Høgskolen
i Innlandet

David Carricondo-Sanchez[1], Barbara Zimmermann[1], Petter Wabakken[1], Ane Eriksen[1], Erling Maartmann[1], Ana Sanz-Perez[1], Håkan Sand[2], Camilla Wikenros[2]

INDIVIDUELL ATFERD HOS ULV OVERFOR MENNESKELIG INFRASTRUKTUR I SKANDINAVIA

Utredning om ulv og bosetting del 1

1. Høgskolen i Innlandet, Evenstad, Norge
2. Sveriges Lantbruksuniversitet (SLU), Grimsö forskningsstasjon

Skriftserien nr. 8 – 2018

Nettutgave

Utgivelsessted: Elverum

© Forfatterne/Høgskolen i Innlandet, 2018

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

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

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

ISSN: 2535-5678
ISBN trykt utgave: 978-82-8380-067-8
ISBN digital utgave: 978-82-8380-068-5

Høgskolen i Innlandet

Tittel: Individuell atferd hos ulv overfor menneskelig infrastruktur i Skandinavia			
Forfattere: David Carricondo-Sanchez, Barbara Zimmermann, Petter Wabakken, Ane Eriksen, Erling Maartmann, Ana Sanz Perez, Håkan Sand, Camilla Wikenros			
Nummer: 8	**År:** 2018	**Sider:** 41	**ISBN:**978-82-8380-068-5 **ISSN:**2535-5678
Oppdragsgiver: Miljødirektoratet		**Oppdragsgivers referanse**: M-1196|2018	
Emneord: Atferd, Canis lupus, elg, forflytning, GPS, habitat, habitatvalg, menneskelig infrastruktur, predasjon, ulv			

Sammendrag:

Ulv er kjent til å være en habitatgeneralist med ynglende bestander i mange ulike typer habitat fra arktiske strøk, boreale skoger, åpne landbruksområder og til tettbefolkede områder i varme strøk. En viktig faktor for ulvens habitatvalg er tilgang til byttedyr, og flere studier har vist at i områder hvor menneskelig infrastruktur overlapper med tilgang til byttedyr, utnytter ulven natten for å jakte. Ikke bare ytre faktorer kan påvirke ulvers habitatvalg. Ulveindivider har ulik personalitet formet av nedarvede og lærte egenskaper, og det kan derfor forventes en stor variasjon i hvordan ulike individer oppfører seg overfor menneskelig infrastruktur. Vi kategoriserte Skandinaviske ulvers individuell atferd langs en gradient fra unnvikende til oppsøkende, der unnvikende betyr unngåelse av infrastruktur og oppsøkende betyr preferanse for eller større bruk av infrastruktur enn forventet fra tilgjengeligheten. Vi brukte GPS-posisjoner fra 55 forsknings- og forvaltningsmerkede ulver i tidsperioden 2001-2017 i individuelle stegvalganalyser for å beskrive habitatvalget for hvert individ, for deretter å teste om variasjonen i habitatvalget kan forklares med årstid, tid på døgnet, alder, kjønn og andre individ- og revirspesifikke egenskaper.

Ulvene viste oftest ikke noe spesiell seleksjonsmønster eller var unnvikende overfor infrastruktur, og oppsøkende atferd var sjeldent, med et unntak: mer enn halvparten av ulvene viste en oppsøkende atferd overfor skogsbilveier, trolig for bruk til energieffektiv forflytning. Ulvene foretrakk områder med veldig lav bygningstetthet. På dagtid var ulvene mer unnvikende, trolig for å unngå møter med folk, og på natten var de mindre unnvikende eller mer oppsøkende, trolig for å jakte på byttedyr. Ulvene, og spesielt tispene, var mer unnvikende på sommeren, trolig for å skjerme valpene på hi- og valpeplassene fra menneskelig forstyrrelse. Om vinteren var ulvene mindre unnvikende eller mer oppsøkende, trolig for å jakte elg og rådyr som oppholdt seg nær menneskelig infrastruktur når det er snødekke. Ulvene nord i norsk ulvesone og tilgrensende områder var mer oppsøkende enn ulvene lenger sør, trolig som en effekt av elgfordelingen i dalbunnene vinterstid i områder med elgtrekk. Vi fant ikke noe tydelig effekt av ulike individers eller flokkers særegenhet på deres atferdsmønster og antar derfor at ulvene i Skandinavia utviser en stor grad av fleksibilitet og tilpasningsevne i deres atferd overfor menneskelig infrastruktur.

© 2018 Ulv og bosetting del 1

Inland Norway University of Applied Sciences

Title: Individual behaviour of wolves towards human infrastructure in Scandinavia			
Author: David Carricondo-Sanchez, Barbara Zimmermann, Petter Wabakken, Ane Eriksen, Ana Sanz Perez, Håkan Sand, Camilla Wikenros			
Number: 8	**Year:** 2018	**Pages:** 41	**ISBN:** 978-82-8380-068-5 **ISSN:** 2535-5678
Commissioned by: Norwegian Environment Agency		**Commissioner's reference:** M-1196|2018	
Keywords: Behaviour, Canis lupus, GPS, habitat, habitat selection, human infrastructure, moose, movement ecology, predation, wolf			

Summary:

The wolf is a habitat generalist with reproducing populations in a variety of habitats from arctic areas, vast boreal forests, open agricultural areas to densely populated areas in the subtropics. An important factor for wolf habitat selection is the availability of prey, and several studies have shown that wolves utilize the dark hours for hunting in areas where human infrastructure overlaps with the access to prey. Not only extrinsic factors can affect wolf habitat selection. Wolf individuals have different personalities that are formed by inherited and learned traits. We therefore expect a large variation in individual behavior in relation to human infrastructure. We categorized the behaviour of Scandinavian wolves along a gradient from elusive to bold, elusive describing situations where wolves avoid human infrastructure, and bold for preference of infrastructure or higher use than expected from availability. For this, we used GPS-positions of 55 wolves radio-collared by the Scandinavian Wolf Research Project SKANDULV or the management during 2001-2017 in individual step selection functions to describe habitat selection for each individual. In a second step, we tested if the observed variation in habitat selection can be explained by season, time of day, age, sex and other characteristics specific to the individuals or the territory.

The studied wolves were mostly non-selective towards or avoided human infrastructure and only rarely preferred infrastructure, with one exception: More than half of the wolves preferred close distances to forest roads, truly for energy-efficient travelling. The wolves preferred areas with very low density of buildings. They were more elusive during daytime, truly to avoid human disturbance, and less elusive or bolder in the night, truly to hunt for prey. The wolves, and in particular the females, were more elusive during summer, truly to protect the pups at the den and rendezvous sites from human disturbance. In winter, wolves were less elusive or bolder, truly during search for moose and roe deer which can concentrate close to settlements in times of snow cover. The wolves north in the Norwegian wolf zone and adjacent areas were bolder than wolves further south, truly as an effect of moose concentrations in the valley bottoms in areas with seasonally migrating moose populations. We could not find distinct effects of individual- or pack-specific characteristics on the behaviour towards human infrastructure, and we therefore assume that wolves in Scandinavia have a high degree of behavioural flexibility and adaptability in relation to human infrastructure.

© 2018 Ulv og bosetting del 1

Forord

Ulvens tilbakekomst og bestandsøkning i Sørøst-Norge og områdene østover i Sverige har gitt rovviltkonflikten nye dimensjoner. Mens utfordringene med bjørn, jerv og gaupe i hovedsak er knyttet til skader på bufe og tamrein, er ulven i tillegg i søkelyset på grunn av tapte jaktinntekter, ulveangrep på hund og menneskers frykt for deres sikkerhet. I stadig nye områder der ulv etablerer seg har folks oppfatning av ulv som truende for barnas eller deres egen sikkerhet gjennom årene fått mye oppmerksomhet i media, så også i området der Slettås-ulvene har hatt tilhold. Etter at det ikke ble åpnet for lisensfelling i Slettåsreviret, fikk Miljødirektoratet oppdrag om å forvaltningsmerke ulver i Slettås- og Osdalsreviret i januar 2017. Kort tid etter fikk det Skandinaviske ulveforskningsprosjektet SKANDULV i oppdrag å gjennomføre intensive feltstudier av Slettåsulvenes atferd og rapportere disse fra en 37-dagers periode i januar-februar 2017 [1], og å beskrive ulvens skadepotensiale på bufe, tamrein og hund [2]. Deretter bevilget Stortinget i juni 2017 midler til forvaltning og forskning for å tette vesentlige kunnskapshull om ulv. I november samme år fikk SKANDULV ved Høgskolen i Innlandet (Evenstad) og Sveriges Lantbruksuniversitet (Grimsö) i oppdrag å utrede skandinaviske ulvers atferd i forhold til menneskelig bosetting generelt og for Slettåsulvene spesielt. SKANDULV har i denne sammenhengen både innhentet nye data og analysert allerede eksisterende forskningsmateriale om ulvers atferd. Resultatene foreligger nå i en serie på ytterligere seks rapporter om ulv og bosetting. Rapportene 1 – 4 tar for seg skandinaviske ulvers atferd overfor menneskelig infrastruktur generelt, mens ulvenes atferd i Slettåsreviret spesielt blir belyst for hele 10-årsperioden 2009-2018 i rapport 5, og deres atferd gjennom et helt år blir analysert mer detaljert for 2017 i rapport 6.

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

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

Innhold

Forord 5
1 Innledning 7
1.1 Ulven er en habitatgeneralist 7
1.2 Ytre faktorer som styrer ulvens habitatvalg 7
1.3 Indre faktorer er også avgjørende for ulvers habitatvalg 8
1.4 Målsettinger 9
2 Metode 10
2.1 Kort innføring i habitatvalg og vår analysemetode 10
2.2 Habitatvariabler 10
2.3 GPS-posisjoner 11
2.4 Analysetrinn 1: Individuelt habitatvalg 13
2.5 Analysetrinn 2: Hva forklarer den individuelle variasjonen i habitatvalg? 14
3 Resultater 17
3.1 Individuelt habitatvalg i Skandinavia 17
3.1.1 Skandinavia - de seks habitatvariablene 17
3.1.2 Skandinavia - individuelle seleksjonsindekser 19
3.1.3 Skandinavia - faktorer som forklarer variasjonen i seleksjonsindeksene 22
3.2 Individuelt habitatvalg til ulver i Norge 25
3.2.1 Norge - de seks habitatvariablene 25
3.2.2 Norge - individuelle seleksjonsindekser 27
3.2.3 Norge - faktorer som forklarer variasjonen i seleksjonsindeksene 29
4 Diskusjon 33
5 Konklusjoner 35
5.1 Generelt for utredningen 35
5.2 Spesifikt for denne rapporten 35
Referanser 37
Vedlegg 40

1 Innledning

1.1 Ulven er en habitatgeneralist

Ulven (*Canis lupus*) som art er karakterisert som svært fleksibel og med høy grad av tilpasningsevne i atferd og til ulike habitattyper. Den er vidt utbredt på den nordlige halvkule, og globalt finnes den i alt fra tropiske strøk til permafrost-områder på tundraen [3]. Arten er også vidt utbredt i menneskedominerte landskap, blant annet i Nord-India som er et av verdens mest befolkningstette områder, og i skogfrie landbruksområder, for eksempel i Spania. Sammenlignet med mange av de områdene hvor ulven har reetablert seg i Europa [4] kjennetegnes ulvens utbredelsesområde i Skandinavia ved relativt lave befolkningstettheter, tilgang til mye naturlig føde og store skogsområder med relativt lav menneskelig aktivitet [5, 6]. Likevel oppstår det en del møtepunkter mellom ulv og folk, blant annet fordi det finnes spredd bosetting over hele utbredelsesområdet, og fordi ulv og mennesker konkurrerer om samme byttedyr (elg og rådyr).

Tidligere skandinaviske studier av ulvers arealbruk i forhold til menneskelig infrastruktur har vist at ulverevir fortrinnsvis etableres i områder med lite bosetting [7, 8]. Med ulvens bestandsvekst har vi i de siste årene likevel sett reviretableringer i områder som ligger tett opp til de største byene, blant annet Riala-reviret rett nord for Stockholm og Østmarka-reviret rett utenfor Oslos bygrenser.

En tidligere studie av ulvenes arealbruk i forhold til menneskelig infrastruktur sommerstid viste at ulvene har et ambivalent forhold til veier [9]. De brukte veier aktivt til forflytning, og da spesielt nattestid, men hadde dagleie godt unna vei. Spesielt skogsbilveier var foretrukket som forflytningskorridor. Studien viste også at ulvene helst oppholdt seg i de delene av reviret som hadde minst bosetting [9]. Ulvers bruk av vei og forskjellen mellom dag og natt har også blitt beskrevet i studier fra andre land, for eksempel fra Finland, Polen og Canada [10-13]. Derimot finnes det så langt ikke noe inngående studie av hvordan ulv i Skandinavia forflytter seg i forhold til bebodde hus og andre områder med høy menneskelig aktivitet.

Det er mange faktorer som kan tenkes å påvirke ulvenes forflytningsmønster. De kan deles inn i ytre faktorer, slik som klimatiske forhold, landskap, byttedyr og menneskelige forstyrrelser, og indre faktorer som har med ulvenes årssyklus, døgnsyklus og personlighet å gjøre.

1.2 Ytre faktorer som styrer ulvens habitatvalg

Ulver utnytter gjerne naturlige landskapsstrukturer til forflytning, for eksempel habitatkanter, dalfører og islagte vann [10]. Veier er lignende lineære strukturer som ofte blir brukt til transportetapper. Men veier er alltid koblet til menneskelig aktivitet og leder vanligvis til større veier eller bosetting. Type og tetthet av menneskelig infrastruktur, og også befolkningstetthet generelt kan være viktige faktorer for ulvenes arealbruk og forflytningsmønster, som for eksempel vist for ulv i Polen [14]. Dette er faktorer som former ulvenes fryktlandskap («landscape of fear») [15], fordi disse faktorene innebærer en viss risiko for ulven. Om natten er menneskene mindre aktive, og mørket gir ulvene skjul. Flere studier av ulvens aktivitet og områdebruk har vist en tydelig forskjell i ulvers bruk av veier og områder nær bosetting om natten sammenlignet med dagtid, som ikke bare kan skyldes deres naturlige aktivitetsmønster [12]. I tillegg sammenfaller fordeling av byttedyr og topografiske faktorer ofte med menneskelig bosetting og infrastruktur. Det er hovedsakelig de produktive områdene i dalbunnen som er brukt av mennesker, og veiene følger gjerne vassdrag.

Ulvenes forflytningsmønster er påvirket av klimatiske forhold, både direkte ved at snødybden påvirker ulvenes energibudsjett under forflytning, og indirekte ved at ulven følger byttedyrenes habitatvalg,

som igjen påvirkes av snøforhold og temperatur [16, 17]. I de nordlige delene av den Skandinaviske ulvebestanden trekker elgen (*Alces alces*) til lavereliggende strøk når snøen samler seg i høyden, og lokalt kan det forekomme store konsentrasjoner av elg i vinterbeiteområder i dalbunnen nære hus og veier [18]. Vinterpredasjonsstudier i ulverevir der elgen har denne type trekkatferd har vist at ulvene fortrinnsvis oppholder seg og jakter i slike elgkonsentrasjonsområder [1]. Dermed vil de også oftere være i nærheten av hus og annen menneskelig infrastruktur (Figur 1). I områder lenger sør er elgen trolig mer stasjonær og har ikke like utpregede sesongvandringer, men her kan det forventes et skifte i habitat- og områdebruk innenfor elgenes leveområder. I de sørligste ulverevirene i Skandinavia er rådyr (*Capreolus capreolus*) et viktigere byttedyr enn elgen [19]. Rådyret er sterkt knyttet til kulturlandskapet og habitatvalget er påvirket av snøforhold [20] som igjen kan påvirke ulvens forflytninger i landskapet.

Figur 1: Skjematisk framstilling av hypotesen om hvordan elgens sesongtrekk fra høyereliggende strøk til vinterbeiteområder i dalbunnen, utløst av snøforhold og temperatur, kan forklare at ulv ofte blir rapportert nære hus vinterstid.

- Illustration of the hypothesis suggesting how snow-induced seasonal moose migrations from higher elevation areas to winter concentration areas along the valley bottoms can explain why wolves are often reported near houses during winter.

1.3 Indre faktorer er også avgjørende for ulvers habitatvalg

Ulvers forflytningsmønster er sterkt påvirket av deres døgn- og årssyklus. Ulv som yngler føder valper én gang pr. år, og i Skandinavia skjer dette i tidsrommet fra slutten av april til midten av mai [21]. Valpene fødes i et hi og blir etter hvert flyttet til sekundærhi og såkalte rendezvous-plasser hvor valpene oppholder seg mens de voksne jakter og kommer tilbake med mat. I denne hi- og rendezvous-perioden er forflytningsmønsteret til de voksne bundet til valpene, med utflukter til og fra hi eller rendezvousplass. De voksne utnytter da bare deler av reviret. Likevel er valpene mye for seg selv i denne perioden, og for eksempel i Slettåsreviret i 2017 var de voksne mer enn 1 km unna valpene 56% av denne tiden [22]. Fordi valpene er utsatt når de er for seg selv på rendezvousplassene, kan det være årsaken til at ulver generelt velger rendezvousplasser langt unna menneskelig forstyrrelse [23, 24]. Utover høsten kan valpene følge de voksne, og ulvene kan igjen ta i bruk hele reviret.

Flokkens størrelse og sammensetning kan også være en viktig faktor for i hvilken grad ulver er påvirket av menneskelig forstyrrelse. I Skandinavia består de fleste flokkene av lederparet og årsvalper, og gjennomsnittlig flokkstørrelse er på 7 ulver om sommeren [25]. Omtrent 25 % av valpene vandrer ikke

ut som ettåringer, men blir igjen med lederparet i inntil ett år før de vandrer ut. Vi har for lite data fra slike flokker og vet derfor for lite om hvilken funksjon eldre avkom har i forhold til pass og mating av valpene. Ettersom det er de voksne ulvene som hovedsakelig legger ned større byttedyr [26] kan det tenkes at tap av et lederdyr kan påvirke ulveflokkers evne til å skaffe nok mat, og dermed også de gjenværende ulvenes områdebruk. Vi har noen anekdotiske observasjoner av valpers atferd der et av lederdyrene ble borte før eller etter yngling. Da ledertispa i Julussaflokken ble borte sommerstid 2016, ble valper observert og videofilmet på matsøk under fuglebrett nær hus på høsten og utover vinteren.

Ulver er forskjellige individer med ulik personlighet og dermed sannsynligvis også ulik toleranse for nærhet til folk [27]. Personlighet kan defineres som konsekvente atferdsforskjeller mellom ulike individer over tid eller for gitte forhold [28], og bunner i en kombinasjon av genetiske og erfaringsmessige forskjeller mellom ulike individer. Mens ulvers personlighet har vært grundig studert for ulv i fangenskap, finnes det knapt noen studier fra viltlevende dyr. Slike atferdsstudier er vanskelig når dyrene ikke kan observeres direkte og når det er mange faktorer som kan påvirke dyrene, slik som fordeling av byttedyr og menneskelig forstyrrelse. Et unntak er studiene gjengitt i rapport 4 i vår rapportserie om ulv og bosetting, der vi så på hvorvidt ungulvers habitatvalg i etableringsfasen er påvirket av deres erfaringer fra oppvekstreviret [29], og nå også denne studien som ser på etablerte ulvers individuelle habitatvalg.

1.4 Målsettinger

Hovedmålet med denne rapporten er å beskrive voksne revirhevdende ulvers habitatvalg i forhold til menneskelig infrastruktur i Skandinavia. Vi ønsket å klassifisere deres atferd overfor infrastruktur langs en gradient fra unnvikende til oppsøkende, eller fjern til nær. Terminologien er vrien, fordi begrepene kan lett knyttes til menneskelige verdier. Med unnvikende eller fjern mener vi at en ulv velger områder lenger unna eller med lavere tetthet av infrastruktur enn forventet fra det habitatet som er tilgjengelig for ulven. Oppsøkende eller nær betyr at en ulv velger områder nærmere eller med høyere tetthet av infrastruktur enn forventet fra det habitatet som er tilgjengelig. Fordi vi ikke kan lese ulvens tanker, vet vi ikke om det er selve infrastrukturen som er grunnen for at ulven velger å være unnvikende eller oppsøkende, eller om det heller er andre forhold som er sammenfallende med menneskelig infrastruktur, slik som menneskelig aktivitet, snødybde og tilgang til byttedyr. Slike indirekte faktorer varierer med tid på døgnet og årstid, og vi har derfor sett på ulvers habitatvalg atskilt for sommer og vinter og dag og natt. Fordeling av byttedyr varierer langs en sør-nord-gradient, og vi har derfor også sett om ulvers habitatvalg i forhold til bosetting endres langs sør-nord gradienten. Til slutt ønsket vi å teste hvorvidt kjønn, alder og andre individ- eller revir-spesifikke egenskaper kan ha påvirket voksne ulvers habitatvalg.

2 Metode

2.1 Kort innføring i habitatvalg og vår analysemetode

Habitatvalg sier noe om hvor mye et dyr bruker en habitattype i forhold til hvor hyppig denne habitattypen forekommer. Man sammenligner altså bruk og tilgjengelighet av ulike habitattyper. Hvis en ulv holder seg for eksempel 90% av tiden i skog, mens skog kun dekker 60% av ulvereviret, vil skog være en foretrukket habitattype. Tilbringer ulven 1% av tiden innenfor 100 m fra vei, mens 5% av arealet ligger innenfor 100 m fra vei, sier vi at ulven unngår de nærmeste 100 m fra vei, eller bruker det mindre enn forventet. Landskapet består av mange ulike habitattyper, og dyr må ta hensyn til mange faktorer samtidig når de velger sine skritt. Man kombinerer derfor gjerne mange faktorer i en og samme habitatanalyse. Slike analyser der man sammenligner brukt og tilgjengelig habitat blir også kalt ressursseleksjonsanalyser (RSF). Resultatet er en seleksjonsindeks for hver habitatstype. For kategoriske habitatvariabler slik som skog eller myr vil en positiv indeks bety at habitatstypen er brukt mer enn forventet, mens en negativ indeks betyr det omvendte. For kontinuerlige beskrivelser av habitatet, for eksempel tetthet av bygninger, vil en positiv indeks bety at dyret foretrekker områder med høy bygningstetthet, og ved negativ indeks foretrekker dyret områder med lav bygningstetthet.

Habitatvalg skjer på mange ulike nivåer. En hel art eller bestand har et utbredelsesområde som ofte er begrenset av artsspesifikke fysiologiske krav. Dyr som ikke tåler varme vil for eksempel være begrenset til kaldere strøk på jordkloden. Dette er det første av fire nivåer som brukes for å beskrive habitatvalg [30]. Nivå 2 beskriver habitatvalget for plassering av leveområdet til enkeltindivider eller grupper av sosiale individer. Nivå 3 ser på valg av habitatflekker innenfor leveområdet og tar utgangspunkt i at noen habitattyper innenfor leveområdet vil være brukt mer enn andre eller til ulike aktiviteter. Nivå 4 ser på finskala-habitatvalg av spesifikke plasser eller strukturer innenfor habitatflekker.

Hvilke avgjørelser ulver tar nå de beveger seg gjennom landskapet kan variere fra individ til individ, gjennom året og døgnet, og kan påvirkes av landskapet de lever i. Vi brukte derfor en to-trinnsmetode, der vi i trinn 1 beskrev habitatvalget for hvert individ, årstid og tid på døgn enkeltvis gjennom en stegvalganalyse (step selection function (SSF) på engelsk) som er en type finskala ressursseleksjonsanalyse. Denne metoden egner seg for å analysere habitatvalg på nivå 3 og 4. Det resulterte i mange seleksjonsindekser, en for hver habitatstype, hvert dyr, årstid og tid på døgnet. I trinn 2 forsøkte vi å forklare variasjonen i seleksjonsindeksene med individets og flokkens egenskaper (kjønn, alder, flokkstørrelse), årstid og tid på døgnet, og ulverevirets posisjon langs en sør-nord-gradient i utbredelsesområdet (Y-koordinat). Dette for å gjenspeile den avtagende produktiveten mot nord og overgangen fra rådyr-dominerte områder i sør til områder med stasjonær elg, og videre til områder med trekkelg lengst nord. De to trinnene er beskrevet mer i detalj lenger nede.

2.2 Habitatvariabler

For analysetrinn 1 brukte vi rasterkart med følgende variabler: Avstand til nærmeste hovedvei, skogsbilvei og tettsted, tetthet av bygninger, en indeks for det menneskelige fotavtrykket, og avstand til skogkant (Tabell 1). I Sverige manglet bygninger spesifikasjon om bygningstype, og vi kjørte derfor to analyser, en for hele Skandinavia med tetthet av bygninger uansett bygningstype, og en for Norge der vi så spesifikt på tetthet av bebodde hus. Vi regnet hus som bebodde hvis deres bygningskode var lavere enn 160 og de var plassert i en av SSBs 250 m gridceller med minst 1 innbygger [22]. Vi laget et rasterkart over bebodde hus for hvert år fra 2011-2017. Lenger tilbake i tid finnes det ikke informasjon om lokal befolkningstetthet, og dermed brukte vi huskartet fra 2011 for eldre ulveposisjoner.

Tabell 1: Habitatvariabler brukt i stegvalganalyser i analysetrinn 1 for individuelle ulvers habitatvalg i Skandinavia (SKA) og Norge (N).

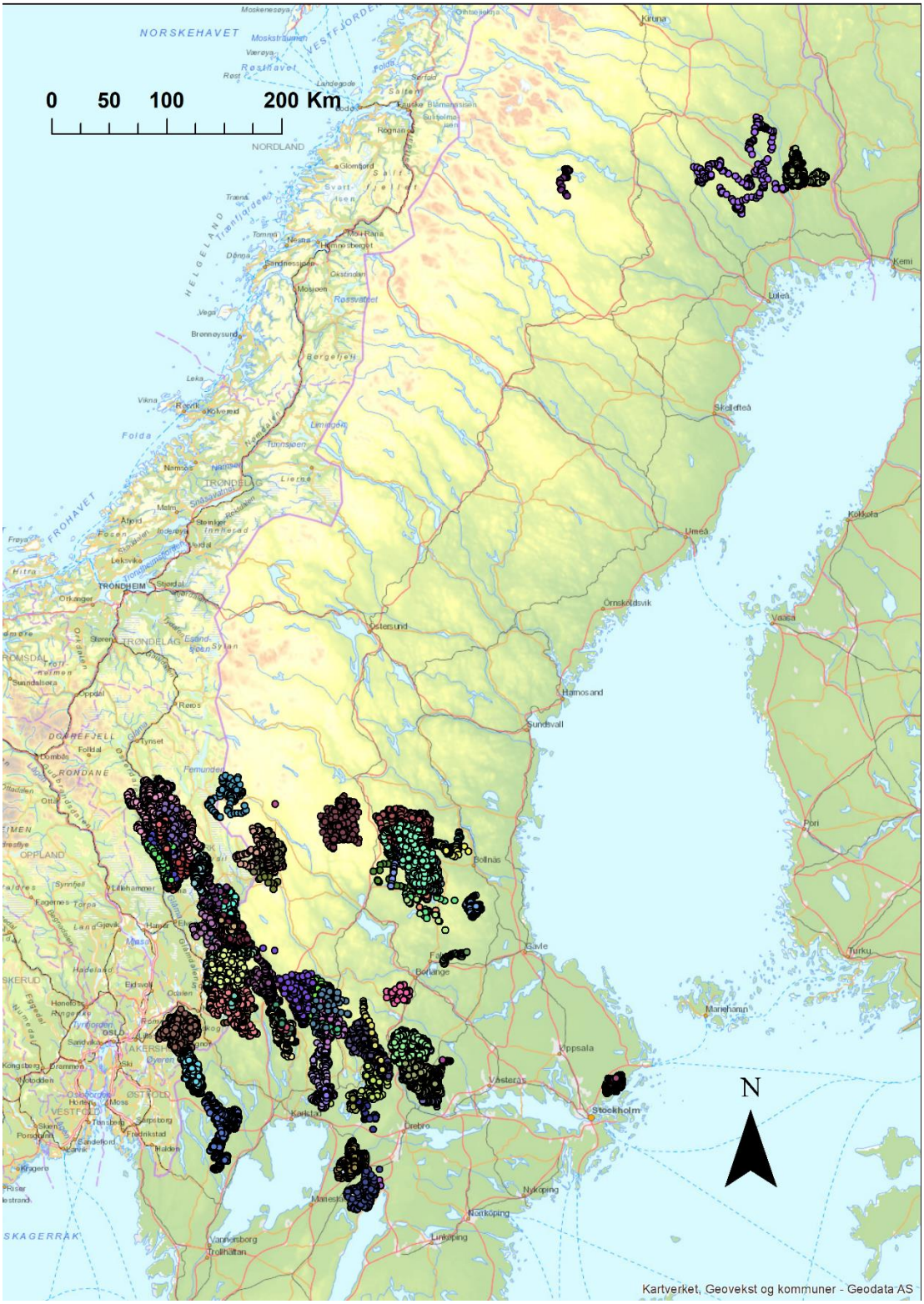
– Habitat variables used in step selection functions in part 1 of the analyses of individual wolves' habitat selection in Scandinavia (SKA) and Norway (N).

Variabel	For-kortelse	Område	Beskrivelse
Avstand til hovedvei	AHvei	SKA,N	Avstand til nærmeste offentlige vei. Veikategori E, R, F eller K fra Statens kartverk N50 Allmäna vägar i Sveriges kart 1:100 000
Avstand til skogsbilvei	ASvei	SKA,N	Avstand til nærmeste skogsbilvei. Veikategori P fra Statens Kartverk N50 Enskilda vägar i Sveriges kart 1:100 000
Avstand til skogkant	ASkog	SKA,N	Avstand til nærmeste skogkant i meter, fra negativ (innover i skogen) til positiv (vekk fra skog). Skogareal fra SatVeg [31] i Norge og Corine land cover i Sverige
Avstand til tettsted	ATett	SKA,N	Avstand til nærmeste tettsted, fra Statens kartverk N50 og Sveriges kart 1:100 000
Tetthet av bygninger	TByg	SKA	Bygninger per km^2 Beregnet i ArcGIS med Kernel og 1 km søkeradius. Gjelder alle typer bygninger registrert i matrikkeldata fra Statens Kartverk og Lantmäteriet
Avstand til hus	AHus	N	Tetthet av bebodde hus Gjelder bygninger med bygningskode < 160 (Statens Kartverk Matrikkeldata) som er innenfor rasterceller på 250 m sidelengde med minst 1 bosatt person (SSB).
Tetthet av hus	THus	N	Tetthet av bebodde hus Beregnet i ArcGIS med Kernel og 1 km søkeradius
Menneskelig fotavtrykk	MFot	SKA,N	Globalt kart som beskriver menneskets fotavtrykk basert på 6 indikatorer [32]

2.3 GPS-posisjoner

For denne rapporten har vi hatt tilgang til data fra revirhevdende ulver som ble merket med GPS-halsbånd i regi av SKANDULV eller forvaltningen i tidsrommet 2001 – 2017. Merkingen forgikk fra helikopter etter standardprosedyrer [33]. Ulvene fikk påsatt GPS halsbånd produsert av Televilt International AB, Followit AB eller Vectronic Aerospace GmbH. Halsbåndene tok posisjoner på forhåndsinnstilte tidsintervall som varierte mellom 12 timer og 20 minutter mellom hver posisjon. Posisjoneringsintervallet varierte med forskningens ulike målsetninger. Under predasjonsstudier og ved hisjekk i yngletiden var posisjoneringsintervallet innstilt på halvtimes- eller timesposisjoner. I denne rapporten har vi begrenset oss til disse, fordi de gir et finskala bilde av ulvenes forflytninger (Figur 2, Vedlegg 1).

GPS-posisjoner beskriver et dyrs forflytningsatferd med enkeltposisjoner når dyret er på tur og en ansamling av posisjoner, såkalt cluster, når ulvene stopper opp på eller kommer gjentatte ganger tilbake til samme plass. Clustere oppstår for det meste når ulv er på dagleie, ved hi og rendezvous-plasser der årsvalpene oppholder seg sommerstid, eller når ulvene har tatt et byttedyr og bruker tid til å spise på det [34]. I denne rapporten var vi interessert i faktorer som styrer ulvers forflytninger, og derfor analyserte vi bare posisjoner som var mer enn 200 m unna forrige posisjon. Posisjoner på cluster, definert som minst to påfølgende posisjoner nærmere enn 200 m fra hverandre, ble dermed ikke med i analysene, med unntak av den første posisjonen. Alle påfølgende clusterposisjoner er i samme habitat og derfor ikke egnet til å bli undersøkt i stegvalganalyser.



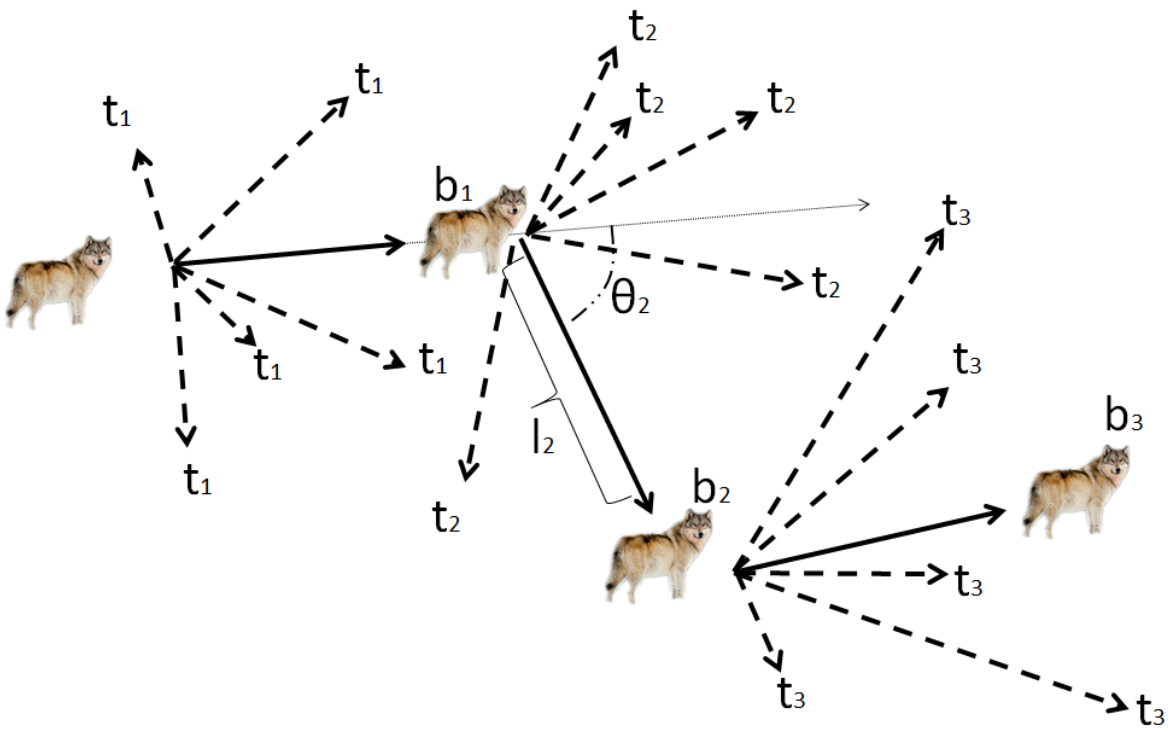
Figur 2: GPS-posisjoner av voksne ulver i Skandinavia som inngikk i stegvalganalysene. De ulike fargene symboliserer ulike ulve-individer.

– GPS positions from adult wolves in Scandinavia that were included in the step selection functions. The different colours represent individual wolves.

© 2018 Ulv og bosetting del 1

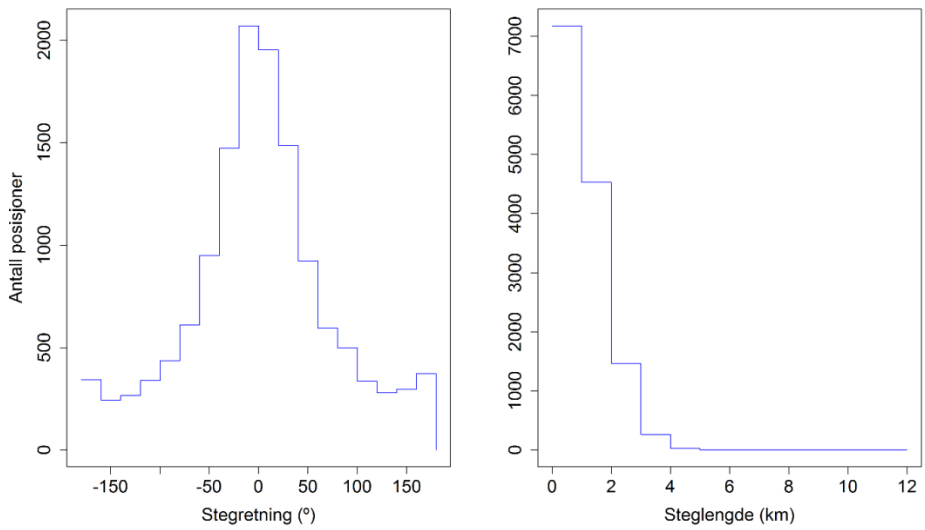
2.4 Analysetrinn 1: Individuelt habitatvalg

Vi gjennomførte en stegvalganalyse SSF for hvert individ for hver årstid og tid på døgnet. Denne analysemetoden ble først beskrevet av Compton et al. [35] og har siden blitt utviklet og brukt i mange habitatvalgstudier på Johnson's [30] nivå 4 [9, 36, 37]. Ordet steg betyr i denne sammenhengen en rettlinjet forflytning mellom to påfølgende halvtimes- eller timesposisjoner, siden vi mangler informasjon om nøyaktig hvordan ulven bevegde seg mellom disse posisjonene. For hvert steg ulven tok laget vi fem tilfeldige steg og sammenlignet habitatet på sluttpunktet av det reelle steget (brukt habitat) med det på de tilfeldige stegene (tilgjengelig, ikke-brukt habitat) (Figur 3). De tilfeldige stegene var ikke helt tilfeldige, men steglengde og vinkel var tatt fra en fordeling av reelle steglengder og vinkler (Figur 4).



Figur 3: Skjematisk forklaring av stegvalganalysen SSF. Heltrukne piler viser ulvens reelle steg. Alle reelle steglengder (l) og retninger (ϑ) ble brukt til å lage en fordeling av lengder og retninger (Figur 4). Fra disse fordelingene trakk vi for hvert reelt steg 5 tilfeldige steg (stiplede piler). Til slutt sammenlignet vi habitatet ved de brukte (b) og tilfeldige (t) endepunktene for hvert steg.

– Schematic explanation of analysis part 1 using step selection functions SSF. Solid lines are real steps, and we calculated all step lengths (l) and turning angles (ϑ) to plot their distributions (Figure 4). For each real step, we drew five random steps based on the distributions (stippled lines). Finally, we compared the habitat at the used (b) and random (t) step ends for each step.



Figur 4: Fordeling av ulvenes stegvinkler (A) og steglengder (B), her vist for halvtimesposisjoner.
– Distribution of turning angles (A) and step lengths (B) between consecutive, half-hourly GPS positions of wolves.

For alle brukte og tilgjengelige endepunkter b_i og t_i fant vi habitatet fra rasterkartene (Tabell 1). For de statistiske analysene brukte vi betinget logistisk regresjon med en Bayesiansk tilnærming ved å knytte sammen det reelle steget med sine fem tilfeldige steg til «strata» (pakker) på 6 observasjoner. De reelle stegene fikk tildelt verdi 1 og de tilfeldige 0 i en binær variabel som da var responsvariabelen i modellene. Habitatvariablene ble brukt som forklaringsvariabler. Forenklet sagt forsøkte vi å finne ut hvilke habitatvariabler som best klarte å skille mellom endepunktene til de reelle og tilfeldige stegene, eller altså om ulvenes bevegelser var påvirket av menneskelig infrastruktur eller om de beveget seg helt tilfeldig.

Vi kjørte denne analysen alltid med de samme seks habitatvariablene (Tabell 1) for hvert ulveindivid per årstid og tid på døgnet. I de norske analysene byttet vi ut Avstand til tettsted og Tetthet av bygninger med Avstand til bebodd hus og Tetthet av bebodde hus. Årstid var delt inn i sommer fra 1. mai til 30. september og vinter fra 1. oktober til 30. april. Tid på døgnet var delt i dag fra 08:00 – 19:59 og natt fra 20:00 – 07:59 [9]. Vi inkluderte bare datasett med minst 60 reelle steg i analysene.

Vi fant ikke noen nevneverdig korrelasjon mellom habitatvariablene (Pearson korrelasjonstest, r_{maks} = 0,404). Vi standardiserte alle variablene med $(x_i - \bar{X})/(2 \times SD)$ [38] for å gjøre dem sammenlignbare. Modellene ble kjørt med statistikkpakken 'rstanarm' [39] i R versjon 3.5.1 [40]. Vi brukte normalfordeling (μ = 0, sd = 5) som ikke-informative startverdier for forklaringsvariablene og kjørte 3000 gjennomganger, hvorav 1000 ble forkastet i en oppvarmingsprosess. Vi sjekket for modell-konvergens ved å bruke diagnoseverktøyet til Gelman og Rubin [41].

2.5 Analysetrinn 2: Hva forklarer den individuelle variasjonen i habitatvalg?

I andre analysetrinnet tok vi utgangspunkt i koeffisientene, eller seleksjonsindeksene fra analysetrinn 1. Seleksjonsindeksene er ikke en absolutt verdi, men kommer med et gjennomsnitt og et variansmål, fordi en individuell ulv velger litt ulikt fra steg til steg. Variansen er større jo mindre datasettet er, men kan også være avhengig av individuelle ulvers egenskaper eller habitatfaktorer som vi ikke har tatt hensyn til i analysetrinn 1. Bruker man bare gjennomsnittlig seleksjonsindeks i videre analyser,

neglisjerer man en vesentlig feilkilde [42]. Vi beregnet derfor variansen for hver seleksjonsindeks som 90% konfidensintervall (differansen mellom øvre 95% og nedre 95% «credible» intervall) og brukte det i de videre analysene som vekt. Seleksjonsindekser med et stort intervall fikk lite vekt og omvendt.

Vi bygget lineære blandete modeller der seleksjonsindeksene fra de seks habitatvariablene inngikk som responsvariabel etter tur. Følgende forklaringsvariabler ble testet: Årstid, tid på døgnet, ulvens kjønn og alder, og revirets breddegrad (sentrumskoordinat UTM 33 i nordlig retning). Vi fjernet fire ulver fra analysen fordi de befant seg i Nord-Sverige, atskilt fra bestandens hovedutbredelsesområde (Figur 2) (M0701, M0702, M0921, M1114). For å avgrense reviret brukte vi 100% MCP-metoden [22, 43, 44]. Vi laget en liste på forhånd med 31 modeller per habitatvariabel som inkluderte forklaringsvariablene både enkeltvis og i interaksjon med hverandre (Tabell 2). Alle modellene inkluderte ulve-id som en tilfeldig variabel for å korrigere for at dataene fra samme ulv ikke var uavhengige av hverandre og at det var ulikt antall seleksjonsindekser per ulv. Fordi flere ulver fra samme revir ble målt gjentatte ganger over flere år, la vi også til revir-id som tilfeldig variabel. Vi brukte samme statistikkpakke og prosedyre som i analysetrinn 1 med ikke-informative priorverdier fra normalfordelingen ($\mu = 0$, sd = 5) og 3000 gjennomganger.

Vi brukte WAIC til modellseleksjon [45]. WAIC er en indeks beregnet av modellens rimelighet og antall faktorer. En god modell er enkel med få faktorer, men som likevel beskriver virkeligheten med høy rimelighet. Modeller som avviker med mindre enn 2 WAIC fra den beste modellen (ΔWAIC < 2) er omtrent like gode. Var det flere modeller innenfor ΔWAIC < 2, valgte vi den som hadde færrest variabler.

Fra de beste modellene for hver seleksjonsindeks beregnet vi repeterbarheten («repeatability») med

$$R = \frac{\sigma_{\alpha}^{2}}{\sigma_{\alpha}^{2}+\sigma_{\varepsilon}^{2}}$$

der σ_{α}^{2} er variansen mellom gruppene og σ_{ε}^{2} er variansen innad i gruppene [46]. Repeterbarheten oppgir andelen av den totale variasjonen som kan forklares med de tilfeldige faktorene. For våre analyser betyr R hvor stor andel av variasjonen i seleksjonsindeksene som kan forklares av revir- og individ-spesifikke egenskaper.

Tabell 2: Oversikt over modellene i analysetrinn 2, med de uavhengige variablene brukt til å forklare variasjonen i de individuelle seleksjonsindeksene fra analysetrinn 1.

*– Models of analysis step 2, with the independent variables used to explain the observed variation in the individual selection indices from analysis step 1. From left to right: Season, Time of day, Sex, Age, Latitude, Season*Time of day, Season*Sex, Season*Latitude.*

	Årstid	Tid på døgn	Kjønn	Alder	Breddegrad	Årstid * Tid på døgn	Årstid * Kjønn	Årstid * Breddegrad
Mod1								
Mod2	*	*	*	*				
Mod3	*							
Mod4	*	*						
Mod5	*	*	*					
Mod6	*	*		*				
Mod7	*		*					
Mod8	*		*	*				
Mod9	*			*				
Mod10		*						
Mod11		*	*					
Mod12		*		*				
Mod13			*					
Mod14			*	*				
Mod15	*	*				*		
Mod16	*	*	*			*		
Mod17	*	*		*		*		
Mod18	*	*	*	*		*		
Mod19	*	*	*				*	
Mod20	*		*				*	
Mod21	*		*	*			*	
Mod22	*	*	*	*		*	*	
Mod23	*	*	*			*	*	
Mod24	*	*	*	*	*			
Mod25	*	*	*	*	*	*	*	
Mod26	*				*			*
Mod27					*			
Mod28	*	*	*		*			
Mod29	*	*	*	*	*			*
Mod30	*	*			*			*
Mod31	*	*	*	*	*	*	*	*

© 2018 Ulv og bosetting del 1

3 Resultater

3.1 Individuelt habitatvalg i Skandinavia

3.1.1 Skandinavia - de seks habitatvariablene

Totalt analyserte vi data fra 55 voksne ulver fra 38 ulverevir i Norge og Sverige. Vi hadde tilgang til 41 358 times- eller halvtimesposisjoner fra disse ulvene.

Posisjonene var gjennomsnittlig 6.16 km unna tettsteder, og kun 52 posisjoner (0.1%) var innenfor 100 m og 420 (1.0%) innen 500 m fra nærmeste tettsted (Figur 5A). Det var ikke noen spesifikke ulver som pekte seg ut som spesielt nær tettsteder. I 15 av de 38 ulverevir var noen av posisjonene nærmere enn 100 m fra tettsted.

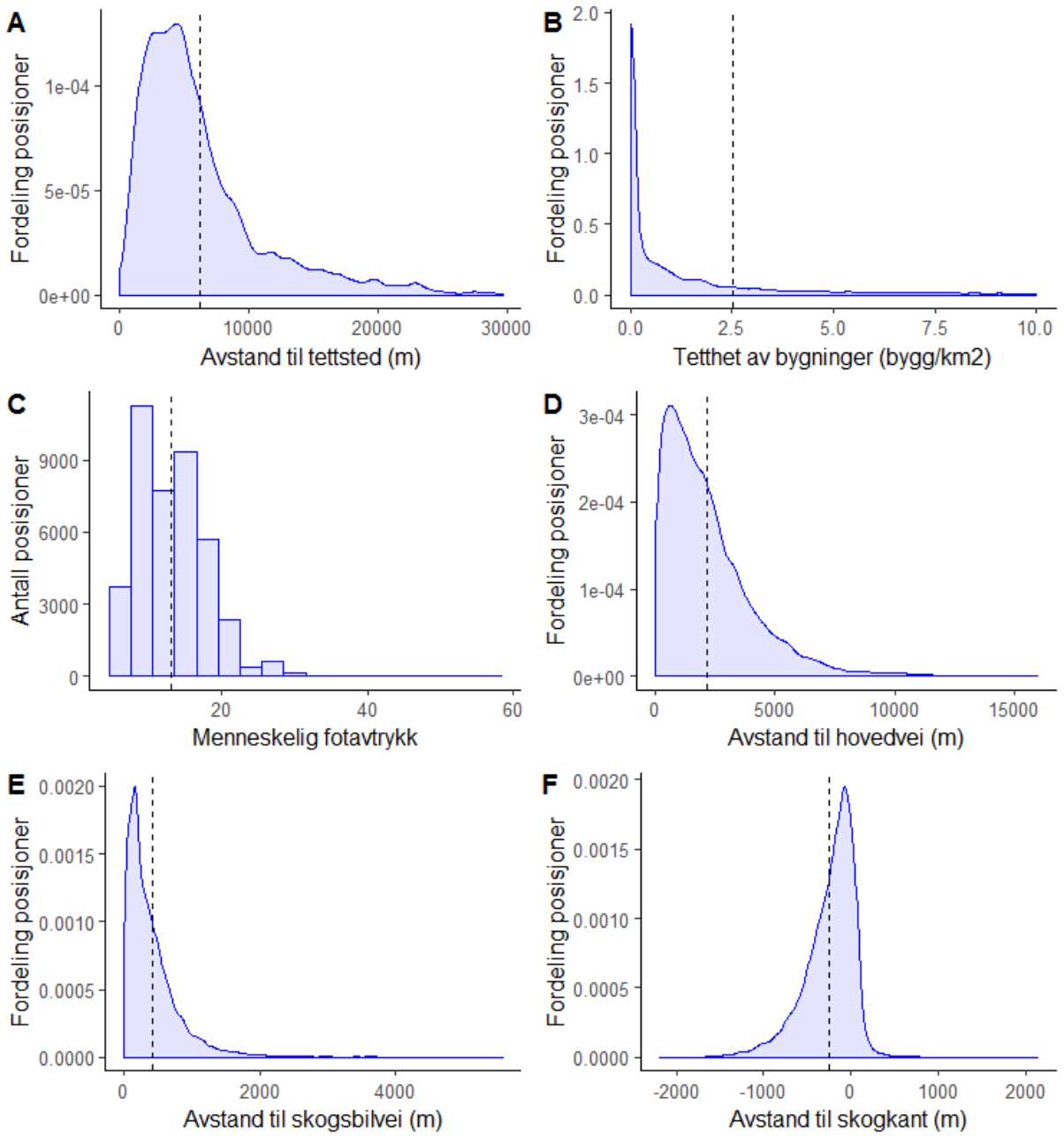
Gjennomsnittlig tetthet av bygninger ved ulveposisjonene var 251 per km^2 (Figur 5B). 15666 posisjoner (379%) var i områder uten noen bygninger innenfor 1 km radius. Høyest registrert bygningstetthet var 174 bygninger / km^2. Dette gjaldt ulvene i Kukumäki- og Forshyttan-revirene i Sverige.

Menneskelig fotavtrykk er en indeks som beskriver summen av ulik menneskelig infrastruktur [32]. Gjennomsnittlig menneskelig fotavtrykk for alle posisjonene var 131, med 278% med en verdi under 10 og 91.3% under 20 (Figur 5C). Høyeste målte verdi var 56, og det gjaldt en natt-posisjon til ulveparet i Tiveden-reviret.

Ulveposisjonene var gjennomsnittlig 2.18 km fra nærmeste hovedvei (Figur 5D). Hvis vi regner posisjoner innen 25 m fra vei som på vei, for å ta høyde for unøyaktighet i posisjoneringen og i kartmaterialet, var det 280 posisjoner (0. 7%) på hovedvei. Det gjaldt ulver fra 30 av de totalt 35 revir. 1135 posisjoner (2.7%) var nærmere enn 100 m fra hovedvei.

Gjennomsnittlig avstand av ulveposisjonene til skogsbilvei var 424 m (Figur 5E). 1868 posisjoner (4.5%) var på skogsbilvei, eller altså innen 25 m fra nærmeste skogsbilvei, og det gjaldt ulver fra samtlige revir. 7182 ulveposisjoner (17.4%) var innen 100 m fra skogsbilvei.

Ulveposisjonene var gjennomsnittlig 242 m inn i skogen fra nærmeste skogkant (Figur 5F). Hvis vi regner posisjoner med maksimalt 25 m fra skogkant som «i skogkanten», var 78.2% av posisjonene i skogen, 8.7% i skogkanten, og 13.1% utenfor skogen. Den største avstanden fra nærmeste skog var målt for Koppangtispa i november 2004, da hun beveget seg i et fjellområde atskilt fra hannen. Hun var da over 2 km fra nærmeste skog. Dessuten hadde også hannen i Hasselfors-reviret den 13. og 14. februar 2003 avstander på rundt 2 km fra nærmeste skogkant.



Figur 5: Fordeling av de analyserte ulveposisjonene langs gradientene som beskriver menneskelig infrastruktur og skogkant i Skandinavia. Gjennomsnittet er vist med stiplet linje. For tetthet av bygninger (B) er x-aksen avkortet ved 10 bygg/km^2, mens høyeste verdi var 174 bygg/km^2.

– Distribution of the analyzed wolf positions along gradients that describe human infrastructure and forest edge in Scandinavia. Stippled lines indicate the mean. A-distance to settlement, B-density of buildings, C-human footprint, D-distance to main road, E-distance to forest road, F-Distance to forest edge. For density of buildings (B), we truncated the x-axis at 10 buildings/km^2, while highest observed value was 174 buildings/km^2.

© 2018 Ulv og bosetting del 1

3.1.2 Skandinavia - individuelle seleksjonsindekser

Analysetrinn 1 resulterte i maksimalt 24 seleksjonsindekser per ulv, med fire kombinasjoner av årstid og tid på døgnet for hver av de seks habitatvariablene (Tabell 4). For noen ulver og årstider hadde vi for få posisjoner til å kunne beregne seleksjonsindeksen, og dermed endte vi opp med 954 seleksjonsindekser (72.3%) av 1320 mulige kombinasjoner. 660 av de 954 seleksjonsindeksene (69.2%) hadde et konfidensintervall som inkluderte 0, noe som tilsier hverken en preferanse for eller unngåelse av menneskelig infrastruktur. I 22.1% av seleksjonsindeksene viste ulvene en unngåelse av menneskelig infrastruktur (grønt). De valgte større avstander fra infrastruktur, lavere tettheter av bygninger, områder med lavere menneskelig fotavtrykk eller lenger inn i skogen enn forventet fra tilgjengelig habitat på de tilfeldige stegene. I 8.7% av indeksene viste ulvene en preferanse (rødt). De valgte kortere avstander til infrastruktur, områder med høyere fotavtrykk eller nærmere/utenfor skogkant enn forventet.

Tetthet av bygninger var den variabelen som oftest hadde en negativ respons. Mer enn halvparten av seleksjonsindeksene (55.3%) var signifikant negative, og ingen av ulvene foretrakk å bevege seg inn i områder med høy bygningstetthet. Denne unngåelse av høy bygningstetthet var tydeligere om vinteren enn om sommeren, og om sommeren sterkere på dagtid enn nattestid. Tilsvarende var det også flere ulver som foretrakk å bevege seg vekk fra tettsteder om vinteren enn om sommeren, og kun fire ulver forflyttet seg nærmere tettsteder enn forventet, to av dem på natten vinterstid og to på natten sommerstid.

Dag-natt-mønsteret var tydeligst for variablene avstand til skogkant og avstand til hovedvei. På dagtid hadde rundt 20% av ulvene en negativ seleksjonsindeks for avstand til skogkant, det vil si at de foretrakk å være lengre inn i skogen på dagtid. Dette var også tilfelle for sommernettene. Men om vinternettene hadde 24.4% av ulvene en positiv seleksjonsindeks, eller altså en preferanse for skogkant og åpne områder utenfor skogen. Akkurat det samme mønsteret fant vi for avstand til hovedvei.

Variabelen med flest røde celler, altså sterkest seleksjon for menneskelig infrastruktur, var avstand til skogsbilvei. Om vinternettene foretrakk 55.6% av ulvene nærhet til skogbilvei, og om sommernettene var det fortsatt 42.1%. Til og med på dagtid var 17% av ulvene nærmere skogsbilvei enn forventet, og bare et fåtall ulver unngikk nærhet til skogsbilvei (4.4% av seleksjonsindeksene).

Fordi habitatvariablene var standardiserte, kan man direkte sammenligne seleksjonsindeksenes verdi. Jo mer verdien avviker fra 0, desto større er effekten av en gitt variabel i den ene eller andre retningen. Vi har beregnet minimum, maksimum, median og kvantilene av seleksjonsindeksene (Tabell 3). Tetthet av bygninger hadde sterkest avvik fra 0, i negativ retning (unngåelse av områder med høy bygningstetthet). Medianverdiene viste også at ulvene foretrakk områder lengre innover i skogen, i nærheten av skogsbilveier og langt fra tettsteder. Avstand til hovedvei og menneskelig fotavtrykk hadde minst gjennomsnittlig effekt på ulvers seleksjonsindeks, enten fordi de ikke var sterkt foretrukket eller unngått (menneskelig fotavtrykk), eller fordi ulvene oppførte seg forskjellig på dag- og nattestid slik at effektene utlignet hverandre (hovedvei).

Tabell 3: Minimum, maksimum, median og kvantiler til seleksjonsindeksene for ulike habitatsvariabler som beskriver menneskelig infrastruktur og skogkant i Skandinavia, for ulv beregnet med stegvalganalyser.

– Minimum, maximum, median and quantiles of the selection indices of wolves in Scandinavia for habitat variables that describe human infrastructure and forest edge, estimated with step selection functions.

	Minst	Q_1	Median	Q_3	Størst
Avstand til tettsted	-0.740	-0.100	0.104	0.275	1.058
Tetthet av bygninger	-7.116	-0.559	-0.290	-0.098	0.194
Menneskelig fotavtrykk	-1.022	-0.197	-0.057	0.083	0.702
Avstand til hovedvei	-0.985	-0.118	0.062	0.201	1.608
Avstand til skogsbilvei	-0.886	-0.234	-0.113	0.019	0.423
Avstand til skogkant	-2.558	-0.493	-0.145	0.215	1.585

Tabell 4 (neste side): Seleksjonsindeks for seks habitatvariabler i Skandinavia per ulv, årstid og tid på døgnet (VD=vinterdag, VN=vinternatt, SD=sommerdag, SN=sommernatt). Kjønn F=tispe, M=hann. Gult (0) betyr at ulven ikke utviste noe spesiell seleksjon, det vil si konfidensintervallet til seleksjonsindeksen overlappet 0. Grønt betyr at ulv unngikk menneskelig infrastruktur ved å velge lengre avstander til tettsteder og veier (+), lavere tettheter av bygninger (-), lavere fotavtrykk (-), eller områder lenger til skogs (-) enn forventet. Rødt indikerer en preferanse for menneskelig infrastruktur ved å velge kortere avstander til tettsteder og veier (-), større tetthet av bygninger (+), større fotavtrykk (+) eller nærmere skogkant og utenfor skogen (+) enn forventet. Hvitt er tidskombinasjoner der det var for få eller ingen posisjoner for en gitt ulv for å kunne beregne seleksjonsindeksen.

– Selection indices for six habitat variables in Scandinavia per wolf, season and time of day. VD=winter day, VN=winter night, SD=summer day, SN=summer night. Sex F=female, M=male. År = Year. Yellow indicates that the wolf did not show any distinct selection, i.e. the confidence interval of the individual selection index overlapped 0. Green indicates avoidance of human infrastructure by selecting areas far from settlements (variable 1, +), main roads (variable 4, +) or forest roads (variable 5, +), with low density of buildings (variable 2, -), low human footprint (variable 3, -), or deeper in the forest (variable 6, -) than expected from available habitat of the random steps. Red indicates preference for human infrastructure by selecting areas closer to infrastructure (-), with higher density of buildings, higher human footprint or closer to forest edge/outside forest (+) than expected. White are time combinations with missing or too few GPS-positions to estimate the selection index for a given wolf.

				Avst tettsted				Tetth bygn				Fotavtrykk				Avst hovedvei				Avst skogsbilvei				Avst skogkant			
Revir	UlvID	Kj	År	VD	VN	SD	SN	VD	VN	SD	SN	VD	VN	SD	SN	VD	VN	SD	SN	VD	VN	SD	SN	VD	VN	SD	SN
Aamäck	M0609	F	2008	0	0			0	0			0	0			0	0			+	0			0	0		
Aspafallet	M1502	M	2015	0	0	0	0	0	-	-	0	0	-	0	0	+	0	0	0	0	-	0	-	0	0	0	0
Bogranger	M0009	M	2003	0	0	+	0	-	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	+	-	0	-	0	+	0	0
Djurskog	M0209	F	2003	0	0		0	-	-		-	0	0		0	0	0		0	0	0		0	0	0		0
Djurskog	M0306	M	2004	+	+	+	0	-	-	0	0	0	0	0	-	+	0	+	0	0	-	0	-	0	+	0	0
Drevfjelle	M1203	F	2011	0	0			0	-			0	0			+	0			0	0			0	+		
Forshyttar	M0509	F	2005				0				0				+				+				-				-
Forshyttta	M0505	M	2005			0	0			0	0			0	0			0	0			0	-			0	0
Fulufjellet	M0904	M	2009	0	0	0	+	-	-	-	-	0	0	0	0	+	0	0	0	-	-	-	-	0	0	+	0
Fulufjellet	M0906	F	2009	+	0	+	+	0	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	0	0	0	0
Fulufjellet	M1407	F	2017	0	0		0	-	-		0	+	0		0	0	0		0	0	-		0	-	0		-
Glaskoger	M0213	M	2002	0	0	0	0	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0
Gräsmark	M0610	F	2006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	-	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	+	0	0
Gräsmark	M0611	M	2006	0	0	0	0	-	-	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	+	0	0	0
Gråfjell	M0109	M	2001	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	0	0	-	-	0	+	0	-	0	0	0	+	-	0
Gråfjell	M0110	F	2001	0	0	0	0	-	-	-	0	0	0	0	0	-	-	0	+	-	-	+	0	0	+	0	0
Halgån	M0206	F	2003	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-
Hasselfors	M0105	M	2003	0	+			-	-			0	0			0	0			0	0			-	0		
Hedbyn	M1006	F	2010	0	0			-	-			0	0			0	0			0	0			-	0		
Jangen	M0404	M	2004	+	+			0	0			0	-			0	0			0	0			0	+		
Julussa	M1409	F	2014			0	-			-	-			0	-			0	0			0	0			-	-
Junsele	M1114	F	2011				0				0				0				0				0				0
Juvberget	M0510	F	2005	0	0	0	0	0	-	-	-	0	0	0	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juvberget	M0606	M	2007				0				-				0				0				-				0
Kloten	M0507	F	2008	+	+	+	+	-	-	-	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	-	0	0	0	+	0	0
Kloten	M0918	M	2009	+	0	0	+	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	-	0	0	0	0
Koppang	M0402	M	2004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	-	0	0	0	0	-	0
Koppang	M0403	F	2004	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	+	+	0	0	0	0	0	0	-	-
Kukumäki	M1301	F	2013	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	0	-
Kukumäki	M1302	M	2013	0	-	+	0	-	-	0	-	0	+	0	0	0	+	0	0	-	-	0	0	0	+	0	-
Kynna	M1010	M	2010			0	+			-	-			0	0			0	0			0	0			-	0
Mangen	M0211	F	2003	0	+	0	+	-	-	-	-	0	-	-	-	0	0	+	0	0	-	+	0	0	0	0	0
Nyskoga	M0007	M	2003	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	+	+	0	-	0	0	0	0	-	-
Ockelbo	M0910	M	2009	0				-				0				0				0				0			
Osdalen	M0905	M	2008	0	0	0	0	-	-	-	0	+	0	0	0	0	0	0	+	0	-	-	-	0	0	0	0
Osdalen	M1707	M	2017	0	0			0	-			0	-			-	-			0	-			-	-		
Osdalen	M1710	M	2017	0	0			-	0			0	0			-	-			0	-			-	-		
Pirtijärvi	M0702	M	2007	0	0	0	+	-	-	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0
Riala	M1003	F	2010	+	+			-	-			+	+			0	+			+	+			-	0		
Rotna	M1109	M	2011				0				0				0				0				0				0
Rotna	M1110	F	2011			0	0			-	-			0	0			+	0			0	0			0	0
Slettås	M1503	M	2017	0	+			-	0			-	0			-	-			-	-			-	0		
Slettås	M1714	F	2017	0	0			0	0			-	0			0	-			0	0			0	0		
Stadra	M0304	M	2003	+	0			0	0			0	0			0	0			0	0			-	0		
Tandsjö	M0909	F	2009	0				0				0				0				-				0			
Tandsjö	M1103	M	2010	0	-	0	0	-	0	0	0	-	-	-	-	0	-	0	-	-	-	0	-	0	0	0	0
Tenskog	M1001	F	2010	0	0		0	0	0		0	0	0		0	+	0		0	0	0		0	0	+		0
Tenskog	M1002	M	2010	0	+	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	0	0	-
Tiveden	M1311	F	2013	+	0			-	0			0	0			0	0			0	-			0	0		
Tiveden	M1312	M	2013	+	0			-	0			0	0			0	0			0	-			0	0		
Tyngjsø	M0204	F	2002	0	+		0	-	-		-	-	0		0	0	0		0	0	-		0	0	0		-
Ulriksberg	M0602	F	2006	0	0			-	-			0	0			0	0			0	-			0	+		
Uttersber	M0506	M	2005	0	0	0	0	-	-	-	-	0	+	0	0	+	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0
Uttersber	M0601	F	2006	0	0			-	-			0	0			0	+			0	0			0	0		
Övre Kalix	M0921	M	2009	+	0		0	0	0		0	-	0		0	0	0		0	0	0		0	0	0		0

3.1.3 Skandinavia - faktorer som forklarer variasjonen i seleksjonsindeksene

I analysetrinn 2 forsøkte vi å forklare variasjonen i de individuelle seleksjonsindeksene i Tabell 4 med ulike indre og ytre faktorer (Tabell 2). Dette fungerte fint for tetthet av bygninger, avstand til tettsted og avstand til skogkant, men modellene for de andre tre variablene viste ikke noe tydelig mønster (Tabell 5).

Tabell 5: De beste modellene som forklarer variasjonen i ulvers individuelle seleksjonsindekser i Skandinavia. For en komplett liste av modeller, se Tabell 2. ΔWAIC er modellenes rangering i forhold til toppmodellen, og vi valgte modellen med færrest variabler av alle med ΔWAIC < 2. NULL er modellen som ikke har noen andre forklaringsvariabler enn de tilfeldige variablene ulve-id og revir-id.

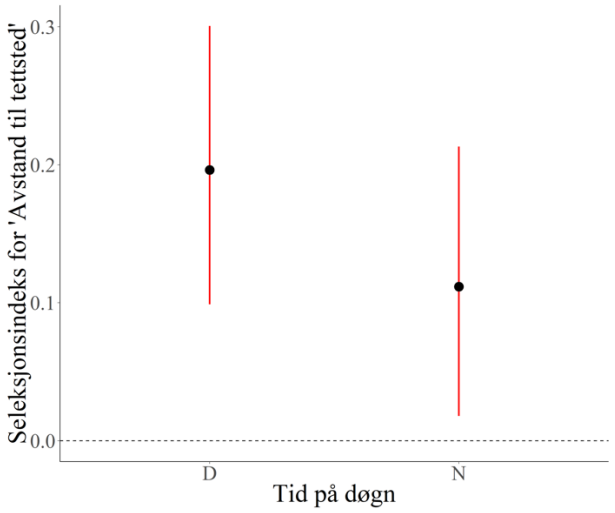
– The best models to explain the observed variation in individual selection indices for wolves in Scandinavia. For a complete list of models, see Table 2. ΔWAIC is the model ranking in relation to the top model. We selected the model with least variables among models with ΔWAIC < 2. The NULL model does not include variables other than the random factors wolf-id and territory-id.

Model	Model structure	ΔWAIC
Avstand til tettsted		
Mod5	Årstid + Tid på døgn + Kjønn	0
Mod11	Tid på døgn + Kjønn	-0.243
Mod4	Årstid + Tid på døgn	-0.461
Mod2	Årstid + Tid på døgn + Kjønn + Alder	-1.717
Mod1	NULL	-10.359
Tetthet av bygninger		
M23	Årstid + Tid på døgn + Kjønn + Årstid*Tid på døgn + Årstid*Kjønn	0
M1	NULL	-195.352
Menneskelig fotavtrykk		
Mod26	Årstid + Breddegrad	0
Mod1	NULL	-5.645
Avstand til hovedvei		
Mod3	Årstid	0
Mod1	NULL	-0.136
Mod26	Årstid + Breddegrad	-1.151
Mod27	Breddegrad	-1.568
Avstand til skogsbilvei		
Mod1	NULL	0
Mod10	Tid på døgn	-1.418
Mod13	Kjønn	-1.900
Avstand til skogkant		
Mod3	Årstid	0
Mod15	Årstid + Tid på døgn + Årstid*Tid på døgn	-0.407
Mod17	Årstid + Tid på døgn + age + Årstid*Tid på døgn	-1.492
Mod4	Årstid + Tid på døgn	-1.635
Mod9	Årstid + Alder	-1.663
Mod1	NULL	-6.897

Som vist i Tabell 4 foretrakk flere ulver områder lenger unna tettsteder, og bare noen få ulver i gitte kombinasjoner av årstid og tid på døgn vær nærmere tettsteder enn forventet. Variasjonen i seleksjonsindeksene for Avstand til tettsted var best forklart med tid på døgn alene (den høyest rangerte modellen av alle med ΔWAIC < 2, Tabell 5). Generelt foretrakk ulvene i Skandinavia å være lenger unna tettsteder på dagtid enn nattestid (Figur 6).

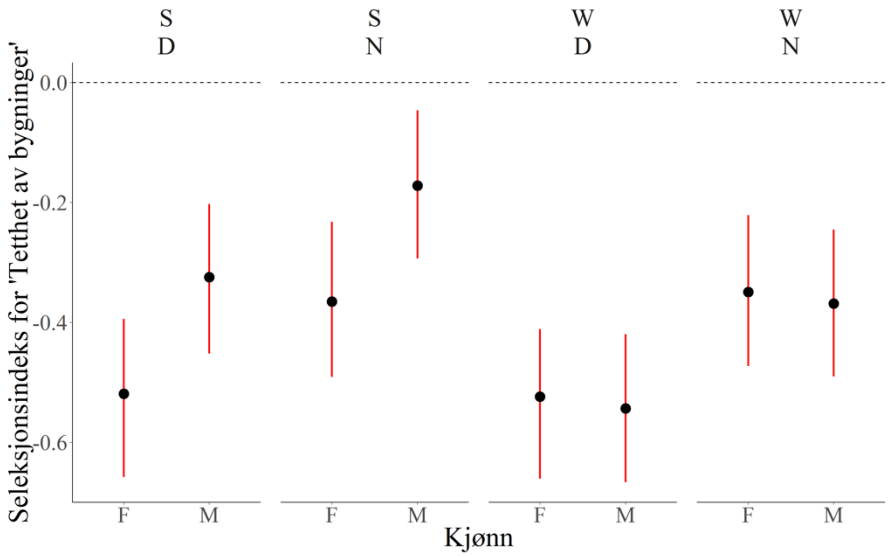
Ingen av ulvene viste en preferanse for høye tettheter av bygninger (Tabell 4). Derimot var noen ulver i noen situasjoner mer unngående enn andre, og variasjonen i seleksjonsindeksene for tetthet av bygninger var best forklart med årstid, tid på døgnet og kjønn (Tabell 5). Generelt unngikk ulvene områder med høy bygningstetthet mer på dagtid enn nattestid (Figur 7). Mens unngåelsen var den

samme for hanner og tisper om vinteren, var det en tydelig kjønnsforskjell på sommeren. Tispene var mer unnvikende enn hannene på denne årstiden.



Figur 6: Seleksjonsindeks for avstand til tettsted i forhold til tid på døgn, modellert for ulv i Skandinavia (gjennomsnitt og 95% konfidensintervall). D = dag og N = natt. Den stiplede linjen ved y = 0 indikerer ingen seleksjon, verdier > 0 viser seleksjon for større avstander, og < 0 for mindre avstander til tettsted enn forventet fra tilgjengelig habitat.

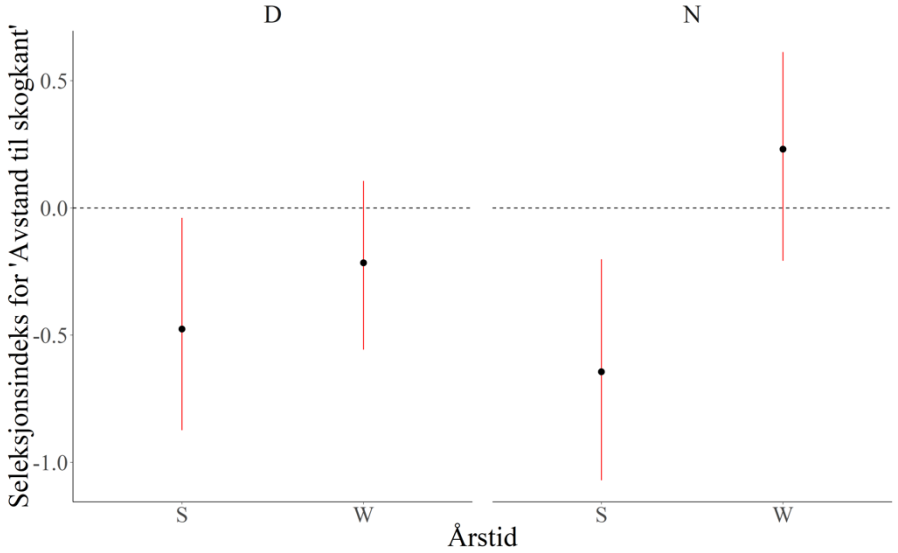
– Selection index for distance to settlements in relation to time of day for wolves in Scandinavia (mean and 95% CI). D = day, N = night. The stippled line at y = 0 indicates no selection, values > 0 indicate selection for areas further from settlements, and < 0 closer to settlements than expected from availability at random steps.



Figur 7: Seleksjonsindeks for tetthet av bygninger i forhold til årstid, tid på døgnet og kjønn, modellert for ulv i Skandinavia (gjennomsnitt og 95% konfidensintervall). S= sommer, W = vinter, D = dag, N = natt, F= tispe, M = hann. Den stiplede linjen ved y = 0 indikerer ingen seleksjon, verdier > 0 viser seleksjon for høyere bygningstetthet, og verdier < 0 viser seleksjon for lavere bygningstetthet enn forventet fra tilgjengelig habitat.

– Selection index for density of buildings in relation to season, time of day and sex for wolves in Scandinavia (mean and 95% CI). S= summer, W = winter, D = day, N = night, F =female, M = male. The stippled line at y = 0 indicates no selection, values > 0 indicate selection for higher densities, and < 0 lower densities of buildings than expected from availability at random steps.

Ulvene viste en tydelig dag-natt forskjell i avstand til skogkant (Tabell 4). Tid på døgnet og årstid inngikk i den beste modellen som forklarte variasjonen i seleksjonsindeksene (Tabell 5). På dagtid foretrakk ulvene å være langt inne i skogen uansett årstid. Nattestid foretrakk ulvene også å være langt inne i skogen om sommeren, men nærmere skogkant eller utenfor skogen om vinteren (Figur 8).



Figur 8: Seleksjonsindeks for avstand til skogkant i forhold til årstid og tid på døgn, modellert for ulv i Skandinavia (gjennomsnitt og 95% konfidensintervall). S= sommer, W = vinter, D = dag, N = natt. Den stiplede linjen ved y = 0 indikerer ingen seleksjon, verdier > 0 viser seleksjon for høye avstandsverdier langs gradienten fra inn i skogen og ut, og verdier < 0 viser seleksjon for lave verdier, altså lenger innover i skogen.

– Selection index for distance to forest edge in relation to season and time of day for wolves in Scandinavia (mean and 95% CI). S= summer, W = winter, D = day, N = night. The stippled line at y = 0 indicates no selection, values > 0 indicate selection for areas closer to forest edge or outside forest, and < 0 further inside the forest than expected from availability at random steps.

Repeterbarheten, eller altså andelen av variasjonen i seleksjonsindeksene som kan forklares med individ- og revir-spesifikke egenskaper i Skandinavia, var veldig lav for de fleste habitatvariablene (Tabell 6). Det betyr at mye av den observerte variasjonen i seleksjonsindeksen skyldes andre faktorer enn individet eller reviret. To variabler skilte seg ut: Rundt 27% av den observerte variasjonen i seleksjonsindeksene for avstand til tettsted og 22% for bygningstetthet skyldtes revir-spesifikke egenskaper, og 24% av variasjonen for tetthet av bygninger skyldtes individ-spesifikke egenskaper.

Tabell 6: Repeterbarheten R for de beste modellene som forklarer variasjonen i seleksjonsindeksene for ulv i Skandinavia for ulike habitatsvariabler. R sier hvor stor andel av variasjonen som forklares av individ- eller revir-spesifikke egenskaper.

– Repeatability R for the best models that explain the variation in the selection indices of different habitat variables for wolves in Scandinavia. R indicates the proportion of the variation that is explained by characteristics specific to individuals or territories. Variables are from left to right: Distance to settlement, density of buildings, human footprint, distance to main road, distance to forest road, distance to forest edge.

Gruppe	Avstand til tettsted	Tetthet av bygninger	Menneskelig fotavtrykk	Avstand til hovedvei	Avstand til skogsbilvei	Avstand til skogkant
Individ	0.054	0.243	0.077	0.041	0.054	0.030
Revir	0.266	0.218	0.043	0.043	0.062	0.037

3.2 Individuelt habitatvalg til ulver i Norge

3.2.1 Norge - de seks habitatvariablene

For analysene i Norge byttet vi ut variablene Avstand til tettsted og Tetthet av bygninger med Avstand til bebodde hus og Tetthet av bebodde hus (Figur 9). Vi endte opp med totalt 13188 ulveposisjoner fra 19 ulver og 11 revir.

Gjennomsnittlig avstand fra posisjonene til nærmeste bebodde hus var 2822 m (Figur 9A). 52 posisjoner (0.4%) var nærmere enn 100 m fra hus, og 6 posisjoner (0.1%) var rett ved hus (< 25 m). Det siste gjaldt nattposisjoner til Bograngen- og Gråfjellsulvene, og en posisjon til Koppangshannen på dagtid.

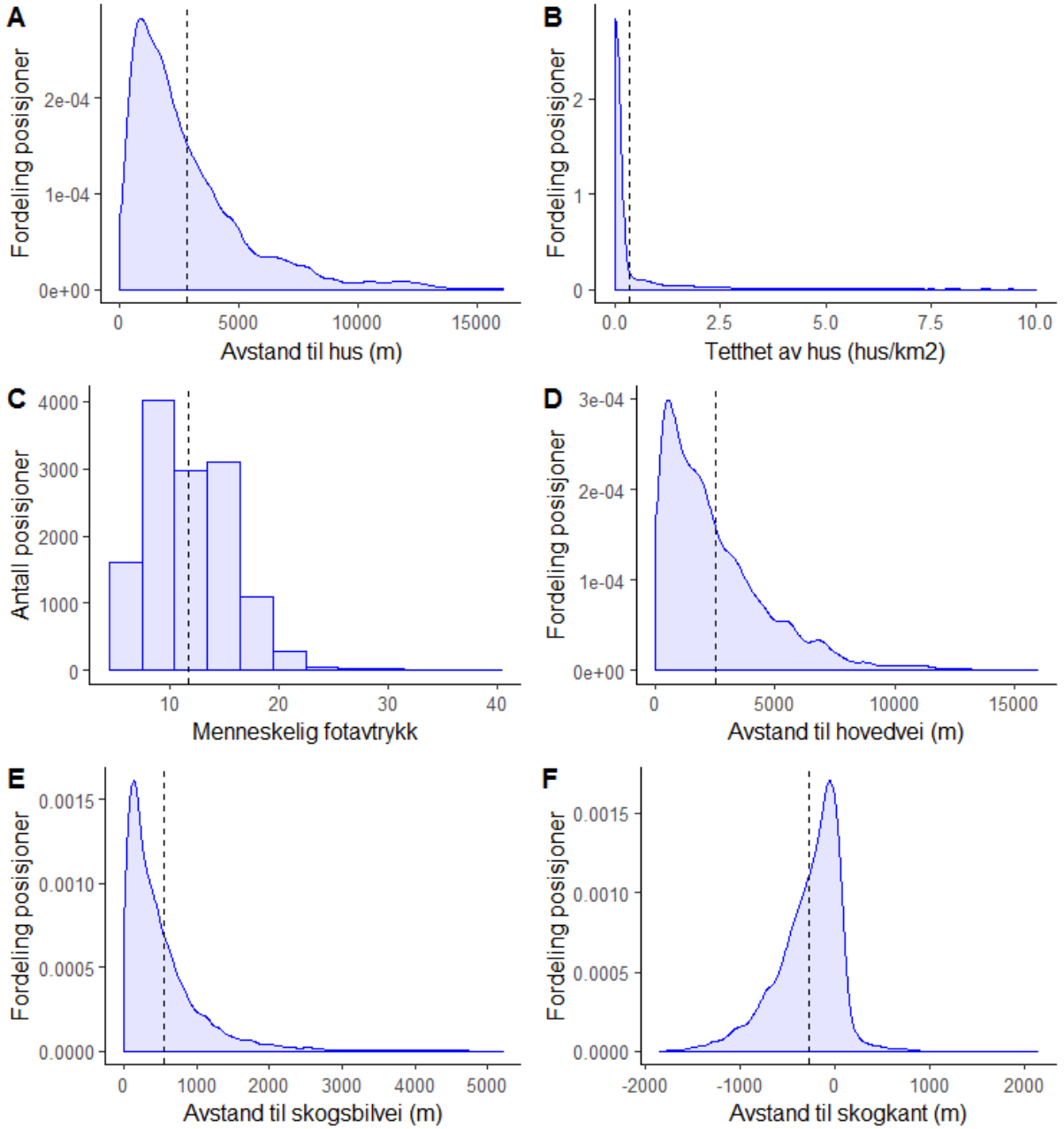
Gjennomsnittlig tetthet av bebodde hus ved ulveposisjonene var 0.33 hus / km^2 (Figur 9B). 10196 posisjoner (77.3%) var i områder uten bebodde hus innenfor 1 km. Høyeste hustetthet var registrert for Koppangsulvene som hadde to posisjoner i et område med henholdsvis 38 og 42 hus / km^2. For alle andre posisjonene var hustettheten lavere enn 26 hus / km^2.

Gjennomsnittlig verdi for menneskelig fotavtrykk var 11.8 for alle de norske posisjonene (Figur 9C) og dermed litt lavere enn for samtlige Skandinaviske posisjoner (13,1). 4725 posisjoner (35.8%) hadde en verdi lavere enn 10, og kun 3.0% hadde verdi 20 eller høyere. De høyeste verdiene > 30 ble målt for ulvene i Gråfjell-, Koppang- og Djurskogreviret.

Gjennomsnittlig avstand til hovedvei var på 2492 m (Figur 9D). 85 posisjoner (0.6%) var på hovedvei (< 25 m fra vei), og posisjonene var fra 7 av 11 undersøkte revir. 358 posisjoner (2.7%) var nærmere enn 100 m fra hovedvei.

Gjennomsnittlig avstand til skogsbilvei var på 534 m (Figur 9E). 542 posisjoner (4.1%) var på skogsbilvei (< 25 m fra vei), og det gjaldt posisjoner fra samtlige 11 ulverevir. 2030 posisjoner (15.4%) var innen 100 m fra skogsbilvei.

Gjennomsnittlig avstand til skogkant var 276 m innover i skogen (Figur 9F). Vi definerte posisjoner som var innenfor 25 m fra skogkanten i den ene eller andre retningen som «i skogkanten», for å ta høyde for unøyaktighet i posisjoneringen og i kartdata. I Norge var 78.1% av alle posisjonene i skogen, 8.3% i skogkanten og 13.6% utenfor skogen. Som vist for Skandinavia, var det den norske Koppangtispe som holdt rekorden, med over 2 km utenfor skogen da hun forflyttet seg i et fjellområde på senhøsten 2004.



Figur 9: Fordeling av de analyserte ulveposisjonene langs gradientene som beskriver menneskelig infrastruktur i Norge. Gjennomsnittet er vist med stiplet linje. For tetthet av bygninger (B) er x-aksen avkortet ved 10 bygg/km^2, mens høyeste verdi var 42 bygg/km^2.

– Distribution of the analyzed wolf positions along gradients that describe human infrastructure and forest edge in Norway. Stippled lines indicate the mean. A-distance to inhabited house, B-density of inhabited houses, C-human footprint, D-distance to main road, E-distance to forest road, F-Distance to forest edge. For density of houses (B), we truncated the x-axis at 10 houses/km^2, while highest observed value was 42 houses/km^2.

© 2018 Ulv og bosetting del 1

3.2.2 Norge - individuelle seleksjonsindekser

I Norge endte analysetrinn 1 opp med 288 seleksjonsindekser (63.2%) av 456 mulige kombinasjoner for 19 ulver, seks habitatsvariabler, to årstider og to tider på døgnet (Tabell 8). Konfidensintervallet inkluderte 0 for 193 seleksjonsindekser. For 67.0% av alle ulv-tid-kombinasjoner har ulvene altså verken foretrukket eller unngått en gitt menneskelig infrastruktur. I 60 av ulv-tid-kombinasjonene (20.8%) kunne ulvene karakteriseres som unnvikende i forhold til infrastruktur (grønt). De holdt seg lenger unna hus og veier, ved lavere hustetthet og menneskelig fotavtrykk, eller lenger inn i skogen enn forventet fra det tilgjengelige habitatet. I 35 kombinasjoner (12.2%) viste ulvene en preferanse for infrastruktur (rødt). De valgte kortere avstander til infrastruktur, områder med høyere fotavtrykk eller var nærmere/utenfor skogkant enn forventet.

Tilsvarende som for de skandinaviske analysene fant vi for de norske ulvene en tydelig unngåelse av områder med mange bebodde hus, og ingen av ulvene foretrakk slike områder uansett årstid og tid på døgnet (Tabell 8).

Om sommeren var det ingen av de 14 ulvene med sommerdata som foretrakk nærhet til hus. Om vinteren derimot forflyttet seks av de totalt 13 ulvene med vinterdata seg nærmere bebodde hus enn forventet. Dette var tilfelle for ulvene i Gråfjellsreviret, i Osdalsreviret og for Slettåshannen nattestid. Noen av de samme ulvene var også nærmere hovedvei enn forventet vinterstid. Gråfjellsulvene foretrakk i vinternettene områder utenfor skog eller ved skogkanten. Noen av ulvene holdt seg lenger unna bebodde hus enn forventet. Dette var tilfelle for Bograngenhannen på vinterdager, Djurskoghannen på vinternetter, og Julussa-, Koppang- og Mangen-tispene pluss Osdalshannen M0905 om sommeren.

For åtte av de 13 ulver med vinterdata fant vi en preferanse for skogsbilveier om vinternettene, og Slettåshannen brukte skogsbilveier også mer enn forventet på vinterdager. Tre ulver fra Bograngen-, Djurskog- og Osdalsflokken foretrakk skogsbilveier også sommerstid, mest på natten.

Fordi habitatvariablene var standardiserte, kan man direkte sammenligne seleksjonsindeksenes verdi. Jo mer verdien avviker fra 0, desto større er effekten av en gitt variabel i den ene eller andre retningen. Vi har beregnet minimum, maksimum, median og kvantilene til seleksjonsindeksene (Tabell 7). Tetthet av bebodde hus hadde sterkest avvik fra 0, i negativ retning (unngåelse av områder med høy hustetthet). Medianverdiene viste også at ulvene foretrakk områder lengre innover i skogen og i nærheten av skogsbilveier. Avstand til hus og hovedvei og menneskelig fotavtrykk hadde minst gjennomsnittlig effekt på ulvers seleksjonsindeks, enten fordi de ikke var sterkt foretrukket eller unngått (menneskelig fotavtrykk), eller fordi ulvene oppførte seg forskjellig på dag- og nattestid (avstand til hus og hovedvei).

Tabell 7: Minimum, maksimum, median og kvantiler til seleksjonsindeksene for ulike habitatsvariabler som beskriver menneskelig infrastruktur og skogkant i Norge, for ulv beregnet med stegvalganalyser.

– Minimum, maximum, median and quantiles of the selection indices of wolves in Norway for habitat variables that describe human infrastructure and forest edge, estimated with step selection functions.

	Minst	Q_1	Median	Q_3	Størst
Avstand til bebodd hus	-1.188	-0.301	-0.041	0.228	1.392
Tetthet av bebodd hus	-2.887	-0.666	-0.385	-0.143	0.114
Menneskelig fotavtrykk	-1.114	-0.231	-0.068	0.032	0.523
Avstand til hovedvei	-1.807	-0.343	-0.032	0.201	0.898
Avstand til skogsbilvei	-0.883	-0.236	-0.100	0.040	0.364
Avstand til skogkant	-1.703	-0.533	-0.160	0.104	0.639

Tabell 8: Seleksjonsindeks for seks habitatvariabler i Norge per ulv, årstid og tid på døgnet (VD=vinterdag, VN=vinternatt, SD=sommerdag, SN=sommernatt). Kjønn F=tispe, M=hann. Gult (0) betyr at ulven ikke utviste noe spesiell seleksjon, det vil si konfidensintervallet til seleksjonsindeksen overlappet 0. Grønt betyr at ulv unngikk menneskelig infrastruktur ved å velge lengre avstander til hus og veier (+), lavere tettheter av hus (-), lavere fotavtrykk (-), eller områder lenger til skogs (-) enn forventet. Rødt indikerer en preferanse for menneskelig infrastruktur ved å velge kortere avstander til hus og veier (-), større tetthet av hus (+), større fotavtrykk (+) eller nærmere skogkant og utenfor skogen (+) enn forventet. Hvitt er tidskombinasjoner der det var for få eller ingen posisjoner for en gitt ulv for å kunne beregne seleksjonsindeksen.

– Selection indices for six habitat variables in Norway per wolf, season and time of day. VD=winter day, VN=winter night, SD=summer day, SN=summer night. Sex F=female, M=male. År = Year. Yellow indicates that the wolf did not show any distinct selection, i.e. the confidence interval of the individual selection index overlapped 0. Green indicates avoidance of human infrastructure by selecting areas far from houses (variable 1, +), main roads (variable 4,+) or forest roads (variable 5, +), with low density of houses (variable 2, -), low human footprint (variable 3, -), or deeper in the forest (variable 6, -) than expected from available habitat of the random steps. Red indicates preference for human infrastructure by selecting areas closer to houses (-), with higher density of houses, higher human footprint or closer to forest edge/outside forest (+) than expected. White are time combinations with missing or too few GPS-positions to estimate the selection index for a given wolf.

				Avst hus				Tetth hus				Fotavtrykk				Avst hovedvei				Avst skogsbilvei				Avst skogkant			
Revir	Ulv-id	Kj	År	VD	VN	SD	SN	VD	VN	SD	SN	VD	VN	SD	SN	VD	VN	SD	SN	VD	VN	SD	SN	VD	VN	SD	SN
Bograngen	M0009	M	2003	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	-	0	-	0	0	0	0
Djurskog	M0306	M	2004		+		0		0		0		-		0		0		0		0		-		0		0
Græsmar	M0611	M	2006		0				-				+				0				-				0		
Gråfjell	M0109	M	2001	-	-	0	0	-	-	-	-	0	0	0	0	-	-	0	+	0	-	+	0	0	+	-	0
Gråfjell	M0110	F	2001	-	0	0	0	-	-	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	-	+	0	-	+	0	0
Julussa	M1409	F	2014			0	+			-	-			0	-			0	0			0	0			-	-
Juvberget	M0510	F	2005				0				-				0				0				0				0
Juvberget	M0606	M	2007				0				0				0				0				0				0
Koppang	M0402	M	2004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0
Koppang	M0403	F	2004	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	+	0	0	0	0	0	0	-	-
Kynna	M1010	M	2010			0	0			-	-			0	0			0	-			0	0			-	0
Mangen	M0211	F	2003	0	0	+	+	-	-	-	-	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0
Osdalen	M0905	M	2008	-	-	+	0	-	-	-	0	+	0	0	+	0	0	0	+	0	-	-	-	0	0	0	0
Osdalen	M1707	M	2017	-	-			-	-			0	-			0	0			0	0			-	-		
Osdalen	M1710	M	2017	-	-			-	-			0	0			-	-			0	-			-	-		
Rotna	M1109	M	2011				0				-				0				0				0				0
Rotna	M1110	F	2011			0	0			0	-			0	0			+	0			0	0			0	0
Slettås	M1503	M	2017	0	-			-	0			-	0			-	0			-	-			0	0		
Slettås	M1714	F	2017	0	0			0	0			-	0			0	0			0	0			0	0		

3.2.3 Norge - faktorer som forklarer variasjonen i seleksjonsindeksene

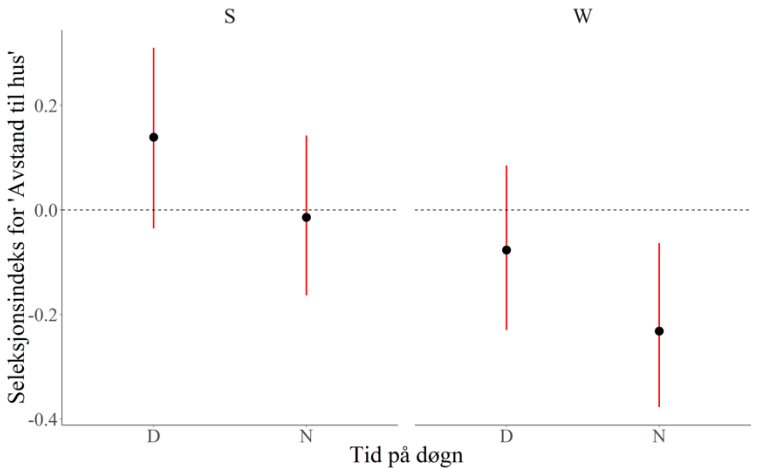
I analysetrinn 2 forsøkte vi å forklare variasjonen i de individuelle seleksjonsindeksene (Tabell 8) med ulike indre og ytre faktorer (Tabell 2). Dette fungerte fint for avstand til og tetthet av bebodde hus og avstand til skogkant, men modellene for de andre tre variablene viste ikke noe tydelig mønster (Tabell 9).

Tabell 9: De beste modellene som forklarer variasjonen i ulvers individuelle seleksjonsindekser i Norge. For en komplett liste av modeller, se Tabell 2. ΔWAIC er modellenes rangering i forhold til toppmodellen, og vi valgte modellen med færrest variabler av alle med ΔWAIC < 2. NULL er modellen som ikke har noen andre forklaringsvariabler enn de tilfeldige variablene ulve-id og revir-id.

– The best models to explain the observed variation in individual selection indices for wolves in Norway. For a complete list of models, see Table 2. ΔWAIC is the model ranking in relation to the top model. We selected the model with least variables among models with ΔWAIC < 2. The NULL model does not include variables other than the random factors wolf-id and territory-id.

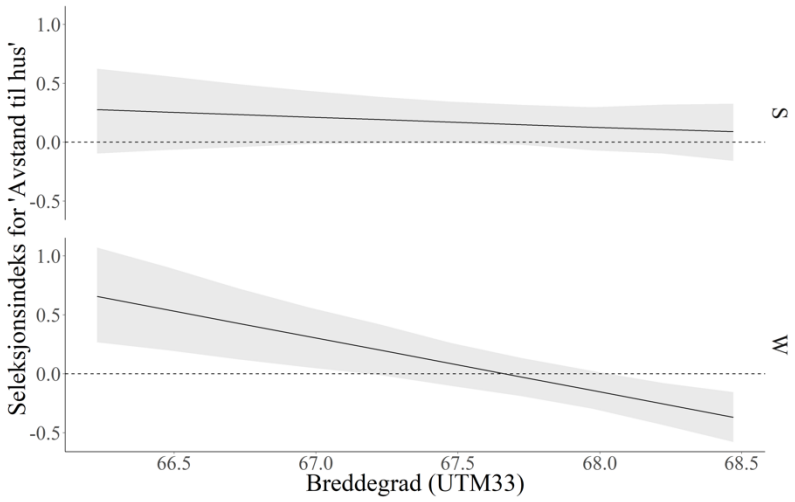
Model	Model structure	ΔWAIC
Avstand til bebodde hus		
Mod30	Årstid + Tid på døgn + Breddegrad + Årstid*Breddegrad	0
Mod29	Årstid + Tid på døgn + Breddegrad + Alder + Årstid*Breddegrad	-1.442
Mod	NULL	-10.520
Tetthet av bebodde hus		
M31	Årstid + Tid på døgn + Kjønn + age + Breddegrad + Årstid*Tid på døgn + Årstid*Kjønn + Årstid*Breddegrad	0
M1	NULL	-97.215
Menneskelig fotavtrykk		
Mod13	Kjønn	0
Mod1	NULL	-0.517
Mod14	Kjønn + age	-1.787
Avstand til hovedvei		
Mod3	Årstid	0
Mod1	NULL	-0.470
Mod20	Årstid + Kjønn + Årstid*Kjønn	-1.310
Mod7	Årstid + Kjønn	-1.568
Mod26	Årstid + Breddegrad	-1.354
Mod13	Kjønn	-1.987
Avstand til skogsbilvei		
Mod1	NULL	0
Mod10	Tid på døgn	-1.392
Mod13	Kjønn	-1.427
Mod27	Breddegrad	-1.968
Avstand til skogkant		
Mod11	Tid på døgn + Kjønn	0
Mod5	Årstid + Tid på døgn + Kjønn	-0.258
Mod10	Tid på døgn	-1.222
Mod4	Årstid + Tid på døgn	-1.526
Mod1	NULL	-2.759

Variasjonen i seleksjonsindeksene for Avstand til bebodde hus var best forklart med årstid, tid på døgnet og breddegrad (den høyest rangerte modellen av alle med ΔWAIC < 2, Tabell 9). Om sommeren foretrakk ulvene å være langt fra hus på dagtid og hadde ikke noe spesiell preferanse for eller imot hus nattestid. Om vinteren var ulvene generelt nærmere hus, og de viste en tydelige preferanse for nærhet til hus på nettene (Figur 6). Denne preferansen for nærhet til hus om vinteren skyldtes hovedsakelig ulvene i den nordlige delen av bestandsområdet (Gråfjell, Osdalen og Slettås), mens ulvene lengst sør var mer unnvikende (Figur 11).



Figur 10: Seleksjonsindeks for avstand til bebodd hus i forhold til årstid og tid på døgnet, modellert for ulv i Norge (gjennomsnitt og 95% konfidensintervall). D = dag, N = natt, S=sommer, W = winter. Den stiplede linjen ved y = 0 indikerer ingen seleksjon, verdier > 0 viser seleksjon for større avstander, og < 0 for mindre avstander til hus enn forventet fra tilgjengelig habitat.

– Selection index for distance to inhabited houses in relation to time of day for wolves in Norway (mean and 95% CI). D = day, N = night, S=summer, W = winter. The stippled line at y = 0 indicates no selection, values > 0 indicate selection for areas further from houses, and < 0 closer to houses than expected from availability at random steps.

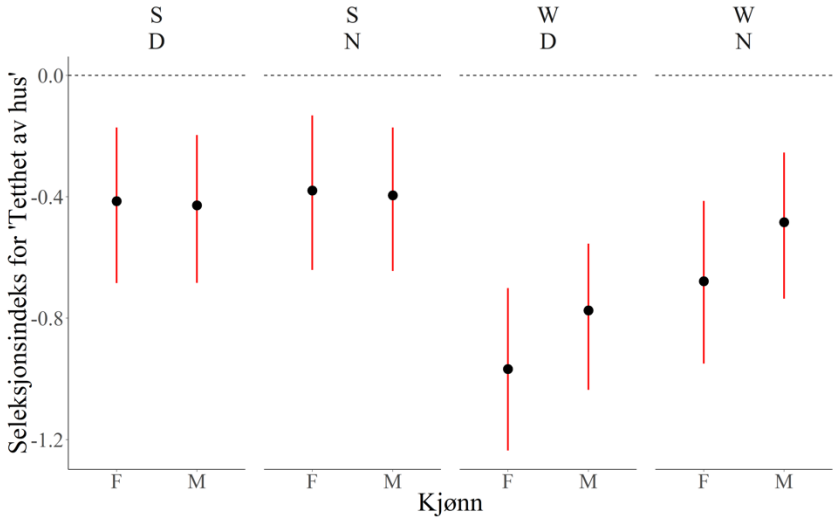


Figur 11: Seleksjonsindeks for avstand til bebodde hus i forhold til årstid og breddegrad, modellert for ulv i Norge (gjennomsnitt og 95% konfidensintervall). S= sommer og W = vinter. Den stiplede linjen ved y = 0 indikerer ingen seleksjon, verdier > 0 viser seleksjon for lang avstand til hus, og verdier < 0 viser seleksjon for nærhet til hus.

– Selection index for distance to inhabited houses in relation to season and latitude for wolves in Norway (mean and 95% CI). S=summer, W = winter. The stippled line at y = 0 indicates no selection, values > 0 indicate selection for areas further from houses, and < 0 closer to houses than expected from availability at random steps.

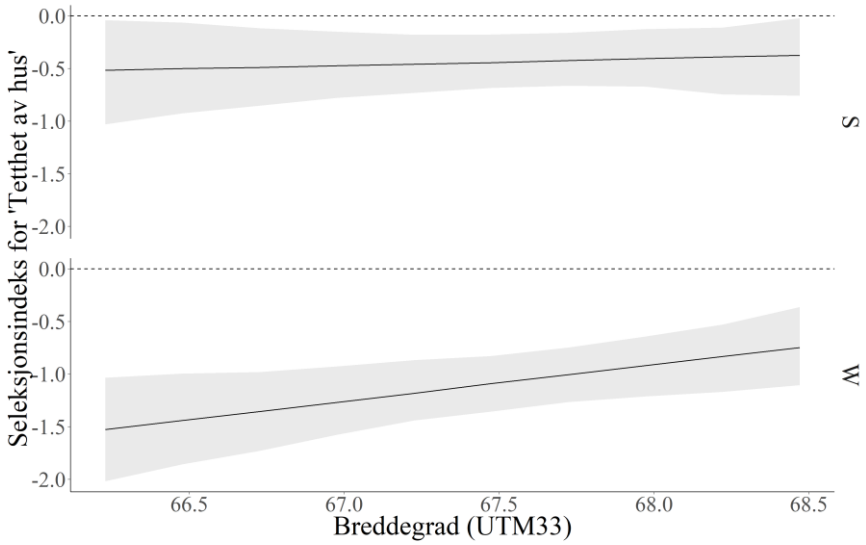
Variasjonen i seleksjonsindeksene for tetthet av bebodde hus var best forklart med årstid, tid på døgnet, kjønn og breddegrad (Tabell 9). Samtlige indekser lå godt under 0, som tyder på at ulvene uansett tid og kjønn unngikk områder med høy hustetthet. Unngåelsen var tydeligere om vinteren enn om sommeren. Om vinteren var unngåelsen sterkest på dagtid, og noe sterkere for tispene enn hannene (Figur 12). Ulvene i de sørlige revirene viste en sterkere unngåelse av områder med høy hustetthet enn ulvene i nord (Figur 13).

Kun tid på døgnet inngikk i den beste modellen som forklarte variasjonen i seleksjonsindeksene for avstand til skogkant (Tabell 9). På dagtid foretrakk ulvene å være langt inn i skogen, mens de om natten hadde en svak preferanse for skogkanten og områder utover det (Figur 14).

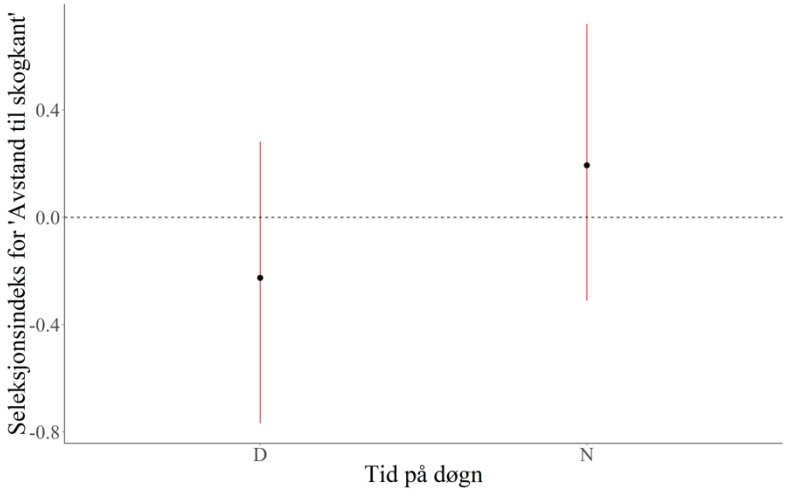


Figur 12: Seleksjonsindeks for tetthet av bebodde hus i forhold til årstid, tid på døgn og kjønn, modellert for ulv i Norge (gjennomsnitt og 95% konfidensintervall). S= sommer, W = vinter, D = dag, N = natt, F= tispe, M = hann. Den stiplede linjen ved y = 0 indikerer ingen seleksjon, verdier > 0 viser seleksjon for høyere hustetthet, og verdier < 0 viser seleksjon for lavere husstetthet enn forventet fra tilgjengelig habitat.

– Selection index for density of inhabited houses in relation to season, time of day and sex for wolves in Norway (mean and 95% CI). S= summer, W = winter, D = day, N = night, F =female, M = male. The stippled line at y = 0 indicates no selection, values > 0 indicate selection for higher densities, and < 0 lower densities of houses than expected from availability at random steps.



Figur 13: Seleksjonsindeks for tetthet av bebodde hus i forhold til årstid og breddegrad, modellert for ulv i Skandinavia (gjennomsnitt og 95% konfidensintervall). S= sommer, W = vinter. Den stiplede linjen ved y = 0 indikerer ingen seleksjon, verdier > 0 viser seleksjon for høy hustetthet, og verdier < 0 viser seleksjon for lav hustetthet.



Figur 14: Seleksjonsindeks for avstand til skogkant i forhold til tid på døgn, modellert for ulv i Norge (gjennomsnitt og 95% konfidensintervall). D = dag, N = natt. Den stiplede linjen ved y = 0 indikerer ingen seleksjon, verdier > 0 viser seleksjon for høye avstandsverdier langs gradienten fra inn i skogen og ut, og verdier < 0 viser seleksjon for lave verdier, altså lenger innover i skogen.

– Selection index for distance to forest edge in relation to season and time of day for wolves in Norway (mean and 95% CI). D = day, N = night. The stippled line at y = 0 indicates no selection, values > 0 indicate selection for areas closer to forest edge or outside forest, and < 0 further inside the forest than expected from availability at random steps.

Repeterbarheten, eller altså andelen av variasjonen i seleksjonsindeksene som kan forklares med individ- og revir-spesifikke egenskaper, var stort sett høyere for Norge (Tabell 10) enn for Skandinavia (Tabell 6), trolig fordi det var færre ulver og revir i det norske materialet. Mer enn halvparten av variasjonen i seleksjonsindeksene for hustetthet skyldtes revir-spesifikke egenskaper.

Tabell 10: Repeterbarheten R for de beste modellene som forklarer variasjonen i seleksjonsindeksene for ulv i Skandinavia for ulike habitatsvariabler. R sier hvor stor andel av variasjonen som forklares av individ- og revir-spesifikke egenskaper.

– Repeatability R for the best models that explain the variation in the selection indices of different habitat variables for wolves in Scandinavia. R indicates the proportion of the variation that is explained by characteristics specific to individuals or territories. Variables are from left to right: Distance to inhabited house, density of inhabited houses, human footprint, distance to main road, distance to forest road, distance to forest edge.

Gruppe	Avstand til bebodde hus	Tetthet av bebodde hus	Menneskelig fotavtrykk	Avstand til hovedvei	Avstand til skogsbilvei	Avstand til skogkant
Individ	0.035	0.097	0.147	0.080	0.140	0.076
Revir	0.066	0.514	0.132	0.100	0.173	0.085

4 Diskusjon

Vi har i denne rapporten studert individuelle voksne revirhevdende ulvers habitatvalg i forhold til menneskelig infrastruktur og bosetting og forsøkt å forklare variasjonen mellom individene med tid på døgnet, årstid, ulvers kjønn og alder og revirets plassering langs en sør-nord-gradient. Vi har sett på følgende variabler som beskriver menneskelig bosetting i Skandinavia: Avstand til tettsted, tetthet av bygninger uansett bygningstype, en indeks for det menneskelige fotavtrykket i landskapet [32], avstand til hoved- og skogsbilvei og avstand til skogkant. Vi utførte de samme analysene for ulver i Norge men byttet ut avstand til tettsted og bygningstetthet med reell avstand til og tetthet av *bebodde* hus. Det er kun i Norge at bygninger var klassifiserbare som bebodde eller ikke-bebodde. For beregning av seleksjonsindekser benyttet vi oss av times- og halvtimes-posisjoner til GPS-merkede voksne ulver under forflytning.

For over to tredeler av kombinasjonene for tid på døgnet og årstid var ulvene i Skandinavia og Norge likegyldige overfor menneskelig infrastruktur, dvs de brukte områder nær infrastruktur verken mer eller mindre enn forventet fra tilgjengeligheten i deres nærområde. Når ulvene i Skandinavia viste selektivitet, var atferden 2.5 ganger oftere unnvikende enn oppsøkende. Grad og retning av selektivitet varierte sterkt med den undersøkte habitatvariabelen. Ulvene var mest unnvikende ovenfor høye tettheter av bygninger (Skandinavia) og bebodde hus (Norge). Mer enn en tredjedel av GPS-posisjonene var i områder uten bygning innen 1 km, og mer enn tre fjerdedel av de norske posisjonene var i områder uten noe bebodd hus innen 1 km. Derimot viste mer enn halvparten av ulvene en oppsøkende atferd overfor skogsbilveier, og vi registrerte posisjoner på skogsbilvei i samtlige ulverevir.

Årstid og tid på døgnet hadde en sterk påvirkning på ulvenes atferd. Ulvene var generelt mer unnvikende på sommeren enn på vinteren, og på dagtid enn nattestid. Forskjellene i atferd mellom dag og natt var tydeligst for avstand til hovedvei og skogkant, med valg av områder nær vei og ved skogkant eller utenfor skog om natten, og da spesielt vinterstid. Derimot var unngåelse av de samme områdene typisk på dagtid, spesielt sommerstid.

Unngåelse av tettsteder og hus, og aktivt bruk av skogsbilveier ved forflytninger med tydelige forskjeller mellom dag og natt passer med tidligere studier av ulvens finskala-habitatbruk i Skandinavia [9] og i andre land, f.eks. [10, 14, 47, 48]. Ulikt seleksjonsmønster på dag- og nattestid kan delvis forklares med ulvenes aktivitetsmønster, med lavest aktivitet på dagtid og aktivitetstopper i skumringen, spesielt i de tidlige morgentimene [49]. Trolig unngår ulvene nærhet til folk under hvileperioden midt på dagen, som vist for ulvene i Slettåsreviret [22]. I samme Slettås-studiet jaktet ulvene i nærhet av bebodde hus gjennom vinteren og også en del i sommermånedene, spesielt i områder med høy elgtetthet. Vi antar derfor at ulvenes oppsøkende atferd nattestid og spesielt om vinteren var en konsekvens av tilgangen til byttedyr nær hus og bygninger.

Produktiviteten i landskapet endrer seg fra sør til nord innenfor ulvenes utbredelsesområdet, og med det tilgangen til byttedyr [43]. Lengst sør lever ulven i mindre grad av elg, mye av rådyr, noe dåhjort og til dels villsvin vinterstid [19, 50], og forskningsprosjektet Grensevilt (upubl. data). I mer sentrale deler av ulvenes utbredelsesområde lengre nord dominerer elg i stasjonære bestander, og lengst nordvest i ulvestammens reproduksjonsområde har elgen sesongtrekk der de vinterstid konsentrerer seg i beiteområder nede i dalførene, overlappende med menneskelig bosetting [18]. Vi forventet derfor at ulv i områdene med trekkelg ville være mer oppsøkende i forhold til hus og bygninger om vinteren, sammenlignet med ulver lengre sør. Denne sammenhengen mellom ulvers habitatvalg og breddegrad var tydelig for de norske dataene, der ulvene i de nordvestligste revirene Gråfjell, Osdalen og Slettås foretrakk områder nærmere bebodde hus og med høyere hustetthet enn forventet om vinteren. Men generelt i skandinavisk skala var breddegrad ikke en viktig forklaringsvariabel for

ulvenes habitatvalg. Dette kan skyldes at vi ikke kunne skille mellom bebodde hus og andre type bygninger i de svenske kartdata. I Slettåsreviret for eksempel er mange av fritidshyttene i høyereliggende strøk og ikke nødvendigvis i områder med høy elgtetthet vinterstid [22].

Ulvetisper var generelt mer unnvikende i forhold til tetthet av bygninger enn hanner, og da spesielt sommerstid i Skandinavia. Vi antar at dette har med ulvenes årssyklus å gjøre. Tispene brukte da mer tid ved hi og valpeplasser enn hannene [21, 22], og slike plasser er oftest langt unna menneskelig forstyrrelse [22, 24]. De voksne ulvenes alder syntes ikke å ha noen effekt med hensyn til ulvenes habitatvalg.

Vi testet statistisk om noe av den observerte variasjonen i de individuelle seleksjonsindeksene skyldtes ulveindividenes eller revirenes særegenhet. Dette ble målt med repeterbarheten, eller altså hvor konsistente enkelte ulvene eller revirene var ved de ulike kombinasjonene av årstid og tid på døgnet. Repeterbarheten var generelt veldig lav for de fleste habitatvariablene. Vi fant likevel en svak innflytelse av ulveindividenes særegenhet på habitatvalg i forhold til tetthet av bygninger, og revirenes særegenhet på avstand til tettsted og tetthet til bygninger i Skandinavia. For ulv i Norge forklarte revirenes særegenhet mer enn halvparten av all variasjon i seleksjonsindeksene for bebodde hus. Med andre ord hadde ulver fra samme revir ofte en lignende grad av unnvikelse fra områder med høy hustetthet.

Slettåsulvenes atferd overfor bebodde hus har vært mye diskutert etter at flokken etablerte revir i deler av Trysil og Åmot kommuner senhøsten i 2009. Våre analyser av de skandinaviske og norske ulvers habitatvalg gjør det mulig å sammenligne Slettåsulvenes atferd med andre ulver. Slettåshannen var nærmere skogsbilvei og hovedvei enn forventet, tilsvarende som for ulvene i Gråfjells- og Osdalsreviret. Han oppholdt seg om natten vinterstid også nærmere bebodde hus enn forventet, mens Gråfjells- og Osdalsulvene var nærmere hus både på dag- og nattestid om vinteren. Slettåshannen unngikk områder med lav bygningstetthet og menneskelig fotavtrykk på dagtid. Slettås-tispa viste ikke noe tydelig oppsøkende atferd overfor hus, men den korte overvåkingsperioden gjør konklusjonene her mer usikre.

Da våre analyser er basert på times- og halvtimesposisjoner, er våre resultater for voksne ulver i Slettåsreviret begrenset til vinteren. Selv om det var ønskelig var det ikke tilrådelig å omprogrammere Slettåsulvenes GPS-halsband til timesposisjoner sommerstid, fordi GPS-halsbandene helst skulle fungere ut året med tanke på utredningene [22] og fordi en betydelig andel av batterikapasiteten på begge halsband var oppbrukt i forbindelse med metodeevaluering av nærhetsteknologi i en annen studie [51]. Dersom det er behov for ytterligere sammenlignende kunnskap om Slettåsulvenes og andre skandinaviske ulvers atferd også sommertid, er dette mulig å gjøre ved å gjenta rapportens omfattende analyser, men da basert på 4-timersposisjoner som ikke er så finskalige, men tilgjengelige for alle årstider.

5 Konklusjoner

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

5.1 Generelt for utredningen

Rapport 2) Tema var valpenes atferd før ett års alder, forut for utvandring. Samholdet mellom valper og mellom valper og voksne ble svakere utover vinteren. Valpene gikk da mer og mer atskilt fra både de voksne og søsken før de fleste av dem til slutt utvandret på våren ved ca. ett års alder. Når de var atskilt fra de voksne, oppførte de seg mer tilbaketrukket og unnvikende overfor menneskelig infrastruktur og bosetting [21].

Rapport 3) Tema var utvandrende ungulvers atferd. Under spredning unngikk ungulvene åpne områder og menneskelig infrastruktur. Unntaket var skogsbilveier som ble foretrukket når ulvene var under forflytning. Mest unnvikende var spredningsulvene der de oppholdt seg over lengre perioder. Spredningsulvene viste ikke tegn til å bli mer eller mindre unnvikende over tid. Til tross for at disse ungulvene generelt så ut til å unngå mennesker fant vi unntak der spredningsulver noen ganger kunne passere områder med svært høy grad av menneskelig aktivitet, men dette utgjorde en svært liten andel av ulveposisjonene [52].

Rapport 4) Tema var de utvandrede ungulvenes atferd ved etablering i revir. Ungulver som vandret relativt kort fra oppvekstreviret før de etablerte sine revir, etablerte seg i områder som lignet oppvekstreviret. Vi så en tendens til at ulver oppvokst i områder med større grad av menneskelig påvirkning var mer unnvikende overfor menneskelig infrastruktur innenfor sine etablerte revir enn ulver oppvokst i områder med mindre grad av menneskelig påvirkning [29].

Rapport 5) Tema var å oppsummere og belyse faktorer som kunne forklare noe av dynamikken i konflikten og Slettåsulvenes atferd i 10-årsperioden, 2009-2018. Observasjoner av ulv, ofte beskrevet i media som nærgående, var ikke slumpvis fordelt over året, men årstids- og sesongbestemt. Snø var en forutsetning for konflikten og ulveobservasjoner i media var konsentrert til januar-mars da snødjupet var størst og elg som ulvens viktigste byttedyr var konsentrert i lavereliggende strøk nær bosetting. Slettåsulvene viste en årssyklus i atferd som er kjent fra andre områder med mye snø og trekkelg [18].

Rapport 6) Tema var intensive studier av Slettåsflokkens atferd gjennom en hel årssyklus. De voksne i Slettåsflokken oppholdt seg nærmere bebodde hus enn forventet vinterstid, hovedsakelig om natten når de jaktet i områder med høye elgtettheter og forekomst av rådyr. Hi- og valpeplasser ble foretrukket langt fra hus, men de voksne fortsatte å jakte nærmere hus enn forventet også i sommermånedene, noe som delvis kunne gjenspeiles av elgens preferanse for opphold nær hovedveier sommerstid. Om høsten jaktet og oppholdt ulvene seg langt unna bebodde hus [22].

5.2 Spesifikt for denne rapporten

1. Analysemetoden valgt i denne rapporten var velegnet til å studere forskjeller i individuell atferd hos ulv.

2. Skandinaviske voksne ulver var oftest likegyldige eller unnvikende overfor menneskelig infrastruktur, og oppsøkende atferd var forholdsvis sjelden.

3. Ulvene var særlig unnvikende i forhold til tetthet av bygninger, og de foretrakk områder med veldig lav bygningstetthet.

4. Den menneskelige infrastrukturen der ulvene viste mest oppsøkende atferd gjaldt skogsbilveier, trolig til forflytning langs dem.

5. Ulvene var mer unnvikende på dagtid, trolig for å unngå mennesker, og mindre unnvikende eller mer oppsøkende på natten, trolig for å jakte på elg og rådyr.

6. Ulvene var mer unnvikende sommertid, trolig for å skjerme valpene på hi- og valpeplassene fra menneskelig forstyrrelse. På vinteren var de mindre unnvikende eller mer oppsøkende, trolig for å jakte på elg og rådyr som oppholdt seg nær menneskelig infrastruktur på denne årstiden.

7. Ulvene nord i norsk ulvesone og tilgrensende områder var mer oppsøkende enn ulvene lenger sør, trolig som en effekt av elgfordelingen nær bosetting vinterstid.

8. Slettåshannen viste mer nærhet til bebodde hus enn forventet på vinternettene i perioden januar-mars 2017, men skilte seg ikke ut som spesielt oppsøkende eller unnvikende sammenlignet med andre ulver på samme breddegrad.

Referanser

1. Zimmermann B, Wabakken P, Eriksen A, Maartmann E, Holen FG, Dahl ER, Nordli K, Teräväinen M, Fuchs B, Svarstad IB *et al*: **Atferdsstudier på ulv i Slettås- og Osdalsreviret. Foreløpige resultater fra feltperioden januar-februar 2017**. In: *Oppdragsrapport 2017/1.* Høgskolen i Innlandet; 2017.
2. Wabakken P, Maartmann E, Eriksen A, Zimmermann B, Flagstad Ø, Liberg O, Sand H, Wikenros C: **Ulv som skadegjører på bufe, tamrein og hund i Norge. Skadehistorikk og skadepotensiale i forhold til ulvens spredningsmønster**. In: *Høgskolen i Innlandet Oppdragsrapport.* vol. Nr. 2 - 2017: Høgskolen i Innlandet; 2017.
3. Mech LD, Boitani L: **Wolves: Behaviour, ecology, and conservation**. Chicago: The University of Chicago Press 60637; 2003.
4. Chapron G, Kaczensky P, Linnell JD, von Arx M, Huber D, Andrén H, López-Bao JV, Adamec M, Álvares F, Anders O: **Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes**. *Science* 2014, **346**(6216):1517-1519.
5. Wabakken P, Sand H, Liberg O, Bjärvall A: **The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978-1998**. *Canadian Journal of Zoology* 2001, **79**(4):710 - 725.
6. Zimmermann B: **Predatory behaviour of wolves in Scandinavia**. Koppang: Hedmark University College; 2014.
7. Karlsson J, Broseth H, Sand H, Andren H: **Predicting occurrence of wolf territories in Scandinavia**. *Journal of Zoology* 2007, **272**(3):276-283.
8. 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.
9. Zimmermann B, Nelson L, Wabakken P, Sand H, Liberg O: **Behavioral responses of wolves to roads: scale-dependent ambivalence**. *Behavioral Ecology* 2014, **25**(6):1353-1364.
10. Gurarie E, Suutarinen J, Kojola I, Ovaskainen O: **Summer movements, predation and habitat use of wolves in human modified boreal forests**. *Oecologia* 2011, **165**(4):891-903.
11. Whittington J, St Clair CC, Mercer G: **Spatial responses of wolves to roads and trails in mountain valleys**. *Ecological Applications* 2005, **15**(2):543-553.
12. Theuerkauf J: **What drives wolves: Fear or hunger? Humans, diet, climate and wolf activity patterns**. *Ethology* 2009, **115**(7):649-657.
13. Kaartinen S, Kojola I, Colpaert A: **Finnish wolves avoid roads and settlements**. *Annales Zoologici Fennici* 2005, **42**(5):523-532.
14. Theuerkauf JJ, W.; Schmidt, K.; Gula, R.: **Spatiotemporal segregation of wolves from humans in the Bialowieza Forest (Poland)**. *Journal of Wildlife Management* 2003, **67**(4):706-716.
15. Laundré JW, Hernández L, Altendorf KB: **Wolves, elk, and bison:reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, U.S.A.** *Canadian Journal of Zoology* 2001, **79**:1401-1409.
16. Gundersen H, Andreassen HP, Storaas T: **Spatial and temporal correlates to Norwegian moose-train collisions**. *Alces* 1998, **34**(2):385-394.
17. van Beest FM, Van Moorter B, Milner JM: **Temperature-mediated habitat use and selection by a heat-sensitive northern ungulate**. *Animal Behaviour* 2012, **84**(3):723-735.
18. Wabakken P, Zimmermann B, Eriksen A, Maartmann E, Nordli K, Carricondo-Sanchez D, Sand H, Wikenros C: **Sesongkonflikter mellom mennesker og ulv i områder med snø og trekkelg. Ulv i Slettåsreviret, 2009-2018. Utredning om ulv og bosetting del 5**. In: *Skriftserien.* vol. 12-2018: Høgskolen i Innlandet; 2018.
19. 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.

20. Mysterud A, Bjørnsen BH, Østbye E: **Effects of snow depth on food and habitat selection by roe deer Capreolus capreolus along an altitudinal gradient in south-central Norway**. *Wildlife Biology* 1997, **3**(1):27-33.
21. Nordli K, Zimmermann B, Wabakken P, Eriksen A, Carricondo Sanchez D, Maartmann E, Sand H, Wikenros C: **Ulvevalpers flokksamhold og områdebruk i Skandinavia. Utredning om ulv og bosetting del 2**. In: *Skriftserien.* vol. 9-2018: Høgskolen i Innlandet; 2018.
22. Zimmermann B, Wabakken P, Eriksen A, Maartmann E, Carricondo-Sanchez D, Versluijs E, Sand H, Wikenros C: **Slettåsulvenes atferd overfor menneskelig bosetting gjennom et helt år. Utredning om ulv og bosetting del 6**. In: *Skriftserien.* vol. 13-2018: Høgskolen i Innlandet; 2018.
23. Ciucci P, Boitani L, Francisci F, Andreoli G: **Home range, activity and movements of a wolf pack in central Italy**. *Journal of Zoology* 1997, **243**(4):803-819.
24. Sazatornil V, Rodríguez A, Klaczek M, Ahmadi M, Álvares F, Arthur S, Blanco JC, Borg BL, Cluff D, Cortés Y *et al*: **The role of human-related risk in breeding site selection by wolves**. *Biological Conservation* 2016, **201**:103-110.
25. Chapron G, Wikenros C, Liberg O, Wabakken P, Flagstad Ø, Milleret C, Månsson J, Svensson L, Zimmermann B, Åkesson M: **Estimating wolf (Canis lupus) population size from number of packs and an individual based model**. *Ecological Modelling* 2016, **339**:33-44.
26. 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.
27. Packard JM: **Wolf behavior: Reproductive, social, and intelligent**. In: *Wolves: behavior, ecology and conservation.* Edited by Mech LD, Boitani L. Chicago: The University of Chicago Press; 2003: 35-65.
28. Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ: **Integrating animal temperament within ecology and evolution**. *Biological Reviews* 2007, **82**(2):291-318.
29. Sanz-Perez A, Milleret C, Ordiz A, Uzal A, Carricondo-Sanchez D, Eriksen A, Sand H, Wabakken P, Wikenros C, Åkesson M *et al*: **Oppvekstrevirets effekt på habitatvalg hos voksne ulver. Utredning om ulv og bosetting del 4**. In: *Skriftserien.* vol. 11-2018: Høgskolen i Innlandet; 2018.
30. Johnson DH: **The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference**. *Ecology* 1980, **61**(1):65-71.
31. Johansen B, Aarestad P, Øien D: **Vegetasjonskart for Norge basert på satellittdata. Delprosjekt 1: Klasseinndeling og beskrivelse av utskilte vegetasjonstyper.** In., vol. 3/2009: NORUT - NINA - NTNU; 2009.
32. Sanderson EW, Jaiteh M, Levy MA, Redford KH, Wannebo AV, Woolmer G: **The Human Footprint and the Last of the Wild**. *BioScience* 2002, **52**(10):891.
33. Arnemo JM, Evans A: **Biomedical protocols for free-ranging brown bears, wolves, wolverines and lynx**. In. Campus Evenstad: Inland Norway University of Applied Sciences; 2017: 1-16.
34. 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.
35. Compton BW, Rhymer JM, McCollough M: **Habitat selection by wood turtles (Clemmys insculpta): an application of paired logisitc regression**. *Ecology* 2002, **83**(3):833-843.
36. Fortin D, Beyer HL, Boyce MS, Smith DW, Duchesne T, Mao JS: **Wolves influence elk movements: Behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park**. *Ecology* 2005, **86**(5):1320-1330.
37. Boyce MS: **Wolves are consummate predators**. *Quarterly Review of Biology* 2005, **80**(1):87-92.
38. Gelman A, Hill J: **Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models**: Cambridge University Press; 2006.
39. Team SD: **RStan: the R interface to Stan**. In., R package version 2.17.3. edn; 2018.

40. R Core Team: **R: A language and environment for statistical computing**. In., 3.5.1 edn. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2018.
41. Gelman A, Rubin DB: **Inference from iterative simulation using multiple sequences**. *Statistical science* 1992, **7**(4):457-472.
42. Houslay TM, Wilson AJ: **Avoiding the misuse of BLUP in behavioural ecology**. *Behavioral Ecology* 2017, **28**(4):948-952.
43. 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.
44. Mohr CO: **Table of equivalent populations of North American small mammals**. *American Midland Naturalist* 1947, **37**(1):223-249.
45. Vehtari A, Gelman A, Gabry J: **Practical Bayesian model evaluation using leave-one-out cross-validation and WAIC**. *Statistics and Computing* 2017, **27**(5):1413-1432.
46. Nakagawa S, Schielzeth H: **Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists**. *Biological Reviews* 2010, **85**(4):935-956.
47. Ciucci P, Masi M, Boitani L: **Winter habitat and travel route selection by wolves in the northern Apennines, Italy**. *Ecography* 2003, **26**(2):223-235.
48. Lesmerises F, Dussault C, St-Laurent MH: **Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest**. *Forest Ecology and Management* 2012, **276**:125-131.
49. Eriksen A, Wabakken P, Zimmermann B, Andreassen HP, Arnemo JM, Gundersen H, Liberg O, Linnell J, Milner JM, Pedersen HC *et al*: **Activity patterns of predator and prey: a simultaneous study of GPS-collared wolves and moose**. *Animal Behaviour* 2011, **81**(2):423-431.
50. 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.
51. Odden J, Rauset GR, Thorsen N, Støen O-G, Berget DA, Lien OM, Frank J, Linnell JD: **Studier av atferd hos ulv ved hjelp av viltkamera og nærhetsteknologi–en pilotstudie**. In: *NINA Rapport.* vol. 1464; 2018: 1-56.
52. Eriksen A, Zimmermann B, Wabakken P, Carricondo-Sanchez D, Sand H, Wikenros C: **Spredningsulvers bevegelser i forhold til menneskelig infrastruktur. Utredning om ulv og bosetting del 3**. In: *Skriftserien.* vol. 10-2018: Høgskolen i Innlandet; 2018.

Vedlegg

Vedlegg 1: Ulver som inngikk i stegvalganalysene for Skandinavia og Norge, med ID, kjønn (F = tispe og M = hann), studieår, antall døgn med data per årstid og antall times- eller halvtimesposisjoner per dag og natt.

					Vinter			Sommer		
Revir	UlvID	Norge	Kjønn	År	N døgn	N pos dag	N pos natt	N døgn	N pos dag	N pos natt
Aamäck	M0609		F	2008	34	70	110	1	1	0
Aspafallet	M1502		M	2015	56	248	463	55	203	496
Bograngen	M0009	Norge	M	2003	94	422	668	84	340	745
Djurskog	M0209		F	2003	41	82	107	95	48	155
Djurskog	M0306	Norge	M	2004	57	290	435	42	108	306
Drevfjellet	M1203		F	2011	38	86	122	0	0	0
Forshyttan	M0509		F	2005	0	0	0	19	41	64
Forshytttan	M0505		M	2005	6	14	19	32	115	248
Fulufjellet	M0904		M	2009	84	226	425	115	374	702
Fulufjellet	M0906		F	2009	41	79	210	133	445	631
Fulufjellet	M1407		F	2017	29	73	210	19	50	98
Glaskogen	M0213		M	2002	33	214	142	43	102	326
Gräsmark	M0610		F	2006	37	107	126	29	83	150
Gräsmark	M0611	Norge	M	2006	40	91	205	30	97	179
Gråfjell	M0109	Norge	M	2001	272	873	1213	109	307	346
Gråfjell	M0110	Norge	F	2001	248	882	1248	52	167	180
Halgån	M0206		F	2003	57	74	132	68	179	368
Hasselfors	M0105		M	2003	64	419	408	0	0	0
Hedbyn	M1006		F	2010	16	66	66	0	0	0
Jangen	M0404		M	2004	63	231	472	0	0	0
Julussa	M1409		F	2014	9	13	56	67	195	254
Junsele	M1114		F	2011	0	0	0	14	22	70
Juvberget	M0510	Norge	F	2005	30	65	126	57	99	235
Juvberget	M0606	Norge	M	2007	0	0	0	28	58	164
Kloten	M0507		F	2008	139	307	542	36	74	212
Kloten	M0918		M	2009	32	116	152	29	91	357
Koppang	M0402	Norge	M	2004	26	131	148	43	226	315
Koppang	M0403	Norge	F	2004	21	201	151	57	287	499
Kukumäki	M1301		F	2013	59	219	242	51	212	377
Kukumäki	M1302		M	2013	122	449	603	53	121	243
Kynna	M1010	Norge	M	2010	1	2	2	18	62	84
Mangen	M0211	Norge	F	2003	146	207	244	228	225	406
Nyskoga	M0007		M	2003	34	154	255	9	65	75
Ockelbo	M0910		M	2009	28	102	53	0	0	0
Osdalen	M0905	Norge	M	2008	23	115	72	47	101	202
Osdalen	M1707	Norge	M	2017	55	160	266	0	0	0
Osdalen	M1710	Norge	M	2017	54	170	233	0	0	0
Pirtijärvi	M0702		M	2007	55	168	282	24	106	299
Riala	M1003		F	2010	47	157	338	0	0	0
Rotna	M1109	Norge	M	2011	6	22	29	18	54	122
Rotna	M1110	Norge	F	2011	15	31	45	52	139	221
Slettås	M1503	Norge	M	2015	84	275	327	0	0	0
Slettås	M1714	Norge	F	2017	32	125	132	0	0	0
Stadra	M0304		M	2003	50	124	141	0	0	0
Tandsjön	M0909		F	2009	20	61	32	7	11	9
Tandsjön	M1103		M	2010	119	405	619	60	143	316
Tenskog	M1001		F	2010	80	224	348	18	53	106
Tenskog	M1002		M	2010	62	173	305	44	210	366
Tiveden	M1311		F	2013	38	104	232	2	1	5
Tiveden	M1312		M	2013	35	99	228	3	0	3

Tyngjsö	M0204	F	2002	113	362	526	24	41	67
Ulriksberg	M0602	F	2006	132	371	678	9	30	22
Uttersberg	M0506	M	2005	123	242	424	99	178	485
Uttersberg	M0601	F	2006	91	173	373	4	4	1
Övre Kalix	M0921	M	2009	23	67	119	20	55	81