting gjennom et helt år. Utredning om ulv og bosetting del 6**. In: *Høgskolen i Innlandets Skriftserie*. vol. 13-2018. Elverum: Høgskolen i Innlandet; 2018.
7. Immelmann K: **Ecological significance of imprinting and early learning**. *Annual review of ecology and systematics* 1975, **6**(1):15-37.
8. Davis JM, Stamps JA: **The effect of natal experience on habitat preferences**. *Trends in ecology & evolution* 2004, **19**(8):411-416.
9. Gaillard J-M, Loison A, Toïgo C, Delorme D, Van Laere G: **Cohort effects and deer population dynamics**. *Ecoscience* 2003, **10**(4):412-420.
10. Alberts SC: **Social influences on survival and reproduction: Insights from a long-term study of wild baboons**. *Journal of Animal Ecology* 2018.
11. McLoughlin PD, Coulson T, Clutton-Brock T: **Cross-generational effects of habitat and density on life history in red deer**. *Ecology* 2008, **89**(12):3317-3326.
12. Gaillard J-M, Hebblewhite M, Loison A, Fuller M, Powell R, Basille M, Van Moorter B: **Habitat-performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale**. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 2010, **365**(1550):2255-2265.
13. Johnson DH: **The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference**. *Ecology* 1980, **61**(1):65-71.
14. Miller CW, Fletcher Jr RJ, Anderson BD, Nguyen LD: **Natal social environment influences habitat selection later in life**. *Animal Behaviour* 2012, **83**(2):473-477.
15. Scott DM, Baker R, Charman N, Karlsson H, Yarnell RW, Mill AC, Smith GC, Tolhurst BA: **A citizen science based survey method for estimating the density of urban carnivores**. *PloS one* 2018, **13**(5):e0197445.
16. Scott DM, Berg MJ, Tolhurst BA, Chauvenet AL, Smith GC, Neaves K, Lochhead J, Baker PJ: **Changes in the distribution of red foxes (*Vulpes vulpes*) in urban areas in Great Britain: findings and limitations of a media-driven nationwide survey**. *PLoS One* 2014, **9**(6):e99059.
17. Karlin M, Chadwick J: **Red wolf natal dispersal characteristics: comparing periods of population increase and stability**. *J Zool* 2012, **286**(4):266-276.

18. Moore JA, Draheim HM, Etter D, Winterstein S, Scribner KT: **Application of large-scale parentage analysis for investigating natal dispersal in highly vagile vertebrates: a case study of American black bears (*Ursus americanus*)**. *PLoS One* 2014, **9**(3):e91168.
19. Sachser N, Kaiser S, Hennessy MB: **Behavioural profiles are shaped by social experience: when, how and why**. *Phil Trans R Soc B* 2013, **368**(1618):20120344.
20. 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.
21. Milleret C, Wabakken P, Liberg O, Åkesson M, Flagstad O, 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.
22. Ordiz A, Støen O-G, Delibes M, Swenson JE: **Staying cool or staying safe in a human-dominated landscape: which is more relevant for brown bears?** *Oecologia* 2017, **185**(2):191-194.
23. 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.
24. Zimmermann B, Nelson L, Wabakken P, Sand H, Liberg O: **Behavioral responses of wolves to roads: scale-dependent ambivalence**. *Behavioral Ecology* 2014, **25**(6):1353-1364.
25. Ordiz A, Milleret C, Kindberg J, Mansson J, Wabakken P, Swenson JE, Sand H: **Wolves, people, and brown bears influence the expansion of the recolonizing wolf population in Scandinavia**. *Ecosphere* 2015, **6**(12).
26. Haughland DL, Larsen KW: **Exploration correlates with settlement: red squirrel dispersal in contrasting habitats**. *Journal of Animal Ecology* 2004, **73**(6):1024-1034.
27. Prugnolle F, De Meeûs T: **Inferring sex-biased dispersal from population genetic tools: a review**. *Heredity* 2002, **88**(3):161.
28. Bruskotter JT, Shelby LB: **Human dimensions of large carnivore conservation and management: introduction to the special issue**. *Human Dimensions of Wildlife* 2010, **15**(5):311-314.
29. Wabakken P, Sand H, Liberg O, Bjarvall A: **The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978-1998**. *Can J Zool-Rev Can Zool* 2001, **79**(4):710-725.
30. Sand H, Zimmermann B, Wabakken P, Andren 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.
31. Åkesson M, Liberg O, Sand H, Wabakken P, Bensch S, Flagstad Ø: **Genetic rescue in a severely inbred wolf population**. *Molecular ecology* 2016, **25**(19):4745-4756.
32. 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.
33. Sappington JM, Longshore KM, Thompson DB: **Quantifying landscape ruggedness for animal habitat analysis: a case study using bighorn sheep in the Mojave Desert**. *Journal of Wildlife Management* 2007, **71**(5):1419-1426.
34. Hawkes C: **Linking movement behaviour, dispersal and population processes: is individual variation a key?** *Journal of Animal Ecology* 2009, **78**(5):894-906.
35. Calenge C: **Analysis of animal movements in R: the adehabitatLT Package**. *R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria* 2011.
36. Therneau T: **A package for survival analysis in S**. In., 2.38 edn; 2015.
37. Fortin D, Beyer HL, Boyce MS, Smith DW, Duchesne T, Mao JS: **Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park**. *Ecology* 2005, **86**(5):1320-1330.

38. Forester JD, Im HK, Rathouz PJ: **Accounting for animal movement in estimation of resource selection functions: sampling and data analysis.** *Ecology* 2009, **90**(12):3554-3565.
39. R Core Team: **R: A language and environment for statistical computing**, 3.3.0 edn. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2016.
40. Arnemo JM, Evans A: **Biomedical protocols for free-ranging brown bears, wolves, wolverines and lynx.** 2017.
41. 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.
42. Manly BF, McDonald LL, Thomas DL, McDonald TL, Erickson WP: **Introduction to resource selection studies.** *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies* 2002:1-15.
43. Milleret C, Ordiz A, Chapron G, Andreassen HP, Kindberg J, Mansson J, Tallian A, wabakken P, Wikenros C, Zimmermann B *et al*: **Habitat segregation between brown bears and gray wolves in a human-dominated landscape.** *Ecol Evol* 2018, *In press*.
44. Thurfjell H, Ciuti S, Boyce MS: **Applications of step-selection functions in ecology and conservation.** *Movement ecology* 2014, **2**(1):4.
45. Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM: **Mixed effects models and extensions in ecology with R.** New York: Springer; 2009.
46. Burnham KP, Anderson DR: **Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach**, 2nd edn. New York, NY, USA: Springer Science; 2002.
47. Lesmerises F, Dussault C, St-Laurent M-H: **Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest.** *Forest ecology and management* 2012, **276**:125-131.
48. Ciucci P, Boitani L, Francisci F, Andreoli G: **Home range, activity and movements of a wolf pack in central Italy.** *J Zool* 1997, **243**:803-819.
49. Wiggett DR, Boag DA, Wiggett AD: **Movements of intercolony natal dispersers in the Columbian ground squirrel.** *Canadian Journal of Zoology* 1989, **67**(6):1447-1452.
50. 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.
51. Schultz CB, Crone EE: **Edge-mediated dispersal behavior in a prairie butterfly.** *Ecology* 2001, **82**(7):1879-1892.
52. Agnvall B, Jöngren M, Strandberg E, Jensen P: **Heritability and genetic correlations of fear-related behaviour in red junglefowl—possible implications for early domestication.** *PLoS one* 2012, **7**(4):e35162.
53. Carrete M, Martínez-Padilla J, Rodríguez-Martínez S, Rebolo-Ifrán N, Palma A, Tella JL: **Heritability of fear of humans in urban and rural populations of a bird species.** *Sci Rep-Uk* 2016, **6**:31060.
54. Klinghammer E, Goodmann PA: **Socialization and management of wolves in captivity.** 1987.
55. Hall NJ, Lord K, Arnold A-MK, Wynne CD, Udell MA: **Assessment of attachment behaviour to human caregivers in wolf pups (*Canis lupus lupus*).** *Behav Processes* 2015, **110**:15-21.
56. Liberg O, Aronson A, Sand H, Wabakken P, Maartmann E, Svensson L, Akesson M: **Monitoring of wolves in Scandinavia.** *Hystrix-Italian Journal of Mammalogy* 2012, **23**(1):29-34.
57. Woodroffe R, Ginsberg JR: **Edge effects and the extinction of populations inside protected areas.** *Science* 1998, **280**(5372):2126-2128.
58. Treves A: **Hunting for large carnivore conservation.** *Journal of Applied Ecology* 2009, **46**(6):1350-1356.
59. Ordiz A, Støen O-G, Sæbø S, Kindberg J, Delibes M, Swenson JE: **Do bears know they are being hunted?** *Biological Conservation* 2012, **152**:21-28.

60. Ordiz A, Støen OG, Saebo S, Sahlen V, Pedersen BE, Kindberg J, Swenson JE: **Lasting behavioural responses of brown bears to experimental encounters with humans.** *Journal of Applied Ecology* 2013, **50**(2):306-314.
61. Bisi F, Nodari M, Oliveira NMDS, Masseroni E, Preatoni DG, Wauters LA, Tosi G, Martinoli A: **Space use patterns of mountain hare (*Lepus timidus*) on the Alps.** *European journal of wildlife research* 2011, **57**(2):305-312.
62. Chanvallon S, Blois-Heulin C, De Latour PR, Lemasson A: **Spontaneous approaches of divers by free-ranging orcas (*Orcinus orca*): age-and sex-differences in exploratory behaviours and visual laterality.** *Sci Rep-Uk* 2017, **7**(1):10922.
63. Mäkeläinen S, de Knegt HJ, Ovaskainen O, Hanski IK: **Home-range use patterns and movements of the Siberian flying squirrel in urban forests: Effects of habitat composition and connectivity.** *Movement ecology* 2016, **4**(1):5.
64. Van Camp G, Cigalotti J, Bouwalerh H, Mairesse J, Gatta E, Palanza P, Maccari S, Morley-Fletcher S: **Consequences of a double hit of stress during the perinatal period and midlife in female rats: Mismatch or cumulative effect?** *Psychoneuroendocrinology* 2018, **93**:45-55.
65. McEwen BS: **In pursuit of resilience: stress, epigenetics, and brain plasticity.** *Annals of the New York Academy of Sciences* 2016, **1373**(1):56-64.
66. Wabakken P, Svensson L, Maartmann E, Åkesson M, Flagstad Ø: **Bestandsovervåking av ulv vinteren 2017-2018.** In: *Bestandsstatus for store rovdyr i Skandinavia*. vol. 1-2018; 2018: 54.
67. Sand H, Wabakken P, Zimmermann B, Johansson O, Pedersen HC, 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.
68. Wikenros C, Sand H, Wabakken P, Liberg O, Pedersen HC: **Wolf predation on moose and roe deer: chase distances and outcome of encounters.** *Acta Theriologica* 2009, **54**(3):207-218.
69. Eriksen A, Wabakken P, Maartmann E, Zimmermann B: **Den site selection by male brown bears at the population's expansion front.** *PLoS ONE* 2018, **13**(8):e0202653.
70. Gundersen H, Andreassen HP, Storaas T: **Spatial and temporal correlates to Norwegian moose-train collisions.** *Alces* 1998, **34**(2):385-394.
71. Lavsum S, Nygrén T, Solberg EJ: **Status of moose populations and challenges to moose management in Fennoscandia.** *Alces* 2003, **39**(109):30.
72. Steyaert SM, Zedrosser A, Elfström M, Ordiz A, Leclerc M, Frank SC, Kindberg J, Støen O-G, Brunberg S, Swenson JE: **Ecological implications from spatial patterns in human-caused brown bear mortality.** *Wildlife Biol* 2016, **22**(4):144-152.
73. Rauset GR, Andrén H, Swenson JE, Samelius G, Segerström P, Zedrosser A, Persson J: **National parks in northern Sweden as refuges for illegal killing of large carnivores.** *Conserv Lett* 2016, **9**(5):334-341.
74. Zimmermann B, Wabakken P, Doetterer M: **Human-carnivore interactions in Norway: how does the re-appearance of large carnivores affect people's attitudes and levels of fear?** *Forest Snow and Landscape Research* 2001, **76**(1-2):137-153.

Vi undersøkte hvorvidt graden av menneskelig påvirkning i skandinaviske ulvers oppvekstrevir kunne forklare noe av variasjonen i deres habitatvalg og områdebruk i forhold til menneskelig aktivitet og infrastruktur. Først testet vi hypotesen om oppvekstpåvirket habitatpreferanse (OPHP) ved etablering av eget revir, det vil si hvorvidt ulver under spredning var påvirket av egenskaper ved oppvekstreviret, deriblant faktorer relatert til menneskelig aktivitet, når de valgte å etablere seg i eget revir. Siden spredningsavstand kan ha en betydning for likhetsgraden mellom oppvekstrevir og etablert revir, og hanner ofte sprer seg lenger enn hunner, testet vi om spredningsavstand og kjønn kan være av betydning, og vi testet ulike metoder for å definere tilgjengelig habitat. Deretter testet vi hypotesen om OPHP ved ulvers habitatvalg innenfor det etablerte reviret, med to konkurrerende hypoteser: A) Ulver som er eksponert for høy grad av menneskelig aktivitet i oppvekstreviret vil senere unngå menneskelig aktivitet og infrastruktur innenfor sitt etablerte revir. B) Ulver som er eksponert for høy grad av menneskelig aktivitet i oppvekstreviret vil senere selektere for menneskelige strukturer i det etablerte reviret på grunn av en tilpasning eller habituering til menneskelig aktivitet. Vi fant at ulvetisper, og til en viss grad hanner, med kort spredningsavstand fra oppvekstreviret fortrinnsvis valgte å etablere revir i områder som lignet oppveksthabitatet, uavhengig av definisjonene på tilgjengelig habitat og habitatlikhet. Dette var ikke tilfellet for ulver som vandret over lengre avstander. Vi fant også svak men konsistent støtte for at ulvepar der tisper var oppvokst et område med stor grad av menneskelig aktivitet unngikk menneskelig påvirkning innenfor sitt etablerte revir. For hanner var dette mønsteret mindre tydelig. Noe av bakgrunnen for denne utredningen var en bekymring blant folk bosatt i ulveområder for om ulver som vokser opp i områder med stor grad av menneskelig aktivitet vil vise oppsøkende atferd overfor mennesker. Våre funn antyder derimot at ulver som er blitt eksponert for større grad av menneskelig påvirkning i oppvekstreviret muligens unngår nærhet til menneskelig bosetting og infrastruktur innenfor sine revir senere i livet. Metodene brukt i denne studien kan være nyttige for videre forskning på og forvaltningen av ulv i Skandinavia og andre steder, både for å vurdere om ulvenes respons på erfaring med menneskelig aktivitet endrer seg med eventuelle endringer i ulvebestanden eller menneskenes bosettingsmønstre, men også for å sammenligne ulvers respons i Skandinavia med andre deler av Europa der ulven er i ferd med å reetablere seg i områder med langt høyere befolkningstetthet.