



Høgskolen
i Innlandet



Håkan Sand², Camilla Wikenros², Barbara Zimmermann¹,
Ane Eriksen¹, Frode Holen¹, Petter Wabakken¹

Predasjonsmønster hos enslige stasjonære ulver og ulver på vandring

Utredning om ulv og elg del 3

1) Høgskolen i Innlandet, Evenstad, Norge

2) Sveriges Lantbruksuniversitet (SLU), Grimsö forskningsstasjon

Skriftserien 24 - 2019



Online utgave
Utgivelsessted: Elverum

© Forfatterne/Høgskolen i Innlandet, 2019

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.

ISSN: 2535-5678
ISBN trykt utgave: 978-82-8380-084-5
ISBN digital utgave: 978-82-8380-085-2

Forsidefoto: Hannvalp merket med GPS i Bograngenreviret 19. februar 2019. © Barbara Zimmermann

Tittel: Predasjonsmønster hos enslige ulver og ulver på vandring. Utredning om ulv og elg del 3.			
Forfattere: Håkan Sand, Camilla Wikenros, Barbara Zimmermann, Ane Eriksen, Frode Holen, Petter Wabakken			
Nummer: 24	År: 2019	Sider: 21	ISBN: 978-82-8380-085-2 ISSN: 2535-5678
Oppdragsgiver: Miljødirektoratet		Oppdragsgivers referanse M-1235 2018	
Emneord: Atferd, Canis lupus, elg, enslig ulv, predasjon			
Sammendrag: <p>Ulven er et sosialt rovdyr, og den største andelen (oftest 80-90%) av bestanden lever i flokker eller par innenfor avgrensede revir som aktivt forsvares mot artsfrender. I tillegg består en ulvebestand av enslige ulver som kan inndeles i 1) stasjonære ulver etablert i revir og 2) ikke-stasjonære vandringsulver. Stasjonære enslige ulver er ulver som enten har etablert et revir, men fortsatt venter på en mulig partner, eller av enslige voksne som har mistet sin tidligere partner i reviret. Ikke-stasjonære enslige dyr består oftest av unge ulver som er under spredning etter å ha forlatt oppvekstflokkene og sitt oppvekstrevir. Andelen enslige ulver i en ulvebestand varierer gjennom året, men er høyest sommerstid.</p> <p>Det skandinaviske ulveforskningsprosjektet SKANDULV har tidligere bidratt med omfattende ny kunnskap om predasjonsmønster til ulver som lever i flokker og par. Som i de fleste ulvbestander er store byttedyr som klauvvilt hovedføden for ulv i Skandinavia. Predasjonsmønsteret og jaktatferden til enslige ulver er imidlertid lite kjent både i Skandinavia og i andre ulvebestander. I denne undersøkelsen presenterer SKANDULV de første resultatene om predasjonsmønsteret til enslige stasjonære og ikke-stasjonære ulver i Skandinavia. Ti radiomerkede enslige ulver, 7 hanner og 3 tisper, ble studert med enten GPS-(9) eller VHF-halsband (1) i 16 studieperioder, tilsvarende til sammen 552 ulvedøgn. Tidsintervallet mellom påfølgende posisjoner var én eller fire timer. Konsentrasjoner av ulveposisjoner, men også enkeltposisjoner, ble undersøkt i felt etter byttedyrrester og annen føde (f.eks. kadaver av klauvvilt som ikke var drept av ulven).</p> <p>Totalt ble 79 klauvvilt funnet drept av enslige ulver. Eldre stasjonære ulver hadde betydelig høyere predasjonstakt enn 1-årige ungunger under utvandring. Kun to av de fem vandringsulvene lyktes med å nedlegge klauvvilt på egenhånd. Disse utgjorde kun 13 (16%) av totalt 79 klauvvilt som ble funnet drept av enslige ulver i vår studie. Under de andre tre enslige ulvenes vandring på til sammen 90 døgn ble det ikke funnet et eneste tilfelle der noen av dem lyktes med å nedlegge klauvvilt. Derimot var de fem stasjonære voksne ulvene ansvarlige for 66 tilfeller (84%) av klauvvilt som ble funnet avlivet av enslige ulver i denne studien. Beregningene av tilgjengelig biomasse fra nedlagt klauvvilt tydet på at enslige stasjonære ulver la ned mer bytte enn nødvendig for å dekke sitt daglige energibehov, og deres drapstakt var ca. 70% av den til flokker og par. Fordi andelen enslige ulver i den skandinaviske bestanden er grovt beregnet til ca. 15%, hvorav 10% vandrere og 5% stasjonære, og de øvrige 85% av ulvene er fordelt på flokker og par med gjennomsnittlig gruppestørrelse på 3,4 dyr, viser en grov beregning at enslige ulver er ansvarlige for 19% av ulvebestandens samlede årlige uttak av klauvviltindivider, eller 11% av den ulvedrepte klauvviltbiomassen i Skandinavia.</p>			

Titel: Predationsmönster hos ensammar vargar och vandringsvargar. Utredning om varg och älg del 3.			
Författare: Håkan Sand, Camilla Wikenros, Barbara Zimmermann, Ane Eriksen, Frode Holen, Petter Wabakken			
Nummer: 24	År: 2019	Sidor: 21	ISBN: 978-82-8380-085-2 ISSN: 2535-5678
Uppdragsgivare: Miljødirektoratet		Uppdragsgivarens referans M-1235 2018	
Ämnesord: Beteende, <i>Canis lupus</i> , älg, ensammar vargar, predation			
Sammanfattning: <p>Vargen är ett socialt rovdjur där den största andelen (oftast 80-90%) av stammen lever i flockar eller par inom väl definierade områden (revir) som aktivt försvaras mot artfränder. Dessutom består en vargpopulation av ensammar vargar som kan delas in i stationära individer som är etablerade i ett område och icke-stationära vargar (s.k. vandringsvargar). Stationära ensammar individer är vargar som antingen har etablerat ett eget revir men fortfarande väntar på en eventuell partner eller vuxna individer som har levt i ett revir men av någon anledning förlorat sin tidigare partner. Icke-stationära ensammar djur är vanligtvis av unga vargar som är på vandring efter att ha lämnat uppväxtreviret. Andelen ensammar vargar i en vargpopulation varierar under hela året men är som högst på sommaren. Det skandinaviska vargforskningsprojektet SKANDULV har tidigare bidragit med omfattande ny kunskap om vargens predationsmönster när det gäller flockar och par. Liksom i de flesta vargpopulationer är stora klövdjur de främsta bytesdjuren för vargar i Skandinavien. Predationsmönstret och jaktbeteendet hos ensammar vargar är dock mindre känt både under skandinaviska förhållanden och internationellt. I denna studie presenterar SKANDULV de första resultaten på predationsmönster hos både ensammar icke-stationära och stationära vargar i Skandinavien. 10 radiomärkta ensammar vargar, 7 hanar och 3 tikar, undersöktes med antingen GPS (9) eller VHF-sändare (1) under totalt 16 studieperioder, vilket motsvarade totalt 552 dagar. Positioneringsintervallet (GPS) under studieperioderna var antingen varje eller var fjärde timme. Koncentrationerna av de radiomärkta vargarnas positioner, men också enstaka positioner, undersöktes i fält efter bytesrester och annan typ av föda (t.ex. slaktrester från djur som inte dödades av varg). Totalt påträffades 79 klövdjur som bedömdes dödade av vargarna. Äldre stationära vargar hade en klart högre predationstakt jämfört med 1-åriga vargar. Endast två av de fem icke-stationära vargarna lyckades döda ett klövvilt på egen hand. Dessa representerade endast 13 (16%) av de totalt 79 vargdödade klövdjuret. För de tre andra icke-stationära vargarna som följdes under totalt 90 studiedagar fann vi inte ett enda fall där någon av dessa hade lyckats döda ett klövvilt. De fem vuxna stationära vargarna var därmed ansvariga för 66 (84%) av alla klövdjur som påträffades och dödade av ensammar vargar i denna studie. Beräkningarna av tillgänglig biomassa från de dödade bytesdjuren visade att ensammar stationära vargar hade tillgång till mer bytesbiomassa än vad som behövdes för att täcka sina dagliga energibehov och deras predationstakt var ca. 70% av den uppmätta för flockar och par. Andelen ensammar vargar i den skandinaviska populationen beräknas uppgå till ca. 15%, varav 10% icke-stationära och 5% stationära, medan resterande 85% av vargarna ingår i flockar och par med en genomsnittlig gruppstorlek på 3,4 djur. En grov uppskattning baserat på dessa data tyder på att ensammar vargar svarar för ca. 19% av vargpopulationens totala årliga uttag av klövdjur i Skandinavien.</p>			

Title: Predation patterns of solitary resident and dispersing wolves. Report on wolf and moose part 3.			
Author: Håkan Sand, Camilla Wikenros, Barbara Zimmermann, Ane Eriksen, Frode Holen, Petter Wabakken			
Number: 24	Year: 2019	Pages: 21	ISBN: 978-82-8380-085-2 ISSN: 2535-5678
Commissioned by: Norwegian Environment Agency		Commissioner's reference: M-1235 2018	
Keywords: Behaviour, Canis lupus, moose, predation, solitary wolf			
Summary: The wolf is a social carnivore, with 80-90% of all individuals in the population living in packs or pairs within territories that are actively defended against conspecifics. The remaining individuals are solitary wolves. Solitary wolves can be categorized into 1) stationary animals within an established territory, and 2) non-stationary solitary animals. Stationary solitary wolves are individuals that either have established a territory and are waiting for a potential mate, or adult territorial wolves that have lost their partner. Non-stationary solitary animals are mainly young wolves dispersing after leaving their natal territory. The proportion of solitary wolves in the population varies throughout the year but is highest during summer. The Scandinavian Wolf Research Project SKANDULV has previously contributed with extensive knowledge on the predation pattern of wolf packs and pairs. As in most other wolf populations, Scandinavian wolves prey mainly on large prey species, i.e. ungulates. However, predation patterns and hunting behavior of solitary wolves is poorly studied, both in Scandinavia and in other wolf populations. In this report, SKANDULV presents the first results on the predation pattern of solitary stationary and dispersing wolves in Scandinavia. Ten radio-collared solitary wolves, 7 males and 3 females, were monitored with either GPS (9) or VHF (1) during 16 study periods and a total of 552 wolf-days. The time interval between consecutive positions was either one or four hours during the study periods. All cluster positions and some single positions were visited in the field and were searched for wolf-killed prey and other potential food remains, e.g. ungulates that died from causes other than wolf predation. In total, 79 ungulates were found killed by solitary wolves. Adult stationary wolves had a considerably higher kill rate compared to young dispersers. Only two of the five dispersers succeeded to kill ungulates on their own, making up 13 (16%) of the 79 ungulates killed by solitary wolves in this study. For the other 3 dispersers, no ungulate prey was found during a total of 90 study days. The five adult stationary wolves were responsible for 66 cases (84%) of ungulates killed by solitary wolves in this study. Estimates of available biomass from wolf-killed prey indicated that solitary stationary wolves acquired more prey biomass than required to cover their field metabolic rate, and that their kill rate was about 70% of that for pairs and packs. Given that solitary wolves make up 15% of all animals in the population (10% dispersers and 5% stationary) and the other 85% live in groups of an average of 3.4 wolves, a rough estimate is that solitary individuals all together kill 19% of all ungulates annually killed by wolves, or 11% of the ungulate biomass killed by wolves in the Scandinavian population.			

Innhold

Forord	7
Bakgrunn	8
Metoder og data.....	10
Resultater og diskusjon	13
Predasjonsmønster hos unge ikke-stasjonære ulver	13
Predasjonsmønster hos voksne stasjonære ulver.....	13
Predasjonstakt og tilgjengelig biomasse	16
Resultatene i et større perspektiv	18
Betydningen av enslige ulvers predasjon på bestandsnivå.....	18
Referanser	20

Forord

Elgen har det ikke så lett. Mange vil ha tak i den. Den største predatoren er vi mennesker som høster av elgbestanden gjennom jakt og utilsiktet dreper elg i trafikken. Ved overhøsting har vi tidligere nesten klart å utrydde elgen på den Skandinaviske halvøya, men gjennom en regulering av jakten, innføring av rettet avskyting og innføring av bestandsskogbruket som har økt mattilgangen for elg, har elgbestanden nådd tettheter som er i toppsjiktet på verdensbasis. Dette igjen har ført til interessekonflikter, fordi elgen eter kvist og foretrekker lauvtreartene rogn, osp, selje, vier og eik, forkortet til ROSE, og når det er lite av disse lauvtrærne, vil elgen vinterstid også forsyne seg av unge furutrær. Beiteskadene og omkostningene for skogbruket kan da bli betydelige. Store elgtettheter er ønskelig for dem som kun høster av utbyttet ved jakt, men er samtidig en trussel for det økologiske mangfoldet i skogen, et økonomisk tap for dem som lever av å selge trevirke og tømmer, og en risikofaktor i trafikken. For å unngå altfor høye tettheter skytes det derfor årlig mellom en fjerdedel og en tredjedel av elgbestanden, slik at uttaket omtrent utjevner antall kalver som blir født hvert år. Omtrent 80% av alle elger som årlig dør, blir skutt, og særlig blant okser er levealderen ikke høy.

Bjørn og ulv tar også elg. Mens nyfødte elgkalver er en viktig proteinkilde for bjørnen om sommeren, foretrekker ulv å spise elg året rundt, i hvert fall i områder der det finnes lite rådyr, hjort, villsvin, villrein, tamrein eller dåhjort. Ulvens samlede uttak av elg har økt i takt med økningen i ulvebestanden, og mange elgjegere og rettighetshavere anser ulven som en direkte konkurrent om et felles matfat. Vi har i denne rapportserien om ulvens effekter på elg og elgjakt undersøkt om og i hvor stor grad elgavskyting og sett elg i Norge og Sverige har blitt påvirket av ulvens tilbakekomst (rapport 1), hvordan revirhevdende ulvers uttak påvirker elgtetthet og avskytingen regionalt og lokalt (rapport 2), hvilken betydning enslige streifulver og stasjonære ulver har på bestandens samlede uttak av klauvvilt (rapport 3), og om ulven indirekte gjennom uttak av elg har en påvirkning på mangfoldet av lauvtrær og beiteskader på furu (rapport 4).

Det skandinaviske ulveforskningsprosjektet SKANDULV takker Regjeringen, Stortinget og Miljødirektoratet for interessen av å sette faglige kunnskapshull, med påfølgende økonomisk støtte til å analysere og utarbeide utredningene som nå er levert. Videre takkes de mange svenske og norske institusjoner og organisasjoner som gjennom årene har gjort det mulig å gjennomføre SKANDULV's feltbaserte forskning på ulv i Skandinavia. Disse er Miljødirektoratet, Norges Forskningsråd, Norsk Institutt for Naturforskning, Høgskolen i Innlandet, Fylkesmannen i Hedmark, Borregaard Skoger AS, Glommen Skogeierforening, Norskog, Norges Skogeierforbund, Elverum, Stor-Elvdal, Trysil, Våler, Åmot og Åsnes kommuner, WWF Norge, Naturvårdsverket, FORMAS, Svenska Jägareförbundet, WWF Sverige, Sverige Lantbruksuniversitet SLU, Marie-Claire Cronstedts Stiftelse, Olle and Signhild Engkvists Stiftelser, Carl Tryggers Stiftelse, Stiftelsen Oscar og Lili Lamms Minne, Kolmårdens Insamlings-stiftelse, Sveriges Rovdjursförening og Storaenso Skog. 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. Denne studien hadde heller ikke vært mulig uten innsats av mange flinke og motiverte feltarbeidere, og disse fortjener en stor takk. Kristoffer Nordli, Marius Rogstad, Per Ahlqvist, Christer Eriksson, Örjan Johansson, Andrés Ordiz, Mikael Sandström, samt Michael Schneider med personell fra länsstyrelsen i Västerbotten takkes spesielt for feltarbeid med studiene av ulv i denne rapporten. Henrike Hensel ved SLU takkes for å ha holdt orden på GPS-halsbåndene og programmering av disse. Vi takker også lokale kontakter som har bidratt med opplysninger.

Bakgrunn

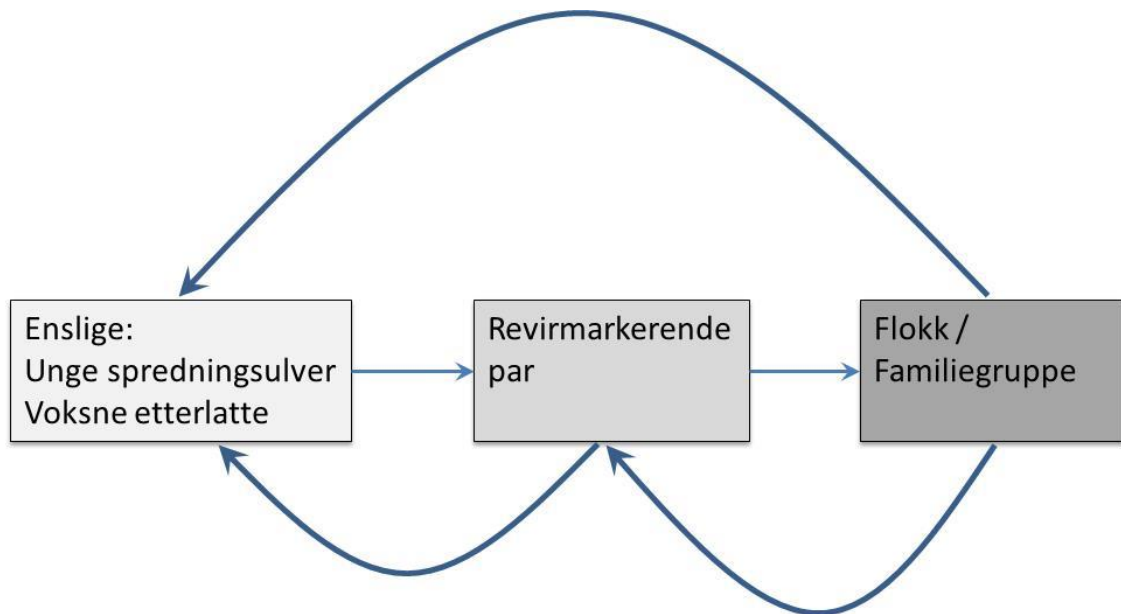
Ulven er et flokklevende rovdyr som lever to til flere individer sammen innenfor et revir som aktivt forsvares mot artsfrender. De fleste ulvebestander livnærer de seg på store byttedyr som klauvvilt. Flokkstørrelsen varierer mellom ulike bestander og er til en viss grad knyttet til variasjoner i byttedyrstørrelsen. De største flokkene finnes vanligvis der byttedyrene er størst [1]. Innenfor flokkene er samarbeid mellom individer viktig for deres jaktsuksess og evne til å nedlegge byttet. Individer i flokken kan også ha ulike roller under selve jakten, forårsaket av faktorer som alder, kjønn, erfaring, mm [2, 3]. Sammenlignet med andre nordlige ulvebestander består den skandinaviske bestanden av relativt små flokker med en enkel sosial struktur, oftest to reproduserende voksne og deres valper. Selv med en slik enkel struktur har alder og kjønn betydning for individenes evne til å velge ut og nedlegge forskjellige typer byttedyr også i Skandinavia [4].

Ulver som lever i par eller flokker utgjør oftest ca. 80-90% av bestanden [1]. Dessuten lever en viss andel av individene som enslige (Figur 1). Disse enslige individene kan deles inn i to ulike kategorier. Den første kategorien gjelder unge (fra ca. 10 måneders alder) ofte streifende ulver under spredning som nylig har forlatt reviret og den flokken som de vokste opp i, men som ennå ikke har funnet noen partner (heretter kalt ikke-stasjonære eller vandringsulver). Den andre kategorien er eldre enslige ulver som enten ikke har funnet noen partner men etablert et revir i påvente av en potensiell make, eller individer der partneren enten har dødd eller har valgt å forlate det gjenlevende individet til fordel for en annen ulv. Det siste skjer svært sjeldent i Skandinavia.

Andelen enslige ulver i ulike bestander varierer gjennom året fordi ungunst utvandring fra sine oppvekstflokker vanligvis er konsentrert til visse perioder av året. I Skandinavia skjer denne utvandringen hovedsakelig i løpet av våren og tidlig på sommeren, dvs. ved ca. ett års alder [5]. I en teoretisk bestandsmodell for den skandinaviske ulvestammen har Chapron mfl. [6] beregnet denne kategorien til gjennomsnittlig ca. 8-9% av vinterbestanden, men det er knyttet en viss usikkerhet til dette estimatet (95% konfidensintervall = 3,5-16,6). I tillegg til disse enslige vandringsulvene finnes også en ukjent andel eldre, stasjonære enslige ulver. En sammenstilling fra bestandsregistreringene av ulv i Norge og med tilhold på begge sider av riksgrensen i perioden oktober-februar for årene 1998-2011 (Wabakken mfl. upubliserte data) viste at andelen enslige stasjonære (dvs. revirmarkerende) og andre ikke-stasjonære (ikke revirmarkerende) individer i gjennomsnitt utgjorde henholdsvis $4,3 \pm 1,7\%$ og $9,9 \pm 3,0\%$ (95% konfidensintervall) av bestanden.

For ulv generelt synes mengden tilgjengelig føde pr. individ å øke med avtagende flokkstørrelse [7-9]. I en studie av enslige ulver ble det påvist store variasjoner i predasjonssuksess mellom ulike individer, men disse hadde likevel samme tilgang på føde som par og større flokker [10]. Internasjonalt er det imidlertid gjennomført få studier av mattilgangen for enslige ulver. I Skandinavia har predasjonsmønsteret til ulveflokker og par blitt studert intensivt i flere år innenfor rammene av Det Skandinaviske Ulveforskningsprosjektet, SKANDULV [9, 11-15]. Predasjonsmønsteret til sosiale grupper av ulv i Skandinavia er derfor relativt godt kjent fra områder der byttedyrene hovedsakelig er elg og rådyr.

I tillegg til de skandinaviske studiene av ulvepredasjonen til flokker og par har det også blitt gjennomført et mindre antall studier av predasjonsmønsteret til enslige stasjonære ulver og vandringsulver. I denne rapporten sammenstiller og analyserer SKANDULV for første gang predasjonsmønsteret til enslige ulver både på individbasis og i bestandsperspektiv.



Figur 1. Skjematisk framstilling av ulike kategorier av enslige ulver som forekommer og hvordan overganger kan skje mellom ulike sosiale enheter i ulvebestanden. – Different categories of solitary wolves (box to the left, young dispersers and adult widows), and how transitions can happen between the different social units in a wolf population (pairs in the middle and family groups to the right).

Metoder og data

SKANDULV har til nå gjennomført predasjonsstudier av i alt 10 enslige ulver i tilsammen 16 studieperioder som tilsvarte totalt 552 ulvedøgn, der ulvedrepte byttedyr (hovedsakelig klauvvilt) ble påvist ved søk etter kadaverrester ved posisjoner fra de radiomerkede ulvene (Tabell 1).

Tabell 1. Område, individnummer, alder, kjønn, vekt ved radiomerking og studieperiodenes lengde for 10 enslige ulver som ble fulgt i Skandinavia med målsetting om å fastslå byttedyrvalg og antall ulvedrepte byttedyr i totalt 16 studieperioder som representerte tilsammen 552 ulvedøgn. – Area, individual id, age, sex, weight at capture and duration of study period for 10 solitary wolves monitored in Scandinavia to study prey choice and number of wolf-killed prey for a total of 16 study periods, representing a total of 552 days.

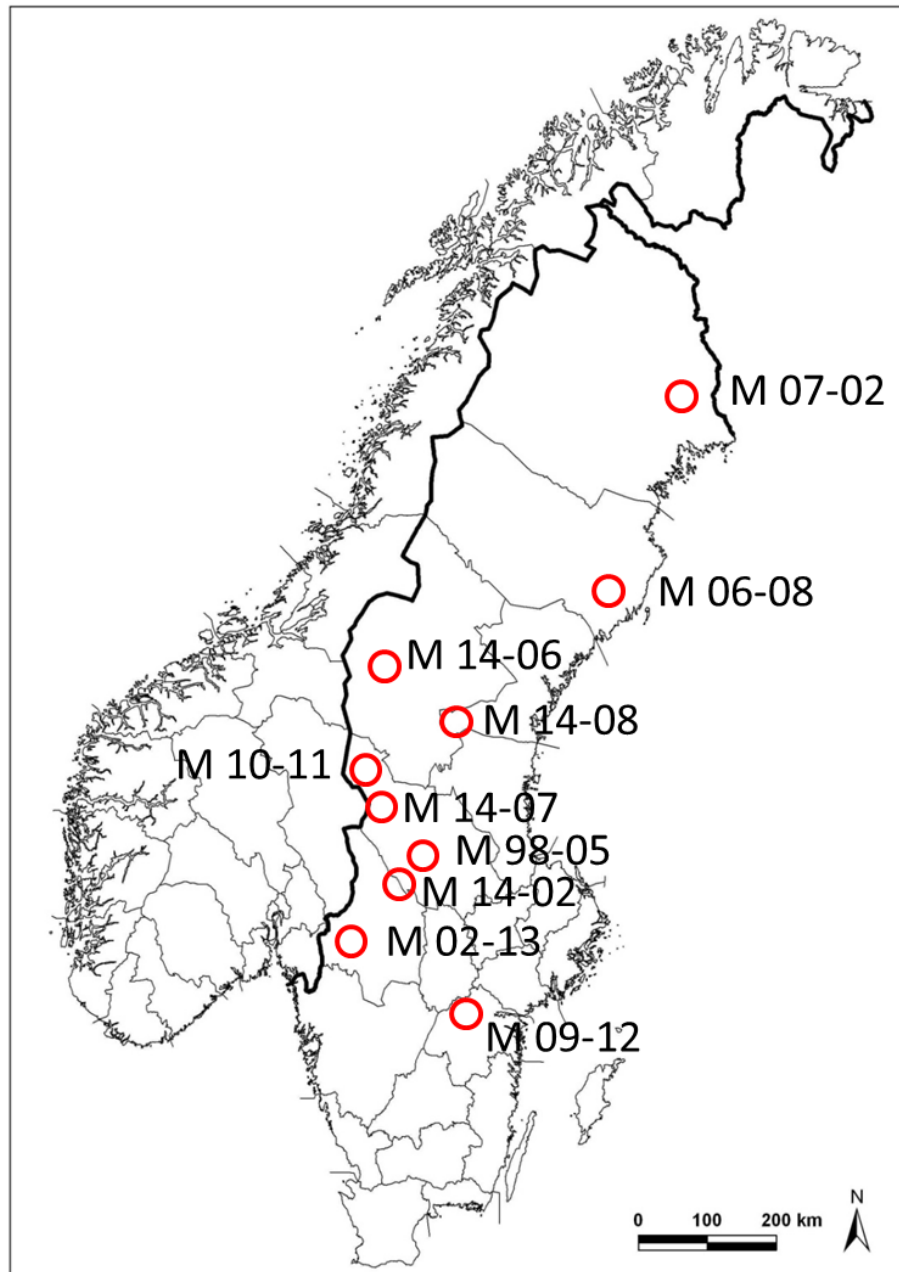
Område	Ulv individ	Alder	Kjønn	Vekt (kg)	Studieperiode (n dager)	Status
Glaskogen	M 02-13	2,2	Hann	52	42	Stasjonær
Leksand	M 98-05	6,5	Tispe	35	70	Stasjonær
Pirttijärvi	M 07-02	4,5 – 5,2	Hann	40	65	Stasjonær
Bullmark	M 06-08	1,5 – 2,5	Hann	48	120	Stasjonær
Fulufjäll	M 14-07	3,8	Tispe	39	22	Stasjonær
Finnspång	M 09-12	1,3	Hann	43	108	Midlertidig Stasjonær*
Fulufjäll	M 10-11	1,0	Hann	32	25	Vandring
Äppelbo	M 14-02	1,0	Tispe	31	28	Vandring
Håckren	M 14-06	1,0	Hann	46	35	Vandring
Älvdal/Rätan	M 14-08	1,0	Hann	45	37	Vandring

*Denne ulven var stasjonær i 4 måneder mens studien pågikk, men fortsatte deretter sin vandring

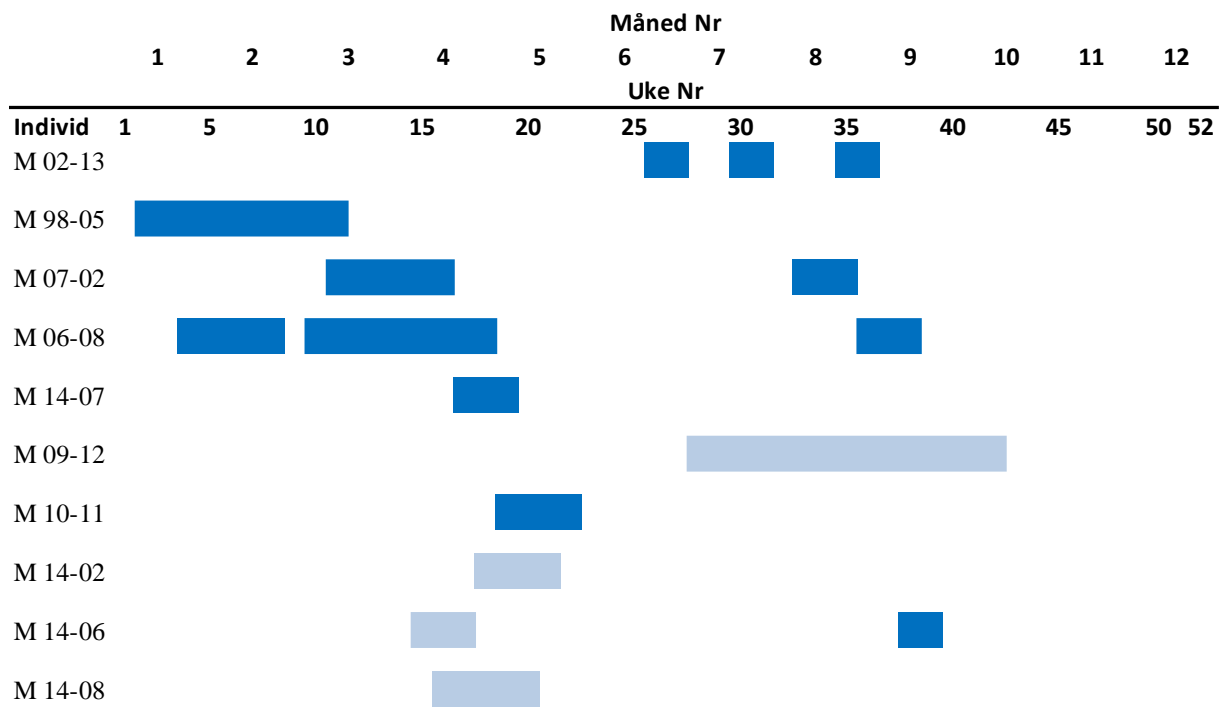
I predasjonsstudiene av enslige ulver brukte vi de samme metodene som tidligere brukt for flokker og par, det vil si at individene ble fulgt i felt ved å søke etter ulvedrepte byttedyr på konsentrasjoner av ulveposisjoner etter at ulven hadde forlatt plassen [14, 16]. For ett av de 10 radiomerkede individene (M 98-05) brukte vi gammel teknikk for posisjonering med manuell VHF-peiling av ulven. I de resterende ni studiene hadde ulvene ulike typer GPS-halsband med automatisk posisjonering. I de fleste av disse studiene (6) ble ulvene fulgt med 1 GPS-posisjon pr. time, mens de siste tre enslige ble fulgt med et posisjoneringsintervall på hver fjerde time.

De 10 enslige ulvene omfattet seks 1-åringer og fem voksne individer (≥ 2 år), hvorav én ble fulgt både som 1- og 2-åring. Kjønnfordelingen var tre tisper og sju hanner. Fem av disse 10 individene hadde før studien vært stasjonære i ett eller flere år og fire 1-årige ulver var på vandring fra oppvekstreviret, mens den siste var temporært stasjonær (M 09-12) mens studien pågikk (Figur 2).

Studiene ble gjennomført til ulike tider på året og enkelte ulver ble også studert gjentatte ganger, fordelt på de totalt 16 feltperiodene (Figur 3). Resultatene er angitt både som antall ulvedrepte klauvilt pr. dag (predasjonstakt) og som beregnet total tilgjengelig biomasse i kg pr. dag som disse ulvedrepte byttedyrene utgjorde. Beregningene ble utført med de samme metodene som i tidligere publiserte studier [13, 15], der de ulike arter byttedyr ble tildelt en totalvekt avhengig av alder (0-1, 1-2, >2år) og tidspunkt på året (elg).



Figur 2. Kart over individer og områder der predasjonsmønsteret til enslige VHF- eller GPS-merkede ulver ble studert i årene 2000-2017. Individnummer er angitt for de enkelte ulver, se Tabell 1. – Map of the Scandinavian Peninsula (Norway and Sweden) with areas where the predation behavior of solitary GPS- and VHF-collared wolves was studied during 2000-2017. For individual id see Table 1.



Figur 3. Studieperiodenes lengde og fordeling i løpet av året for 10 radiomerkede enslige ulver i perioden 2000-2017. Mørk blå farge angir et posisjoneringsintervall på én time, mens lys blå farge indikerer GPS-posisjonering hver fjerde time. – Duration and distribution of study periods throughout the year, for 10 radio-collared solitary wolves monitored in 2000 – 2017. Dark blue indicates 1-hourly and light blue 4-hourly GPS positioning intervals.

Resultater og diskusjon

Totalt for alle studieperioder ble 79 klauvdyr drept av de radiomerkede enslige ulvene. I tillegg til klauvvilt klassifisert som drept av de enslige ulvene, ble det funnet rester etter 17 mindre byttedyr, men for de fleste av disse kunne dødsårsaken ikke fastslås med sikkerhet. De mindre byttedyrene var fem storfugler, én orrfugl, to ikke artsbestemte skogshøns, tre harer, fem grevlinger og én bever.

Predasjonsmønster hos unge ikke-stasjonære ulver

Blant de fem ettårige ulvene var det to individer som lyktes med å drepe ett eller flere klauvvilt, men ettåringer var ansvarlige for bare 16% av alt ulvedrept klauvvilt til tross for at 43% av det totale antall studiedager for alle individer gjaldt denne aldersklassen.

En av disse ettåringene (M 09-12) utvandret fra Ockelboreviret og oppholdt seg totalt seks måneder i nordre deler av Sörmland før den fortsatte å vandre videre. I løpet av studieperioden på 108 dager drepte denne ettåringen to elgkalver, én hjort, åtte dåhjørtter samt ett klauvvilt av ukjent art (Figur 4). Den andre ettåringen som selv lyktes med å drepe klauvvilt (M 14-06, født i Julussareviret), drepte kun én elgkalv i løpet av to ulike studieperioder på til sammen 35 dager. Denne ulven besøkte i tillegg fem ulike elgkadavre der dødsårsaken var selvdød eller skutt under elgjakt, samt kadavre etter en sau og to orrfugler. For de tre øvrige ettåringene som ble fulgt i tre ulike studieperioder på til sammen 90 dager kunne vi ikke fastslå at noen av disse hadde lyktes med å nedlegge klauvvilt på egenhånd, og vi fant heller ingen mindre byttedyr som disse ulvene selv hadde drept (Figur 4). Disse tre individene var derimot ofte åtselere på eldre elgkadavre hvor sannsynlig dødsårsak var enten bjørn, annen ulv, skutt under elgjakten eller trafikkdrept. To av disse enslige ungvulvene utnyttet kadaver av elg som med sikkerhet var drept av bjørn.

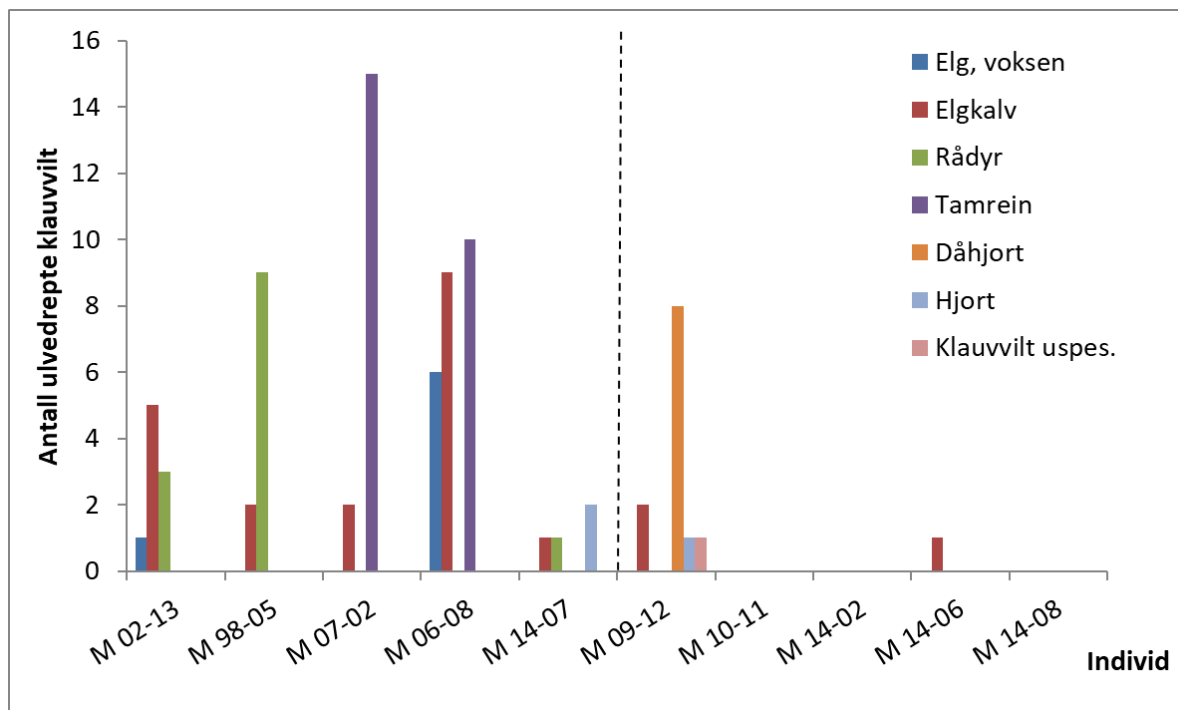
Predasjonsmønster hos voksne stasjonære ulver

De fem stasjonære voksne ulvene (>1 år) drepte 66 (84%) av de totalt 79 ulvedrepte klauvdyrene som ble funnet. Disse ulvene viste også tydelig variasjon i valg av byttedyr (Figur 4), noe som delvis kan forklares med en variasjon i tilgjengeligheten av byttedyr i de ulike studieområdene. Tre av disse ulvene hadde sine revir innenfor ulvebestandens nåværende utbredelsesområde (M 98-05 og M 14-07 i Dalarna og M 02-13 i Värmland). To av disse tre ulvene hadde kun rådyr og elg blant sine tilgjengelige byttedyr, men med ulik fordeling. For M 98-05 som var ei seks år gammel tisper i Leksandsreviret, var rådyr det viktigste byttedyret (82% av det ulvedrepte klauvviltet), og i løpet av studieperioden på 70 dager drepte denne tisper ni rådyr og to elgkalver. Ingen mindre byttedyr ble påvist i løpet av hennes studieperiode. Den 2-årige hannen M 02-13, som hadde leveområde overlappende med det såkalte Glaskogsreviret i Värmland, hadde en mer variert diett som besto av fem elgkalver og én eldre elg, tre rådyr og ni mindre byttedyr, alt i løpet av tre studieperioder på til sammen 36 døgn. Den tredje (M 14-07), ei tisper i Fulufjellsreviret som nylig hadde mistet partneren, drepte ett rådyr, en elgkalv og to hjortter i løpet av en 23-dagers periode i mars/april 2017. En viktig forskjell mellom disse tre studiene var at hannen i Glaskogsreviret ble studert i sommerperioden, mens tispene i Leksandsreviret og i Fulufjellsreviret ble studert om vinteren eller våren, noe som delvis kan forklare den store variasjonen i valg av byttedyr.

De resterende to av de fem voksne enslige ulvene var stasjonære og revirmarkerende i den nordre delen av Sverige. Hannulven M 06-08 var født i Rotnareviret på grensen mellom Hedmark og Nord-Värmland og utvandret til området omkring Bullmark i østre deler av Västerbotten län, hvor han ble stasjonær i sitt andre leveår (Figur 2). Denne ulven ble fulgt i tre studieperioder, to om vinteren og én om sommeren, av länsstyrelsens personell i Västerbotten [17]. Disse studiene omfattet totalt 120 dager, og det ble registrert 15 elger og 10 tamrein drept av denne ulven (Figur 4). Ni av de 15 drepte

elgene var kalver mens minst ett av reinsdyrene var en kalv (ukjent alder på de resterende seks). I tillegg til de 25 klauvdyrene drept av denne ulven, ble det også påvist sju mindre byttedyr, hvorav fem storfugler og to harer (alle i sommerperioden), men også et større antall besøk ved slakterester fra elgjakten.

Den andre stasjonære voksne hannulven M 07-02 hadde vandret inn fra Finland og ble vurdert som fire år gammel da den ble merket vinteren 2007 i området ved sjøen Pirttijärvi i Övertorneå i Norrbottens län (Figur 2). Denne ulven ble fulgt intensivt i 44 dager på våren og i 18 dager i august sommerstid. I disse to periodene drepte den totalt 15 voksne tamrein og to elgkalver (Figur 4). I tillegg besøkte den et stort antall kadavre etter både rein og elg, som enten hadde blitt drept før studieperioden begynte eller hvor vi ikke med sikkerhet kunne fastslå om de var ulvedrept. Ingen mindre byttedyr ble registrert i løpet av de to studieperiodene. I de to nordlige studieområdene utgjorde med andre ord tamrein 60% av de drepte klauvdyrene, mens de resterende 40% var elg. Mens den største andelen av de drepte elgene var kalver, så dominerte voksne individer blant ulvedrept tamrein.

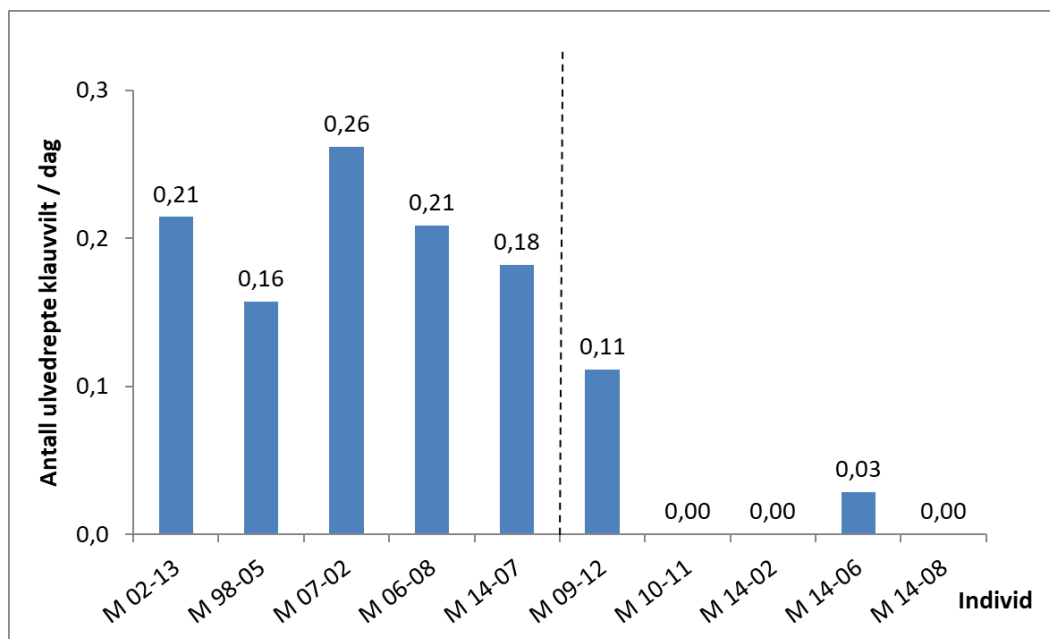


Figur 4. Antall individer av ulike klauvviltarter drept av enslige radiomerkede ulver i respektive studieperioder (Figur 3). Individnummer for de enkelte ulver er også angitt (Tabell 1). Individer til venstre for stiplet linje var stasjonære enslige, mens individer til høyre for linja var vandringsulver. – Number of animals per ungulate species killed by solitary radio-collared wolves during the designated study periods (Figur 3). Individual id corresponds with Table 1. Individuals to the left of the dashed line were stationary, while those to the right were dispersing wolves.

Totalt sett viste studiene på fire av de fem enslige ettåringene forskjeller i predasjonsmønster sammenlignet med de eldre individene. Fire av de fem ettåringene, som ble fulgt under den første utvandningsfasen fra sitt foreldrerevir tidlig vår og forsommer ved ca. ett års alder, mislyktes med å legge ned klauvvilt på egenhånd. For den ene av disse fire individene (M 14-06), som dessuten ble fulgt noen uker påfølgende høst, kunne vi påvise bare ett ulvedrept klauvvilt. Dette var en elgkalv som ble drept av ulven den 22. september, da ulvens alder var ett år og fem måneder. Den siste og femte (M

09-12) av disse ettåringene var en hann som utvandret fra Ockelboreviret og etablerte seg på sommeren i området omkring Finnsång i Sörmland (Figur 2). Dette området er artsrikt og har høye tettheter av klauvvilt, som i tillegg til elg og rådyr også har hjort og dåhjort. Selv om dette individet hadde noe lengre tidsintervall mellom hver gang den drepte klauvvilt, dvs. lavere predasjonstakt, sammenlignet med eldre ulver, så viste dataene at dette individet ikke hadde noen matmangel i løpet av studieperioden. Samlet sett viste våre resultater at mange av de enslige ungulvene ikke lykkes med å nedlegge klauvvilt ved ett års alder, men at det under ulvenes andre leveår skjer en stor utvikling i evnen til selv å drepe større byttedyr som klauvvilt.

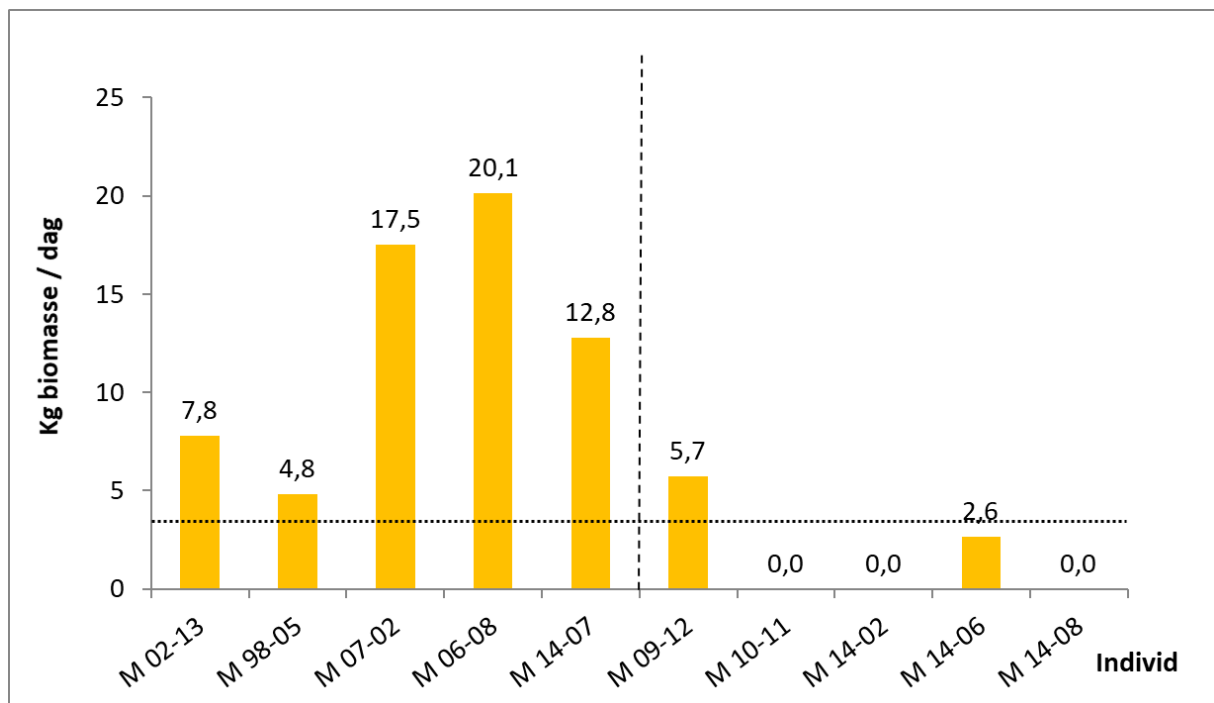
De fem voksne individene hadde en gjennomsnittlig predasjonstakt som varierte mellom 0,16 og 0,26 drepte klauvvilt pr. dag (Figur 5). Tilsvarende resultater for flokker og par er gjennomsnittlig 0,22 og 0,50 klauvdyr pr. dag for henholdsvis vinter- og sommerperioden [15]. Det var dermed ikke store forskjeller i predasjonstakt mellom voksne enslige ulver og den felles predasjonstakten for individer i flokker og par. To av de enslige ulvene hadde etablert revir i tamreinområdet (M 07-02 og M 06-08) med mye tamrein som føde (Figur 4), noe som gjør dem lite sammenlignbare med par og flokker i ulvebestanden sør for tamreinområdet. Predasjonstakten for M 02-13 målt sommerstid var på 0,21 klauvdyr per dag, altså under halvparten av predasjonstakten for flokker og par på samme årstid. M 98-05 og M 14-07 som hovedsakelig ble fulgt før elgkalvingstiden, hadde en predasjonstakt på henholdsvis 0,16 og 0,18 klauvdyr per dag, som tilsvarer rundt 73 - 82% av predasjonstakten til flokker og par vinterstid. Basert på dataene presentert i denne rapporten (Figur 4 og 5) fordelt over hele året estimerte vi den gjennomsnittlige predasjonstakten til en enslig stasjonær ulv til ca. 70% av den til en flokk eller et par. Tilsvarende gjorde vi et veldig grovt estimat av den gjennomsnittlige predasjonstakten for en vandringsulv til 25% av den til en flokk eller et par, med forbehold om at dette estimatet er basert på et veldig lite datagrunnlag som viser stor variasjon mellom ulike individer (Fig. 4 og 5).



Figur 5. Enslige ulvers predasjonstakt målt som antall nedlagte klauvvilt pr. dag for respektive studieperiode og ulveindivid. Ulvene til venstre for stiplede linje var stasjonære og de til høyre var ikke-stasjonære ulver. – Kill rate of solitary wolves estimated as the number of ungulates killed per day during the study periods. Individuals to the left of the dashed line were stationary, while those to the right were dispersing wolves.

Predasjonstakt og tilgjengelig biomasse

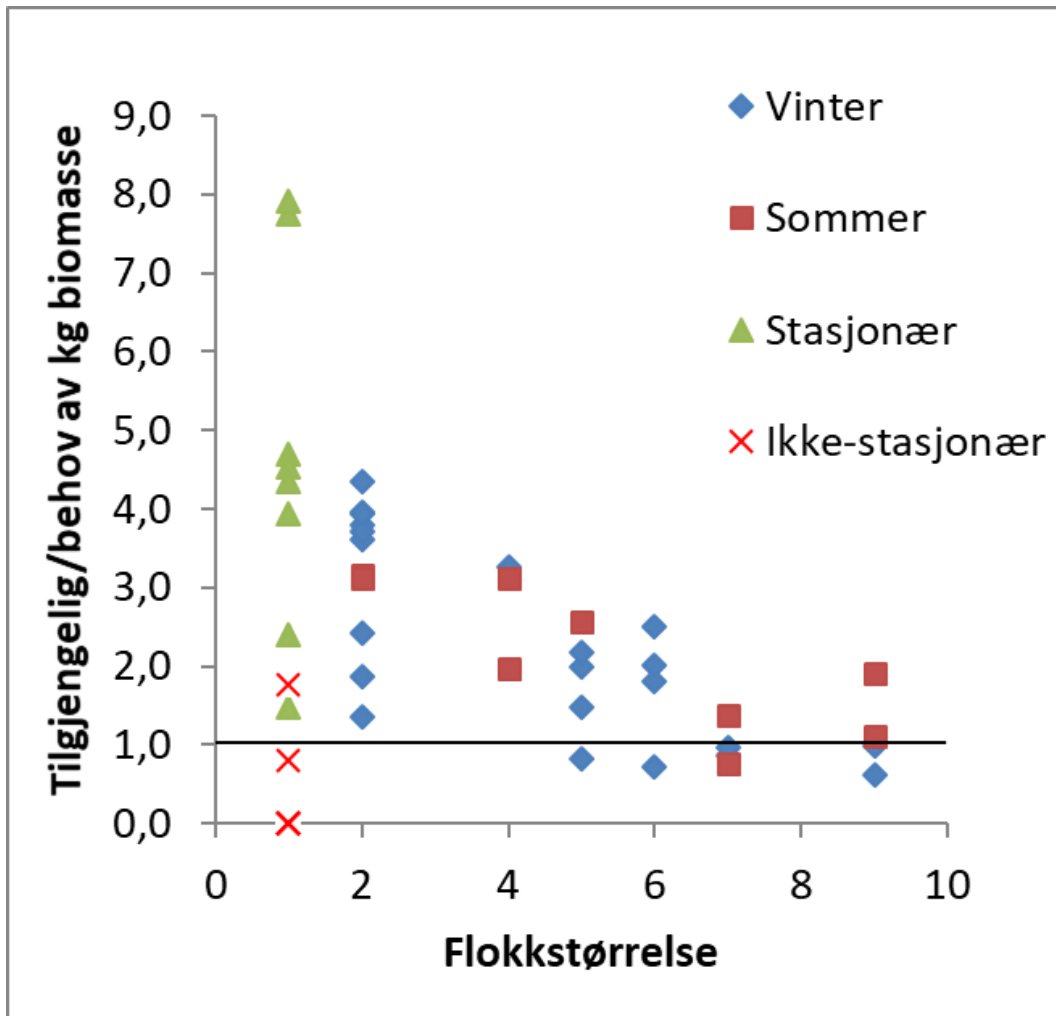
Det er verdt å merke seg at fordi våre data fra voksne enslige individer omfatter studier til ulike årstider, med varierende alder og størrelse på byttedyr og fra områder med ulike tettheter av klauvvilt, så er disse resultatene ikke direkte sammenlignbare. En sammenligning mellom ulike individer blir derimot lettere ved å regne om alle drepte klauvvilt til antall kilo biomasse (se [13, 15] for hvordan dette beregnes). Disse beregningene viser at de fem voksne individene hadde god eller meget god tilgang på føde (Figur 6), med den antagelsen at disse selv kunne konsumere størsteparten av tilgjengelig biomasse fra hvert enkelt bytte. Til og med den ettårige hannen (M 09-12) som var stasjonær i Sörmland avlivet klauvvilt i et slikt omfang at det kan betegnes som god mattilgang (Figur 6). Med mellom 4,8 og 12,8 kilo per dag var uttaket til enslige stasjonære ulver sør for tamreinområdet rundt 30% av den daglig tilgjengelige biomassen per flokk eller par (rundt 26 kg/dag uavhengig av årstid [15]). For vandringsulver ble uttaket estimert til omtrent 15% av det en flokk eller et par tar ut i biomasse pr. dag.



Figur 6. Mengden tilgjengelig biomasse (kg) per dag fra ulvedrepte byttedyr i studieperioden for respektive radiomerkede enslige ulver. Prikket horisontal linje angir gjennomsnittlig daglig energibehov for en voksen ulv på 35 kg og er beregnet til 3,25 kg [18, 19]. Ulvene til venstre for stiplet linje var stasjonære og de til høyre var vandringsulver. – Available biomass (kg) per day from wolf-killed prey in the study periods of the individual solitary wolves. The dashed horizontal line indicates the average biomass required to sustain the field metabolic rate of an adult wolf of 35 kg (3,25 kg) [18, 19]. Individuals to the left of the vertical dashed line were stationary, while those to the right were dispersing wolves.

En annen måte å gjøre gode sammenligninger mellom enslige individer og flokker og par er å regne ut hvor mye biomasse de drepte byttedyrene utgjør i forhold til matbehovet totalt for ulike gruppestørrelser av ulv. Våre studier av flokker og par viste at tilgangen på føde i de fleste tilfeller var god eller meget god, men at det var en negativ sammenheng mellom flokkstørrelse og mengden

tilgjengelig biomasse per individ [9]. Mengden biomasse tilgjengelig per individ i store flokker på 8-10 individer lå generelt på grensen til å dekke det individuelle energibehovet. En sammenligning mellom denne studiens enslige ulver og ulver som levde i flokker og par viste at de enslige voksne ulvenes tilgang på føde i forhold til behovet var like god som for par og mindre ulveflokker (Figur 7). For vandringsulvene i denne studien var det imidlertid kun M 09-12 som nedla tilstrekkelig med byttedyr til å dekke sitt daglige energibehov (Figur 6 og 7).



Figur 7. Forholdet mellom tilgjengelig biomasse fra drepte klauvdyr og ulvenes biomassebehov for å dekke det daglige energibehovet, som en funksjon av flokkstørrelse. Hver prikk er en predasjonsstudie, og data for par og flokker er fra tidligere forskning i Skandinavia [15]. Biomassebehovet er beregnet med utgangspunkt i en publisert verdi på 3,25 kg for en ulv på 35 kg [18, 19] som ble tilpasset til skandinaviske ulver i ulike kjønns- og aldersklasser [9]. For flokker og par er det skilt mellom vinter (blå) og sommer (rød). – The ratio of acquired to required biomass to sustain the field metabolic rate as a function of pack size. Each dot is a study period, and data for pairs and packs are from previous research in Scandinavia [15]. Biomass requirement was estimated by adjusting a published estimate of 3,25 kg for an adult wolf of 35 kg body weight [18, 19] to sex- and age-specific body weights of Scandinavian wolves [9]. For pairs and packs, blue dots indicate winter and red dots summer.

Resultatene i et større perspektiv

Resultatene fra dette relativt begrensede datamaterialet fra våre studier av enslige ulver ga et godt, men ikke fullstendig bilde av deres predasjon og påvirkning på byttedyrene. Resultatene tyder på at det i enslige ulvers andre leveår, etter utvandringen fra oppvekstreviret, skjer en utvikling av deres evne til å jakte. Det hadde vært ønskelig med data fra flere enslige individer og fra ulike perioder etter at de forlot sine oppvekstrevir. En annen svakhet i våre data er en ofte lavere posisjoneringsfrekvens for vandringsulver (én posisjon hver fjerde time) sammenlignet med de voksne enslige ulvene (1 posisjon pr. time), noe som eventuelt kan ha medført en undervurdering av det reelle uttaket av byttedyr for vandringsulver. Ulvenes forflytningsmønster i spredningsfasen viser derimot at de oftest brukte mye tid ved kadaver og slakteavfall fra dyr som de ikke hadde drept selv. Denne atferden tyder på at hvis ulvene selv hadde drept klauvvilt i studieperioden, ville vi med stor sannsynlighet ha oppdaget det selv med 4-timersposisjoner.

Ulven som art er tilpasset til å avlive og spise store klauvviltarter, og samtidig leve i flokk. Et ulveindivid kan normalt spise inntil 10 kg biomasse ved ett måltid og behøver derfor tid til fordøyelse før et nytt måltid. Det betyr at store flokker er mer effektive til å utnytte den totale mengden tilgjengelig biomasse fra store byttedyr, fordi ulver i store flokker taper en mindre andel av biomassen til åtseletere som raskt kan oppdage og utnytte ulvedrepte byttedyr for å dekke sitt eget matbehov [20, 21]. Studier av ulveflokker med ulik flokkstørrelse har vist at mengden biomasse fra større byttedyr som tapes til åtseletere (f. eks. rødrev, mår og kråkefugl) kan være betydelig for små flokker og enslige ulver, med over halvparten av tilgjengelig biomasse konsumert av andre arter [8, 22, 23].

Et annet forhold som kan være viktig for enslige ulver er betydningen av byttedyr som er mindre enn klauvvilt. Våre tidligere studier av ulveflokker og par har vist at ulver også dreper mindre byttedyr, slik som skogsfugl og mindre pattedyr. Sammenlignet med diettanalyser basert på ulveekskremer er slike byttedyr underrepresentert i feltstudier basert på byttedyrsøk ved hjelp av radiosendere på ulv [13]. Mindre byttedyr konsumeres ofte fullstendig og på relativt kort tid, og ulvene tilbringer derfor mindre tid ved selve drapsplassen, sammenlignet med deres tidsbruk ved store kadavre. Derfor har vi trolig ikke klart å oppdage mange av de mindre byttedyrene som kan ha blitt drept og spist opp av de enslige ulvene, noe som også gjelder predasjonsstudier av flokker og par. Mindre byttedyr kan potensielt være et viktig tilskudd til det totale matinntaket, spesielt for individer som enda ikke er så dyktige til å nedlegge ned klauvvilt på egen hånd. Også slakteavfall og kadavre etter trafikkdrepte dyr kan være viktige matkilder for unge enslige ulver.

Betydningen av enslige ulvers predasjon på bestandsnivå

Både empiriske data og modellberegninger viser en god overensstemmelse i andelen enslige ulver i den skandinaviske bestanden, der ikke-stasjonære enslige ulver utgjør ca 9% og voksne stasjonære enslige utgjør ca 5% av den totale bestanden i overvåkingsperioden oktober – februar/mars. Den første kategorien består av unge ulver på vandring som i denne rapporten er identisk med de ikke-stasjonære 1-2 år gamle individene. I den første tiden etter at de har forlatt oppvekstreviret viser disse individene en lav predasjonstakt på klauvvilt, spesielt på elg, men det ser ut til at de gjennomgår en bratt læringskurve i deres andre leveår (M 06-08, M 09-12). Den andre kategorien av enslige ulver, som består av voksne stasjonære, utgjør trolig en kombinasjon av unge (1,5 - 2,0 år) og voksne ($\geq 2,0$ år) individer. De viste i denne studien en høyere predasjonstakt enn vandringsulvene, som varierte mellom 30% og 100% (ca. 70% i snitt for alle studieperioder) av gjennomsnittlig predasjonstakt for familiegrupper og par med elg som hovedføde. Tamrein var et viktig alternativt byttedyr for to voksne ulver i vår studie, og for en tredje var rådyr det viktigste byttedyret. Det betyr at predasjonstakten på elg fra enslige individer er betydelig lavere enn den fra flokker og par, og varierer trolig med ulvens

kjønn, alder og status, samt tilgangen på alternative byttedyrarter. Den omfattende variasjonen i disse faktorene og vårt begrensede utvalg på 10 individer gjør at en beregning av det totale predasjonsuttaket forårsaket av enslige ulver på bestandsnivå ikke er mulig.

Basert på resultatene fra våre predasjonsstudier kan vi derimot gjøre en veldig grov vurdering av predasjonsuttaket forårsaket av enslige ulver for alle klauvviltarter under ett sett i forhold til de andre individene i bestanden. Uttaket av klauvvilt for en ung, ikke-stasjonær ulv kan grovt vurderes til 25% av uttaket for en ulveflokk eller et par. Til forskjell fra nevnte vandringsulver kan vi anta at uttaket av klauvvilt for en enslig stasjonær ulv utgjør omtrent 70% av uttaket for en familiegruppe eller et par.

For å gjøre denne beregningen så vi på uttak per sosial ulveenhet. Den skandinaviske ulvebestanden består av tilnærmet 10% vandringsulver, 5% enslige stasjonære ulver, og 85% av individene lever i flokker og par med gjennomsnittlig gruppestørrelse på 3,4 ulver. Regnet som sosiale enheter finnes det dermed 25% spredningsulver, 12,5% enslige voksne og 62,5% flokker og par. Fordi uttaket fra spredningsulver er vurdert til 25% og fra enslige stasjonære til 70% av det en gjennomsnittlig flokk eller et par tar ut, er dermed vandringsulvenes andel av bestandens samlede uttak 8%, enslige voksne 11% og par og flokker 81%. Enslige ulver totalt sett er således ansvarlige for ca. 19% av ulvebestandens samlede uttak av klauvviltindivider.

Elg er atskillig større enn de andre klauvviltartene, og fordi de enslige ulvene tok en større andel mindre klauvviltarter enn det vi tidligere har funnet for flokker og par, gjorde vi den samme beregningen for biomassen av klauvvilt. Fordi biomasse-uttaket fra spredningsulver ble vurdert til 15% og fra enslige stasjonære til 30% av hva en gjennomsnittlig flokk eller et par tar ut, ble dermed enslige vandringsulvers andel av bestandens samlede biomasse-uttak 5,4%, enslige voksne 5,4% og par og flokker 89,3%. Enslige ulver var således totalt sett ansvarlige for ca. 11% av ulvebestandens samlede uttak av klauvviltbiomasse.

Hvordan uttaket av byttedyr fordeles geografisk varierer mellom de to kategorier av enslige ulver. Uttaket fra enslige stasjonære voksne skjer innenfor et fast og etablert område (reviret) og kan dermed ha en viss påvirkning på den lokale byttedyrbestanden. Uttaket fra ikke-stasjonære ulver blir derimot spredt langs hele vandringsruten fram til de etablerer revir, og kan overlape i tid og rom med uttaket fra andre ulveflokker og par når vandringsruten krysser etablerte ulverevir, men i de fleste tilfeller vil vandringsulvenes uttak kun utgjøre en svært liten andel av det totale uttaket i områdene de passerer.

De ovenfor nevnte beregninger er meget grove vurderinger av hvilken andel av alt ulvedrept klauvvilt som blir drept av enslige individer i den Skandinaviske ulvebestanden. Denne andelen vil variere for ulike områder eller individer, i og med at de enslige ulvers uttak kan være mindre enn 20% og opptil 100% av uttaket fra flokker og par.

Referanser

1. Mech LD, Boitani L: **Wolf social ecology**. In: *Wolves: behavior, ecology and conservation*. Edited by Mech LD, Boitani L. Chicago: The University of Chicago Press; 2003: 1-34.
2. MacNulty DR, Smith DW, Vucetich JA, Mech LD, Stahler DR, Packer C: **Predatory senescence in ageing wolves**. *Ecology Letters* 2009, **12**(12):1347-1356.
3. MacNulty DR, Smith DW, Mech LD, Eberly LE: **Body size and predatory performance in wolves: is bigger better?** *Journal of Animal Ecology* 2009, **78**(3):532-539.
4. 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**(4):781-789.
5. Nordli K, Zimmermann B, Wabakken P, Eriksen A, Carricondo Sanchez D, Maartmann E, Sand H, Wikenros C: **Ulvevalpers flokksamhold og områdebruk i Skandinavia. Utredning om ulv og bosetting del 2**. Høgskolen i Innlandet *Skriftserien* 2018, **9-2018**.
6. 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**. *Ecological Modelling* 2016, **339**:33-44.
7. Schmidt PA, Mech LD: **Wolf pack size and food acquisition**. *The American Naturalist* 1997, **150**(4):513-517.
8. Hayes RD, Baer AM, Wotschikowsky U, Harestad AS: **Kill rate by wolves on moose in the Yukon**. *Canadian Journal of Zoology* 2000, **78**:49- 59.
9. Zimmermann B, Sand H, Wabakken P, Liberg O, Andreassen H: **Predator-dependent functional response in wolves: From food limitation to surplus killing**. *Journal of Animal Ecology* 2015, **84**:102-112.
10. Thurber JM, Peterson RO: **Effects of population density and pack size on the foraging ecology of gray wolves**. *Journal of Mammalogy* 1993, **74**(4):879-889.
11. Sand H, Eklund A, Zimmermann B, Wikenros C, Wabakken P: **Prey Selection of Scandinavian Wolves: Single Large or Several Small?** *PloS one* 2016, **11**(12):e0168062.
12. Sand H, Vucetich JA, Zimmermann B, Wabakken P, Wikenros C, Pedersen HC, Peterson RO, Liberg O: **Assessing the influence of prey–predator ratio, prey age structure and packs size on wolf kill rates**. *Oikos* 2012, **121**(9):1454-1463.
13. 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.
14. 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.
15. Zimmermann B: **Predatory behaviour of wolves in Scandinavia**. Koppang: Hedmark University College; 2014.
16. 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.
17. Schneider M: **Bullmarksvargen perioden september 2006–mars 2008**. *Report* 2008.
18. Nagy KA: **Field bioenergetics of mammals-what determines field metabolic rates**. *Australian Journal of Zoology* 1994, **42**(1):43-53.
19. Peterson RO, Ciucci P: **The wolf as a carnivore**. In: *Wolves: behavior, ecology and conservation*. Edited by Mech LD, Boitani L. Chicago: The University of Chicago Press; 2003: 104-130.

20. Wikenros C, Sand H, Ahlqvist P, Liberg O: **Biomass flow and scavengers use of carcasses after re-colonization of an apex predator.** *PLoS ONE* 2013, **8**(10):e77373.
21. Nordli K, Rogstad M: **Be aware of the big bad wolf: Intra-guild interactions influence wolverine behavior at wolf kills.** Hedmark University College; 2016.
22. Promberger C: **Wolves and scavengers.** *Diploma thesis.* Ludwig Maximilians Universität, Munich (in German with English abstract); 1992.
23. Vucetich JA, Peterson RO, Waite TA: **Raven scavenging favours group foraging in wolves.** *Animal Behaviour* 2004, **67**(6):1117-1126.

Ulven er et sosialt rovdyr, og den største andelen av bestanden lever i flokker eller par innenfor avgrensede revir som aktivt forsvares mot artsfrender. I tillegg består en ulvebestand av enslige ulver som kan inndeles i 1) stasjonære ulver etablert i revir og 2) ikke-stasjonære vandringsulver. Stasjonære enslige ulver er ulver som enten har etablert et revir, men fortsatt venter på en mulig partner, eller av enslige voksne som har mistet sin tidligere partner i reviret. Ikke-stasjonære enslige dyr består oftest av unge ulver som er under spredning etter å ha forlatt oppvekstflokkene og sitt oppvekstrevir. Det skandinaviske ulveforskningsprosjektet SKANDULV har tidligere bidratt med omfattende ny kunnskap om predasjonsmønstre til ulver som lever i flokker og par. I denne undersøkelsen presenterer SKANDULV de første resultatene om predasjonsmønstre til enslige stasjonære og ikke-stasjonære ulver i Skandinavia. Ti radiomerkede enslige ulver, 7 hanner og 3 tisper, ble studert med enten GPS- eller VHF-halsband i 16 studieperioder. Konsentrasjoner av ulveposisjoner, men også enkeltposisjoner, ble undersøkt i felt etter byttedyrrester og annen føde (f.eks. kadaver av klauvvilt som ikke var drept av ulven). Totalt ble 79 klauvvilt funnet drept av enslige ulver. Eldre stasjonære ulver hadde betydelig høyere predasjonstakt enn 1-årige ungvulver under utvandring. Kun to av de fem vandringsulvene lyktes med å nedlegge klauvvilt på egen hånd. Disse utgjorde kun 13 (16%) av totalt 79 klauvvilt som ble funnet drept av enslige ulver i vår studie. Under de andre tre enslige ulvenes vandring på til sammen 90 døgn ble det ikke funnet et eneste tilfelle der noen av dem hadde lyktes med å nedlegge klauvvilt. Derimot var de fem stasjonære voksne ulvene ansvarlige for 66 tilfeller (84%) av klauvvilt som ble funnet avlivet av enslige ulver i denne studien. Beregningene av tilgjengelig biomasse fra nedlagt klauvvilt tydet på at enslige stasjonære ulver la ned mer bytte enn nødvendig for å dekke sitt daglige energibehov, og deres drapstakt var ca. 70% av den til flokker og par. Fordi andelen enslige ulver i den skandinaviske bestanden er grovt beregnet til ca. 15%, hvorav 10% vandrere og 5% stasjonære, og de øvrige 85% av ulvene er fordelt på flokker og par med gjennomsnittlig gruppestørrelse på 3,4 dyr, viser en grov beregning at enslige ulver er ansvarlige for 19% av ulvebestandens samlede årlige uttak av klauvviltindivider, eller 11% av den ulvedrepte klauvviltbiomassen i Skandinavia.