



Høgskolen
i Innlandet



**Barbara Zimmermann¹, Camilla Wikenros², Håkan Sand²,
Ane Eriksen¹, Petter Wabakken¹**

Elg i ulverevir: Predasjon og elgjakt

Utredning om ulv og elg del 2

1) Høgskolen i Innlandet, Evenstad, Norge

2) Sveriges Lantbruksuniversitet (SLU), Grimsö forskningsstasjon

Skriftserien 23 - 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: 978-82-8380-082-1
ISBN digital utgave: 978-82-8380-083-8

Forsidefoto: Elg kan opptre i flokk når det er mye snø. Bilde tatt fra helikopter under elgmerking for prosjektet Grensevilt i et vinterbeiteområde i Älgforvaltningsområdet Nordre Finnskog i februar 2018 © Jon Arnemo

Tittel: Elg i ulverevir: predasjon og elgjakt. Utredning om ulv og elg del 2.			
Forfattere: Barbara Zimmermann, Camilla Wikenros, Håkan Sand, Ane Eriksen, Petter Wabakken			
Nummer: 23	År: 2019	Sider: 50	ISBN: 978-82-8380-083-8 ISSN: 2535-5678
Oppdragsgiver: Miljødirektoratet		Oppdragsgivers referanse M-1418 2019	
Emneord: <i>Canis lupus</i> , <i>Alces alces</i> , ulvepredasjon, predasjonstrykk, elgjakt, forflytningsmønster			
Sammendrag: I Skandinavia er ulvebestanden regulert av jakt. Dette medfører at ulvens påvirkning på byttedyrbestandene begrenses sammenlignet med uregulerte rovviltbestander og hovedsakelig konsentreres til områder med stasjonære, revirhevdende flokker og par. En måte å beregne effekten av ulvens predasjon på elgbestanden sammenlignet med jaktuttaket er å ta utgangspunkt i det enkelte ulverevir og beregne omfanget av ulvens predasjon ut fra kunnskap om ulvens predasjonstakt, størrelsen på reviret og elgtettheten. I den første delen av denne studien analyserer vi hvordan ulike elg- og ulverelaterte faktorer påvirker variasjonen i ulvens predasjonstrykk (andel av elgbestanden som tas av ulv) mellom ulike revir, samt hvordan dette henger sammen med eksisterende data for jaktuttak på revirnivå. I den andre delen av denne studien undersøker vi ulvenes tidsbruk innenfor sine revir og hvordan denne geografisk sammenfaller med fordelingen av 1) ulvedrepte byttedyr (elg) funnet i felt, samt 2) jaktuttaket og elgobservasjoner mellom de ulike jaktenhetene som inngår i reviret. Predasjonstrykket fra ulv på elgbestander i ulike ulverevir hadde ingen tydelig sammenheng med tetthet av elg, ulveflokkens størrelse, eller hvor ofte en ulveflokk tok elg (predasjonstakt). Derimot var predasjonstrykket sterkt avhengig av den kombinerte effekten av revirets størrelse og elgtetthet, som til sammen utgjør hvor mange elger som finnes i reviret. Omfanget av predasjonstrykket ble beregnet til gjennomsnittlig 7 - 8% av elgbestanden og varierte mellom 2 - 12% mellom revir. Motsvarende var jakttrykket beregnet til gjennomsnittlig 15 - 19%, med en variasjon på 8 - 33% mellom revir. Sett over hele året var jakttrykket gjennomsnittlig 2.4 - 3.5 ganger høyere enn predasjonstrykket, men jakttrykket var konsentrert til en kort periode i jakttiden, mens predasjonstrykket fordelte seg mer regelmessig over hele året. Jakttrykket hadde ikke noen sammenheng med antall elg i reviret eller predasjonstrykket, noe som tyder på at den kombinerte effekten av ulv og jakt ikke er kompensatorisk. En sammenligning av predasjonstrykket fra ulv og bjørn på elg i Alaska med dødeligheten fra jakt, ulv og bjørn i Skandinavia tyder på at en mindre andel av elgbestanden i Skandinavia dør årlig. Delstudie to viste 1) at ulvene fordeler tiden sin ulikt i de ulike delene av reviret, 2) at denne ujevne fordelingen blir spesielt sterk på sommeren i revir der ulvene har ynglet, 3) at fordelingen av ulvedrepte elger er ujevn og følger fordelingen av ulvenes områdebruk, men 4) at den ujevne fordelingen av ulvedrepte elger, i motsetning til ulvenes tidsbruk, ikke kan forklares med om ulvene har ynglet eller ikke, eller av årstid. En konsekvens av ulvenes ujevne områdebruk i reviret er at antallet felte elger per jaktareal var lavere i deler av reviret der ulvene tilbragte mer tid og der ulvene drepte flere elger. I gjennomsnittet var jaktuttaket 24% lavere i områder som ble mye brukt av ulv, sammenlignet med områder der ulvene tilbragte lite tid. Andelen felte kalver var hele 41% lavere i områder med høy sommeraktivitet sammenlignet med områder med lav sommeraktivitet, mens forskjellen i andelen felte kalver var på 33% mellom høy- og lavaktivitetsområder for hele året. Resultatene viser at det finnes en variasjon i jaktuttaket innenfor reviret som delvis kan forklares av ulvens områdebruk. Derimot fant vi ikke noen negativ sammenheng mellom sett elg per jegertime og ulvenes områdebruk eller fordeling av ulvedrepte elger. I noen tilfeller ble det til og med sett flere elger i områder med mye ulveaktivitet. Dette tyder på at det råder en kompleks sammenheng mellom ulvenes fordeling, predasjon, jaktuttak og sett elg i tid og rom på den geografiske skalaen av et ulverevir.			

Titel: Älg i vargrevir: predation och älgjakt. Utredning om varg och älg del 2.			
Författare: Barbara Zimmermann, Camilla Wikenros, Håkan Sand, Ane Eriksen, Petter Wabakken			
Nummer: 23	År: 2019	Sidor: 50	ISBN: 978-82-8380-083-8 ISSN: 2535-5678
Uppdragsgivare: Miljødirektoratet		Uppdragsgivarens referans M-1418 2019	
Ämnesord: <i>Canis lupus</i> , <i>Alces alces</i> , vargpredation, predationstryck, älgavskjutning, rörelsemönster			
Sammanfattning: I Skandinavien regleras vargpopulationen av jakt. Detta innebär att vargens inflytande på bytesdjuren är begränsat jämfört med det i oreglerade rovdjurspopulationer och är därmed huvudsakligen koncentrerad till områden med flockar och par. Ett sätt att beräkna effekten av vargens predation på den lokala älgpopulationen jämfört med jakt är att utgå från det enskilda vargreviret och beräkna omfattningen av vargens uttag baserat på kunskap om vargens predation, vargrevirets storlek och tätheten av älg i reviret. I den första delen av denna studie analyserar vi hur olika älg- och vargrelaterade faktorer påverkar variationen i vargens predationstryck (andel av älgbeståndet som årligen dödas av varg) mellan olika vargrevir, och i relation till befintliga data på jaktuttag i reviret. I del två undersöker vi hur vargarna fördelar tiden i olika delar av sitt revir och hur detta geografiskt sammanfaller med den geografiska fördelningen av 1) vargdödade älgar i reviret, samt 2) jaktuttag och älgobservationer mellan de olika jaktenheterna som ingår i vargreviret. Predationstrycket från varg på älgbeståndet i olika vargrevir visade inget klart samband med älgstäthet, vargflockens storlek eller hur ofta en vargflock dödade älg (predationstakt). Däremot var predationstrycket starkt beroende av den kombinerade effekten av revirets storlek och tätheten av älg som tillsammans avgör hur många älgar som finns i respektive revir. Omfattningen av vargens årliga predationstryck beräknades vara i genomsnitt 7 - 8% av älgbeståndet och varierade mellan 2 - 12% mellan olika revir. På motsvarande sätt beräknades det årliga jakttrycket i genomsnitt uppgå till 15 - 19%, med en variation på 8 - 33% mellan revir. Sammantaget var jakttrycket 2,4 - 3,5 gånger högre än predationstrycket från varg, men jakttrycket koncentrerades under en kort period under jaktperioden medan predationstrycket spreds mer regelbundet över hela året. Jakttrycket i olika vargrevir uppvisade inte något samband till antalet älgar i reviret eller till predationstrycket från varg, vilket indikerar att den kombinerade effekten av vargpredation och jakt inte kompenserar för varandra. En jämförelse av predationstrycket för varg, björn och jakt på älg i Alaska med motsvarande dödlighet i Skandinavien tyder på att en mindre andel av älgbeståndet i Skandinavien dör årligen. Delstudie två visade 1) att vargarna fördelar sin tid ojämnt i de olika delarna av reviret, 2) att denna ojämna fördelning blir särskilt stark på sommaren i revir där vargarna har fött valpar, 3) att även den geografiska fördelningen av vargdödade älgar är ojämn och följer i stort utbredningen av vargarnas arealbruk, men 4) att den ojämna fördelningen av vargdödade älgar, i motsats till vargens arealbruk, inte kan förklaras av om vargarna har fött valpar eller inte. En följd av vargarnas ojämna fördelning av tid i reviret är att antalet skjutna älgar var lägre i de delar där vargarna spenderade mer tid och dödade flera älgar. I genomsnitt var jaktuttaget 24% lägre i områden som var mycket använda av vargarna, jämfört med områden där vargarna spenderade relativt lite tid. Andelen fällda kalvar var hela 41% lägre i områden med hög sommaraktivitet av varg jämfört med områden med låg sommaraktivitet, medan skillnaden i andelen fällda kalvar var 33% mellan hög- och lågaktivitetsområden beräknat för hela året. Resultaten visar att det finns en variation i jaktuttaget inom vargreviren som delvis kan förklaras av vargens ojämna arealanvändning. Däremot fann vi inte något negativt samband mellan antalet observationer av älg och vargens arealanvändning eller fördelning av vargslagna älgar. För en typ av älgobservation (kalv) sågs även flera älgar i områden med mycket vargaktivitet. Detta tyder på att det råder ett komplext samband mellan vargarnas arealbruk, predationsuttag, jaktuttag och observationer av älg i tid och rum på den geografiska skalan av ett vargrevir.			

Title: Moose in wolf territories: predation and hunter harvest. Report on wolf and moose part 2.			
Author: Barbara Zimmermann, Camilla Wikenros, Håkan Sand, Ane Eriksen, Petter Wabakken			
Number: 23	Year: 2019	Pages: 50	ISBN: 978-82-8380-083-8 ISSN: 2535-5678
Commissioned by: Norwegian Environment Agency		Commissioner's reference: M-1418 2019	
Keywords: <i>Canis lupus</i> , <i>Alces alces</i> , wolf predation, predation rate, moose harvest, movement pattern			
Summary: The wolf population in Scandinavia is regulated by hunting. Therefore, wolf effects on prey populations are limited compared to unregulated predator populations, and confined to the area of stationary, territorial packs and pairs. One way of estimating the effect of wolf predation on moose compared to moose harvest, is to study moose dynamics in wolf territories and estimate wolf predation from wolf kill rates, territory size and moose density. In the first part of this study, we analyzed how different factors related to wolves and moose affect the variation in the predation rate (percentage of moose killed by wolves) among wolf territories, and how this relates to moose harvest rate at the territory level. In the second part of the study, we investigated wolf area use within the territory, and how this relates to the geographic distribution of 1) wolf-killed prey (moose) found in the field, and 2) harvest and observations of moose by hunters in hunting areas inside wolf territories. The wolf predation rate on moose was not related to the density of moose, pack size or pack kill rate. However, the predation rate was strongly dependent on the combined effect of territory size and moose density, which together make up the abundance of moose in the wolf territory. The predation rate was estimated to an average of 7 - 8% of the moose population, ranging from 2 - 12% among wolf territories. Correspondingly, the harvest rate was estimated to an average of 15 - 19% (range 8 - 33%). Over an entire year, the harvest rate was on average 2.4 - 3.5 times higher than the wolf predation rate, but the hunter harvest happened during a short period of the year whereas the predation rate was more evenly distributed throughout the year. The harvest rate was not related to the number of moose in the territory nor to the predation rate, indicating that the effects of wolves and hunting are not compensatory. A comparison of the predation rate from wolves and bears on moose in Alaska with the mortality from hunting, wolves and bears in Scandinavia indicates that the moose population in Scandinavia has a lower annual mortality rate. The second part of this study showed 1) that wolves spend their time unevenly in different parts of the territory, 2) that this distribution is even more uneven during summer in territories with new pups, 3) that the distribution of wolf-killed moose is uneven and follows the wolf distribution, but 4) that the uneven distribution of wolf-killed moose, as opposed to the wolves' area use, cannot be explained by whether or not the wolves have reproduced, nor by season. A consequence of the wolves' uneven area use within the territory is that the number of moose shot per hunting area was smaller in parts of the territory where the wolves spent more time and killed more moose. The harvest was on average 24% lower in areas that were heavily used by wolves, compared to areas in which the wolves spent little time. The proportion of harvested calves was 41% lower in areas with high summer activity compared to areas with low summer activity, and 33% lower in annual high wolf activity areas compared to areas with low annual wolf activity. The results show that there is a variation in the moose harvest within wolf territories which can partly be explained by the wolves' area use. However, we found no negative relationship between seen moose per hunting hour and the wolves' area use or the distribution of wolf-killed moose. In some cases more moose were in fact observed in areas with high wolf activity. This indicates a complex relationship between wolf space use, predation, moose harvest, and seen moose in time and space at the geographical scale of a wolf territory.			

Innhold

Forord	7
1. Innledning	8
1.3 Målsetninger	10
2. Metoder	11
2.1 Studieområde og ulverevir	11
2.2. Predasjonsstudier og ulvenes årlige uttak av elg U	12
2.3. Møkkteellinger og antall elg vinterstid E_{vinter}	13
2.5 Jaktstatistikk og det årlige jaktuttaket i ulverevir J	14
2.6 Beregning av antall elg per revir, ulvenes predasjonstrykk og jakttrykk	16
2.7 Dødelighet og elgoverlevelse over et helt år	17
2.8 Ulvers arealbruk og fordeling av ulvedrept elg innenfor ulverevir	18
2.8.1 Trinn 1: Fordeling av posisjoner og ulvedrept elg i predasjonsstudiene	19
2.8.2 Trinn 2: Fordeling av posisjoner og ulvedrept elg gjennom hele året	19
2.8.3 Trinn 3: Konsentrasjonsindeks K for fordelingen av posisjoner og ulvedrepte elger	22
2.9 Sammenheng mellom ulvenes aktivitet og jaktstatistikk	23
3. Resultater	24
3.1 Dødelighet hos elg i ulverevir	24
3.1.1 Elgbestand i ulverevir om vinteren	24
3.1.2 Ulvenes uttak av elg	24
3.1.3 Jaktuttaket i ulverevir	24
3.1.4 Elgbestand etter kalving	25
3.1.5 Ulvers predasjonstrykk varierer mellom revir	25
3.1.6 Jakttrykket varierer med elgtetthet	29
3.1.7 Dødelighet hos elg over et helt år	30
3.2 Ulvenes arealbruk og fordeling av ulvedrepte elger innenfor ulverevir	33
3.2.1 Ulvers arealbruk gjenspeiler det romlige uttaket av elg	33
3.2.2 Arealbruk og romlig fordeling av ulvenes uttak av elg gjennom året	33
3.3 Ulvenes aktivitet påvirker jaktuttaket	35
4. Diskusjon	38
4.1 Ulvens påvirkning på elg varierer mellom revir	38
4.1.1 Hvilke faktorer påvirker predasjonstrykket?	38
4.1.2 Annen dødelighet enn jakt og ulvepredasjon	39
4.1.3 Omfanget av jakttrykket i ulverevir	39
4.1.4 Effekter av ulv på jaktuttaket	40
4.1.5 Ulvens og bjørnens påvirkning på elg i Skandinavia og Alaska	40
4.2 Ulvens påvirkning på elg varierer innenfor revir	41
4.2.1 Områdebruk og predasjonsmønster	41
4.2.2 Påvirkning på elgbestanden - avskyting	42
4.2.3 Påvirkning på elgbestanden – sett elg	43
4.3 Sluttord	44
5. Referanser	45
6. Appendiks	49

Forord

Den største predatoren på elg er vi mennesker som høster av elgbestanden gjennom jakt og utilsiktet dreper elg i trafikken. Ved overhøsting har vi tidligere nesten utryddet 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. Disse høye tetthetene har igjen ført til interessekonflikter, fordi elgen som kvisteter foretrekker lauvtreartene rogn, osp, selje, vier og eik, forkortet med 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 mange av 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 dør hvert år, blir skutt, og særlig blant okser er levealderen lav.

Bjørn og ulv tar også elg. Mens nyfødte elgkalver er en viktig proteinkilde for bjørnen på forsommeren, foretrekker ulv å spise elg året rundt, i hvert fall i områder der det finnes lite rådyr, hjort, villsvin, villrein 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 antall elg observert under elgjakta ("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 SA, Glommen Skogeierforening, Norskog, Norges Skogeierforbund, Elverum, Stor-Elvdal, Trysil, Våler, Åmot and Åsnes kommuner, WWF Norge, Naturvårdsverket, FORMAS, Svenska Jägareförbundet, WWF Sverige, Sveriges Lantbruksuniversitet (SLU), Marie-Claire Cronstedts Stiftelse, Olle og Signhild Engkvists Stiftelser, Carl Tryggers Stiftelse, Stiftelsen Oscar og Lili Lamms Minne, Kolmårdens Insamlingsstiftelse, Svenska Rovdjursföreningen, og Stora Enso Skog.

Länsstyrelsen har bidratt med hjelp ved sammmentillingen av den historiske avskytingsstatistikken, og vi takker særskilt Ingemar Sjöberg (Länsstyrelsen i Jönköpings län) for hans støtte. Vi takker også Johanna Månsson Wikland (Länsstyrelsen i Örebro län) og Maria Falkevik (Länsstyrelsen i Värmlands län) for svar på diverse spørsmål. Et stort takk til Morgane Gicquel for GIS-arbeid. Vi takker Svenska Jägareförbundet Viltövervakning for älgobsdata og spesifikt Göran Bergqvist (Svenska Jägareförbundet) for hans hjelp med datasammenstillingen. Takk også til Cyril Milleret for tilgjengeliggjøring av en tidligere sammenstilling av jaktdata på tvers av grensa.

1. Innledning

Det er relativt få steder i verden der man over lengre tidsperioder har kunnet studere samspillet mellom rovdyr som ulv og deres byttedyr. De mest omfattende studiene er gjennomført i ulike typer økosystem i Nord-Amerika der elg, wapiti eller andre hjortedyr utgjør ulvens viktigste byttedyr [1-3]. Sammen tyder disse studiene på at ulve- og bjørnebestander som ikke er regulert av mennesker noen ganger kan begrense bestander av elg og wapiti til relativt lave bestandsnivå, det vil si at rovdynenes predasjon hindrer byttedyrbestandene i å øke i antall. Det finnes ikke samme vitenskapelige belegg for at ulv og bjørn kan utøve samme kraftige påvirkning på andre hjorteviltbestander, sannsynligvis på grunn av deres relativt høye produksjon sammenlignet med elg og wapiti [4].

I Skandinavia er bestandene av både ulv og bjørn regulert av jakt, hvilket medfører at deres påvirkning på byttedyrbestandene begrenses sammenlignet med uregulerte rovviltbestander. Jakt og andre begrensende faktorer på ulvebestanden fører også til at deres påvirkning på byttedyrene blir geografisk ujevnt fordelt, og hovedsakelig konsentrert i områdene med stasjonære, revirhevdende flokker og par. Effektene på byttedyrbestandene kan forventes å bli ekstra kraftige i områder der det er få alternative byttedyr (for ulv f.eks. rådyr). I slike områder kan ulvens predasjon på elg redusere muligheten for jakt betraktelig [5-7].

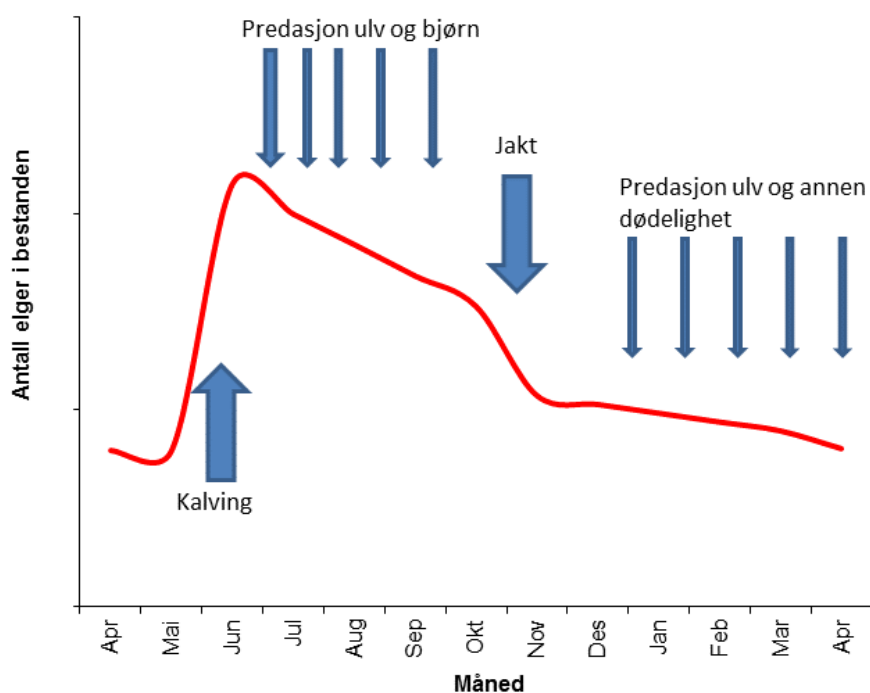
En metode for å kvantifisere i hvilken grad ulven påvirker den lokale elgbestanden er å analysere og sammenligne forskjeller i jaktuttak innenfor og utenfor ulverevir, eller før og etter etablering av ulv i et område [5, 8]. Slike analyser baserer seg på en antagelse om at endringene i jaktuttak over tid, eller forskjellen i jaktuttak mellom områder, reflekterer ulvens uttak. Det finnes imidlertid flere ukjente og kompliserende faktorer i denne typen studie. Én faktor er at selve jaktstrategien, f.eks. omfanget av uttaket, kan endre seg i forbindelse med etablering av ulverevir ved at jegerne f.eks. velger å redusere uttaket mer eller mindre enn det som er nødvendig for å kompensere for ulvens uttak. En annen kompliserende faktor er at vi ikke kjenner den virkelige bestandsstørrelsen til byttedyret og i hvilket omfang jakten begrenser denne. En alternativ fremgangsmåte for å beregne effektene av ulvens predasjon er derfor å ta utgangspunkt i det enkelte ulverevir og beregne omfanget av ulvens predasjon, predasjonstrykket, ut fra kunnskap om ulvens predasjonstakt, størrelsen på reviret (tettheten av ulv) og elgtettheten [9].

Forskningen på GPS-merkede ulver som er gjennomført i regi av det Skandinaviske ulveforskningsprosjektet (SKANDULV) siden 1998 har generert en betydelig mengde data og kunnskap om ulvens predasjon, områdebruk og byttedyrbestandenes tetthet [10-15]. Analyser gjennomført så langt viser at tettheten av både elg og ulv utgjør de viktigste faktorene som styrer effektene av ulvens predasjon på elgstammen [9]. Tettheten av ulv er i sin tur sterkt knyttet til både flokkstørrelsene og revirstørrelsene i det aktuelle området der sistnevnte viser stor grad av variasjon og derfor utgjør den største usikkerhetsfaktoren for å beregne effektene av ulvens predasjon. Kunnskap om ulverevirenes størrelse og utbredelse er derfor av stor betydning for å forstå de lokale effektene av ulvens predasjon på elg.

Et potensielt viktig aspekt ved tidligere forskningsresultater er at ulvens predasjon på elg framfor alt er studert under ulvebestandens etableringsfase med relativt lav tetthet av ulv, store revir, og i områder med relativt høy elgtetthet. Ettersom økningen i ulvebestanden det siste tiåret hovedsakelig har skjedd gjennom en fortetning av revir i visse områder der deres utbredelse nå hovedsakelig begrenses av tilgrensende revir (en type tetthetsavhengig effekt), kan man derfor også forvente at effekten av ulvens predasjon på elgstammen øker.

I den første delen av denne studien supplerer vi tidligere innsamlede data på ulvens påvirkning på elgbestanden i ulike revir med ytterligere data, og analyserer hvordan ulike elg- og ulverelaterte faktorer påvirker variasjonen i ulvens påvirkning på elgstammen mellom ulike revir, samt hvordan dette henger sammen med eksisterende data for jaktuttak og observasjoner av elg på revirnivå. Vi diskuterer også bjørnens potensielle påvirkning på elgbestanden i de deler av ulvenes utbredelsesområde der de to rovdyrartene overlapper, og sammenligner predasjonens omfang med elgbestander i Alaska som er sterkt påvirket av predasjon fra både bjørn og ulv, men der jakt har liten betydning [2, 16].

Vi ønsker i denne rapporten også å beskrive hvordan ulv og jakt påvirker elgens overlevelse i løpet av et år. Vi har i en tidligere rapport skissert hvordan overlevelsen endrer seg med årstidene for et gjennomsnittlig ulverevir (Figur 1) [17]. Vi antok da en sterk påvirkning av ulv og, der det finnes, også bjørn om sommeren, når de to rovdyrerne i all hovedsak spesialiserer seg på nyfødte årskalver [13, 18]. På høsten forventer vi et stort jakttrykk som vil redusere elgbestanden ytterligere. Om vinteren er det kun ulvepredasjon og annen dødelighet, og fordi elgkalvene da er mye større og drapsraten lavere enn om sommeren [9, 13], forventer vi en svakere nedgang i elgbestanden. Med en forventet økning av elgbestanden på omtrent 30% under kalvingen vil den akkumulerte dødeligheten kompenseres påfølgende vår. I denne rapporten bruker vi data fra predasjonsstudier, elgmøkkteklinger og jaktstatistikk til å beregne dynamikken i elgbestanden innenfor ulverevir over et helt år.



Figur 1. Årlig dynamikk i en elgbestand som beskattes av både rovdyr og jakt. Om våren rett før kalvingen når elgbestanden sitt laveste nivå. I månedsskiftet mai-juni fødes kalvene og bestanden øker med omtrent 30% på noen få uker. I sommerperioden beskattes bestanden av predasjon fra ulv og bjørn. På høsten starter jakten og de fleste elger som skytes blir felt i løpet av noen uker. Om vinteren beskattes bestanden av ulv. Under hele året finnes det annen dødelighet gjennom trafikk, sykdommer og ulykker, og fremfor alt om vinteren tilføres dødelighet forårsaket av sult og underernæring (figur fra [17]). – Annual dynamic of a moose population subjected to both harvest and predation. The population reaches its minimum in spring, just before the calving. During the calving in May/June, the population

increases by approximately 30% within a few weeks. In summer, the population experiences predation by bears and wolves. The moose hunt starts in fall, and the majority of the harvested moose are shot within a few weeks. During winter, the population is preyed on by wolves. Throughout the year the moose face other mortality causes such as vehicle collisions, diseases and accidents, and primarily in winter, mortality associated with starvation (illustration from Sand et al. (2011)).

Selv om ulvene aktivt forsvaret sine revir mot artsfrender fordeler de som regel sin tid ujevnt mellom ulike deler av reviret. Dette styres til en viss grad av hvorvidt de reproduserer og hiets plassering i reviret [19, 20]. Tidligere studier i Skandinavia viste at de voksne ulvenes ujevne områdebruk medførte at fordelingen av ulvenes predasjon varierte innenfor ulverevirene [21], og i to studier kunne man også konstatere en sammenheng mellom denne fordelingen og både avskytingen og observasjoner av elg under jakten påfølgende høst [19, 22]. I andre økosystemer som Yellowstone har man kunnet konstatere at ulvenes bevegelser og fordeling av tid innenfor reviret er påvirket av romlig variasjon i byttedyrfordelingen [23]. Det er imidlertid et overraskende fravær av internasjonale studier som har sett på den romlige variasjonen i ulvens predasjon innenfor reviret og konsekvensene for det jaktbare uttaket av samme type byttedyr.

I den andre delen av denne studien undersøker vi derfor sammenhengen mellom variasjonen i ulvenes tidsbruk innenfor sitt revir og hvordan denne geografisk sammenfaller med 1) fordelingen av ulvedrepte byttedyr (elg) funnet i felt, samt 2) variasjonen i jaktuttak og elgobservasjoner mellom de ulike jaktenhetene som inngår i reviret.

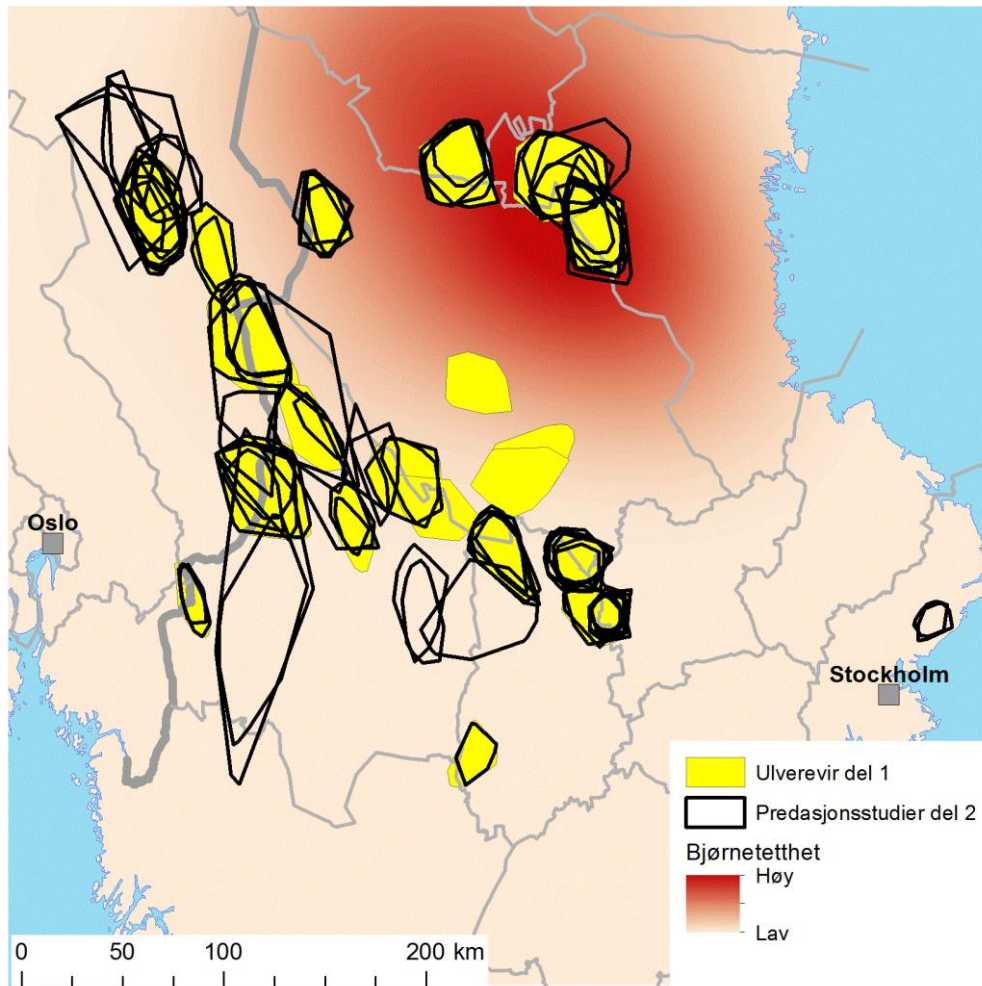
1.1 Målsetninger

SKANDULV har til nå gjennomført totalt 30 predasjonsstudier vinterstid og 19 studier sommerstid i 25 ulike ulverevir der vi har beregnet ulvenes predasjonstakt, revir- og flokkstørrelse, samt tettheten og størrelsen på den lokale elgbestanden (innenfor reviret). Med disse dataene kan vi beregne den totale predasjonen på elg for individuelle ulverevir for ulike tider på året, det såkalte predasjonstrykket (andelen av elgbestanden som blir tatt av ulv). Dette kan så sammenlignes mellom ulike revir og hvordan dette predasjonstrykket varierer i forhold til overnevnte parametere og gjennom året. Denne analysen er av stor interesse ettersom den forsøker å øke oppløsningen og forståelsen for hvilke faktorer som påvirker ulvens effekt på den lokale elgstammen og tilhørende jaktuttak. I del to av denne studien bruker vi data for ulvenes bevegelsesmønster (GPS-posisjoner fra merkede ulver) til å beregne den geografiske variasjonen i ulvenes fordeling av tid i ulike deler av reviret. Fordelingen av tid i reviret vil bli relatert til fordelingen av ulvedrept elg samt avskytningsstatistikk og sett elg fra individuelle lisensområder innenfor disse ulverevirene. Foreløpige resultater peker mot at ulvene benytter mindre områder sommerstid enn vinterstid og at reproduserende ulvers tidsfordeling i reviret reguleres av deres behov for å komme tilbake til hiet med jevne mellomrom, mens ikke-reproduserende ulver jakter mer slumpevis gjennom sommerområdet [19]. Vi forventer dermed at elgavskytingen per arealenhet er lavere i lisensområder der ulvene oppholder seg ofte om sommeren.

2. Metoder

2.1 Studieområde og ulverevir

Studieområdet ligger i utbredelsesområdet til den skandinaviske ulvebestanden og er avgrenset mot nord av det samiske tamreinområdet, mot sør av Sør-Sveriges landbruksområder, og mot vest av elven Glomma og beiteprioriterte områder i Norge.



Figur 2. Kart over studieområdet. Ulverevir som inngikk i del 1 av rapporten om variasjonen i ulvens predasjonstrykk på elg mellom revir er merket med gult og er ytterligere beskrevet i Figur 3. Svarte linjer avgrenser halvårsrevir der vi hadde gjennomført vinter- eller sommerpredasjonsstudier og som inngår i analysene til del 2 i denne rapporten om hvordan ulv påvirker elg innenfor revir. Bjørneforekomst er beregnet som en tetthetsfordeling av skutte bjørner i tidsrommet 2012-2018. – Map of the study area. Wolf territories included in part 1 of the report, on variation in predation rate between wolf territories, are marked with yellow, and are described further in Fig. 3. Black lines delineate semi-annual wolf territories in which we conducted winter or summer predation studies that were included in part 2 of the report, on how wolves affect moose inside their territories. Bear occurrence is calculated as a density distribution of shot bears within the period 2012-2018.

Ulver i utvalgte revir ble merket i tidsperioden 1998 – 2017 i regi av SKANDULV eller forvaltningen i Norge eller Sverige (Figur 2). Merkingene foregikk fra helikopter og fulgte en standardprosedyre [24]. Ulvene fikk påsatt VHF-radiosendere (Telonics, USA) i de første årene, og GPS-halsbånd (Simplex og

Tellus fra Followit International AB, Sverige, og GPS-Plus fra Vectronic Aerospace, Tyskland) fra 2001 og fram til i dag. De VHF-merkede ulvene ble regelmessig peilet fra bakken eller fly. GPS-halsbåndene ble programmert til å ta posisjoner i regelmessige intervaller som varierte fra 20 minutter til 12 timer, avhengig av forskningsspørsmålet. Alle GPS-halsbånd lagret posisjonene på en intern minnebrikke, men sendte også posisjonene fortløpende til forskningsbasen, enten gjennom en VHF-link, mobilnettet eller satellitter (Iridium). GPS-dataene ble samlet opp og lagret på serveren til WRAM (Wireless Remote Animal Monitoring), et database-system for validering og forvaltning av radiotelemetri-data [25]. De norske data ble i tillegg lagret i dyreposisjoner.no, som er en kartløsning utarbeidet av Norsk Institutt for Naturforskning NINA for visning av posisjonsdata fra dyr som er radiomerket av ulike aktører.

I denne studien begrenset vi oss til GPS-data fra voksne, revirhevdende ulver. Vi beregnet ulverevirenes areal og utstrekning med 100% MCP-metoden. Denne metoden avgrenser alle ulveposisjoner til dyr fra samme flokk ved å forbinde de ytterste posisjonene med en linje med konvekse vinkler. Vi laget MCP per årstid og for hele året, avhengig av problemstillingen. For analysene av variasjonen i predasjonstrykket *mellom* revir fulgte vi elgens år, med oppstart 1. juni (kalving), med fire sommermåneder (juni – september) og åtte vintermåneder (oktober – mai). For analysene av ulvenes områdebruk og predasjon *innenfor* revir fulgte vi ulvenes år, med oppstart 1. mai (yngling), med fem sommermåneder (mai – september) og sju vintermåneder (oktober – april).

2.2. Predasjonsstudier og ulvenes årlige uttak av elg *U*

Under predasjonsstudiene var ulvenes GPS-halsbånd programmert til å ta en posisjon hver time eller halvtime over flere uker [15]. De mottatte posisjonene ble fortløpende plottet på digitale kart, og vi delte dem inn i enkeltposisjoner og clustere. Clustere er ansamlinger av minst to posisjoner som ligger maksimalt 200 m fra hverandre. Alle clustere og noen enkeltposisjoner ble oppsøkt i felt gjennomsnittlig en uke etter at ulvene hadde vært der [14], for å lete etter byttedyrrester og andre spor fra ulvene. Om sommeren brukte vi hund for å finne kadaver, mens sporsnø var nyttig om vinteren. Kadavre ble kategorisert i sikkert eller sannsynlig tatt av ulv, eller død av andre årsaker [15].

Ulvenes drapsrate ble beregnet ved å dele antallet sikkert eller sannsynlig ulvedrepte elger med studieperiodens lengde, og vi beregnet flokkens drapsrate (elg/dag/flokk) og drapsraten per ulveindivid ved å dele flokkens drapsrate med antall flokkmedlemmer («per capita» drapsrate, elg/dag/ulv, flokkstørrelse fra de årlige overvåkningsrapportene, f.eks. [26].

For å beregne ulvenes uttak av elg over et helt år delte vi året i to perioder: fire sommermåneder (juni – september) og åtte vintermåneder (oktober – mai). For sommerperioden hadde vi tidligere funnet at drapsraten var særlig høy i elgkalvingstiden da ulvene valgte å ta nyfødte kalver, og at drapsraten gradvis avtok utover sommeren, i takt med kalvenes tilvekst [13]. Gjennomsnittlig uttak av elg i de fire sommermånedene ble estimert til 66 (95% konfidensintervall 56 – 81) elger per flokk [9]. Siden vi tidligere hadde funnet at rådyrtetthet og andelen rådyr av tilgjengelig klauvvilt-biomasse var viktige faktorer for rådyrandelen blant ulvedrept klauvvilt [10], korrigerte vi ulvenes sommeruttak av elg tilsvarende, basert på forholdet mellom antall elg og rådyr funnet under møkkellingene påfølgende vinter (se neste underkapittel).

For å beregne ulvenes vinteruttak av elg brukte vi to ulike metoder. **Metode U1** besto i å ekstrapolere drapsraten funnet under vinterpredasjonsstudiene til hele vinterperioden, under antakelsen at drapsraten var den samme tidlig og sent på vinteren. For **metode U2** beregnet vi ulvenes vinteruttak ved å anvende en tidligere publisert modell som beskriver sammenhengen mellom drapsraten per ulveindivid (DR_{individ}) og antall elg (E_{vinter}) og ulv (P) i reviret [11].

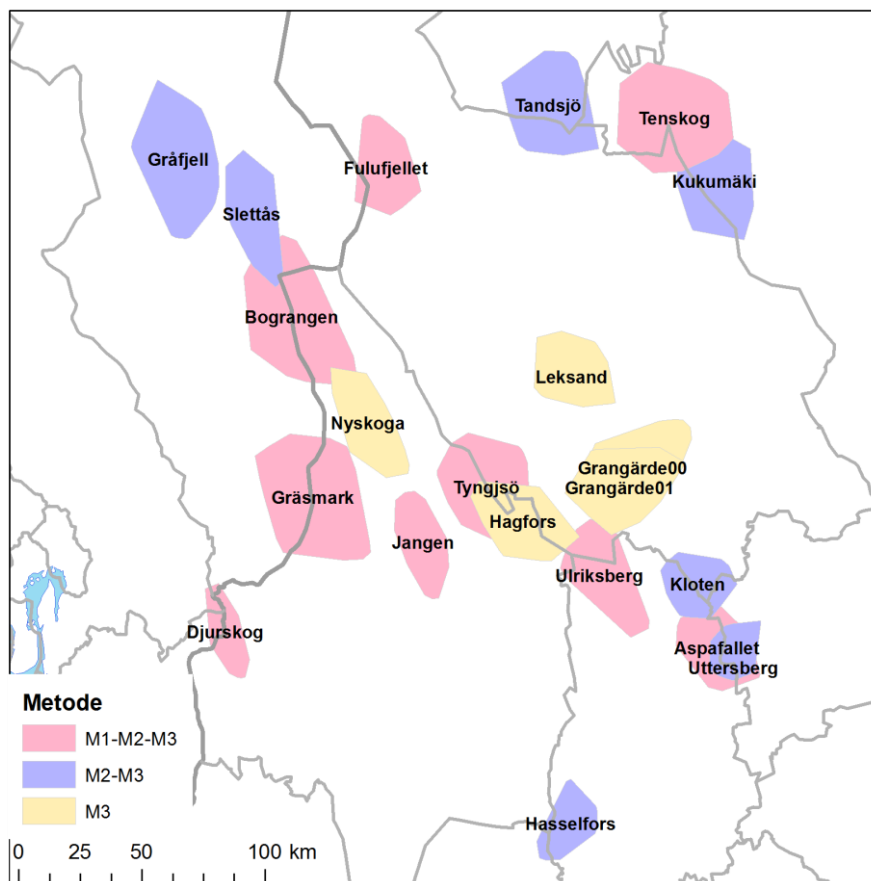
$$DR_{Individ} = \frac{aE_{vinter}}{p^m + ahE_{vinter}}$$

Denne såkalte HV2-modellen beskriver en predator-avhengig funksjonell respons av type 2 [11]. Parameterne a kan beskrives som den daglige angrepsraten, h som håndteringstiden av et byttedyr i dager, og m som hvor sterkt ulvene i samme flokk konkurrerer med hverandre. I vår tidligere studie ble disse parametre beregnet som $a = 0.0007$, $h = 6.45$ og $m = 1.4$. E_{vinter} ble beregnet med hjelp av elgmøkkteklinger, se neste underkapittel.

Ulvenes årlige uttak av elg (U) ble deretter beregnet som summen av det gjennomsnittlige sommer- og det revir-spesifikke vinteruttaket og resulterte i to estimat, et for hver metode beskrevet over.

2.3. Møkkteklinger og antall elg vinterstid E_{vinter}

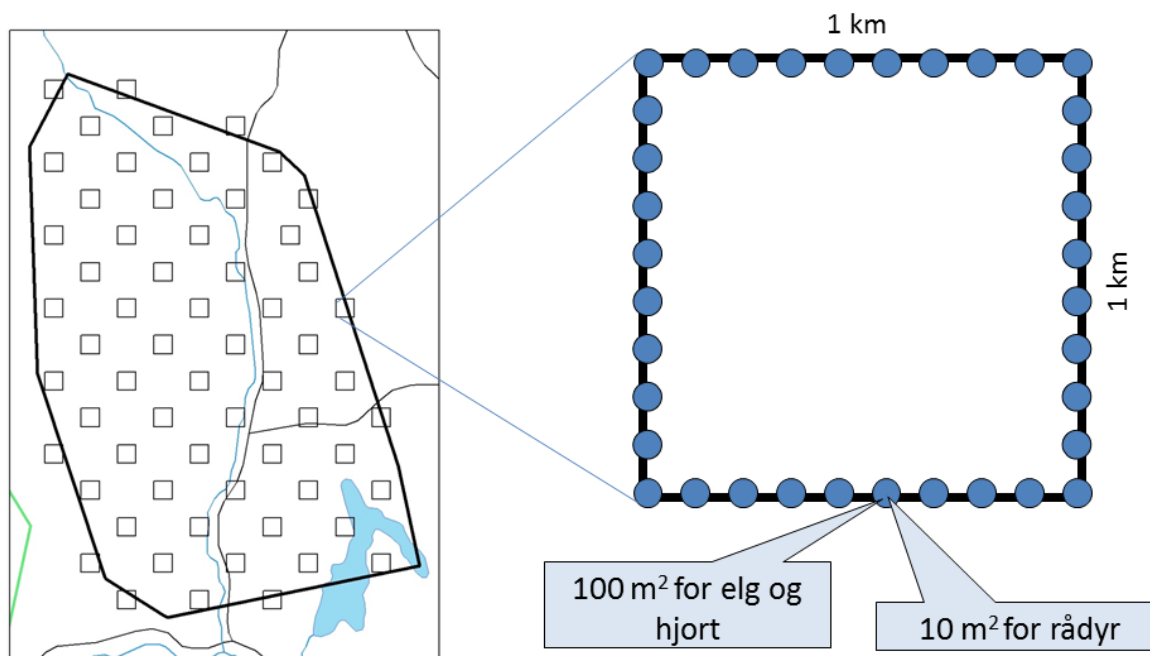
Vi gjennomførte hjortevilt-møkkteklinger innenfor ulverevir etter snøsmeltingen i mai-juni i utvalgte revir, oftest i forbindelse med gjennomført vinterpredasjonsstudie (Figur 3). Vi fulgte en standardisert metode (Figur 4) som anvendes i dag over store deler av Sverige både i forskningen [27, 28] og for overvåking av elgbestanden i regi av Svenska Jägareförbundet (<https://jagareforbundet.se>).



Figur 3. Ulverevir som inngikk i beregningene for del 1 av denne rapporten. I alle disse revirene hadde vi gjennomført møkkteklinger for å finne tettheten av klauvvilt. Vi brukte tre metoder M1-M3 for å beregne predasjons- og jakttrykket, og avhengig av tilgjengelig data kunne i noen revir kun anvendes metode M3 eller M2 og M3. – Wolf territories included in the calculations for part 1 of this report. In all these territories, we conducted pellet counts to estimate ungulate densities. We used three methods M1-M3 to calculate the predation- and harvest rate. Depending on the available data, only method M3 or M2 and M3 could be used for some territories.

Vi fordelte ruter på 1 km^2 regelmessig innenfor ulverevir og registrerte antall møkkhauger fra elg og annet hjortevilt på 40 prøveflater som var regelmessig fordelt med 100 m avstand langs rutekanten. I Slettås 2017 brukte vi et noe annerledes design med små ruter på fem prøveflater fordelt over hele ulvereviret [29]. Prøveflater i vann, på vei, åkrer og ferske hogstflater ble ikke undersøkt. Prøveflatene hadde et areal på 100 m^2 , men for rådyrmøkk undersøkte vi kun de innerste 10 m^2 . Vi telte alle møkkhauger fra etter lauvfallet og anslo møkkens alder (før eller etter oktober året før) ut ifra perlenes beliggenhet i forhold til plantedekke (overgrodd kontra oppå lauv), perlenes overflatestruktur (oppsmuldret og ru kontra glatt) og innvendig farge (brune kontra olivengrønne fargetoner).

For hver rute beregnet vi møkkhaug-tettheten per art som gjennomsnittlig antall møkkhauger funnet på prøveflatene. Derifra kunne vi beregne rutens elg- og rådyrtetthet ved å dele antall møkkhauger med et estimat på hvor mange møkkhauger som produseres per dyr i løpet av vinterperioden. Vi anvendte en daglig defekasjonsrate på 14 møkkhauger per elg [27] og 22 for rådyr [30]. For å holde beregningene enkle, tok vi ikke hensyn til at defekasjonsraten kan variere noe med habitat og andre faktorer (Boks 1). For å finne fram til antall elg i reviret, interpolerte vi rutenes elgtetthet for hele arealet med IDW-metoden (omvendt distanse-vekting).



Figur 4: Elgens vinterbestand ble beregnet basert på elgmøkkteellinger gjennomført etter snøsmeltingen, på prøveflater fordelt langs kanten til 1 km^2 -ruter som var regelmessig fordelt i ulverevir. – The winter population of moose was calculated based on pellet counts conducted after the snow melt, in sample plots distributed along the edge of 1-km^2 squares that were distributed evenly within wolf territories.

2.5 Jaktstatistikk og det årlige jaktuttaket i ulverevir J

Dagens elgforvaltningssystem i Sverige ble innført etter et riksdagsvedtak i 2012 og tar utgangspunkt i ÄFO'er (elgforvaltningsområder) som kan strekke seg over länsgrenser og over flere kommuner. Hvert ÄFO skal forvalte en elgstamme i samarbeid mellom grunneiere, jegere, organisasjoner og myndigheter. I Mellom-Sverige har hvert ÄFO et styre, en «älgförvaltningsgrupp», som består av tre grunneierrepresentanter og tre jegerrepresentanter, der formannen skal være grunneier og ha dobbeltstemme. Hvert ÄFO utarbeider en forvaltningsplan for hele sitt område som skal godkjennes

av länsstyrelsen, og de har ansvaret for å samordne inventeringer og foreslå grenser for videre oppdeling i egnede enheter. Hvert ÄFO kan bestå av to typer jaktområder, «älgskötselområden» og «licensområden», samt uregistrert mark der bare elgkalver kan felles i jaktas fem første dager, eller en kortere periode, dersom länsstyrelsen bestemmer det.

Elgskjøtselområdene skal ha en avskytning på minst 10 voksne dyr per år og lisensområdene skal ha minst en kalv per år. Länsstyrelsen legger inn avskytningsmålene («kvote» eller «tildelt elg» i denne rapport) som er fastsatt i elgskjøtels- og forvaltningsplaner på nettstedet Äldata (www.algdata.se). Her rapporterer også jegerne sine fellinger.

Før 2012 besto jaktområdene av lisensområder (A-, B-, og enkalvsområder), elgskjøtselområder, eller uregistrert mark. Hvert jaktområde har et registreringsnummer som inkluderer en kode for «församlingen» (hvert län består av et antall församlinger). Vi sammenstilte avskytningsdata innenfor ulverevirene der det ble gjennomført predasjonsstudier om vinteren eller sommeren (2002 – 2015) ved å koble «församlingar», og dermed respektive jaktområde, til nåværende ÄFO'er årlig bakover i tid. At alle jaktområder innenfor de ulverevir der vi utførte predasjonsstudier ikke kunne identifiseres kommer av at jaktområdene varierer over tid på grunn av sammenslåinger av ulike jaktområder eller grenser som har endret seg mellom år, og det mangler digitalisert kartmateriale på alle jaktområder per år. Det var mulig å hente ut avskytningsdata for 176 lisensområder (bare A-områder og elgskjøtselområder) som hadde minst 90% av arealet innenfor ulvereviret (jaktarealet varierte mellom 174-43626 ha per område). For avskytningsdata før 2012 brukte vi kun de lisensområdene som ikke endret areal under hele tidsperioden fra 2008 til aktuelt jaktår (før 2012 hadde vi bare tilgang til digitaliserte kart over jaktområdene fra 2008). Det som vi framover kaller lisensområde, kan sammenlignes med begrepet «vald» på norsk side.

Data for observerte dyr (älgobs) for de sju første jaktdagene, gitt at de ligger innenfor de første 30 dagene etter jaktens offisielle åpning, rapporteres per jaktlag (kilde: Svenska Jägareförbundet viltövervakning) og er tilgjengelig på Äldata. Älgobs rapporteres som antall observerte okser, kalvløse kyr, kyr med en kalv, kyr med to kalver, enslige kalver, eller dyr med ukjent kjønn og alder per jegertime (summen av antall jakttimer per jeger de sju første jaktdagene). Vi beregnet antall observerte elger per timesverk (älgobs per manntime), antall kalver per ku, antall kalver per kalvende ku, og andel sette hunndyr av voksne dyr, per lisensområde for de områdene som rapporterte älgobsen. Jaktseasonen for de fire berørte länen i Sverige begynner den andre mandagen i oktober i Örebro län. I Dalarnas, Gävleborgs og Värmlands län jaktes det også tre uker i september. Jakten pågår ut januar eller ut februar.

For beregning av det årlige jaktuttaket U innenfor et gitt ulverevir brukte vi to ulike metoder. **Metode J1** tok bare hensyn til lisensområder som var minst 90% innenfor et gitt ulverevir. Vi antok at disse var representative for jaktuttaket i hele ulvereviret og beregnet et areal-vektet gjennomsnittlig jaktuttak som vi ekstrapolerte til hele reviret. Vi hadde bare tilgang til denne type jaktdata fra Sverige, da det manglet digitaliserte kart over jaktfelt eller vald i store deler av ulverevirene på norsk side av grensen.

For **metode J2** brukte vi data på forvaltningsenhetsnivå i Sverige og kommunenivå i Norge som var slått sammen til felles, årlige skandinaviske kart under tidligere studier om ulvers habitatvalg [31-33]. Dataene fra Sverige var hentet fra Svenska Jägareförbundets rapporteringsdatabase (www.viltdata.se). De norske dataene på antall felte elger per jaktareal var sammenstilt av Statistisk Sentralbyrå (www.ssb.no). Det er noen usikkerheter forbundet med de sammenslåtte kartene, blant annet fordi den svenske databasen trolig ikke er komplett tilbake i tid, og fordi jaktareal er definert litt

ulikt i Norge og Sverige [8]. Vi beregnet jaktuttaket i et gitt ulverevir og år som areal-vektet gjennomsnitt for de delene av forvaltningsområdene som overlappet med ulvereviret.

2.6 Beregning av antall elg per revir, ulvenes predasjonstrykk og jakttrykk

For å beregne det årlige predasjonstrykket definerte vi studieåret som perioden fra etter kalving til før kalving året etter og forenklet dette som de tolv månedene juni til mai. Elgbestanden per første juni E_{Start} ble beregnet som

$$E_{Start} = E_{Vinter} + J + U + A$$

der E_{Vinter} er antall elg vinterstid beregnet med elgmøkkteklinger (kap. 2.3), J er det årlige jaktuttaket beregnet med metode J1 eller J2 (kap. 2.4), U er ulvenes årlige uttak av elg beregnet med metode U1 eller U2 (kap. 2.2), og A er årlig dødelighet av andre årsaker enn ulv og jakt. For enkelthetens skyld har vi satt A til 5% av E_{Start} , basert på tidligere studier [27, 34, 35].

Predasjonstrykket P er prosentandelen av elgbestanden som er tatt av ulv og kan beskrives som

$$P = U/E_{Start}$$

Vi beregnet predasjonstrykket med tre metoder. Metode 1 (M1) var en kombinasjon av metodene J1 og U1. Her brukte vi kun studier der vi hadde tilgang til jaktstatistikk fra lisensområder som lå minst 90% innenfor reviret (J1), og der vi hadde gjennomført vinterpredasjonsstudier i samme år som elgmøkkteklingsstudier, for å estimere ulvenes uttak av elg vinterstid (U1). Metode 2 (M2 = J2 + U1) skilte seg fra M1 ved at vi beregnet jaktuttaket på forvaltningsenhet- og kommunenivå (J2) og for samtlige studier der vi hadde både elgmøkkteklingsstudier og vinterpredasjonsstudier (U1). Med metode 3 (M3 = J2 + U2) beregnet vi jaktuttaket på forvaltningsenhet- og kommunenivå (J2) og ulvenes vinteruttak av elg ved å anvende modeller utviklet i en tidligere studie (U2, [11]). Dermed kunne vi beregne predasjonstrykket for samtlige revir der vi hadde gjennomført elgmøkkteklingsstudier, uavhengig av om det ble gjennomført vinterpredasjonsstudier samme år.

Med de samme tre metodene M1 – M3 beregnet vi også jakttrykket JT som prosentandel av elgbestanden E_{Start} som ble felt i løpet av jaktåret:

$$JT = J/E_{Start}$$

Dødeligheten hos elg i et gitt revir ble så beregnet som summen av predasjonstrykket P , jakttrykket JT og annen dødelighet A , med antakelsen at all dødelighet er additiv.

Alle våre beregninger baserer seg på antakelser og forenklinger (Boks 1).

For å forklare variasjonen i predasjons- og jakttrykket mellom ulike ulverevir testet vi for korrelasjoner med følgende forklaringsvariabler: Revirstørrelse, flokkstørrelse, tetthet av ulv i reviret (flokkstørrelse/revirstørrelse), antall elg i reviret (E_{Start}), elgtetthet i reviret (E_{Start} / revirstørrelse), forholdet mellom antall elg og ulv (E_{Start} / flokkstørrelse), flokkens drapsrate og drapsraten per ulveindivid. Vi testet for både lineær, logaritmisk, eksponentiell og opphøyd sammenheng mellom respons- og forklaringsvariabel (Tabell 1) ved hjelp av nls2-pakken i statistikkprogrammet R versjon 3.5.1 [36].

For å finne toppmodeller brukte vi AICc der modeller med $\Delta AICc < 2$ ble regnet som likeverdige. I tillegg beregnet vi en R^2 -verdi som kan tolkes som andelen av variasjonen i responsvariabelen som kan forklares med forklaringsvariabelen. For ikke-lineære modeller kan denne verdien beregnes som

$$R_i^2 = 1 - \frac{SSE_i}{SST_{Null}}$$

SSE_i er kvadratsummen av residualene for en gitt modell og SST_{Null} er den komplette kvadratsummen (forklart + residual kvadratsum) til nullmodellen [37]. Nullmodellen er helt enkelt gjennomsnittet av responsvariabelen (Tabell 1). Vi registrerte i tillegg P -verdien fra en ANOVA-sammenligning av en gitt modell i med nullmodellen.

Tabell 1: Regresjonsmodeller brukt til å teste for sammenhengen mellom respons Y (predasjons- eller jakttrykk i ulverevir) og forklaringsvariabel X (enten revirstørrelse, flokkstørrelse, tetthet av ulv i reviret, antall elg, tetthet av elg, antall elg per ulv, antall elg drept per flokk, eller antall elg drept per ulv). – Regression models used to test for the relationship between the response variable Y (predation or harvest rate in wolf territories) and the explanatory variable X (territory size, pack size, wolf density within the territory, number of moose, moose density, moose:wolf ratio, number of moose killed per pack, or number of moose killed per wolf).

Modell	Funksjon
Null	$Y = a$
Lineær	$Y = a + b \cdot X$
Logaritmisk	$Y = a + b \cdot \ln(X)$
Eksponentiell	$Y = a \cdot e^{b \cdot X}$
Opphøyd	$Y = a \cdot X^b$

2.7 Dødelighet og elgoverlevelse over et helt år

For å beregne variasjonen i dødeligheten over et helt elgår (etter kalving i juni til før kalving i påfølgende kalenderår i slutten av mai), delte vi året inn i tre årstider: juni – september (4 måneder uten jakt), oktober – desember (3 måneder jakttid), og januar – mai (5 måneder uten jakt). Dette er en forenkling, da jakttidene varierer mye i vårt studieområde. I noen områder på svensk side starter jakten allerede den første mandagen i september, ofte med et opphold i månedsskifte september-oktober for å unngå jakt under brunsten, mens den i andre deler av Sverige ikke begynner før andre mandagen i oktober. I Norge begynner jakten stort sett den 25. september, men noen kommuner hadde i tidligere år en senere åpning av jakten i første halvdel av oktober. Mens jakten i Norge vanligvis pågår til slutten av desember, har mange län i Sverige vinterjakt til slutten av januar eller februar.

Vi antok at antall elg skutt i løpet av jakttiden avtok lineært, med størst innsats i de første elgjaktukene (her: begynnelsen av oktober), og minst i slutten av jakten (her: slutten av desember). Vi fordelte derfor jaktuttaket per dag tilsvarende denne lineære utviklingen.

For utviklingen i antall elg drept av ulv sommerstid (juni – september) brukte vi den ikke-lineære sammenhengen mellom predasjonstakten og tid på sommeren som ble funnet i en tidligere studie på ulvers sommerpredasjon [13]. Den viste en høyere predasjonstakt enn forventet i starten av sommeren, når elgkalvene var små, og litt lavere enn forventet mot slutten av september når elgkalvene hadde vokst store.

For utviklingen i antall elg drept av ulv fra oktober og fram til slutten av mai antok vi en konstant predasjonstakt og fordelte derfor ulvenes beregnede vinteruttak jevnt over hele perioden. Dette gjorde vi med tanke på at elgkalvene ikke pleier å vokse så mye mer gjennom vinteren [38]. Dette er en forenkling, da man kan tenke seg at predasjonstakten kan være noe lavere før snøfall og noe høyere på sen vinteren, når snøen har akkumulert seg og dyrene er i dårligere kondisjon [39].

For annen dødelighet (ulykker, sykdom, trafikk) antok vi en konstant fordeling utover hele året. Også dette er en sterk forenkling, da det kan antas at dødeligheten som ikke skyldes jakt eller predasjon vil være lavere om sommeren og høsten og høyere på sen vinteren på grunn av snøforhold, som gjør at elgene ofte trekker ned til dalbunnen der det finnes trafikkerte veier [29, 40], og fordi beiteressursene kan være redusert. Se også Boks 1 for en kort diskusjon av usikkerheter i våre beregninger.

Boks 1: Usikkerhet i beregningene

For å finne mønstre i naturvitenskapelige studier, er man nødt til å forenkle og hviske bort en del av støyen eller variasjonen som finnes. Man lager en forenklet modell av virkeligheten. Slike forenklinger er spesielt utfordrende når data fra flere kilder kombineres, og når hvert datasett har usikkerheter i forhold til innsamling og beregning. Dette er også tilfelle i våre beregninger. De bunner på mange antagelser og forenklinger, og det er derfor viktig å ta usikkerheten med i vurderingene og tolkningene av resultatene.

- **Ulvenes uttak U1 og U2:** Baserer seg på predasjonsstudier gjennomført i utvalgte revir vinters- og sommerstid. Da denne type feltstudier er tidsintensiv og kostbar, har vi ikke like stor representativitet i utvalget over alle årstider. Vi vil likevel påberope oss at vi har et av verdens beste datasett på ulvers predasjon på elg.
- **Elgtetthet vinterstid:** Det er noe usikkerhet rundt oppdagelsesraten og aldersbestemmelse av elgmøkk i felt, noe som kan påvirkes av individuelle forskjeller blant feltarbeidere. Dessuten kan defekasjonsraten som er brukt til å konvertere elgmøkkhauger til absolutte tettheter av elg variere med habitat, breddegrad og tid på vinteren.
- **Jaktstatistikk:** Det var vanskelig å få representative data for jaktuttaket i ulverevir. Metode J1 hadde ofte for lite av arealet i reviret representert, mens i metode J2 kunne enkelte forvaltningsenheter være overrepresentert. Forvaltningsenhetenes grenser endret seg over tid, men ofte gikk digitale filer over deres tidligere utstrekning tapt. For del 2 i rapporten brukte vi også sett-elg data fra Sverige. Sett-elg varierer mellom områder, avhengig av jaktinnsats, elgtetthet, habitat og jaktform. En sammenligning mellom ulverevir kan derfor være problematisk.
- **Dødelighet i løpet av året:** Vi forenklet årsinndelingen til tre årstider, men vi er klare over at det er stor variasjon i jakttider, og elgers kondisjon og overlevelse i løpet av året. Vi antok også at all dødelighet var additiv, som betyr at elger som ble skutt eller drept, ikke hadde dødd av andre årsak om de hadde overlevd jakt eller predasjon. Dette er mer inngående diskutert i diskusjonskapitlet.

2.8 Ulvers arealbruk og fordeling av ulvedrept elg innenfor ulverevir

For å kunne forutsi fordelingen av ulvedrept elg over et helt år, brukte vi følgende trinn (Figur 5): 1) Vi kartla ulvenes arealbruk under predasjonsstudiene og testet hvordan fordelingen av ulveposisjoner gjenspeilet fordelingen av ulvedrept elg. 2) Vi kartla ulvenes arealbruk for hele sommer- og vintersesongen og brukte den romlige sammenhengen funnet i trinn 1 til å forutsi fordelingen av ulvedrept elg i de to sesongene. Sesongene var delt inn i sju vintermåneder fra oktober til april og de påfølgende fem sommermånedene mai til september. 3) Vi beregnet en konsentrasjonsindeks som beskriver hvor klumpet eller spredt arealbruken og byttedyrfordelingen var innenfor ulvenes revir.

2.8.1 Trinn 1: Fordeling av posisjoner og ulvedrept elg i predasjonsstudiene

Vi brukte timesposisjonene fra de GPS-merkede, voksne ulvene som ble fulgt under predasjonsstudiene. Hvis begge lederdyrene hadde GPS-halsbånd som tok posisjoner på samme tidspunkt, brukte vi kun en av de to samtidsposisjonene, og da alltid den første per hele time. Dette gjorde vi for å standardisere datasettene for alle predasjonsstudiene, slik at studier med merkede par var sammenlignbare med studier der kun ett av lederdyrene var merket. Vi beregnet så ulvenes arealbruk ved hjelp av kernel-metoden [41] med adehabitatHR-pakken (versjon 0.4.16) [42] i statistikkprogrammet R versjon 3.5.1 [36]. Kernel-båndbredden var beregnet individuelt for hver predasjonsstudie med ad-hoc metoden 'href' [41]. Kernel-beregningen resulterte i en sannsynlighetsfordeling av ulvenes områdebruk i form av en raster per studie (Figur 5 A, B). Rasterne viste celleverdier mellom 0 og 100%, der små verdier angav de områdene ulvene brukte mest og de største verdiene var ytterst i reviret. Det er altså en kumulativ fordeling av sannsynligheten for ulvenes arealbruk.

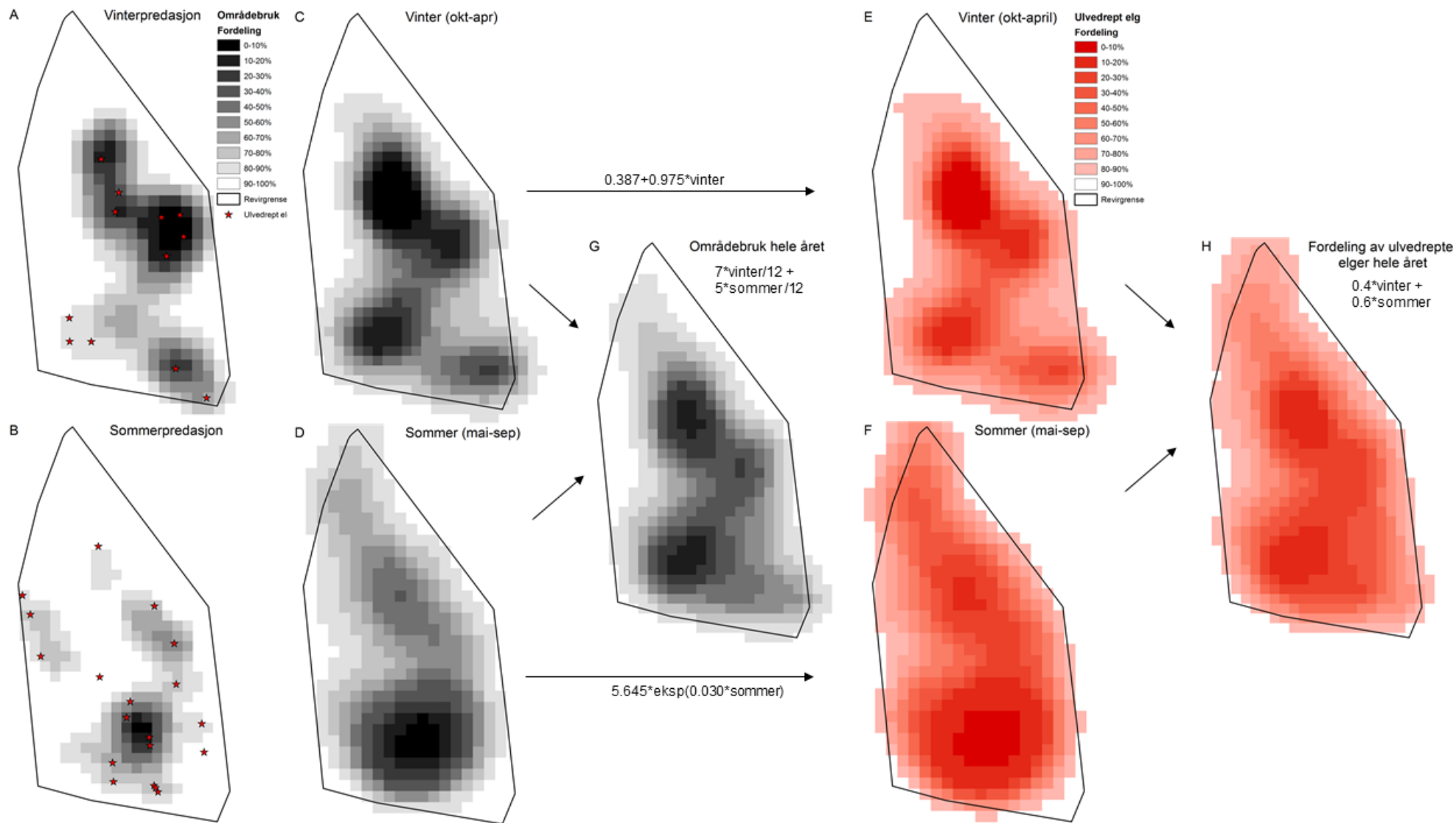
Vi plottet så plassene der det var funnet ulvedrept elg under studiene på kernel-rasteren og trakk ut kernelverdiene for drapsplassene (Figur 5 A, B). For å finne sammenhengen mellom kernelverdiene og den kumulative fordelingen av elgdrapsplasser, sorterte vi elgkadaverne etter stigende kernelverdi og korrelerte deretter det stigende antallet elgkadaver med den stigende kernelverdien. Dette gjorde vi atskilt for vinter og sommer, og for lederpar med valper (flokk) og uten valper (par). Hvis sammenhengen for en av kombinasjonene sesong*reproduksjon ikke var lineær, brukte vi en ikke-lineær modell.

2.8.2 Trinn 2: Fordeling av posisjoner og ulvedrept elg gjennom hele året

Vi brukte kernel-metoden til å beregne ulvenes arealbruk for hele vinter- og sommersesongen (Figur 5 C, D). Denne gangen tok vi utgangspunkt i 12-timers-posisjoner. Hvis et gitt ulverevir i en gitt sesong hadde mindre enn 2 måneder med GPS-posisjoner, ble sesongen ikke tatt med i analysene, da vi antok at arealbruken i de to månedene ikke var representativ for hele sesongen.

Fra arealbruken gjennom hele sesongen kunne vi nå beregne fordelingen av ulvedrepte elger (Figur 5 E, F). Vi brukte sammenhengen mellom ulvenes arealbruk og fordeling av ulvedrept elg funnet i trinn 1 til å forutsi fordelingen for hele sesongen.

Vi beregnet arealbruken for hele året som gjennomsnittet for vinter og sommer, vektet med sesongenes lengde (Figur 5 G). Det betyr at vinteren fikk større vekt i gjennomsnittsberegningen da den varte 7 måneder, sammenlignet med sommeren på 5 måneder. Vi beregnet også helårsfordelingen av drepte elger (Figur 5 H) som vektet gjennomsnitt. Her bidro vinteren med 40% og sommeren med 60% til gjennomsnittsberegningen, fordi ulvene har en høyere drapsrate om sommeren enn om vinteren [9, 13, 43].



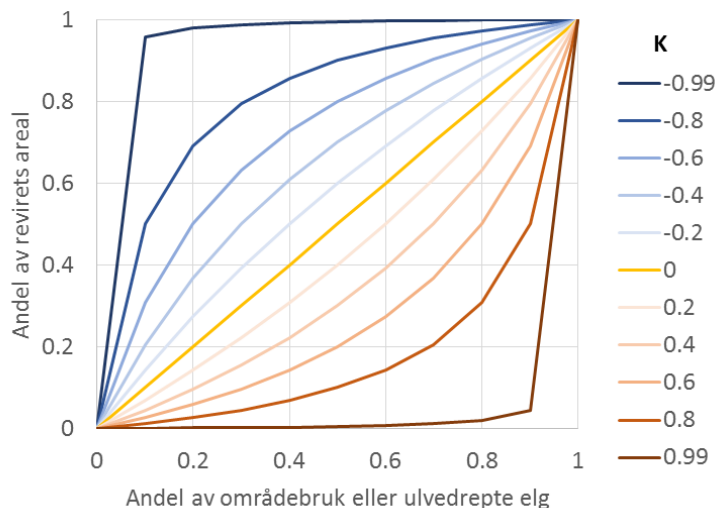
Figur 5: Ulvereviret Kukumäki i 2015 som eksempel for å illustrere fremgangsmåten brukt til å beregne fordelingen til ulvenes uttak av elg om vinteren (A,C,E), om sommeren (B, D, F) og for hele året (G, H). Sammenhengen mellom fordelingen av ulveposisjonene (gråtoner) og elg funnet drept av ulv under predasjonsstudiene (stjerner) (A,B) ble brukt til å gjøre om ulveposisjonenes fordeling for hele sesongen (C,D) til fordelingen av uttaket i samme tidsrommet (E,F, rødtoner). For områdebruk for hele året (G) beregnet vi gjennomsnittet av vinter og sommer vektet med tid (7 mnd vinter og 5 mnd sommer). For fordelingen av ulvedrept elg for hele året (H) antok vi at 40% av elgene ble drept om vinteren og 60% om sommeren, basert på tidligere beregninger [9, 13]. – The wolf territory Kukumäki in 2015 as an example illustrating the procedure for estimating the distribution of the wolf predation on moose in winter (A, C, E), in summer (B, D, F) and all year (G, H). The relationship between the distribution of wolf positions (grayscale) and wolf-killed moose found during predation studies (stars) (A, B) were used to convert the distribution of wolf positions for the whole season (C, D) to a distribution of wolf predation for the same period (E, F, red shades). For annual area use (G) we calculated the average of winter and summer weighted by time (7 months winter and 5 months summer). For the distribution of wolf-killed moose for the whole year (H), we assumed that 40% of the moose were killed in winter and 60% in summer, based on previous calculations [9, 13].

2.8.3 Trinn 3: Konsentrasjonsindeks K for fordelingen av posisjoner og ulvedrepte elger

Vi utviklet en indeks K for å beskrive hvor konsentrert eller spredt fordelingen av ulveposisjoner og ulvedrepte elger var. For dette delte vi fordelingene inn i kumulativt stigende 5%-intervaller (0-5%, 0-10%, 0-15%, osv). Deretter beregnet vi hvor stor andel av helårsrevirets areal som inngikk i hvert intervall. Denne arealandelen ble responsen Y i ikke-lineære modeller for å beskrive hvor konsentrert ulvenes områdebruk og deres uttak av elg var:

$$Y = \frac{Kx - x}{Kx - K - 1}$$

der Y = % areal av helårsreviret, K = konsentrasjonsindeks, og x = fordelingsintervall for ulvenes områdebruk eller deres uttak av elg. K kan ta verdier mellom -1 og +1, der høye verdier betyr at fordelingen er særlig konsentrert et lite areal i reviret, og lave verdier betyr at fordelingen er særlig spredt til de ytterste sonene i reviret (Figur 6). Hvis K = 0, er det en regelmessig eller tilfeldig fordeling av posisjoner eller ulvedrepte elger. Hvis for eksempel K = 0.6, vil 60% av ulvenes posisjoner eller ulvedrepte elger falle innenfor 27% av arealet. Hvis derimot K = -0.6, vil 60% av ulvenes posisjoner eller ulvedrepte elger falle innenfor 86% av arealet. På denne måten fikk vi et estimat for K for hvert ulverevir per år og per sesong.

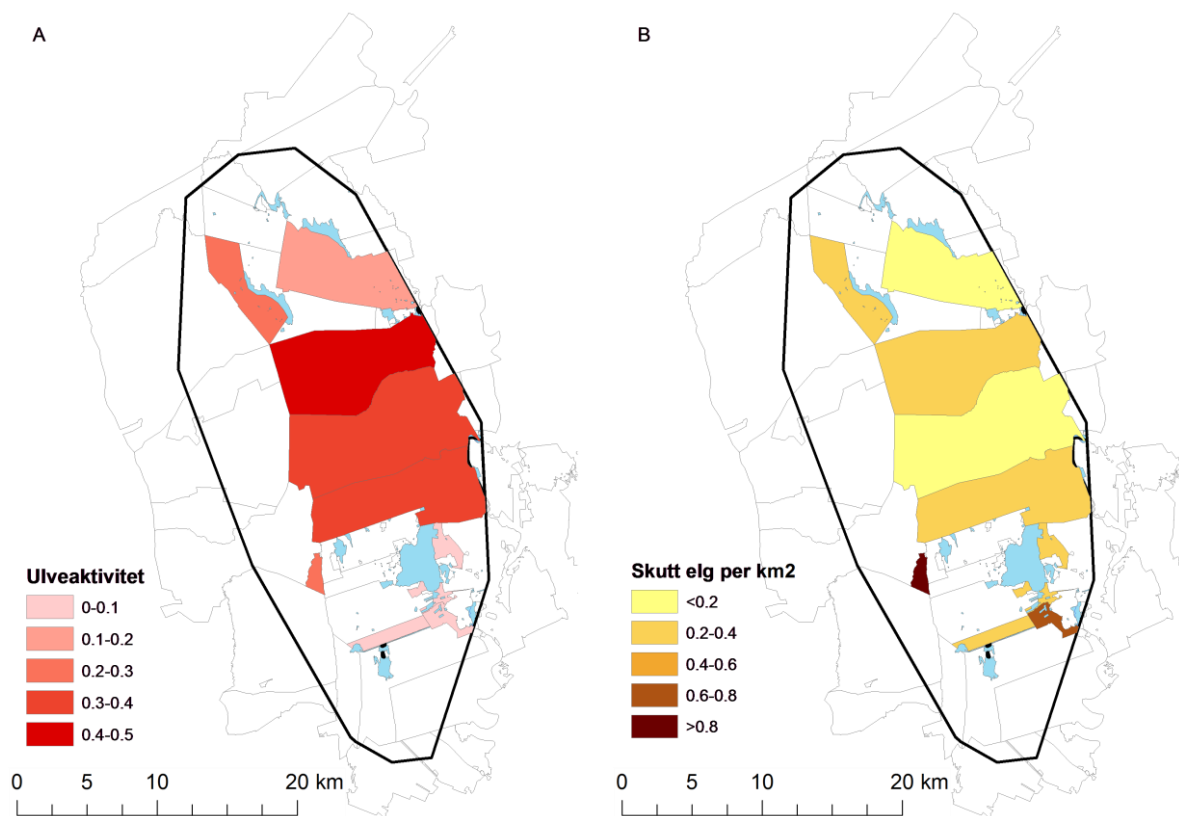


Figur 6: Konsentrasjonsindeksen K ble brukt til å beskrive fordelingen av ulvenes områdebruk og ulvenes uttak av elg i reviret. Lave verdier betyr at fordelingene er spredt til de ytterste arealene i reviret, mens høye verdier betyr at fordelingen er konsentrert til et lite areal i reviret. K = 0 betyr at ulveposisjonene eller de ulvedrepte elgene er regelmessig fordelt i reviret. – The concentration index K was used to describe the distribution of area use and predation on moose by wolves within the territory. Low values indicate that the distributions are skewed towards the edges of the territory, whereas high values indicate that the distributions are concentrated to a small area inside the territory. K = 0 means that the wolf positions or wolf-killed moose are regularly distributed throughout the territory.

Vi brukte lineære kombinerte modeller LMM til å beskrive sammenhengen mellom K og sesong, ulvenes sosiale organisering (flokk eller par), revirstørrelse, og breddegrad som en indikator for landskapsproduktivitet (avtagende fra sør til nord), relieffenergi og andelen av elgbestanden som trekker mellom sommer- og vinterområder (begge økende fra sør til nord). Vi la inn revir som tilfeldig variabel for å korrigere for likheter i studier fra de samme dyrene og fra samme område. For å finne den beste modellen brukte vi BIC der modeller med $\Delta BIC < 2$ ble regnet som likeverdige.

2.9 Sammenheng mellom ulvenes aktivitet og jaktstatistikk

For hvert ulverevir i vår studie fant vi overlappende lisensjaktområder, der minst 90% av områdets areal inngikk i ulvereviret. For disse lisensjaktområdene beregnet vi gjennomsnittlig ulveaktivitet (posisjoner og uttak av elg), både for sommeren før jakt (mai – september i samme år som jakten) og for hele året før jakt (oktober året før – september samme år som jakten). Aktivitet var definert som det omvendte av kernel-fordelingene (Figur 5) og ble beregnet som $1 - \text{kernelverdien}/100$, framstilt som en verdi fra 0-1, der 0 betyr ingen og 1 høyest aktivitet (Figur 7 A). Vi brukte generelle lineære, kombinerte modeller GLMM til å teste for korrelasjoner mellom jaktuttaket som antall felt elg per km² (Figur 7 B), antall felte kalver per km², andel kalv av jaktuttaket og ulveaktivitet. For antall felte elger og kalver brukte vi Poisson-regresjon. Lisensområdets areal (log-transformert) ble brukt som offset-variabel for å ta hensyn til at områdene varierte i størrelse. For prosentandel kalv i uttaket brukte vi logistisk regresjon. For sett elg og sett kalv valgte vi ikke Poisson-, men negativ binomial-regresjon grunnet overfordelte data, med manntime som offset variabel. For sett kalv per ku brukte vi lineær regresjon. Revir inngikk som tilfeldig variabel i modellene for å korrigere for revirspesifikke forhold. Vi brukte P-verdien til å vurdere hvorvidt jaktuttaket og sett elg var korrelert med ulveaktivitet for de fire kombinasjonene sesong (sommer-vinter) og aktivitet (posisjoner, uttak av elg).



Figur 7: For å finne ut hvorvidt ulvenes aktivitet (A) ble gjenspeilet i jaktuttaket (B) beregnet vi gjennomsnittlig aktivitet for hvert lisensområde som overlappet minst 90% med helårsreviret fra fordelingen av ulveposisjoner og ulvedrepte elger. Her eksemplifisert med ulvereviret Jangen 2004. – In order to investigate whether wolf activity (A) was reflected in moose harvest numbers (B), we calculated average wolf activity for each license area which overlapped with the annual territory from the distribution of wolf positions and wolf-killed moose by at least 90%. Here exemplified by the wolf territory Jangen 2004.

3. Resultater

3.1 Dødelighet hos elg i ulverevir

3.1.1 Elgbestand i ulverevir om vinteren

I perioden 2000 - 2017 har SKANDULV gjennomført 28 elgmøkkteellinger i 26 revir. Ulverevirene Grangärde og Stadra ble inventert to ganger. Vi hadde ikke bra nok radiotelemetridata for Stadra-reviret og manglet GPS-merking i Østmarka. Disse revirene ble derfor ikke med videre i analysene. Vi utelukket også Riala-reviret fra videre analyser, da møkkteellingene viste en overvekt av mindre hjorteviltarter og ulvene i all hovedsak forsynte seg av andre arter enn elg i løpet av vinterpredasjonsstudien. Analysene omfattet derfor totalt 21 møkkteellinger i 20 revir (21 revir-år, Tabell 2). Helårs-revirstørrelsen var på gjennomsnittlig $1013 \pm 186 \text{ km}^2$ (95% konfidensintervall), og minste og største revir var henholdsvis Uttersberg 2006 med 394 km^2 og Gräsmark 2007 med 1823 km^2 . Gjennomsnittlig flokkstørrelse var 4.9 ± 1.1 ulver og varierte fra 2 (data fra fem ulvepar) til 9 – 10 ulver. Ulvetetthet var gjennomsnittlig 6.2 ± 2.2 ulver / 1000 km^2 og varierte mellom 1.1 – 22.8 ulver / 1000 km^2 .

Gjennomsnittlig vintertetthet av elg var 1.3 ± 0.3 elg/ km^2 , med lavest tetthet målt i Tandsjön 2014 (0.5) og høyest i Bograngen 2003 (3.3) (Tabell 2). Estimert elgantall E_{vinter} var beregnet til gjennomsnittlig 1277 ± 374 elger, med lavest antall i Uttersberg 2006 (301) og høyest i Bograngen 2003 (3623).

3.1.2 Ulvenes uttak av elg

Ulvenes uttak av elg over hele året (U) ble beregnet på to måter: ekstrapolering av drapsraten funnet i vinterpredasjonsstudien til hele vintersesongen (U1) og beregnet med elgantallet og flokkstørrelsen basert på en tidligere utarbeidet modell (U2). Begge metoder resulterte i lignende uttaksestimat, med 105 ± 12 elger for U1 ($n = 16$) og 110 ± 15 elger for de samme revirår for U2 (113 ± 13 elger for samtlige 21 revirår). Avviket i uttaksestimatet mellom de to metodene var størst for Kukumäki i 2014 (51 elger) og kan skyldes at eksakt flokkstørrelse ikke var kjent, men satt til minimumstallet på 3 individer. Det var trolig flere individer i flokken da. Det minste årlige elguttaket var beregnet for Uttersberg 2006 med 52 elger uansett metode. Det lave uttaket skyldes at rådyrtetthet var omtrent like høy som elgtetthet, og dermed ble beregnet uttak av elg halvert i forhold til revir uten eller med få rådyr. Høyest uttak var beregnet for Gräsmark 2007 med 148 elger (U1) og 180 elger (U2) (Tabell 2).

3.1.3 Jaktuttaket i ulverevir

For jaktuttaket innenfor ulvereviret (J) brukte vi også to metoder: ekstrapolering fra lisensområder som overlappet minst 90% med ulvereviret (J1) og areal-vektet gjennomsnitt av fellingstetthetene i overlappende ÄFO-er og kommuner (J2). Gjennomsnittlig jaktuttak var på 380 ± 248 elger for J1 ($n = 10$ revirår) og 356 ± 121 elger for de samme revirår ved bruk av metode J2 (Tabell 2). Med J2 brukt for samtlige 21 revirår var gjennomsnittlig jaktuttak på 261 ± 95 elger. I Kukumäki 2014 var det kun få lisensområder som overlappet minst 90% med reviret, og disse var i tillegg veldig små i forhold til revirets areal. Ingen elger ble skutt i disse i jaktåret 2013-14 (Tabell 2). På grunn av mangel av representative data utelukket vi derfor Kukumäki i de videre analysene ved bruk av metode 1 for å beregne totalt antall elg per juni 2013. Det høyeste jaktuttaket ble beregnet for Bograngen for jaktåret 2002-2003, med 1314 elger skutt ved bruk av J1 og 921 elger ved J2.

3.1.4 Elgbestand etter kalving

Totalt antall elg etter elgkalving i juni (E_{start} , sommeren før møkktellingen) ble beregnet med 3 ulike kombinasjoner av U1, U2, J1 og J2. Metode 1 resulterte i beregninger for 9 revirår, med gjennomsnittlig 2135 ± 1040 elger (Tabell 2). De samme revirår hadde en estimert gjennomsnittlig elgbestand på 2065 ± 710 elger ved bruk av metode 2 og 2071 ± 619 elger ved metode 3. Gråsmark 2007 toppet listen over antall elg etter kalving, med henholdsvis 4158, 4169 og 4203 elger for metode 1, 2 og 3. Lavest elgantall var beregnet for Uttersberg 2006 med rundt 433 elger for metode 2 og 3 (ikke noe estimat for metode 1 da vi manglet fellingstall for lisensområder i dette reviret).

3.1.5 Ulvers predasjonstrykk varierer mellom revir

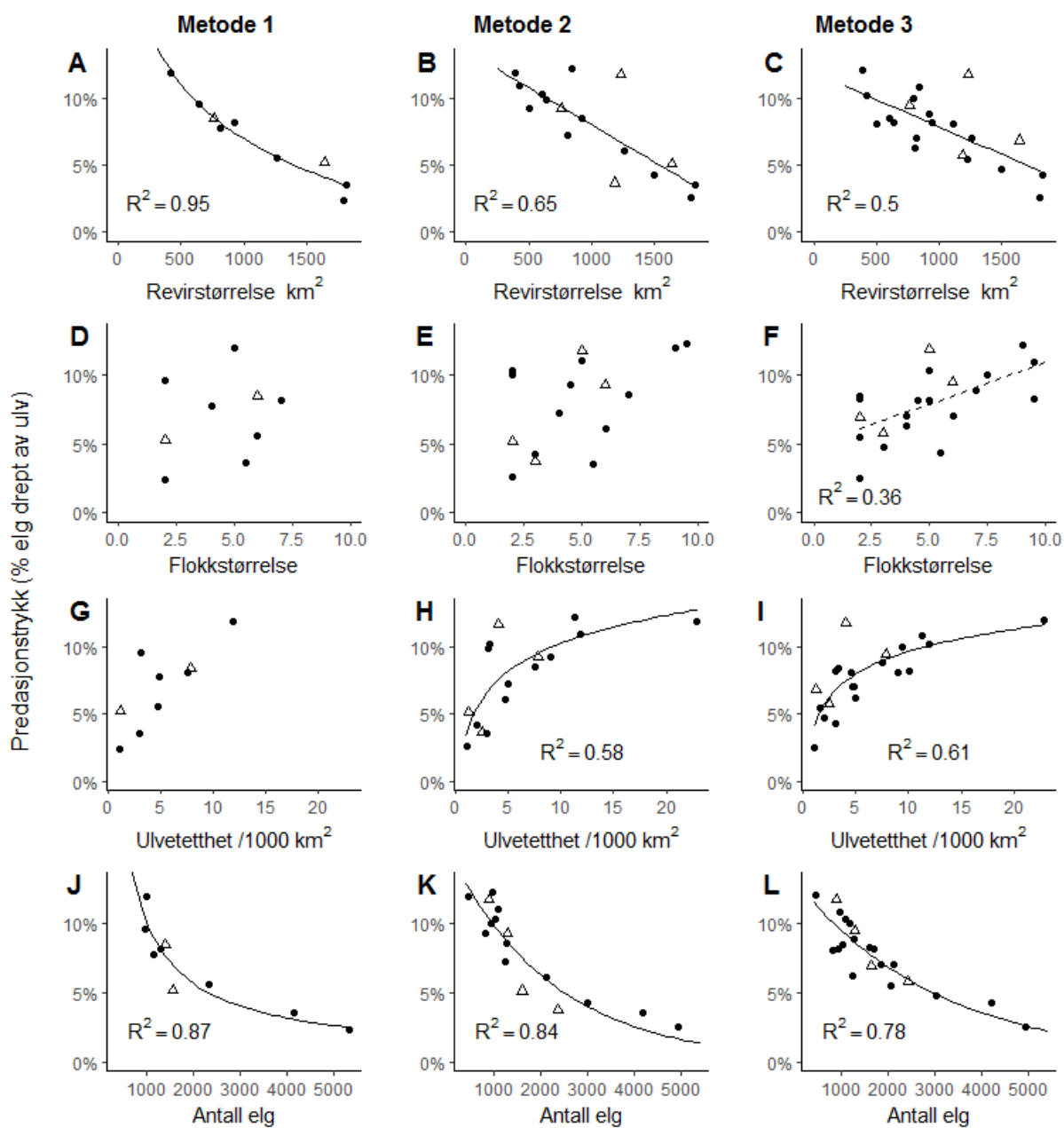
Predasjonstrykket beregnet som andelen av elgbestanden (E_{start}) som ble drept av ulv i løpet av et år var på gjennomsnittlig $7.0\% \pm 2.0\%$ for de 9 revirår med data for metode 1. Estimater var nesten likt for de samme revirår ved bruk av metode 2 og 3 (gjennomsnitt 7.0% og 7.1%). Metode 2 omfattet 16 revirår, med et gjennomsnittlig predasjonstrykk på $7.9\% \pm 1.6\%$, og metode 3 gjaldt for samtlige 21 revirår, med et gjennomsnittlig predasjonstrykk på $7.8\% \pm 1.1\%$. Predasjonstrykket var lavest i Bograngen 2003 uansett metode, med rundt 2.5% av elgbestanden drept av ulv fra juni 2002 til mai 2003. Høyest predasjonstrykk med rundt 12% var registrert for Uttersberg 2006 (metode 2 og 3). Tilsvarende hadde Djurskog 2004 et predasjonstrykk på 11.9% ved bruk av metode 1.

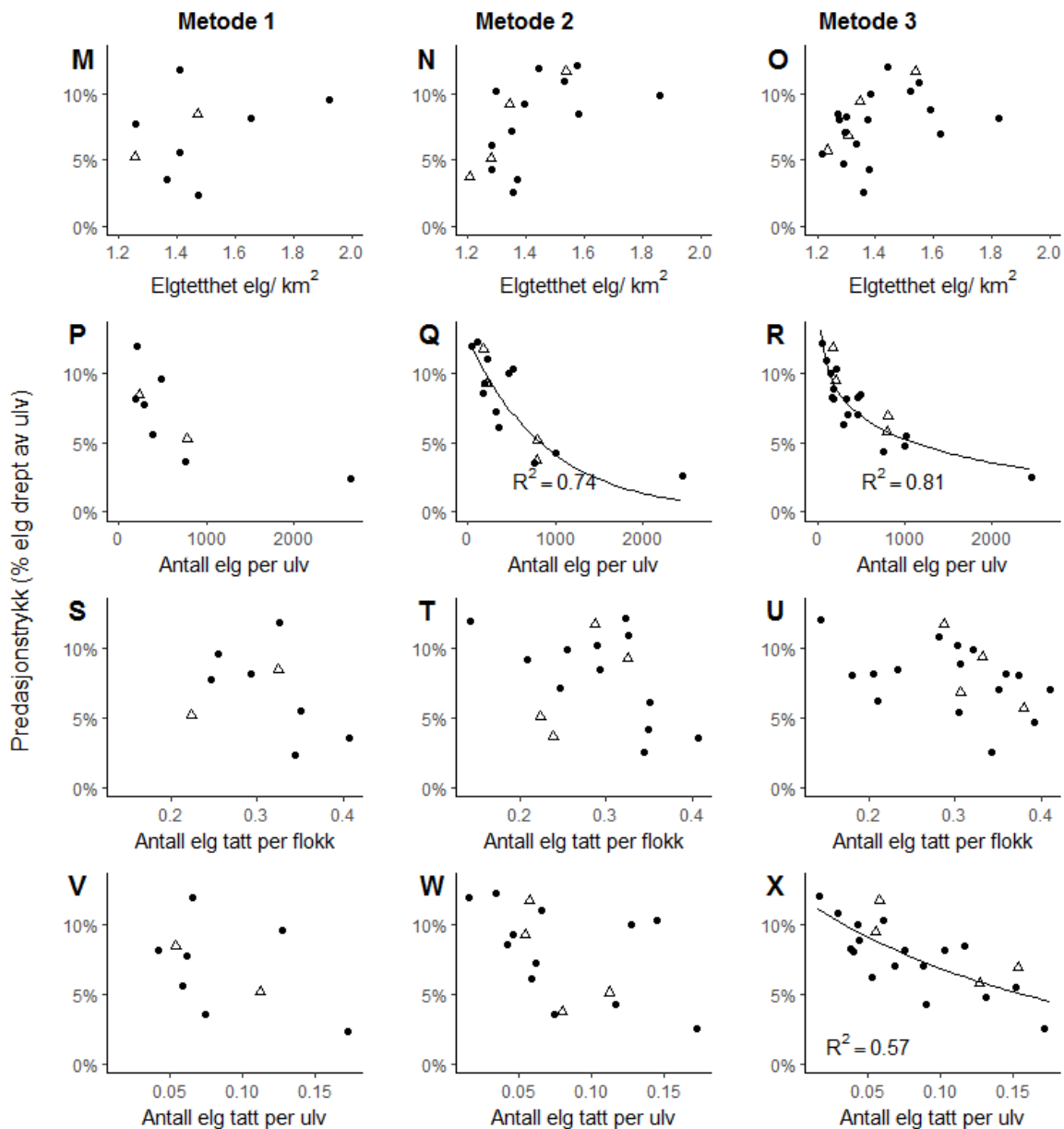
Variasjonen i predasjonstrykket var best forklart med ulvrevirenes størrelse, ulvetetthet, antall elg i revirene, og forholdet mellom antall elg og ulv (Figur 8, Appendiks 1). Predasjonstrykket avtok med antall tilgjengelig elg, og predasjonstrykket i revir med 1000 elger var gjennomsnittlig 1.9 – 2.5 ganger høyere enn i revir med 3000 elger. Antall tilgjengelig elg i et gitt ulvrevir var ikke avhengig av den regionale elgtettheten, men derimot av revirets størrelse. Tilsvarende hadde den regionale elgtettheten ikke noen nevneverdig betydning for ulvenes predasjonstrykk, men størrelsen på ulvreviret var mer utslagsgivende. For hver ekstra 100 km^2 avtok predasjonstrykket med $0.4 - 0.5\%$. Ved bruk av metode M3 fant vi også en svak positiv sammenheng mellom predasjonstrykket og flokkstørrelse, og en negativ sammenheng mellom predasjonstrykket og antall elg tatt per ulv (Figur 8, Appendiks 1).

Tabell 2: Beregning av elgbestanden etter kalving E_{start} og predasjonstrykket, jakttrykket og total dødelighet ved bruk av 3 metoder M1, M2, M3 som er en kombinasjon av to beregningsmetoder for ulvenes uttak U1 og U2 og jaktuttaket J1 og J2, se metoder. Ulv er flokkstørrelsen på vinteren da elgmøkkteellingen ble gjennomført. Revirenes beliggenhet finnes i Figur 3. – Calculation of the moose population after calving E_{start} , predation rate, harvest rate and total mortality, using three methods M1, M2, M3 which are a combination of two methods for calculating wolf predation U1 and U2 and harvest J1 and J2, see methods. “Ulv” represents the pack size in the winter of the pellet count.

Revir	År t+1	Areal km ²	Ulv N	Tetthet vinter Elg/km ²	Ulvenes uttak		Jaktuttak		Elg _{start}			Predasjonstrykk %			Jakttrykk %			Dødelighet %		
					U1	U2	J1	J2	M1	M2	M3	M1	M2	M3	M1	M2	M3	M1	M2	M3
Aspafallet	2015	812	4	1.14	90	77	89	172	1160	1247	1233	7.7	7.2	6.2	7.7	13.8	13.9	20.4	26.0	25.1
Bogringen	2003	1800 ^a	2	3.28	126	125	1314	921	5329	4915	4914	2.4	2.6	2.5	24.7	18.7	18.7	32.0	26.3	26.3
Djurskog	2004	420	5	1.69	119	111	122	204	1001	1088	1078	11.9	11.0	10.3	12.2	18.7	18.9	29.1	34.7	34.1
Fulufjället	2009	764	6	1.25	119	121	260	145	1402	1280	1283	8.5	9.3	9.5	18.6	11.3	11.3	32.0	25.6	25.7
Grangjärde	2001	1114	5	1.18		136		142			1681			8.1			8.5			21.6
Grangjärde	2000	1232	2	1.36		111		154			2042			5.4			7.5			18.0
Gräsmark	2007	1823	5-6	1.67	148	180	755	766	4158	4169	4203	3.6	3.6	4.3	18.2	18.4	18.2	26.7	26.9	27.5
Gråfjell	2002	1502	3	1.56	127	143		386		3005	3021		4.2	4.7		12.8	12.8		22.1	22.5
Hagfors	1999	949	9-10	1.29		131		158			1593			8.2			9.9			23.2
Hasselfors	2003	499	4-5	1.18	76	66		116		824	813			9.2	8.1		14.0	14.2		28.3
Jangen	2004	637	2	0.79	93	75	324	293	968	936	917	9.6	9.9	8.2	33.4	31.3	31.9	48.0	46.2	45.1
Kloten	2008	608	2	1.30	106	85		78		1028	1006		10.3	8.5		7.6	7.8		22.9	21.2
Kukumäki	2014	1189	min 3	1.64	87	139	0	200		2360	2414		3.7	5.7		8.5	8.3		17.2	19.0
Leksand	1999	793	7-8	1.07		117		148			1174			10.0			12.6			27.6
Nyskoga	2001	825	4	1.36		128		480			1758			7.0			27.3			38.3
Slettås	2017	845	9-10	0.72	117	102		185		961	945		12.2	10.8		19.2	19.5		36.4	35.4
Tandsjön	2012	1237	min 5	0.47	105	105		163		893	893		11.7	11.8		18.2	18.2		35.0	35.0
Tensskog	2010	1645	2	0.76	82	112	159	187	1568	1598	1629	5.2	5.1	6.9	10.1	11.7	11.5	20.3	21.8	23.4
Tyngsjö	2002	1264	6	1.30	128	150	429	225	2314	2100	2122	5.5	6.1	7.0	18.5	10.7	10.6	29.1	21.8	22.7
Ulriksberg	2007	927	7	0.86	107	112	344	292	1310	1254	1260	8.1	8.5	8.9	26.3	23.3	23.2	39.4	36.8	37.0
Uttersberg	2006	394	9	0.76	52	52		59		433	434		11.9	12.1		13.7	13.7		30.6	30.7
Gjennomsnitt		1013	4.9	1.3	105	113	380	261	2135	1756	1737	7.0	7.9	7.8	18.8	15.7	15.1	30.8	28.7	27.9
2*Standardfeil SE		186	1.09	0.25	12.1	13	248	95	1040	636	489	2.0	1.6	1.1	5.5	3.0	2.8	5.8	3.7	3.1

^a For beregning av antall elg i Bogringenreviret brukte vi ulvenes vinterareal på 1399 km² som omfattet et vinterbeiteområde for elg. Det var trolig lite elg vinterstid i det utvidete arealet som ulvene brukte om sommeren.



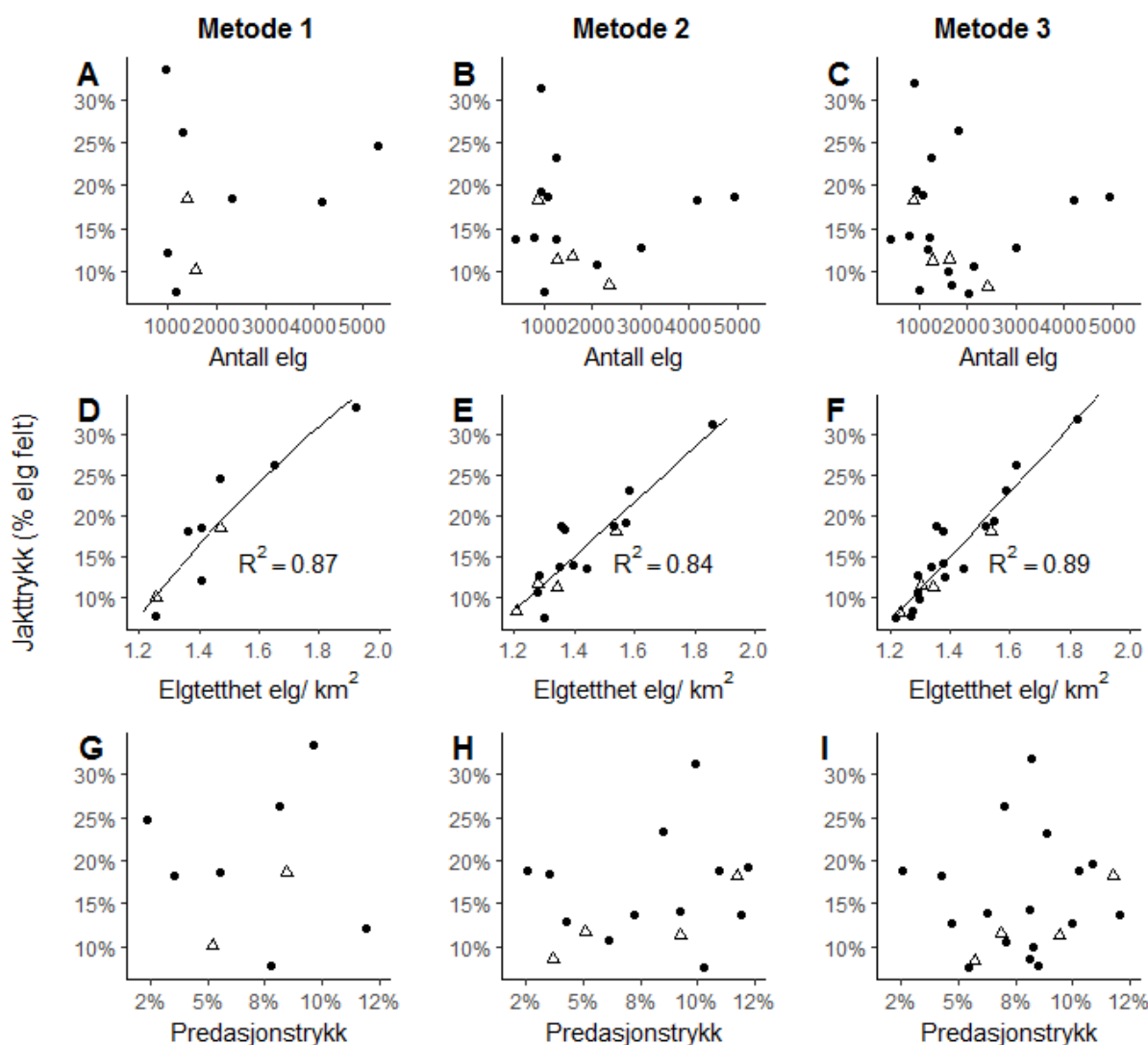


Figur 8: Den årlige andelen av elgbestanden etter kalvingen i juni som er drept av ulv fram til 31. mai i påfølgende år i forhold til revirstørrelse (A,B,C), ulvflokkens størrelse (D,E,F), ulvetetthet (G,H,I), antall elg i reviret per 1. juni (J,K,L), elgtetthet (M,N,O), ratio elg/ulv (P,Q,R), flokkens uttak av elg (S,T,U) og uttak av elg per flokkmedlem (V,W,X). Trekant symboliserer ulveterir i områder med høy tetthet av bjørn. Trendlinjer er lagt til hvis nullmodellen (modellen som antar ingen sammenheng mellom predasjonsstrykk og forklaringsvariabel) ikke var blant toppmodellene (heltrukket linje) eller var et av flere toppmodeller (stiplet linje, $\Delta AICc < 2$). De tre beregningsmetodene er forklart i metodekapitlet. – The annual proportion of the moose population after calving in June which is killed by wolves until 31 May the following year relative to territory size (A,B,C), wolf pack size (D,E,F), wolf density (G,H,I), number of moose in the territory by 1 June (J,K,L), moose density (M,N,O), moose/wolf ratio (P,Q,R), number of moose killed by the pack (S,T,U) and number of moose killed per pack member (V,W,X). Triangles represent wolf territories with high density of brown bears. Trend lines are included where the null model (the model assuming no relationship between predation rate and the explanatory variables) was not among the top models (solid line) or was not the only top model (dashed line, $\Delta AICc < 2$). The three calculation methods are explained in the methods section.

3.1.6 Jakttrykket varierer med elgtetthet

Jakttrykket beregnet som andelen av elgbestanden som ble felt i løpet av jaktåret var på gjennomsnittlig $18.8\% \pm 5.5\%$ for de 9 revirår med data for metode 1 (Tabell 2). Estimater var litt lavere for de samme 9 revirår ved bruk av metode 2 og 3 (gjennomsnitt 17.5% og 17.6%). I Kukumäki 2014 klarte vi ikke å fange opp jakttrykket med metode 1, da det ikke ble skutt noe elg i lisensområdene som var minst 90% innenfor reviret i det gjeldende jaktåret. Metode M2 omfattet 16 revirår, med et gjennomsnittlig jakttrykk på $15.7\% \pm 3.0\%$, og M3 gjaldt for samtlige 21 revirår, med et gjennomsnittlig jakttrykk på $15.1\% \pm 2.8\%$. Laveste beregnet jakttrykk på $< 10\%$ var beregnet for Aspafallet (M1), Grangjärde, Kloten og Kukumäki (M2, M3). Høyest jakttrykk med 31 - 33 % var registrert for Jangen 2004 uansett metode (Tabell 2).

Variasjonen i jakttrykket var best forklart med tetthet av elg i ulvereviret, men ikke med antall elger (Figur 9, Appendiks 2), i motsetning til ulvenes predasjonstrykk (Figur 8). Jakttrykket økte tilnærmet lineært med økende tetthet av elg, og en økning på 0.1 elg/km^2 hevet jakttrykket gjennomsnittlig med 3% (Figur 9 D-F). Jakttrykket var ikke korrelert med verken flokkstørrelse eller ulvetetthet.



Figur 9: Den årlige andelen av elgbestanden etter kalvingen i juni som er felt i løpet av jaktåret i forhold til antall elg i reviret (A,B,C), elgtetthet (D,E,F) og det årlige predasjonstrykket fra ulv (G,H,I). Trekant symboliserer ulverevir i områder med høy tetthet av bjørn. Trendlinjer er lagt til hvis nullmodellen

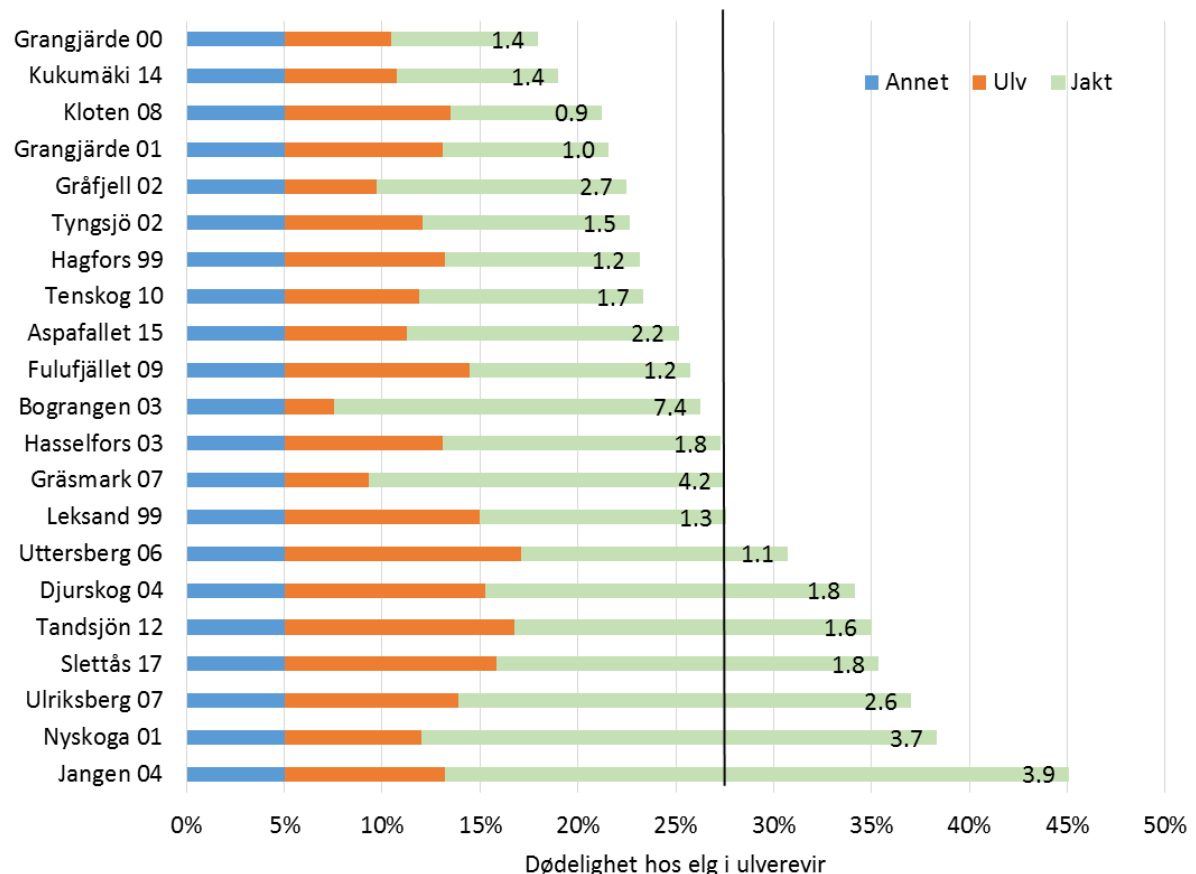
(modellen som antar ingen sammenheng mellom jakttrykk og forklaringsvariabel) ikke var blant toppmodellene (heltrukket linje, $\Delta AICc > 2$). De tre beregningsmetodene er forklart i metodekapitlet. – The annual proportion of the moose population after calving in June which is shot during the moose hunt in relation to the number of moose in the territory (A,B,C), moose density (D,E,F) and the annual predation rate by wolves (G,H,I). Triangles represent wolf territories in areas with high brown bear densities. Trend lines are included if the null model (the model assuming no relationship between the harvest rate and the explanatory variable) was not among the top models (solid line, $\Delta AICc > 2$). The three calculation methods are explained in the methods section.

3.1.7 Dødelighet hos elg over et helt år

Under antakelsen at jakt, predasjon og annen dødelighet er additiv, var beregnet gjennomsnittlig total dødelighet hos elg i ulvrevirene på mellom 28 – 31%, avhengig av beregningsmetoden (Figur 10, Tabell 2). Med andre ord døde gjennomsnittlig rundt 30% av elgene som fantes i elgbestanden etter kalving i begynnelsen av juni (E_{start}) i ulvrevir som følge av ulvepredasjon, jakt og annet. Denne andelen varierte mellom revir (Figur 10), med lavest dødelighet i Grangjärde 2000 og Kukumäki 2014 (17 – 19%, avhengig av beregningsmetode) og høyest i Jangen 2004 (45 – 48%, Figur 10). Variasjonen i den totale dødeligheten mellom ulvrevir kunne ikke forklares med verken antall elg i reviret, flokkstørrelse eller ulvetetthet.

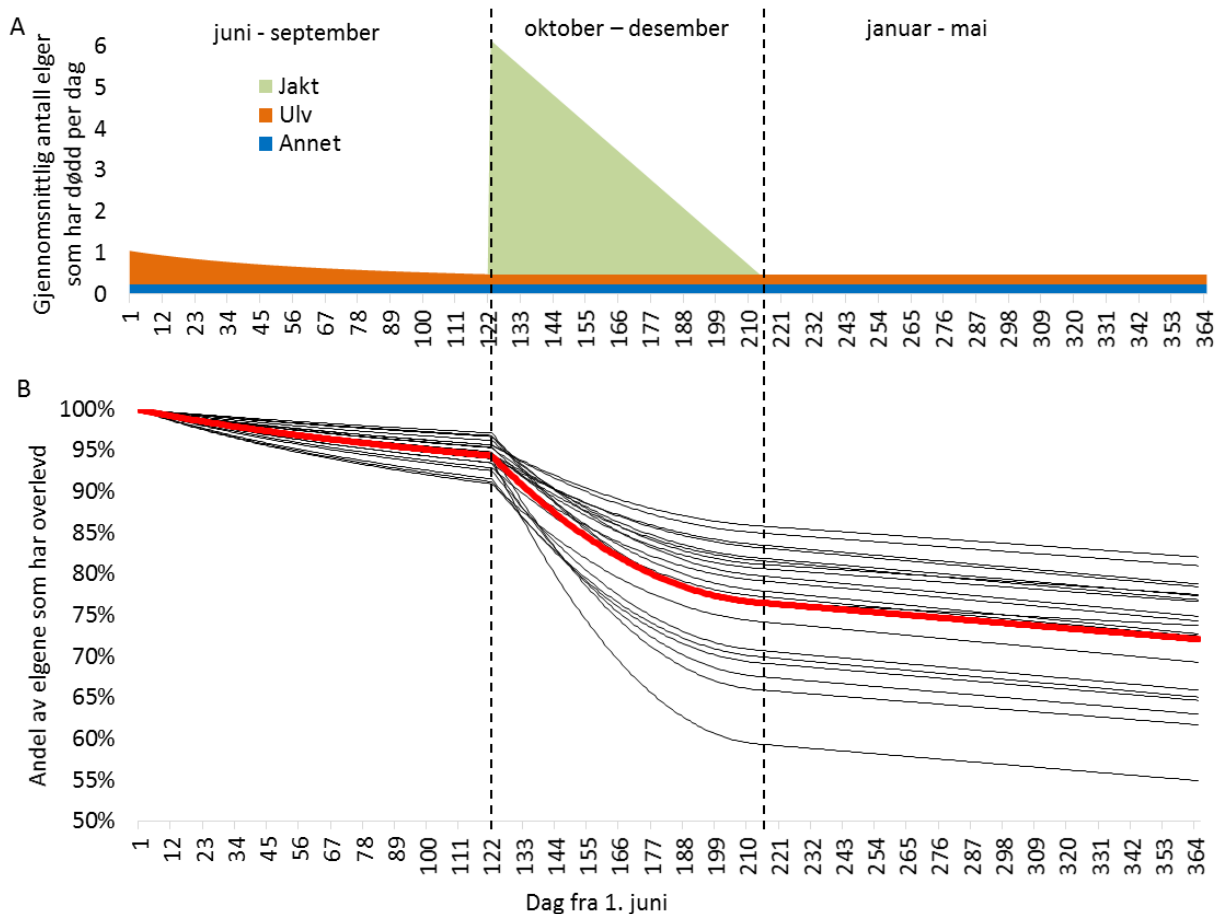
Andelen av den totale dødeligheten som skyldtes ulv lå på gjennomsnittlig 23 – 29% (avhengig av beregningsmetode), med lavest andel i Bograngen 2003 (7 – 10%) og høyest i Kloten 2008 (40 – 45%). Andelen av den totale dødeligheten som skyldtes jakt lå på gjennomsnittlig 52 – 59% og var tilsvarende størst i Bograngen (71 – 77%) og lavest i Kloten (33 – 37%). Annen beregnet dødelighet utgjorde gjennomsnittlig 17 – 19% av den totale årlige dødeligheten i elgbestanden.

Jakttrykket var gjennomsnittlig 2.4 – 3.5 ganger høyere enn predasjonstrykket, og kun i Kloten 2008 var jakttrykket lavere enn predasjonstrykket (forholdstall jakt/ulv 0.7 – 0.9, Figur 10). Vi fant ingen sammenheng mellom jakttrykket og predasjonstrykket. Med andre ord var jakttrykket i et gitt ulvrevir trolig uavhengig av ulvenes predasjonstrykk i samme år (Figur 9 G,H,I).



Figur 10: Beregnet dødelighet hos elg i ulverevir (navn og årstall på den vertikale aksen), delt i predasjonstrykk fra ulv, jakttrykk og annen dødelighet (antatt konstant 5 %). Forholdet mellom jakt- og predasjonstrykk («hvor mange ganger større er jakttrykket enn predasjonstrykket?») er gitt med tall lengst til høyre i hver stolpe. Den svarte vertikale linjen indikerer gjennomsnittlig dødelighet på 27.7%, beregnet med metode M3. – Estimated mortality of moose in wolf territories (territory name and year on the vertical axis), categorized as predation rate by wolves, harvest rate, and other mortality (assumed constant at 5%). The relationship between hunting and predation rate (“how many times larger than the predation rate is the harvest rate?”) is given at the right end of each bar. The black vertical line indicates the average mortality of 27%, calculated using method M3.

Elgenes dødelighet var ikke jevnt fordelt gjennom året, men hadde en tydelig topp i jakttiden (Figur 11 A). Under antakelsen at antall elger felt under jakten er høyest ved jaktstart og avtar lineært utover jakttiden, og at jakttiden varer fra 1. oktober – 31. desember, ble det gjennomsnittlig felt 5.7 elger per ulverevir på første jaktdag. Det tilsvarer enn 23 ganger høyere sjanse for at en gitt elg blir felt enn at den blir drept av ulv på samme dag. Elgenes overlevelse avtok dermed sterkest under jakten (Figur 11 B), med et gjennomsnittlig fall på 18% fra 94% til 76% i de 3 månedene fra oktober til desember. Sammenlignet avtok overlevelsen med 6% i de første 4 månedene før jakt fra juni til september, og med 4% i de 5 månedene etter jakt fra januar – mai.

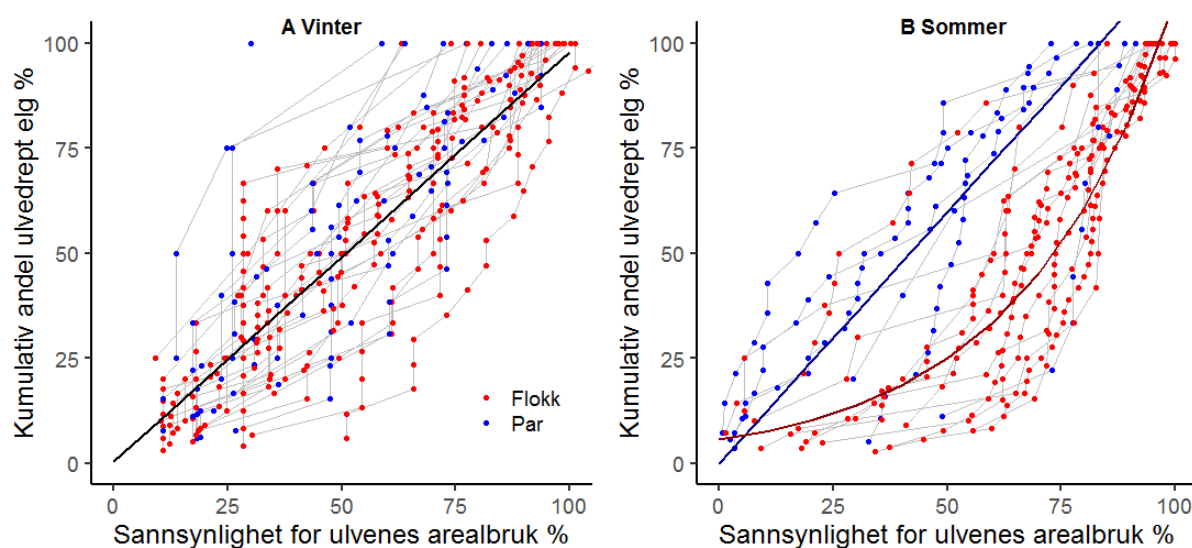


Figur 11: Gjennomsnittlig beregnet antall elger som døde per dag på grunn av jakt, ulv og andre årsak i 21 ulverevir i tidsrommet 1. juni – 31. mai (A), og elgenes beregnede overlevelse i de samme revirene (B, rød linje er gjennomsnittet). Dødelighet og overlevelse er beregnet med metode M3. – Average estimated number of moose dying per day due to hunting, wolf predation and other causes in 21 wolf territories in the period 1 June-31 May (A), and the estimated moose survival in the same territories (B, red line represents the average). Mortality and survival are estimated using method M3.

3.2 Ulvenes arealbruk og fordeling av ulvedrepte elger innenfor ulverevir

3.2.1 Ulvers arealbruk gjenspeiler det romlige uttaket av elg

I predasjonsstudiene var det en positiv sammenheng mellom ulvenes arealbruk og fordelingen av ulvedrepte elger (Figur 12). Om vinteren var sammenhengene lineære og lik for flokker og par ($y = 0.387 + 0.975x$, $R^2 = 0.762$). Om sommeren var sammenhengene lineære for par, mens den for flokker var bedre forklart med en eksponentiell modell ($y = \text{par}(9.887 + 1.019x) + \text{flokk}(5.645e^{0.030x})$, $R^2 = 0.677$). Når de voksne ulvene fikk valper om sommeren, brukte de mye av tiden ved hiet og senere ved valpeplassen. Denne sentrerte arealbruken ga økte kernelverdier på et mindre areal i reviret, og ulvene brukte forholdsvis lite tid på drapsplassene, blant annet fordi de fleste elger var små årskulver.



Figur 12: Sammenhengen mellom ulvenes arealbruk og fordelingen av ulvedrepte elg i predasjonsstudiene gjennomført vinterstid (A) og sommerstid (B). Hvert punkt er en ulvedrept elg, og elger forbundet med grå linje er fra samme predasjonsstudie, sortert etter økende kumulativ sannsynlighet for arealbruk. De heltrukne linjene er prediksjonskurvene fra lineære modeller og en eksponentiell modell. – The relationship between wolf area use and the distribution of wolf-killed moose from predation studies conducted during winter (A) and summer (B). Each point is a wolf-killed moose, and moose connected with grey lines are from the same predation study, sorted by increasing cumulative probability of area use. The solid lines are the prediction curves from linear models and one exponential model.

3.2.2 Arealbruk og romlig fordeling av ulvenes uttak av elg gjennom året

Gjennomsnittlig konsentrasjonsindeks K brukt til å beskrive ulvenes arealbruk var 0.57 ± 0.06 ($n = 66$) og positiv for alle kombinasjoner av sesong og sosial organisering. Når K er positiv, betyr det at arealbruken ikke er jevn, men heller konsentrert på noen mindre områder (Figur 6). Ved $K = 0.57$ skjer 50% av arealbruken innen 22% av reviret og 80% av arealbruken innen halvparten av reviret.

Den beste modellen for å forklare variasjonen i K for ulvenes arealbruk inkluderte interaksjonen mellom sesong og sosial organisering (Tabell 3). Ulvenes områdebruk var mer konsentrert om sommeren enn om vinteren og var mest konsentrert for lederdyr med årskulper om sommeren (Tabell

4, Figur 13 A). Det var ingen tydelig forskjell i områdebruken for flokker og par om vinteren. Verken revirstørrelse eller breddegrad hadde noe å si for hvor konsentrert ulveposisjonene var.

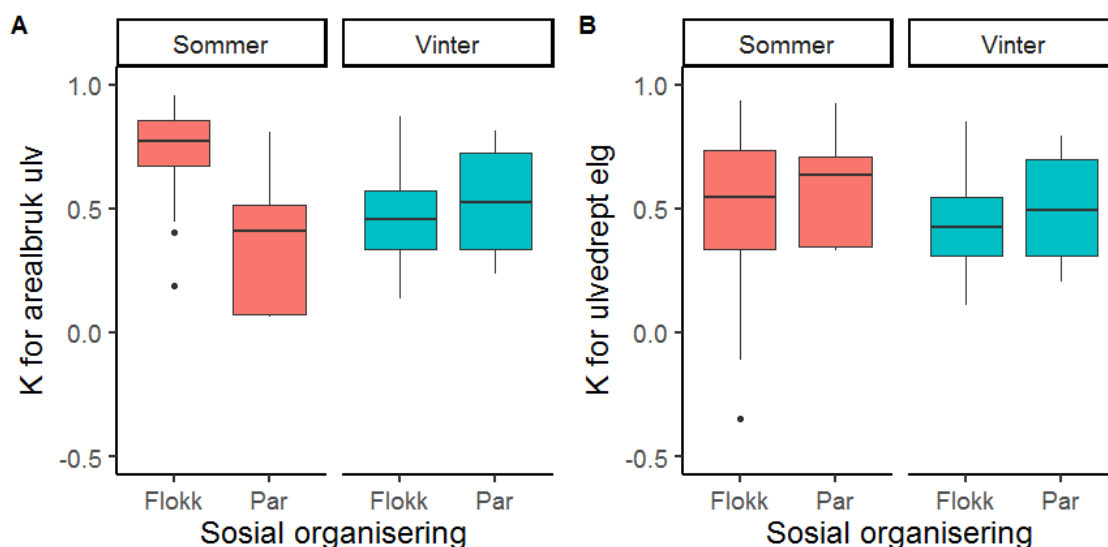
Gjennomsnittlig K for fordelingen av ulvedrepte elger var 0.48 ± 0.07 ($n = 66$), og i to revir var verdiene negative for en gitt sesong. Variasjonen i fordelingen av ulvedrepte elger kunne ikke forklares med noen av variablene, da nullmodellen toppet BIC-listen (Tabell 3, Figur 13 B). Til tross for at lederdyr med valper hadde en mer konsentrert arealbruk om sommeren, drepte de mange elger utenfor konsentrasjonsområdene (Figur 12 B), og dermed var konsentrasjonsindeksen for ulvedrepte elger ikke like høy som for ulvenes arealbruk (Figur 13).

Tabell 3: BIC-modellseleksjon for å finne modellen som best forklarer variasjonen i konsentrasjonsindeksen K. K beskriver hvorvidt ulvenes arealbruk og fordelingen av ulvedrepte elger er spredt eller konsentrert ($K = |-1 < 1|$) (Figur 6). – BIC model selection for the model that best explains the variation in the concentration index K. K describes whether wolf area use and distribution of wolf-killed moose are scattered or concentrated ($K = |-1 < 1|$) (Figure 6).

Modell	Variabler	# param.	BIC	Δ BIC	BICvekt
Ulvenes arealbruk					
m3	Sesong*Sosial	6	1.26	0	0.86
m2	Sesong*Sosial+Breddegrad	7	5.34	4.07	0.11
m1	Sesong*Sosial+Revir+Breddegrad	8	9.38	8.11	0.01
m5	Sesong	4	11.11	9.84	0.01
m4	Sesong+Sosial	5	11.48	10.21	0.01
m6	Sosial	4	13.64	12.37	0
m0	Null-modell	3	14.44	13.18	0
Fordeling av ulvedrept elg					
m0	Null-modell	3	22.93	0	0.73
m6	Sosial	4	26.33	3.4	0.13
m5	Sesong	4	26.78	3.85	0.11
m4	Sesong+Sosial	5	29.97	7.04	0.02
m3	Sesong*Sosial	6	34.14	11.2	0
m2	Sesong*Sosial+Breddegrad	7	38.32	15.39	0
m1	Sesong*Sosial+Revir+Breddegrad	8	42.42	19.48	0

Tabell 4: Modellstatistikk for den beste modellen brukt til å forklare variasjonen i konsentrasjonsindeksen K som beskriver ulvenes arealbruk innenfor årsreviret. – Model summary of the best model used to explain the variation in the concentration index K, which describes wolf area use within the annual territory.

	Estimat	SE	t-verdi
Skjæringspunkt	0.738	0.043	17.345
Sesong (Vinter)	-0.261	0.058	-4.496
Sosial (Par)	-0.395	0.089	-4.453
Sesong*Sosial	0.451	0.114	3.956



Figur 13: Konsentrasjonsindeks K som boksplot (median=horisontal linje, boksene avgrensner interkvartilen) for ulvenes områdebruk (A) og fordelingen av ulvenes uttak av elg (B), delt i sommer og vinter, og flokker og par. Jo høyere K , desto mer konsentrert var ulvenes områdebruk og fordelingen av ulvedrept elg. – Concentration index K as a box plot (median = horizontal line, boxes delineate the interquartile range) for wolf area use (A) and the distribution of wolf-killed moose (B), separated into summer and winter, and packs and pairs. At higher values of K , the wolf area use and the distribution of wolf-killed moose were more concentrated.

3.3 Ulvenes aktivitet påvirker jaktuttaket

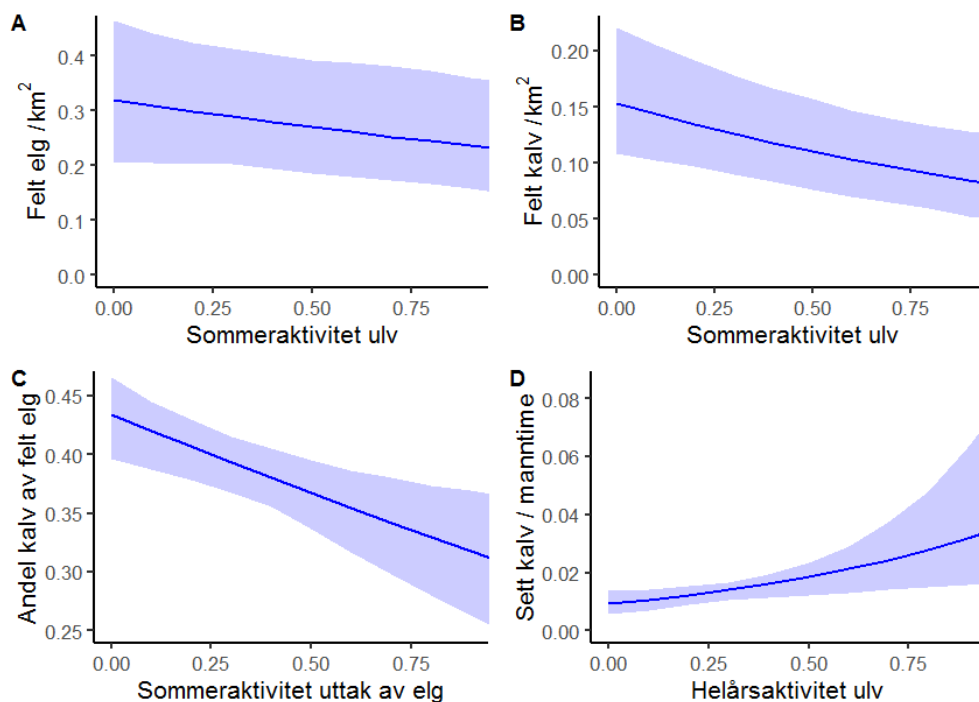
I alt hadde vi jaktdata fra 176 lisensområder i 19 ulverevir, hvorav 5 revir ble undersøkt i to år. Lisensområdene hadde et gjennomsnittlig jaktareal på $27.3 \pm 6.6 \text{ km}^2$ (95% konfidensintervall). Det største området med et jaktareal på 436.3 km^2 ble ikke tatt med videre i analysene fordi den lokale variasjonen i ulvenes arealbruk og jaktuttaket i for stor grad ble utjevnet. For sett elg hadde vi kun tilgang til data fra 45 lisensområder i 14 ulverevir (hvorav 2 revir ble undersøkt i to år).

Antall felte elger, felte kalver og andel kalv av jaktuttaket avtok med ulvenes økende aktivitet i lisensområdene (Tabell 5). I lisensområder som lå i ulvenes sommeraktivitetssenter (ulveaktivitet = 0.8), ble det i gjennomsnittet felt 24% færre elger og 41% færre kalver, sammenlignet med områder uten ulveaktivitet (Figur 14 A, B). Andel kalv av felt elg var redusert fra gjennomsnittlig 43% (40 – 47%) i lisensområder uten ulvedrepte elger sommerstid til 33% (28 – 37%) i lisensområder med høyest andel av ulvedrepte elger (uttaksaktivitet = 0.8, Figur 14 C). Helårsaktiviteten til ulvene hadde ikke en like tydelig effekt på jaktuttaket som sommeraktiviteten. I helårs-aktivitetssenteret ble det gjennomsnittlig felt 26% mindre elg og 33% mindre kalv, sammenlignet med områder uten ulveaktivitet, og kalveandelen av felt elg var ikke nevneverdig lavere ($P = 0.228$, Tabell 5).

Vi fant ikke noen klar sammenheng mellom antall sett elg og ulveaktivitet, med unntak av sett kalv per manntime, som var gjennomsnittlig 3 ganger høyere i lisensområder i ulvenes helårsaktivitetssenter, sammenlignet med områder med lite ulveaktivitet (Tabell 5, Figur 14 D).

Tabell 5: Sammenheng mellom jaktstatistikk per lisensområde (Respons Y) og ulvenes aktivitet (arealbruk eller forekomst av drepte elger) sommeren eller et helt år før jaktstart (Tid). Vi testet for korrelasjon mellom Y og X med kombinerte lineære og ikke-lineære modeller. Jaktareal og manntime ble brukt som log-transformert offset-variabel for henholdsvis felt og sett elg. – Relationship between hunting statistics per license area (Response Y) and wolf activity (area use or occurrence of wolf-killed moose) in the summer or the year preceding the beginning of the moose hunt (Tid). We tested for correlations between Y and X with mixed linear and non-linear models. Hunting area (Jaktareal) and manhours (time) were used as log transformed offset variables for shot and seen moose, respectively.

Respons Y	Aktivitet X	Tid	Skjæringspunkt	SE	Stignings-tall	SE	z- eller t-verdi	P
Felt elg Poisson Offset log(Jaktareal)	Arealbruk	Sommer	-5.744	0.217	-0.339	0.137	-2.470	0.014
		År	-5.711	0.223	-0.352	0.152	-2.321	0.020
	Drept elg	Sommer	-5.769	0.214	-0.212	0.106	-1.995	0.046
		År	-5.739	0.218	-0.274	0.129	-2.129	0.033
Felt kalv Poisson Offset log(Jaktareal)	Arealbruk	Sommer	-6.480	0.188	-0.659	0.224	-2.948	0.003
		År	-6.477	0.196	-0.495	0.245	-2.025	0.043
	Drept elg	Sommer	-6.498	0.182	-0.535	0.173	-3.092	0.002
		År	-6.468	0.189	-0.540	0.208	-2.600	0.009
% Kalv Probit	Arealbruk	Sommer	-0.314	0.076	-0.430	0.197	-2.181	0.029
		År	-0.317	0.113	-0.306	0.254	-1.205	0.228
	Drept elg	Sommer	-0.267	0.075	-0.554	0.186	-2.973	0.003
		År	-0.264	0.099	-0.473	0.227	-2.081	0.037
Sett elg Neg. binomial Offset log(time)	Arealbruk	Sommer	-2.879	0.143	-0.229	0.546	-0.419	0.675
		År	-3.246	0.189	0.965	0.498	1.936	0.053
	Drept elg	Sommer	-2.869	0.140	-0.264	0.476	-0.554	0.580
		År	-3.075	0.179	0.528	0.514	1.027	0.304
Sett kalv Neg. binomial Offset log(time)	Arealbruk	Sommer	-4.225	0.185	0.072	0.622	0.117	0.907
		År	-4.666	0.219	1.363	0.562	2.427	0.015
	Drept elg	Sommer	-4.166	0.174	-0.223	0.534	-0.418	0.676
		År	-4.406	0.206	0.721	0.578	1.247	0.212
Sett kalv per ku Normal	Arealbruk	Sommer	0.569	0.071	0.544	0.278	1.959	0.060
		År	0.550	0.095	0.363	0.250	1.450	0.158
	Drept elg	Sommer	0.646	0.074	0.098	0.253	0.389	0.700
		År	0.615	0.091	0.174	0.256	0.681	0.502



Figur 14: Sammenheng mellom tetthet av felte elger (A) eller elgkalver (B) og ulveaktivitet i lisensområder sommeren før jaktstart, (C) andel kalv i jaktuttaket og ulvenes uttaksaktivitet sommeren før jaktstart, og (D) sett kalv per manntime og ulvers helårsaktivitet i lisensområder et år tilbake i tid. – Relationship between the density of shot moose (A) or moose calves (B) and wolf activity in license areas during the summer preceding the start of the moose hunt, (C) proportion of shot moose that were calves and the wolf predation activity the summer preceding the hunt, and (D) calves seen per manhour and annual wolf activity in license areas the year preceding the hunt.

4. Diskusjon

4.1 Ulvens påvirkning på elg varierer mellom revir

I den første delen av denne rapporten analyserte vi hvordan ulike elg- og ulverelaterte faktorer påvirker variasjonen i ulvens predasjonstrykk på elgbestanden mellom ulike revir. Ulvens predasjonstrykk ble beregnet til gjennomsnittlig 7.0 – 7.9% av den totale elgbestanden rett etter kalving (E_{start}), avhengig av metode, og varierte med 2.4 - 12.2% mellom ulverevir. Dette er høyere enn en tidligere beregning (4%, variasjon 1.5 - 8.5%) som var basert på hvor stor andel av elgens vinterbestand (november-april) som ble tatt av ulv [9]. I den tidligere studien som var basert på færre predasjonsstudier kun fra vinteren, ble jakttrykket for respektive revir ikke beregnet.

Denne studien viser at ulvenes årlige uttak utgjør gjennomsnittlig 23 – 29% av all dødelighet hos den lokale elgbestanden, avhengig av beregningsmetode. Jaktuttaket er gjennomsnittlig 2.4 – 3.5 ganger høyere enn predasjonstrykket. Likevel kan predasjonstrykket i noen revir være nesten like stor eller til og med litt større enn jaktuttaket, mens det i et annet revir utgjorde under 10% av all dødelighet. Jaktuttak identifisert som hoveddødelighet i de fleste revir tyder på at elgbestanden hovedsakelig reguleres av jakt og i mindre grad av ulv i de fleste områder som er berørt av ulv. Mens predasjonstrykket og annen dødelighet fordeles over hele året, påvirker jakttrykket elgoverlevelsen intenst over en kort tidsperiode. Våre beregninger viser at sannsynligheten for at en elg blir felt ved jaktstart er gjennomsnittlig over 20 ganger høyere enn at den blir drept av ulv. I løpet av jakttiden reduseres overlevelsen med gjennomsnittlig 18%, mens den reduseres med gjennomsnittlig 6% mellom kalving og jaktstart og ytterligere 4 % etter jakt og fram til neste kalving, eller altså 10% totalt utenfor jakttiden.

4.1.1 Hvilke faktorer påvirker predasjonstrykket?

Studien viser videre at ulvenes predasjonstrykk på elgbestanden ikke har noen sterk sammenheng med tetthet av elg eller hvor ofte en ulveflokk tar elg (predasjonstakt). Derimot er predasjonstrykket sterkt relatert til den kombinerte effekten av revirets størrelse og tettheten av elg, som til sammen bestemmer antallet elg som er tilstede i reviret. Jo lavere elgtetthet og jo mindre reviret er, desto høyere blir predasjonstrykket, og hele 78 – 87% av all variasjon i det beregnede predasjonstrykket mellom revir kan forklares ved hjelp av kombinasjonen av de to faktorene, avhengig av beregningsmetode. I tillegg viser våre analyser at tettheten av ulv per 1000 km² er positivt korrelert med predasjonstrykket. Dette resultatet bør i hovedsak tolkes som en effekt av tettheten av ulverevir, som trolig gjør at ulverevirene blir mindre, og i mindre grad som en effekt av antall ulver per flokk eller revir. Vi fant en svak positiv sammenheng mellom predasjonstrykket og flokkstørrelse ved beregningsmetode M3, mens vi i tidligere studier ikke har funnet noe sammenheng mellom predasjonstakten (hvor ofte elg blir drept per ulveindivid) og flokkstørrelse, verken på sommeren eller på vinteren [11-13].

Kunnskap om ulverevirets geografiske utstrekning samt tetthet av elg i disse revirene er altså viktige parametere for å kunne beregne omfanget av ulvepredasjon i ulike områder, eller i deler av elgforvaltningsenheter som berøres av etablerte ulverevir. Ettersom ulverevir ofte overlapper med flere elgforvaltningsenheter, burde man etterstrebe samarbeid på tvers av forvaltningsgrenser. Dette kan øke presisjonen i beregningene av hvordan det totale predasjonsuttaket skal fordeles mellom enhetene, som igjen underbygger beregningene for et passende jaktuttak for de respektive forvaltningsenhetene.

4.1.2 Annen dødelighet enn jakt og ulvepredasjon

I denne studien brukte vi et standardestimat for all dødelighet i elgbestanden som ikke var forårsaket av jakt eller ulvepredasjon. I denne dødelighetsfaktoren inngår årsaker som trafikk, sult, sykdommer og ulykker. Flere studier har blitt utført på elgers bestandsdynamikk, som viser at i gjennomsnitt vil disse faktorene føre til en årlig dødelighet på 5% av elgbestanden [27, 34, 35]. Samtidig viser studiene også at denne type dødelighet kan variere betydelig mellom ulike elgbestander. En antakelse som vi har gjort i denne studien, er at hoveddelen av ulvens predasjon er additiv til annen dødelighet. Det betyr at elgene som ble tatt av ulv, hadde overlevd om de ikke hadde blitt tatt av ulv. En analyse av ulvens valg av elgindivider om vinteren viser at omtrent 85% av de elgene som blir tatt av ulv, ville ha overlevd om de ikke ble tatt [44]. En motsvarende analyse for ulvens predasjon om sommeren finnes ikke, men troligvis er denne type dødelighet lavere på denne årstiden da mattilgangen er betydelig bedre enn om vinteren. Ved å anta at all dødelighet er additiv, vil dødeligheten overestimeres noe. Vi mener likevel at denne overestimeringen kompenseres ved at vi trolig har underestimert ulvenes uttak av elg, fordi vi i enkelte revir bare kunne følge opp en av de to voksne ulvene, noe som kan være problematisk om sommeren, da de voksne ulvene gjerne tar hver sin runde for å skaffe mat når de har valper. Videre finnes det en risiko for underestimering av predasjonen uavhengig av årstid fordi vi kan ha oversett noen av de ulvedrepte elgene i tilfeller der ulvene bare brukte lite tid på kadaveret og aldri kom tilbake for å utnytte kadaveret senere [14, 15]. Uansett hvordan vi forholder oss til disse antagelser, så kommer dette bare til å ha en marginal effekt på de gjennomførte beregningene av predasjonstrykk i denne studien.

4.1.3 Omfanget av jakttrykket i ulverevir

Det er bemerkelsesverdig at beregningene av både predasjons- og jakttrykket i de ulike ulverevirene viste en forholdsvis god overensstemmelse uavhengig av hvilken av metodene M1 - M3 som ble valgt. Til tross for at parameterne i beregningene ikke grunnet i helt uavhengige datasett, så styrker det likevel at våre resultater peker i samme retning.

I gjennomsnittet var det beregnede jakttrykket 15.1 – 18.8%, avhengig av beregningsmetode, men med stor variasjon mellom ulike ulverevir. Denne beregningen bygger på samme måte som for ulvepredasjon på det estimerte antallet elger i elgbestanden rett etter kalving (1. juni), og der standardestimatet på 5% annen dødelighet ikke har blitt trukket fra. Våre estimater av jakttrykket er derfor noe lavere enn de faktiske verdiene ved tidspunktet for jakt da en stor del av ulvepredasjonen og noe av den andre dødeligheten skjer før jaktstart. For å forenkle sammenligningen mellom ulike faktorerets betydning for dødeligheten hos elg i ulverevir tok vi utgangspunkt i elgbestandens størrelse rett etter kalvingen på sommeren før jaktstart.

Flere studier har vist at jakt er den viktigste regulerende dødelighetsfaktoren som styrer bestandsutviklingen med ett eller flere års tidsforsinkelse hos elg i Skandinavia i områder uten ulv [27, 45-47]. Dette er helt i samsvar med hva som kan forventes i områder uten eller med liten predasjon fra rovdyr. Våre resultater tyder på at dette også gjelder elgbestander som påvirkes av ulvepredasjon, gjennom at jakttrykket i denne studien var sterkt positivt korrelert med tettheten av elg. Det betyr at det finnes en positiv tetthetsavhengighet mellom jakttrykk og tettheten i elgbestanden. Det resulterer i en såkalt feedback-mekanisme, der elgbestander med høyere tettheter utsettes for et proporsjonalt høyere jaktuttak, eller altså et høyere jakttrykk. Det er interessant at vi finner en slik sammenheng også i ulveområder. Det tyder på at elgjakt i ulverevir ikke bare begrenser, men også *regulerer* elgbestanden, gjennom å øke i omfang til nivåer som overstiger den årlige kalveproduksjonen ved høye tettheter og omvendt ved lave tettheter.

4.1.4 Effekter av ulv på jaktuttaket

Tidligere gjennomførte studier på ulvens predasjon i Skandinavia har vist at jaktuttakets omfang i ulike områder er sterkt påvirket av ulv [5, 8]. I områder der ulv etablerer seg, skjer det ofte en betydelig reduksjon i både tildeling og jaktuttak av elg. Resultatet fra denne studien gir derimot ingen støtte for dette mønsteret, da det beregnede jakttrykket ikke viste noe sammenheng med hverken antall elger i ulvarevir eller det beregnede predasjonstrykket fra ulv. Våre resultater tyder dermed på at den kombinerte effekten av ulvepredasjon og jakt ikke kompenserer for hverandre. Flere faktorer bidrar troligvis til fraværet av en forventet negativ sammenheng mellom beregnet predasjonstrykk og jakttrykk, slik som geografiske ulikheter i elgbestandens produksjonsevne, elgtrekk mellom sommer- og vinterområder, tilstedeværelse av bjørn som en annen viktig predator på elg i noen ulvarevir, og observasjonsfeil i estimatene av de inngående parameterne for å beregne jaktuttaket og predasjonstakten. Framfor alt kan det faktum at vi i denne studien relaterte det beregnede predasjonstrykket i løpet av ett år (juni – mai) til jaktuttaket på høsten samme år (oktober – desember) innebære at effekten av årets ulvepredasjon ikke ble tatt hensyn til under jaktutøvelse eller kvotesetting. Dette støttes av resultatene fra en parallell studie av ulvenes påvirkning på jaktuttaket, der vi fant at den reelle effekten av ulvepredasjon kommer til uttrykk med en tidsforsinkelse på flere år [8]. Dessuten kommer våre data fra individuelle studier fra en tidsperiode på 19 år (1999 – 2017). I løpet av denne tiden har det skjedd store endringer i bestandsstørrelsen hos elg lokalt og regionalt. Der er derfor sannsynlig at forvaltningsmålene for elgbestandene har variert i tid og rom og dermed bidratt til at responsen i jaktuttaket på etablering av ulv også varierer mellom ulvarevir. Den geografiske variasjonen i de ovennevnte faktorene understreker vanskeligheten med å identifisere tydelige årsakssammenhenger mellom predasjonstrykk, jakttrykk og bestandsutvikling mellom geografisk atskilte elgbestander.

4.1.5 Ulvens og bjørnens påvirkning på elg i Skandinavia og Alaska

Det finnes en omfattende gjennomgang av totalt 74 studier på effekten av bjørnens og ulvens predasjon i Alaska [16]. Av disse studiene fokuserte ti studier på å undersøke predasjonens betydning for dødeligheten hos elg i områder med både elg, ulv og bjørn. For ni av de ti studiene var predasjon (i hovedsak på kalv) den viktigste dødsårsaken som påvirket bestandsdynamikken i elgbestanden, sammenlignet med annen type dødelighet som jakt, utmagring, sykdom og værrelatert dødelighet. I den tiende studien var predasjon og tetthetsavhengige faktorer like viktige begrensende faktorer for elgbestanden [2].

I fire av studiene i Alaska analyserte forskerne omfanget av den totale årlige dødeligheten i elgbestanden. For tre av studiene på elg som hadde relativt lav tetthet og der predasjon fra bjørn dominerte, utgjorde den sammenlagte årlige dødeligheten fra ulv og bjørn 31 – 41% av elgens sommerbestand etter kalving (tilsvarende vår E_{start}). Forskerne tolket det slik at predasjonstrykket var tilstrekkelig stort for å hindre en positiv tilvekst i disse elgbestandene. I den fjerde elgbestanden utgjorde den predasjonsrelaterte dødeligheten 19% av sommerbestanden og elgbestanden viste en positiv tilvekst. I de fire studiene som estimerte den årlige dødeligheten til elg, tok bjørn (brun- og svartbjørn) 9 – 27% av elgene, mens ulven stod for 8 – 15% av den årlige dødeligheten, og jakt for ytterligere 2 – 6%. Videre ble det funnet at hoveddelen av predasjonen fra ulv og bjørn var additiv, som betyr at disse elgene ville ha overlevd hvis de ikke hadde blitt tatt av rovdyr. I områder der ulv var elgens hovedrovdyr førte en omfattende regulering av ulvebestanden ofte til en rask økning av elgbestanden [2]. I alle fire studiene utgjorde årskalver 75 – 80% av alle drepte elger, som stemmer godt overens med den årlige predasjonen fra ulv i Skandinavia [11-13, 15].

Til sammenligning med disse studiene kan vi konstatere at det sammenlagte predasjonstrykket fra ulv og jakt i Skandinavia utgjorde gjennomsnittlig 23 – 26% av elgens sommerbestand (E_{start}). Utenom påvirkning gjennom jakt og ulvepredasjon har noen av de undersøkte ulverevirene også blitt påvirket av bjørnepredasjon (Kukumäki, Tandsjön, Tensskog, Fulufjället). I noen av disse revirene kan bjørnepredasjon etter vår oppfatning være like stor eller til og med større, regnet i antall drepte elger, og da hovedsakelig kalver [17, 18, 48]. Det betyr at den totale dødeligheten fra jakt og predasjon (ulv + bjørn) i disse revir er noe eller betydelig høyere enn våre beregninger i Tabell 2. Dette støttes av at det beregnede predasjonstrykket fra ulv og jakt i disse fire revirene er noe lavere (20 – 21%) sammenlignet med de øvrige revirene (23 – 27%). Ut ifra antakelsen at predasjonstrykket fra bjørn i disse revirene skulle være like stort som det for ulv, skulle det totale predasjonstrykket fra ulv, bjørn og jakt ligge på 27 – 30% i disse fire revir.

Resultatene fra disse studiene tyder på at elgbestandene i Alaska skulle tåle et større uttak fra bjørn, ulv og jakt, sammenlignet med uttaket fra predasjon og jakt i Skandinavia, til tross for at den skandinaviske elgpopulasjonen har blitt ansett som en av verdens mest produktive [49, 50]. Til tross for at en del av forklaringen for denne forskjellen kan bero på feilberegninger av elgtetthet og predasjonstrykk i ett eller flere av disse studieområdene, så finnes det to viktige forskjeller mellom de to systemene, som med stor sannsynlighet forklarer variasjonen i predasjonstrykket. Den første er at de ulike predatorbestandene bare i mindre grad er begrenset av mennesker gjennom jakt i Alaska, sammenlignet med Skandinavia der flere av våre beregninger av ulvepredasjonen kommer fra en voksende ulvebestand med relativt lav tetthet og store revir (ift Alaska) og en bjørnebestand som i den sørlige delen av bjørnens utbredelsesområde, der den delvis overlapper med ulv, er begrenset av jakt.

Den viktigste forskjellen mellom de to systemene er at jakttrykket på elg skiller seg markant (15.1 – 18.8% i Skandinavia mot 2 – 6% i Alaska), samt at en betydelig del av den årlige dødeligheten fra jakt i Skandinavia omfatter en betydelig større andel voksne elger (40 – 60% av dyr $\geq 1,5$ år) og at dette jaktuttaket i sin tur består av omtrent 40 – 50% hunndyr [8, 51]. Andelen voksne elgkyr som årlig dør i bestanden som følge av noen form for predasjon har veldig stor påvirkning på elgbestandens årlige produksjon og dermed på den reelle effekten av varierende årlig dødelighet [7, 52]. Gitt at også den menneskelige jakten rettes mot årskalver, okser og ikke-reproduserende kyr, skulle elgbestandene i Skandinavia kunne tåle en årlig dødelighet på $> 40\%$ uten å resultere i en negativ tilvekst [6, 7].

4.2 Ulvens påvirkning på elg varierer innenfor revir

4.2.1 Områdebruk og predasjonsmønster

For å maksimere jaktsuksessen på byttedyr forventer vi at rovdyr tilpasser bruken av sine revir slik at de foretrekker å ferdes i områder med høyere tettheter av byttedyr. På denne måten øker sjansen for å oppdage byttedyr og dermed øker også predasjonstakten på disse [53]. Alternativt kan rovdyret velge å bruke mer tid i områder der byttedyrene er ekstra sårbare, noe som ikke behøver å være koblet til geografisk variasjon i byttedyrtetthet [23].

Selv om ulven er en revirhevdende art som aktivt forsvaret sitt revir mot inntrengende artsfrender, bruker den ikke alle deler av ulvereviret like mye. Generelt gjelder det at ulver bruker visse områder i reviret i større utstrekning, selv om hele reviret forsvares aktivt gjennom patruljering av yttergrensene med revirmarkeringer [21, 54].

Flere faktorer bidrar til hvorfor ulver bruker visse områder mer enn andre. For eksempel kan byttedyrenes geografiske fordeling være av en viss betydning [21, 23, 29], som i sin tur kan være styrt av miljømessige faktorer, slik som tilgang til mat og andre habitatfaktorer. Om vinteren kan varierende snødybde være av betydning, da høyereliggende deler av reviret ofte er assosiert med større

snødybde, som da øker kostnaden for forflytning hos byttedyrene og kan begrense tilgang til mat. Elgen svarer ofte på denne miljøpåvirkningen ved å trekke til lavere strøk hvis snødybden i dalgangene er mindre [40, 55]. Men også landskapsstrukturer, menneskelig aktivitet og infrastruktur kan påvirke ulvenes områdebruk [32, 33, 56, 57].

En annen grunn til ulik geografisk områdebruk i ulike deler av reviret er at det skjer yngling på våren, som resulterer i at ulvene bruker mer tid i de delene av reviret der hiet er [29, 58-60]. Våre resultat viser at i sommerperioden kommer de voksne ulvene hele tiden tilbake til hiet eller rendezvousplassen (oppholdsplass for valpene sommerstid) med mat til valpene. Dermed konsentreres tidsbruken til voksne, reproduserende ulver om sommeren til de delene av reviret der valpene befinner seg. Resultatene fra våre analyser viser at til og med ikke-reproduserende ulver bruker reviret sitt ujevnt om sommeren, dog ikke i like stor grad som reproduserende ulver. Om vinteren finner vi også en ujevn bruk av reviret, uavhengig av om ulvene har valper, og til tross for at valpene nå kan følge etter de voksne på deres vandringer gjennom reviret.

En av våre problemstillinger var å undersøke om den ujevne områdebruken i reviret som ble registrert med GPS-posisjoner også gjelder for de ulvetatte elgene som ble funnet i predasjonsstudiene sommers- og vinterstid. Resultatene viste at fordelingen av de ulvedrepte elgene stort sett fulgte det samme geografiske mønsteret som ulvenes ujevne fordeling av tid i reviret. Områder hvor ulvene brukte proporsjonalt mer tid, inneholdt også en større andel av de ulvedrepte elgene som ble funnet i løpet av studieperiodene. Derimot var det ikke et like godt samsvar mellom den konsentrerte områdebruken til ynglende ulver om sommeren og fordelingen av deres ulvedrepte elger. Dette bunner i at selv reproduserende ulver jakter over stort sett hele reviret på sommeren, men at de etter å ha drept en elg og spist opp deler av den, returnerer til hiet eller rendezvousplassen for å forsyne valpene med mat. På denne måten tilbringer de voksne ulvene om sommeren relativt lite tid ved kadavrene og mye tid der valpene er.

En sammenfatning av resultatene fra denne studien viser at 1) ulvene fordeler tiden sin ujevnt mellom de ulike delene av reviret, 2) fordelingen blir spesielt ujevn på sommeren i revir der ulvene har ynglet, 3) også fordelingen av ulvedrepte elger er ujevn, og følger fordelingen av ulvenes tid, men at 4) den ujevne fordelingen av ulvedrepte elger, i motsetning til ulvenes tidsbruk, ikke kan forklares med hvorvidt ulvene har ynglet, eller av årstid.

4.2.2 Påvirkning på elgbestanden - avskyting

Gitt at den geografiske variasjonen i ulvenes predasjon på elg kun styres av motsvarende variasjon i elgtetthet, så burde vi forvente at ulvenes predasjon vil ha en utjevnende effekt på variasjonen i elgtetthet mellom ulike områder. Alternativt, om ulvenes predasjon ikke kompenseres for den geografiske variasjonen i byttedyrtettheten eller til og med forsterker denne, så bør vi forvente en negativ sammenheng mellom jaktuttaket av elg i ulike jaktenheter og ulvenes tid/predasjon i de samme delene av reviret.

I neste steg testet vi derfor om den observerte ujevne fordelingen av tid og drepte elger i ulvereviret kunne kobles til motsvarende geografisk variasjon i antall skutte elger per arealenhet og til antall observerte elger per manntime (sett elg per jegertime) mellom ulike jaktenheter i respektive ulverevir.

Resultatet viste at antallet felte elger per jaktareal minsket både med økt bruk av ulvenes tid i denne delen av reviret og med fordelingen av ulvedrepte elger, beregnet fra sammenhengen mellom ulvers arealbruk og fordelingen av ulvedrepte elger i forrige delkapittel. I gjennomsnitt var jaktuttaket 24% lavere i områder som ble mye brukt av ulv, sammenlignet med områder der ulvene tilbragte liten tid.

Fordi ulvene konsentrerer sin predasjon på elgkalver om sommeren, burde vi også forvente en sterkere negativ sammenheng mellom antall eller andel felte kalver og ulvenes fordeling av tid i reviret sommerstid (før jakten), sammenlignet med ulvenes fordeling av tid hele foregående år. Vi fant klar støtte for dette, da andelen felte kalver av jaktuttaket var hele 41% lavere i områder med den høyeste sommeraktiviteten, sammenlignet med områder med lav sommeraktivitet, mens forskjellen mellom høy- og lavaktivitetsområder beregnet for hele året var på 33%. Hypotesen ble også styrket av at jaktuttaket av kalv per arealenhet var lavere for jaktområdene der ulvene hadde tatt en høyere andel av de ulvedrepte elgene, men i motsetning til den forrige analysen var det negative forholdet mellom antall felte kalver per areal og fordelingen av ulvedrepte elger like sterkt for sommeren og hele året.

Alt i alt viser disse resultatene med tydelighet at ulvenes predasjon på elg skaper en variasjon i jaktuttaket innenfor reviret som til en viss grad kan forklares av ulvenes tidsbruk i ulike deler av reviret.

4.2.3 Påvirkning på elgbestanden – sett elg

Generelt kan man si at jaktuttakets omfang og sammensetning er et kombinert resultat av både elgbestandens status, forvaltningsmål, og av jegerens valg av jaktstrategi for respektive jaktområde. Vi har i denne studien ikke hatt mulighet til å ta hensyn til forvaltningsmål for de ulike jaktenhetene innenfor ulverevir. Derimot har vi gjennomført en motsvarende analyse av antall og type sett elg i første elgjaktuke for mange revir i Sverige (älgobs). Målet med dette var å bedre forstå den funksjonelle (numeriske) sammenhengen mellom den geografiske variasjonen i ulvepredasjonen og elgbestandens tetthet og sammensetning. Vi ville på denne måten i mindre grad ta hensyn til eventuelle forskjeller i bevisste jaktstrategier som påvirker størrelsen og sammensetningen til jaktuttaket, men som ikke nødvendigvis følger elgenes bestandsdynamikk. Vi ville heller undersøke betydningen av den faktiske geografiske variasjonen i elgbestandens størrelse og sammensetning.

Motsatt av hva vi hadde forventet viste resultatene at det generelt ikke fantes noe statistisk sikker sammenheng mellom sett elg per manntime og ulvenes geografiske fordeling av tid eller ulvedrepte elger. For noen kombinasjoner av sett elg variabler var det en svak eller tydelig sammenheng med ulvenes områdebruk. Men i alle disse tilfellene ble det sett *flere elger* i områder der ulvene brukte mye tid eller tok flere av de ulvedrepte elgene.

Siden våre data på avskyting og sett elg fra enkelte jaktområder i ulverevir skiller seg ved at sett elg datasettet var kun fra 45 jaktenheter, mens jaktuttaket var fra 176, kan vi ikke helt utelukke at analyseresultatene helt eller delvis kan forklares av variasjonen i utvalgsstørrelsen mellom de to variablene. Tolkningen av sett elg-analysene må derfor gjøres med varsomhet. En annen mulig forklaring kan være at jegerne har noe eller god kunnskap om den ujevne fordelingen av ulvenes områdebruk innenfor ulvereviret og dermed bevisst velger å redusere uttaket av elg i områder med høy ulveaktivitet. Målet med en slik strategi skulle da være å minske risikoen for at den kombinerte effekten av ulvepredasjon og jakt skulle føre til en reduksjon i tettheten av den lokale elgbestanden, som på sikt skulle kunne minske muligheten for jakt.

En alternativ forklaring kan være at man i områder med høy ulveaktivitet innenfor et ulverevir blir mer selektiv i jakten, ved å minske uttaket av elgkyr, mens kalver og okser skytes i mer normalt omfang, noe som styrkes av tidligere gjennomførte studier [5]. En mer selektiv jakt vil føre til at elgkyr skytes i mindre omfang og at disse derfor vil passere flere jegere og derfor observeres oftere. Hvis denne forklaringen er korrekt, burde dette resultere i en lavere andel kalver per ku i bestanden som burde gjenspeiles i sett elg. Våre resultat styrker derimot ikke denne forklaringen, da vi ikke fant noen signifikant sammenheng mellom ulvenes arealbruk og andel kalv sett per ku for de aktuelle

jaktområdene. Dette tyder på en kompleks sammenheng mellom jaktuttaket og sett elg på den geografiske skalaen av et ulverevir.

4.3 Sluttord

De to delstudiene av hvordan ulvens predasjon og jaktuttak varierer mellom og innenfor ulverevir har gitt viktig informasjon om hvilke faktorer som er av betydning for best å kunne estimere det lokale predasjonstrykket fra ulv i Skandinavia. Kunnskap om ulvenes revirstørrelse, revirets geografiske utstrekning i forhold til jaktenheter, antall elger i ulvereviret og ulvenes reproduksjon og områdebruk innenfor reviret er spesielt verdifull når kvoter skal fastsettes regionalt og fordeles mellom jaktenheter. Studiene har også bidratt med å gi et generelt bilde av ulvepredasjonens betydning som begrensende kontra jaktens betydning som regulerende faktor for den lokale elgforvaltningen.

En sterkt begrensende faktor i arbeidet med denne rapporten har imidlertid vært å få tak i og kunne skille ut historiske data for jaktuttaket fra de områdene hvor vi har detaljerte studier av ulvenes predasjon. For å øke presisjonen og forenkle framtidige analyser av historiske data av blant annet jaktstatistikk bør det vedtas en administrativ prosess som sikrer tilgjengeliggjøring og sammenligning i tid og rom gjennom årevis digitalisering av jaktenheter samt kobling til jaktstatistikk.

5. Referanser

1. Gasaway WC, Boertje RD, Grangaard DV, Kelleyhouse DG, Stephenson RO, Larsen DG: **The role of predation in limiting moose at low densities in Alaska and Yukon and implications for conservation.** *Wildlife Monographs* 1992, **120**:1-59.
2. Boertje RD, Keech MA, Young DD, Kellie KA, Seaton CT: **Managing for elevated yield of moose in interior Alaska.** *The Journal of Wildlife Management* 2009, **73**(3):314-327.
3. Hamlin KL, Garrott RA, White PJ, Cunningham JA: **Contrasting wolf-ungulate interactions in the greater Yellowstone ecosystem.** In: *The ecology of large mammals in central Yellowstone: sixteen years of integrated field studies.* Edited by Garrott RA, White PJ, Watson FGR: Academic Press; 2009: 541–577.
4. Ballard WB, Lutz D, Keegan TW, Carpenter LH, deVos JC, Jr.: **Deer-Predator Relationships: A Review of Recent North American Studies with Emphasis on Mule and Black-Tailed Deer.** *Wildlife Society Bulletin* 2001, **29**(1):99-115.
5. Wikenros C, Sand H, Bergström R, Liberg O, Chapron G: **Response of Moose Hunters to Predation following Wolf Return in Sweden.** *PloS one* 2015, **10**(4).
6. Nilsen EB, Pettersen T, Gundersen H, Milner JM, Mysterud A, Solberg EJ, Andreassen HP, Stenseth NC: **Moose harvesting strategies in the presence of wolves.** *Journal of Applied Ecology* 2005, **42**(2):389-399.
7. Jonzén N, Sand H, Wabakken P, Swenson JE, Kindberg J, Liberg O, Chapron G: **Sharing the bounty—Adjusting harvest to predator return in the Scandinavian human–wolf–bear–moose system.** *Ecological Modelling* 2013, **265**(0):140-148.
8. Wikenros C, Zimmermann B, Sand H, Månsson J, Maartmann E, Eriksen A, Wabakken P: **Tildelt, sett og felt elg i forhold til ulveforekomst i Norge og Sverige. Utredning om ulv og elg del 1.** Høgskolen i Innlandet *Skriftserien nr 22 - 2019* 2019.
9. Zimmermann B: **Predatory behaviour of wolves in Scandinavia.** Koppang: Hedmark University College; 2014.
10. 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.
11. 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.
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. 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.

15. 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.
16. Boertje RD, Keech MA, Paragi TF: **Science and values influencing predator control for Alaska moose management.** *The Journal of Wildlife Management* 2010, **74**(5):917-928.
17. Sand H, Jonzén N, Andrén H, Månsson J, Swenson JE, Kindberg J: **Strategier för beskattning av älg, med och utan rovdjur.** SLU Dnr SLU uaFe201115-711 2011:29.
18. Swenson JE, Dahle B, Busk H, Opseth O, Johansen T, Söderberg A, Wallin K, Cederlund G: **Predation on moose calves by European brown bears.** *Journal of Wildlife Management* 2007, **71**(6):1993-1997.
19. Hedlund AE: **Wolf movement patterns and the distribution of moose kills: implications for human harvest?** *Master thesis.* Grimsö: Swedish University of Agricultural Sciences; 2011.
20. Mattisson J, Sand H, Wabakken P, Gervasi V, Liberg O, Linnell JD, 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**(813-825):1-13.
21. Gervasi V, Sand H, Zimmermann B, Mattisson J, Wabakken P, Linnell JDC: **Decomposing risk: landscape structure and wolf behavior generate different predation patterns in two sympatric ungulates.** *Ecological Applications* 2013, **23**:1722-1734.
22. Wam HK, Hjeljord O: **Wolf predation on moose - a case study using hunter observations.** *Alces* 2003, **39**:263-272.
23. Bergman EJ, Garrott RA, Creel S, Borkowski JJ, Jaffe R, Watson EGR: **Assessment of prey vulnerability through analysis of wolf movements and kill sites.** *Ecological Applications* 2006, **16**(1):273-284.
24. Arnemo JM, Evans A: **Biomedical protocols for free-ranging brown bears, wolves, wolverines and lynx.** Inland Norway University of Applied Sciences 2017:1-16.
25. Dettki H, Ericsson G, Giles T, Norrskén-Ericsson M: **Wireless remote animal monitoring (WRAM) - A new international database e-infrastructure for telemetry sensor data from fish and wildlife.** In: *Convention for telemetry, test instrumentation and telecontrol.* Edited by Telemetry TESO, vol. Proceedings ETC 2012. Norderstedt, Germany; 2013.
26. Wabakken P, Svensson L, Maartmann E, Åkesson M, Flagstad Ø: **Bestandsovervåking av ulv vinteren 2015-2016.** *Bestandsstatus for store rovdyr i Skandinavia* 2016, **1-2016**.
27. Rönnegård L, Sand H, Andrén H, Månsson J, Pehrson Å: **Evaluation of four methods used to estimate population density of moose *Alces alces*.** *Wildlife Biology* 2008, **14**(3):358-371.
28. Månsson J, Andrén H, Sand H: **Can pellet counts be used to accurately describe winter habitat selection by moose *Alces alces*?** *European Journal of Wildlife Research* 2011, **57**(5):1017-1023.
29. 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.** Høgskolen i Innlandet *Skriftserien* 2018, **13-2018**.
30. Cederlund G, Bergqvist J, Kjellander P, Gill R, Gaillard J, Boisaubert B, Ballon P, Duncan P: **Managing roe deer and their impact on the environment: maximising the net benefits to society.** In: *The European roe deer: the biology of success* Scandinavian University Press, Oslo. Edited by Andersen R, Duncan P, Linnell JDC. Oslo: Scandinavian University Press; 1998: 337-372.

31. Sanz Pérez A, Ordiz A, Sand H, Swenson JE, Wabakken P, Wikenros C, Zimmermann B, Åkesson M, Milleret C: **No place like home? Wolf natal habitat-biased dispersal as a function of dispersal distance, sex, and definition of habitat availability.** *Royal Society Open Science* 2018, **5**.
32. Ordiz A, Milleret C, Kindberg J, Månsson 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):1-14.
33. Milleret C, Ordiz A, Chapron G, Andreassen HP, Kindberg J, Månsson J, Tallian A, Wabakken P, Wikenros C, Zimmermann B *et al*: **Habitat segregation between brown bears and gray wolves in a human-dominated landscape.** *Ecology and Evolution* 2018, **8**(23):11450-11466.
34. Broman E, Wallin K, Steén M, Cederlund G: **‘Mass’ deaths of moose *Alces alces* in southern Sweden: population level characterisation.** *Wildlife Biology* 2002, **8**(3):219- 228.
35. Ericsson G, Wallin K: **Age-specific moose (*Alces alces*) mortality in a predator-free environment: Evidence for senescence in females.** *Ecoscience* 2001, **8**(2):157-163.
36. R Core Team: **R: A language and environment for statistical computing.** In., 3.5.1 edn. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2018.
37. Spiess A-N, Neumeyer N: **An evaluation of R2 as an inadequate measure for nonlinear models in pharmacological and biochemical research: a Monte Carlo approach.** *BMC Pharmacology* 2010, **10**(1):6.
38. Cederlund GN, Sand HK, Pehrson Å: **Body mass dynamics of moose calves in relation to winter severity.** *The Journal of wildlife management* 1991:675-681.
39. Tallian A, Ordiz A, Metz MC, Milleret C, Wikenros C, Smith DW, Stahler DR, Kindberg J, MacNulty DR, Wabakken P: **Competition between apex predators? Brown bears decrease wolf kill rate on two continents.** *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 2017, **284**(1848):20162368.
40. 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.** Høgskolen i Innlandet Skriftserien 2018, **12-2018**.
41. Worton BJ: **Kernel methods for estimating the utilization distribution in home range studies.** *Ecology* 1989, **70**(1):164-168.
42. Calenge C: **The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals.** *Ecological Modelling* 2006, **197**:516-519.
43. Zimmermann B, Sand H, Wabakken P, Wikenros C, Eriksen A, Strømseth TH, Holen FG, Maartmann E, Ahlqvist P, Arnemo J *et al*: **Ulven som rovdyr på klauvvilt i Skandinavia.** In: *Ikkje berre ulv og bly – glimt frå forskinga på Evenstad*. Edited by Storaas T, Langdal K: Opplandske Bokforlag; 2014: 221-245.
44. Sand H, Wikenros C, Ahlqvist P, Strømseth TH, Wabakken P: **Comparing body condition of moose (*Alces alces*) selected by wolves (*Canis lupus*) and human hunters: consequences for the extent of compensatory mortality.** *Canadian Journal of Zoology* 2012, **90**(3):403-412.
45. Solberg EJ, Rolandsen CM, Heim M, Grøtan V, Garel M, Sæther B-E, Nilsen EB, Austrheim G, Herfindal I: **Elgen i Norge sett med jegerøyne: en analyse av jaktmaterialet fra**

overvåkningsprogrammet for elg og det samlede sett elg-materialet for perioden 1966-2004. Norsk institutt for naturforskning *NINA Rapport* 2006, **125**:1-197.

46. Solberg EJ, Saether B-E, Strand O, Loison A: **Dynamics of a harvested moose population in a variable environment.** *Journal of Animal Ecology* 1999, **68**:186- 204.
47. Ueno M, Solberg EJ, Iijima H, Rolandsen CM, Gangsei LE: **Performance of hunting statistics as spatiotemporal density indices of moose (*Alces alces*) in Norway.** *Ecosphere* 2014, **5**(2):art13.
48. Rauset GR, Kindberg J, Swenson JE: **Modeling female brown bear kill rates on moose calves using global positioning satellite data.** *The Journal of Wildlife Management* 2012, **76**(8):1597-1606.
49. Lavsund S, Nygrén T, Solberg EJ: **Status of moose populations and challenges to moose management in Fennoscandia.** *Alces* 2003, **39**:109-130.
50. Cederlund G, Markgren G: **The development of the Swedish moose population 1970 – 1983.** *Swe Wildlife Res Suppl* 1989, **1**:55-62.
51. Nilsen EB, Solberg EJ: **Patterns of hunting mortality in Norwegian moose (*Alces alces*) populations.** *European Journal of Wildlife Research* 2006, **52**(3):152-163.
52. Gervasi V, Nilsen EB, Sand H, Panzacchi M, Rauset GR, Pedersen HC, Kindberg J, Wabakken P, Zimmermann B, Odden J: **Predicting the potential demographic impact of predators on their prey: a comparative analysis of two carnivore–ungulate systems in Scandinavia.** *Journal of Animal Ecology* 2012, **81**(2):443-454.
53. Taylor RJ: **Predation.** London: Chapman and Hall; 1984.
54. Mech LD, Boitani L: **Wolves: Behaviour, ecology, and conservation.** Chicago: The University of Chicago Press 60637; 2003.
55. Allen AM, Månsson J, Sand H, Malmsten J, Ericsson G, Singh NJ: **Scaling up movements: from individual space use to population patterns.** *Ecosphere* 2016, **7**(10).
56. Gorini L, Linnell JDC, May R, Panzacchi M, Boitani L, Odden M, Nilsen EB: **Habitat heterogeneity and mammalian predator–prey interactions.** *Mammal Review* 2012, **42**(1):55-77.
57. Carricondo-Sanchez D, Zimmermann B, Wabakken P, Eriksen A, Maartmann E, Sanz-Perez A, Sand H, Wikenros C: **Individuell atferd hos ulv overfor menneskelig infrastruktur i Skandinavia. Utredning om ulv og bosetting del 1.** Høgskolen i Innlandet *Skriftserien* 2018, **8-2018**.
58. Jędrzejewski W, Schmidt K, Theuerkauf J, Jędrzejewska B, Okarma H: **Daily movements and territory use by radiocollared wolves (*Canis lupus*) in Białowieża Primeval Forest in Poland.** *Canadian Journal of Zoology* 2001, **79**:1993- 2004.
59. Alfredéén A-C: **Denning behaviour and movement pattern during summer of wolves *Canis lupus* on the Scandinavian Peninsula.** SLU; 2006.
60. Demma DJ, Mech LD: **Wolf use of summer territory in northeastern Minnesota.** *The Journal of Wildlife Management* 2009, **73**(3):380-384.

6. Appendiks

Appendiks 1: AIC-tabell for lineære og ikke-lineære modeller brukt for å finne sammenhenger mellom predasjonstrykket på elg i ulvrevir og ulike forklaringsvariabler. Modell-strukturen er gitt i Tabell 1. – AIC table for linear and non-linear models used to find relationships between wolf predation rate of moose in wolf territories and the explanatory variables territory size, pack size, wolf density, moose abundance, moose density, moose-wolf ratio, pack kill rate and per capita kill rate. The model structure is explained in Table 1.

Forklarings- variabel X	Mod	Metode 1				Metode 2				Metode 3			
		R ²	P	AICc	ΔAICc	R ²	P	AICc	ΔAICc	R ²	P	AICc	ΔAICc
Revir- størrelse	null			-40.5	14.6			-66.8	7.0			-98.8	5.2
	lin	0.93	0.000	-52.0	3.1	0.65	0.000	-73.8	0.0	0.50	0.000	-103.9	0.0
	log	0.95	0.000	-55.1	0.0	0.60	0.000	-71.6	2.2	0.46	0.001	-102.2	1.7
	eks	0.95	0.000	-54.8	0.3	0.62	0.000	-72.5	1.4	0.48	0.001	-103.0	0.9
	opp	0.91	0.000	-49.4	5.7	0.55	0.001	-69.7	4.2	0.43	0.001	-101.2	2.8
Flokk- størrelse	null			-40.5	0.0			-66.8	0.0			-98.8	0.1
	lin	0.05	0.549	-28.2	12.3	0.27	0.041	-61.8	5.1	0.36	0.004	-98.9	0.0
	log	0.07	0.505	-28.3	12.2	0.22	0.070	-60.7	6.1	0.35	0.005	-98.4	0.5
	eks	0.05	0.559	-28.1	12.3	0.28	0.036	-62.1	4.8	0.36	0.004	-98.7	0.3
	opp	0.06	0.514	-28.2	12.2	0.24	0.055	-61.2	5.7	0.36	0.004	-98.7	0.2
Ulve- tetthet	null			-40.5	0.0			-66.8	4.1			-98.8	10.2
	lin	0.64	0.010	-36.7	3.7	0.43	0.006	-65.9	5.0	0.51	0.000	-104.4	4.5
	log	0.60	0.014	-36.0	4.4	0.58	0.001	-70.9	0.0	0.61	0.000	-108.9	0.0
	eks	0.62	0.012	-36.4	4.1	0.37	0.013	-64.2	6.7	0.46	0.001	-102.2	6.7
	opp	0.63	0.010	-36.7	3.8	0.55	0.001	-69.6	1.3	0.60	0.000	-108.5	0.4
Antall elg	null			-40.5	5.6			-66.8	19.5			-98.8	22.9
	lin	0.73	0.003	-39.5	6.5	0.74	0.000	-78.3	8.0	0.73	0.000	-117	4.56
	log	0.83	0.001	-43.4	2.7	0.83	0.000	-84.8	1.5	0.78	0.000	-122	0.11
	eks	0.81	0.001	-42.5	3.6	0.84	0.000	-86.4	0.0	0.78	0.000	-122	0
	opp	0.87	0.000	-46.1	0.0	0.76	0.000	-79.5	6.8	0.73	0.000	-117	4.6
Elgtetthet	null			-40.5	0.0			-66.8	0.0			-98.8	0.0
	lin	0.12	0.359	-28.8	11.6	0.34	0.017	-63.5	3.3	0.16	0.070	-93.1	5.7
	log	0.12	0.372	-28.8	11.7	0.37	0.012	-64.2	2.6	0.18	0.057	-93.5	5.3
	eks	0.13	0.349	-28.9	11.6	0.29	0.033	-62.2	4.6	0.14	0.089	-92.7	6.1
	opp	0.12	0.358	-28.8	11.6	0.32	0.023	-62.9	3.9	0.16	0.072	-93.1	5.7
Antall elg per ulv	null			-40.5	0.0			-66.8	11.5			-98.8	25.3
	lin	0.51	0.030	-34.2	6.3	0.56	0.001	-70.0	8.4	0.65	0.000	-111.6	12.5
	log	0.67	0.007	-37.5	2.9	0.72	0.000	-77.4	1.0	0.81	0.000	-124.1	0.0
	eks	0.64	0.009	-36.9	3.6	0.74	0.000	-78.3	0.0	0.77	0.000	-120.6	3.5
	opp	0.67	0.007	-37.6	2.9	0.65	0.000	-73.8	4.5	0.76	0.000	-119.6	4.5
Predasjons- takt per flokk	null			-40.5	0.0			-66.8	0.0			-98.8	0.0
	lin	0.13	0.347	-28.9	11.6	0.13	0.169	-59.1	7.8	0.26	0.019	-95.6	3.2
	log	0.10	0.418	-28.6	11.9	0.12	0.189	-58.9	8.0	0.23	0.026	-95.0	3.8
	eks	0.11	0.395	-28.7	11.8	0.12	0.186	-58.9	7.9	0.24	0.023	-95.2	3.6
	opp	0.08	0.465	-28.4	12.1	0.12	0.198	-58.8	8.0	0.22	0.031	-94.6	4.2
Predasjons- takt per ulv	null			-40.5	0.0			-66.8	0.0			-98.8	8.3
	lin	0.21	0.217	-29.8	10.7	0.25	0.047	-61.5	5.3	0.57	0.000	-106.9	0.2
	log	0.18	0.254	-29.4	11.0	0.31	0.025	-62.8	4.0	0.57	0.000	-107.0	0.1
	eks	0.19	0.236	-29.6	10.9	0.28	0.035	-62.1	4.7	0.57	0.000	-107.1	0.0
	opp	0.17	0.272	-29.3	11.1	0.31	0.025	-62.8	4.0	0.54	0.000	-105.8	1.4

Appendiks 2: AIC-tabell for lineære og ikke-lineære modeller brukt for å finne sammenhenger mellom predasjonstrykket på elg i ulverevir og ulike forklaringsvariabler. Modell-strukturen er gitt i Tabell 1. – AIC table for linear and non-linear models used to find relations between hunter harvest rate of moose in wolf territories and the explanatory moose abundance, moose density and wolf predation rate. The model structure is explained in Table 1.

Forklarings- variabel X	Mod	Metode 1				Metode 2				Metode 3			
		R ²	P	AICc	ΔAICc	R ²	P	AICc	ΔAICc	R ²	P	AICc	ΔAICc
Antall elg	null			-22.4	0.0			-47.6	0.0			-58.6	0.0
	lin	0.03	0.662	-9.8	12.5	0.00	0.913	-37.7	10.0	0.00	0.895	-49.2	9.39
	log	0.01	0.786	-9.7	12.7	0.01	0.712	-37.8	9.8	0.01	0.625	-49.4	9.14
	eks	0.03	0.650	-9.9	12.5	0.00	0.907	-37.7	10.0	0.00	0.884	-49.2	9.39
	opp	0.01	0.774	-9.7	12.7	0.01	0.706	-37.8	9.8	0.01	0.611	9.39	9.12
Elgtetthet	null			-22.4	5.4			-47.6	19.2			-58.6	37.3
	lin	0.85	0.000	-26.5	1.3	0.84	0.000	-66.9	0.0	0.89	0.000	-95.9	0.0
	log	0.87	0.000	-27.8	0.0	0.83	0.000	-66.1	0.8	0.89	0.000	-95.3	0.5
	eks	0.77	0.002	-23.0	4.8	0.82	0.000	-65.5	1.4	0.86	0.000	-90.2	5.6
	opp	Konvergerer ikke				Konvergerer ikke				Konvergerer ikke			
Predasjonstrykk	null			-22.4	0.0			-47.6	0.0			-58.6	0.0
	lin	0.00	0.962	-9.6	12.8	0.05	0.384	-38.5	9.1	0.01	0.664	-49.4	9.2
	log	0.00	0.867	-9.6	12.8	0.04	0.473	-38.3	9.4	0.00	0.816	-49.2	9.4
	eks	0.00	0.962	-9.6	12.8	0.06	0.377	-38.6	9.1	0.01	0.773	-49.4	9.2
	opp	0.00	0.860	-9.6	12.8	0.04	0.454	-38.3	9.3	0.00	0.803	-49.2	9.3

I Skandinavia er ulvebestanden regulert av jakt. Dette medfører at ulvens påvirkning på byttedyrbestandene begrenses sammenlignet med uregulerte rovviltbestander og hovedsakelig konsentreres til områder med stasjonære, revirhevdende flokker og par. I den første delen av denne studien analyserer vi hvordan ulike elg- og ulverelaterte faktorer påvirker variasjonen i ulvens predasjonstrykk (andel av elgbestanden som tas av ulv) mellom ulike revir, samt hvordan dette henger sammen med jaktuttaket på revirnivå. I den andre delen av denne studien undersøker vi ulvenes tidsbruk innenfor sine revir og hvordan denne geografisk sammenfaller med fordelingen av ulvedrepte byttedyr (elg) funnet i felt, samt jaktuttaket og elgobservasjoner mellom de ulike jaktenhetene som inngår i reviret. Delstudie 1 viste at omfanget av predasjonstrykket fra ulv ble beregnet til gjennomsnittlig 7 – 8% av elgbestanden og varierte mellom 2 – 12% mellom revir, avhengig av antall elg i reviret. Motsvarende var jakttrykket beregnet til gjennomsnittlig 15 – 19%, med en variasjon på 8 – 33% mellom revir. Sett over hele året var jakttrykket gjennomsnittlig 2.4 – 3.5 ganger høyere enn predasjonstrykket, men jakttrykket var konsentrert til en kort periode i jakttiden, mens predasjonstrykket fordelte seg mer regelmessig over hele året. Jakttrykket hadde ikke noen sammenheng med antall elg i reviret eller predasjonstrykket, noe som tyder på at den kombinerte effekten av ulv og jakt ikke er kompensatorisk. Delstudie 2 viste 1) at ulvene fordeler tiden sin ulikt i de ulike delene av reviret, 2) at denne ujevne fordelingen blir spesielt sterk på sommeren i revir der ulvene har ynglet, 3) at fordelingen av ulvedrepte elger er ujevn og følger fordelingen av ulvenes områdebruk, men 4) at den ujevne fordelingen av ulvedrepte elger, i motsetning til ulvenes tidsbruk, ikke kan forklares med om ulvene har ynglet eller ikke, eller av årstid. I gjennomsnittet var jaktuttaket 24% lavere i områder som ble mye brukt av ulv, sammenlignet med områder der ulvene tilbragte lite tid. Andelen felte kalver var hele 41% lavere i områder med høy sommeraktivitet sammenlignet med områder med lav sommeraktivitet, mens forskjellen i andelen felte kalver var på 33% mellom høy- og lavaktivitetsområder for hele året. Derimot fant vi ikke noen negativ sammenheng mellom sett elg per jegertime og ulvenes områdebruk eller fordeling av ulvedrepte elger. I noen tilfeller ble det til og med sett flere elger i områder med mye ulveaktivitet. Dette tyder på at det råder en kompleks sammenheng mellom ulvenes fordeling, predasjon, jaktuttak og sett elg i tid og rom på den geografiske skalaen av et ulvrevir.