

*Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding*  
**Ulv – Bestandsdynamikk, levedyktighet  
og effekter av uttak**

Hans C. Pedersen  
Scott M. Brainerd  
Olof Liberg  
Håkan Sand  
Petter Wabakken

**NINA Fagrapport 61**

## *Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding*

Ulv – Bestandsdynamikk, levedyktighet  
og effekter av uttak

Hans Chr. Pedersen  
Scott M. Brainerd  
Olof Liberg  
Håkan Sand  
Petter Wabakken

## NINA publikasjoner

NINA utgir følgende faste publikasjoner:

### NINA Fagrapport

Her publiseres resultater av NINAs eget forskningsarbeid, problemoversikter, kartlegging av kunnskapsnivået innen et emne, og litteraturstudier. Rapporter utgis også som et alternativ eller et supplement til internasjonal publisering, der tidsaspekt, materialets art, målgruppe m.m. gjør dette nødvendig.

Opplag: Normalt 300-500

### NINA Oppdragsmelding

Dette er det minimum av rapportering som NINA gir til oppdragsgiver etter fullført forsknings- eller utredningsprosjekt. I tillegg til de emner som dekkes av fagrapportene, vil oppdragsmeldingene også omfatte befaringsrapporter, seminar- og konferanseforedrag, års-rapporter fra overvåkningsprogrammer, o.a.

Opplaget er begrenset. (Normalt 50-100)

### NINA Project Report

Serien presenterer resultater fra begge instituttenes prosjekter når resultatene må gjøres tilgjengelig på engelsk. Serien omfatter original egenforskning, litteraturstudier, analyser av spesielle problemer eller tema, etc.

Opplaget varierer avhengig av behov og målgrupper

### Temahefter

Disse behandler spesielle tema og utarbeides etter behov bl.a. for å informere om viktige problemstillinger i samfunnet. Målgruppen er "allmennheten" eller særskilte grupper, f.eks. landbruket, fylkesmennenes miljøvern-avdelinger, turist- og friluftlivskretser o.l. De gis derfor en mer populærfaglig form og med mer bruk av illustrasjoner enn ovennevnte publikasjoner.

Opplag: Varierer

### Fakta-ark

Hensikten med disse er å gjøre de viktigste resultatene av NINAs faglige virksomhet, og som er publisert andre steder, tilgjengelig for et større publikum (presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivåer, politikere og interesserte enkeltpersoner).

Opplag: 1200-1800

I tillegg publiserer NINA-ansatte sine forskningsresultater i internasjonale vitenskapelige journaler, gjennom populærfaglige tidsskrifter og aviser.

Pedersen, H.C., Brainerd, S.M., Liberg, O., Sand, H. & Wabakken, P. 2003. Utredninger i forbindelse med ny roviltmelding. Ulv – Bestandsdynamikk, levedyktighet og effekter av uttak. – NINA Fagrapport 61: 89pp.

Trondheim, februar 2003

ISSN 0805-469X

ISBN 82-426-1359-1

Forvaltningsområde:

Bevaring av biologisk mangfold

Management area:

Conservation of biodiversity

Rettighetshaver ©:

NINA

Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:

Reidar Andersen

Illustrasjon omslag:

Bearbeidet i Adobe Photoshop av Kari Sivertsen.

Fotograf Tom Schandy

Design og layout:

Synnøve Vanvik

Sats: NINA

Kopiering: Norservice

Opplag: 200

Kontaktadresse:

NINA

Tungasletta 2

N-7485 Trondheim

Telefon: 73 80 14 00

Telefax: 73 80 14 01

Tilgjengelighet:

Prosjekt nr.: 12970005

Ansvarlig signatur:

*Norman S. Myklebust*

Oppdragsgiver:

Direktoratet for naturforvaltning

## Referat

Pedersen, H. C., Brainerd, S. M., Liberg, O., Sand, H. & Wabakken, P. 2003. Ulv – Bestandsdynamikk, levedyktighet og effekter av uttak. - NINA Fagrapport 61: 89pp.

Ulv har gjennom tidene hatt tilhold i alle deler av Norge og Sverige, men dagens bestand er konsentrert i de sentrale og sørlige deler. I 1966 var bestanden funksjonelt utryddet i begge land, og ingen ynglinger ble påvist før i 1978, hvor en yngling ble bekreftet på svensk side. Bestanden utgjør i dag om lag 100 dyr. Disse stammer alle fra ett eneste par, og bestanden har således vært gjennom en alvorlig genetisk flaskehals.

Bestandsvekst kom først i gang i 1991, og med en årlig tilvekst på  $28 \pm 0.1\%$  har bestanden vokst fra rundt 10 dyr til dagens 100 i løpet av ett tiår. Den plutselige bestandsveksten skyldes blant annet at én enkelt ulv immigrerte fra finsk-russiske Karelen. Nye alleler fra denne ene ulven sikret trolig bestandens midlertidige overlevelse. Andel heterozygositet i dagens bestand er lavere enn i både den historiske bestanden, og den finsk-russiske den stammer fra, men høyere i dag enn den var for 15 år siden. At bestanden er isolert med 900 km til nærmeste kildebestand av ulv i østre Finland, gjør de genetiske aspektene til den viktigste utfordringen for bestandens fremtidige levedyktighet.

Når det gjelder levedyktighet, har det vært uenighet blant forskere rundt hvor stor bestanden av ulv i Skandinavia egentlig må være for å overleve i et langt tidsperspektiv. For å klargjøre de genetiske aspektene tok SKANDULV våren 2002 initiativ til en lukket konferanse med internasjonale eksperter på temaet. De viktigste konklusjonene fra konferansen er:

- Den skandinaviske halvøya er sannsynligvis for liten til på lang sikt å kunne opprettholde levedyktige bestander av ulv alene. Tiltak som fremmer innvandring av ulv fra øst bør derfor være av høyeste prioritet.
- Én til to innvandrende ulv pr generasjon (omtrent hvert 5. år) vil oppveie tapet av heterozygositet, og sikre bestandens overlevelse også i et langt tidsperspektiv.
- Raten mellom bestandsstørrelse og genetisk effektiv bestandsstørrelse ( $N/N_e$ ) ligger mellom 3 og 4 for ulv i Skandinavia. Selv med en tilfredsstillende innvandring bør ikke genetisk effektiv bestandsstørrelse ( $N_e$ ) falle under 50 dyr, dvs. 200 dyr totalt med en  $N/N_e$ -rate på 4.
- Uten innvandring bør den effektive bestandsstørrelsen være på minst 200 dyr (totalt 800 ulv).
- Med dagens bestand på rundt 100 dyr, vil ikke et uttak på én til to ulv pr år true bestandens overlevelse, med mindre disse dyrene er av spesiell genetisk interesse.

Dødeligheten i dagens bestand av ulv i Norge og Sverige høy: 20% på dyr eldre enn 0.5 år og rundt 25% på valper. Beregningen av valpedødelighet er usikker fordi data på kullstørrelser mangler. Blant påviste døde ulver dominerer dødelighet forårsaket av mennesket med 82% fordelt med 52% skutt og 30% drept av trafikk. Menneskedominerte dødelighet vil for

øvrig være overrepresentert i slike data, fordi gjenfunnsraten er lavere for ulv som dør av naturlige årsaker.

Det er hovedsakelig dødelighet blant lederdyr som har bestandsdynamiske effekter på en ulvebestand. Kunnskap om dette er nødvendig å ha når uttak av dyr, enten ved skadefelling eller ved eventuell lisens/kvote-jakt, skal fastsettes. Spørsmålet dreier seg særlig om hvorvidt uttak av lederdyr i enkelte flokker medfører høyere eller lavere reproduksjon innen flokken, og hvorvidt dette påvirker den romlige fordelingen av revir. Denne fagrapporten inkluderer derfor en litteraturgjennomgang av data på tilfeller der lederdyr er blitt fjernet fra reviret ( $N = 134$ ).

I 80% av tilfellene hvor flokken mistet et lederdyr, overlevde minst én valp frem til reproduktiv alder. Den samlede flokkstørrelsen ser ut til å påvirke denne overlevelsen, med høyere overlevelse på valper i større flokker. Dette har trolig sammenheng med at en større flokk kan skaffe mer næring til flere valper. Yngling påfølgende sesong forekom i halvparten av tilfellene der én lederulv ble borte, og tiden det tar før en ny lederulv etablerer seg ser ut til å være lengre i ekspanderende bestander som den skandinaviske, enn i mettede bestander. Dessuten er tiden til etablering av ny lederulv og ny yngling omvendt proporsjonal med størrelsen av totalbestanden.

Omtrent 2/3 av alle ulveflokkene forble intakte etter at lederdyr ble borte, og av de revirene hvor flokken ble oppløst ble 3/4 senere tatt i bruk av andre ulver. Oppsplitting av ett revir til flere ser ut til å være sjeldent, men har skjedd i den skandinaviske bestanden i nyere tid. Etter at lederhannen i Kongsvinger-Årjäng flokken forsvant mai 2002, er dette reviret nå i ferd med å deles i tre mindre. Slike tilfeller vil føre til økt ulvetetthet lokalt, hvilket normalt ikke er den ønskede effekten av uttak. For å sikre stabilitet i bestanden bør derfor uttak av enkelt dyr konsentreres om ulv som ikke har lederstatus i flokken.

Uttak av dyr vil alltid begrense veksten i en bestand, men ulvens høye reproduksjon gjør at bestanden kan tåle relativt hard beskatning. Det er først og fremst tilgang til byttedyr som avgjør antall valper når ulv yngler. Kull på inntil 8 valper er observert i den norsk-svenske bestanden i nyere tid. Vekstpotensialet hos ulv er likevel ikke like stort fordi dette begrenses både av at arten er sterkt territoriell, og at kun normalt lederparet yngler i en flokk. Det som bestemmer antall ynglinger i bestanden, er derfor antall familiegrupper/par, ikke totalt antall ulv.

Ulv som har vandret ut fra bestanden siden 1983 har forflyttet seg inntil 880 km over den skandinaviske halvøya. Spredningspotensialet til ulv utelukker derfor ikke arten fra å etablere seg noen plass verken i Norge eller Sverige. Teoretiske beregninger viser at heller ikke tilgang til byttedyr vil forhindre ulv fra å etablere seg i noe område. Framover forventes både en fortetning av ulv i bestandens nåværende kjerneområde, og en høyere andel utvandrende dyr. Det blir derfor helt opptil forvaltningen å avgrense bestandens endelige utbredelse.

Ulv viser atferdsmessige tilpasninger til å overleve i et menneskedominert miljø, og selv områder med høy befolknings tetthet kan være potensielt ulvehabitat. Det at ulv krysser veier og passerer nært inntil bebyggelse må anses som normalt atferd for dagens bestand. Ovenfor mennesket *per se* derimot, viser den normale ulven en avbøyende atferd hvor den går unna på 50 – 450 meter avhengig av bl. a. vindforholdene. Ulv som ikke viser slik avbøyende atferd ved direkte møter med mennesket må betraktes som habituert, og kan utgjøre en potensiell fare for menneskers sikkerhet. Skremmingstiltak som avfyring av knallskudd har vist seg å øke skandinaviske ulvers skyhet, og kan være et alternativ når jakt ikke kan benyttes.

Emneord: Ulv, *Canis lupus*, bestandsdynamikk, generell biologi, atferd, menneske, dødelighet, jakt, innavlsdepresjon, små bestander, viltforvaltning.

Hans Chr. Pedersen, Norsk institutt for naturforskning, Tungasletta 2, 7485 Trondheim og Høgskolen i Hedmark, Avdeling for skog- og utmarksfag Evenstad, 2480 Koppang.

Scott M. Brainerd, Norsk institutt for naturforskning, Tungasletta 2, 7485 Trondheim.

Olof Liberg og Håkan Sand, Grimsø Forskningsstasjon, Det Svenske Lantbruksuniversitetet, S-730 91 Riddarhyttan, Sverige.

Petter Wabakken, Høgskolen i Hedmark, Avdeling for skog- og utmarksfag Evenstad, 2480 Koppang.

## Abstract

Pedersen, H. C., Brainerd, S. M., Liberg, O., Sand, H. & Wabakken, P. 2003. Wolf – Population dynamics, viability and effects of alpha-individual loss. - NINA Fagrappport 61: 89pp.

Throughout the history wolves have been present in all parts of Norway and Sweden. Today, however, the population is restricted to the central and southern parts. The species was functionally extinct in both countries by 1966, and no reproductions were registered until 1978, when one litter of pups was documented in Sweden. Today the population consists of about 100 wolves. All these animals originate from one single breeding pair, and accordingly the population has been through a serious genetic bottle-neck.

The population did not start to grow until 1991, when it suddenly increased from 10 individuals to the present 100 within one decade (yearly growth rate  $28 \pm 0.1\%$ ). The sudden increase was due partly to one single wolf that immigrated from the Finnish-russian Karelia. This wolf brought new alleles, which likely secured the population's survival, at least temporarily. The heterozygosity within the present population is lower than in the historical one, and also lower than in the Finnish-Russian population from which it originates, but yet higher than it was 15 years ago. Since the population is isolated with a gap of 900 km to the nearest source population of wolves in eastern Finland, genetic aspects are the most urgent challenge to secure its long-term viability.

Concerning viability, there has been some disagreement among scientists how large the Scandinavian population actually has to be to survive in a long-term perspective. To clarify these genetic aspects, the Scandinavian wolf research team SKANDULV initiated a world conference in spring 2002 with invited experts on the subject. The most important conclusions drawn on the conference are:

- The Scandinavian peninsula probably is too small to sustain, in a long-term perspective, a viable population of wolves on its own. Accordingly, efforts to promote immigration from east should be of highest priority.
- One to two immigrating wolves per generation (about every 5<sup>th</sup> year) will counter the loss of heterozygosity, and secure the population's survival also in a long-term perspective.
- The ratio of total population size to genetic effective population size ( $N/N_e$ ) lies from 3 - 4 for wolves in Scandinavia. Even with a sufficient immigration, the effective population size should not fall below 50 wolves, i.e. 200 wolves in total with a  $N/N_e$  - ratio of 4.
- With no immigration the effective population should not be less than 200 wolves (800 wolves in total).
- At the present size of 100 wolves, control operations including one or two wolves per annum would not seriously jeopardize the viability of the wolf population, unless the target wolves were of special genetic value.

The mortality in the present population of wolves in Norway and Sweden is high: 20% for adults > 0.5 years of age, and about 25% for pups. The mortality rate of pups is uncertain as data on litter sizes is missing. Among found dead wolves human causes dominate with 82%: 52% shot and 30% killed by traffic. Human causes will, however, be over-represented in such data, due to a lower probability of detecting animals that have died from natural causes.

It is mainly mortality among alpha wolves that has any population dynamic consequences. Knowledge about this is necessary to decide on control programs, or hunting quotas. The question of concern is whether the removal of alpha wolves leads to a higher or lower reproduction within the pack, and also whether such removal has any effects of the spatial dynamics of the territory. This report therefore includes a literature review on cases where alpha wolves have been removed (N = 134).

In 80% of all cases where a pack lost an alpha wolf, at least one pup survived until reproductive age. The pack size seems to influence the survival of pups, with it being higher in packs of bigger sizes. This is likely due to that more pack members are capable of providing more food. The year following the removal, breeding took place in half the packs where one alpha wolf was removed. The time that passes until a new alpha wolf is established seems to be longer in expanding populations, as the Scandinavian one, than in more saturated ones. Also the time until a new alpha wolf is established is inversely proportional to the total population size.

About 2/3 of all packs remained intact after removal of an alpha wolf, and of those packs that vanished 3/4 of the territories were later occupied by other wolves. Splitting of territories seems to be rare, but has occurred in the Scandinavian population in recent times. After the alpha male in the Kongsvinger-Årjäng pack was lost in May 2002, the territory is now being split into three smaller ones. Such events will lead to an increased density of wolves locally, which normally is not the purpose of wolf removal. To secure the stability of the population, removal of wolves should be directed at individuals without alpha status.

Removal of wolves will always limit the population growth, but the high reproduction of the species means it can sustain relatively strong control efforts. It is mainly the availability of prey that determines the number of pups when wolves breed. Litters of up to 8 pups have been observed in Norway and Sweden the last years. The potential for population growth, however, is equally high in wolves, as the species is both strongly territorial and breeding is restricted to the alpha pair within a pack. What determines the number of breedings, therefore, is the number of family-groups and pair, not the total number of wolves.

Wolves that have dispersed in the population since 1983, has travelled up to 880 km over the peninsula. The dispersal potential of wolves therefore does not inhibit the species from establishing anywhere neither in Norway nor in Sweden.

Theoretical calculations also show that prey availability neither will inhibit wolves from establishing in any parts of the area. In the future both a further increase of wolves in the population's core area, and a higher portion of dispersing wolves are expected. Accordingly, it is left for the authorities to decide on the final distribution of wolves on the Scandinavian peninsula.

Wolves show behavioural adaptations to survive in a human dominated environment, and areas with even a high density of people might be potential wolf habitat. The fact that wolves cross roads and go close to buildings must be considered as a normal behaviour in the present wolf population. When encountering humans, however, the normal wolf seeks to avoid the confrontation and runs off at a distance of 50–450 metres depending on e.g. the wind direction. Wolves that do not show such behaviour when encountering people must be considered habituated and may pose a threat to human safety. Aversive treatment like fire cracks has proved to increase the shyness of individual wolves in Scandinavia, and may be an alternative when hunting is not an option.

Keywords: Wolf, *Canis lupus*, population dynamics, general biology, behaviour, humans, mortality, hunting, inbreeding depression, small populations, management.

Hans Chr. Pedersen, Norwegian Institute for Nature Research, Tungasletta 2, NO-7485, Norway and Hedmark University College, Faculty of Forestry and Wildlife Management, Evenstad, NO-2480 Koppang, Norway.

Scott M. Brainerd, Norwegian Institute for Nature Research, Tungasletta 2, NO-7485, Norway.

Olof Liberg and Håkan Sand, Grimsø Wildlife Research Station, Swedish University of Wildlife Sciences, S-730 91 Rid-darhyttan, Sweden.

Petter Wabakken, Hedmark University College, Faculty of Forestry and Wildlife Management, Evenstad, NO-2480 Koppang, Norway.

## Forord

Stortinget har gjennom behandlingen av Innstilling til Stortinget nr. 110 (2001-2002) bedt Regjeringen om å legge frem en ny stortingsmelding om rovviltforvaltningen innen utgangen av 2003. Det skal foretas en gjennomgang av ny og oppdatert kunnskap som kan danne et beslutningsrunnlag for fastsetting av bestandsmål, forvaltningsmodeller, tiltak og virkemidler for å redusere konfliktene i rovviltforvaltningen. Denne rapporten er en del av en serie NINA fagrappporter som gis ut i forbindelse med utredningsarbeidet i forkant av den nye rovviltmeldingen.

Etter at ulvebestanden vokste utover på 90-tallet ble det stadig mer aktuelt å starte opp mer koordinert ulveforskning både i Norge og Sverige. Fordi den norsk-svenske riksgrensa skjærer tvert gjennom ulvebestandens kjerneområde, og problemer knyttet til ulv finnes på begge sider av grensa, innså man at ulveforskningen i de to landene burde samordnes. I 1999 opprettet man derfor Det Skandinaviske Ulveforskningsprosjektet, med kortnavnet SKANDULV. Forskere fra 6 ulike vitenskapelige institusjoner arbeider innen SKANDULV, og i feltarbeidet er mer enn 50 personer på ett eller annet vis engasjert.

Det overordnede mål med SKANDULV's virksomhet er å framskaffe faktaunderlag for en optimal forvaltning av ulv i Norge og Sverige, samt å bidra til spredning av informasjon om ulvens biologi og forvaltning til et bredt publikum.

Denne rapporten, hvor flere av forskerne tilsluttet SKANDULV bidrar er det opp i tre frittstående delrapporter som følger:

- Del I: *Bestandsdynamikk og forvaltningsrelevant biologi* oppsummerer nyere forvaltningsrelevante data og kunnskap om ulvens biologi og økologi med hovedvekt på Skandinavia innhentet gjennom SKANDULV så langt.
- Del II: *Genetiske aspekter av levedyktighetsanalyser for populasjoner (PVA) og minste levedyktige bestand (MVP) for ulv, med spesiell vekt på den nylig etablerte ulvebestanden i Skandinavia* oppsummerer spørsmål, diskusjoner og konklusjoner i forbindelse med en workshop på temaet levedyktige bestander og genetikk hos ulv arrangert i Sverige våren 2002.
- Del III: *Tap av alfa-individer i en ulveflokk – effekter på flokkdynamikk og reproduksjon*

sammenstiller hovedsakelig Nord Amerikansk og Skandinavisk materiale med relevans for å avdekke effekter av felling av ulike kategorier dyr.

En rekke fagpersoner fra så vel det internasjonale som det nordiske forskningsmiljøet har bidratt på forskjellig vis i utarbeidelse av denne rapporten. Vi vil takke alle for innsatsen.

Vi vil spesielt få takke Lene Ottersen for hjelp til oversetting av Del II og Erling Maartmann for utarbeidelse av flere figurer.

Trondheim/Evenstad, Februar 2003

Hans Chr. Pedersen

Prosjektleder

## Redaktører / Editors

Hans Chr. Pedersen, Scott M. Brainerd, Olof Liberg, Håkan Sand & Petter Wabakken.

Med bidrag fra / With contributions from:

Nina E. Eide, Norwegian Institute for Nature Research, Fakkelgården, NO-2624 Lillehammer, Norway.

Olav Hjeljord, Department of Biology and Nature Conservation, Agricultural University of Norway, Box 5014, NO-1432 Ås, Norway.

Hilde Karine Wam, Department of Biology and Nature Conservation, Agricultural University of Norway, Box 5014, NO-1432 Ås, Norway.

## Del I. Bestandsdynamikk og forvaltningsrelevant biologi

Hans Chr. Pedersen

Scott M. Brainerd

Olav Hjeljord

Olof Liberg

Håkan Sand

Petter Wabakken

Hilde Karine Wam



## Referat

Hans Chr. Pedersen, Scott M. Brainerd, Olav Hjeljord, Olof Liberg, Håkan Sand, Petter Wabakken & Hilde Karine Wam, 2003.

Del I. Bestandsdynamikk og forvaltningsrelevant biologi. I Pedersen, H. C., Brainerd, S. M., Liberg, O., Sand, H. & Wabakken, P. Ulv – Bestandsdynamikk, levedyktighet og effekter av uttak.- NINA Fagrappport 61: 89pp.

Ulv har gjennom tidene hatt tilhold i alle deler av Norge og Sverige, men dagens bestand er konsentrert i de sentrale og sørlige deler. I 1966 var bestanden funksjonelt utryddet i begge land, og ingen ynglinger ble påvist før i 1978, hvor en yngling ble bekreftet på svensk side. Siden 1983 har det med ett unntak vært årlige ynglinger av ulv i bestanden, og den utgjør i dag om lag 100 dyr. Disse stammer alle fra det ene paret av ulv som ynglet i 1983, og bestanden har således vært gjennom en alvorlig genetisk flaskehals.

I 1991 fikk vi for første gang to ynglinger, og bestandsveksten som vi har sett fram til i dag begynte. Dette skyldes bla at én enkelt ulv immigrerte fra finsk-russiske Karelen, og trolig reddet bestandens overlevelse. Heterozygositeten i bestanden er lavere enn i både den historiske bestanden, og den finsk-russiske den stammer fra, men høyere i dag enn den var for 15 år siden. De siste 20 årene har bestanden fulgt en eksponentiell vekstkurve, og økt med  $28 \pm 0.1\%$  pr. år. Dødeligheten er beregnet til 20.3% på dyr eldre enn 0.5 år og rundt 25% på valper, men valpedødeligheten er usikker fordi data på kullstørrelser mangler. Reproduksjon hos ulv er meget høy, og valpekull på inntil 8 ulver er observert i den norsk-svenske bestanden i nyere tid. Vekstpotensialet er likevel ikke like stort fordi dette begrenses både av at arten er sterkt territoriell, og at kun normalt lederparet yngler i en flokk.

Bestandsovervåkingen påviser årlig rundt 40 av alle døde ulver eldre enn 0.5 år, og blant de påvist døde dominerer dødelighet forårsaket av mennesket med 82% fordelt med 52% skutt enten illegalt eller som skadefelling, og 30% drept langs vei og jernbane. Det er særlig unge utvandrende dyr som er sårbare. Ulv som har vandret ut fra bestanden siden 1983, har forflyttet seg inntil 880 km over den skandinaviske halvøya. Spredningspotensialet til ulv utelukker derfor ikke arten fra å etablere seg noen plass verken i Norge eller Sverige. Framover forventes både en fortetning av ulv i bestandens nåværende kjerneområde, og en høyere andel utvandrende dyr.

Ulv viser atferdsmessige tilpasninger til å overleve i et menneskedominert miljø, og det at ulv krysser veier og passerer nært inntil bebyggelse må anses som normalt atferd for dagens bestand. Ovenfor mennesket *per se* derimot, viser den normale ulven en avbøyende atferd hvor den går unna på 50–450 meter avhengig av bl. a. vindforholdene. Ulv som ikke viser slik avbøyende atferd ved direkte møter med mennesket må betraktes som habituert, og kan utgjøre en potensiell fare for menneskers sikkerhet. Skremmingstiltak som avfyring av knallskudd har vist seg å øke skandinaviske ulvers skyhet, og kan være et alternativ når jakt ikke kan benyttes.

## Abstract

Hans Chr. Pedersen, Scott M. Brainerd, Olav Hjeljord, Olof Liberg, Håkan Sand, Petter Wabakken & Hilde Karine Wam, 2003.

Part 1. Population dynamics and general biology. In Pedersen, H. C., Brainerd, S. M., Liberg, O., Sand, H. & Wabakken, P. Wolf – Population dynamics, viability and effects of alpha-individual loss.- NINA Fagrappport 61: 89pp.

Historically wolves have been present in all parts of Norway and Sweden. Today, however, the population is restricted to the south-central parts of the peninsula. Per 1966 the species was functionally extinct in both countries, and no reproductions were registered until 1978, when a litter of pups were documented at the Swedish side of the border. Since 1983 there have been annual reproductions apart from one single year, and today the population consists of around 100 wolves. All these animals originate from the same pair, i.e. the pair that bred in 1983, and accordingly the population has been through a serious genetic bottle-neck.

Few breeding attempts prevented the population from growing until 1991, when one single wolf immigrated from Karelian border between Finland and Russia, likely securing the population's survival. This was the first year with more than one breeding attempt since 1978. The heterozygosity of the present population is lower than both the historical one, and the Finnish-Russian population, yet higher than it was 15 years ago. Over the last 20 years, the population has followed an exponential growth curve with a yearly increase of  $28 \pm 0.1\%$ . The annual mortality has been 20.3% for wolves older than 0.5 years and around 25% for pups. The pup mortality, however, is uncertain due to a lack of data on litter sizes. Litters of up to 8 pups have been observed in the population in recent years.

A joint monitoring programme of the wolf population between Norway and Sweden, yearly documents the death of about 40% of all dead wolves older than 0.5 years. Among these, human-induced mortality dominates the cause of death with 82% of all cases: 52% are either shot illegally or with permission, and 30% are killed by traffic. The most vulnerable group seems to be young dispersing wolves, as these have to travel both far and for long. Dispersal distances up to 880 km are observed at the Scandinavian peninsula, and so the wolf's dispersal potential does not prevent the species from establishing anywhere, neither in Sweden nor in Norway.

The wolves at the Scandinavian peninsula show behavioural adaptations to survive in areas of high human activity. That wolves cross roads and enter close to buildings must be considered as a normal behaviour for wolves in our present world. When encountering humans *per se*, however, wolves normally avoid a confrontation and run off at 50–450 metres away, depending on e.g. the wind direction. Wolves that do not show such an evasively behaviour when encountering people, must

be considered as habituated and may pose a threat to human safety. Aversive treatment with e.g. fire cracks has proved to increase the shyness of Scandinavian wolves, and might be an alternative when hunting is not an option.

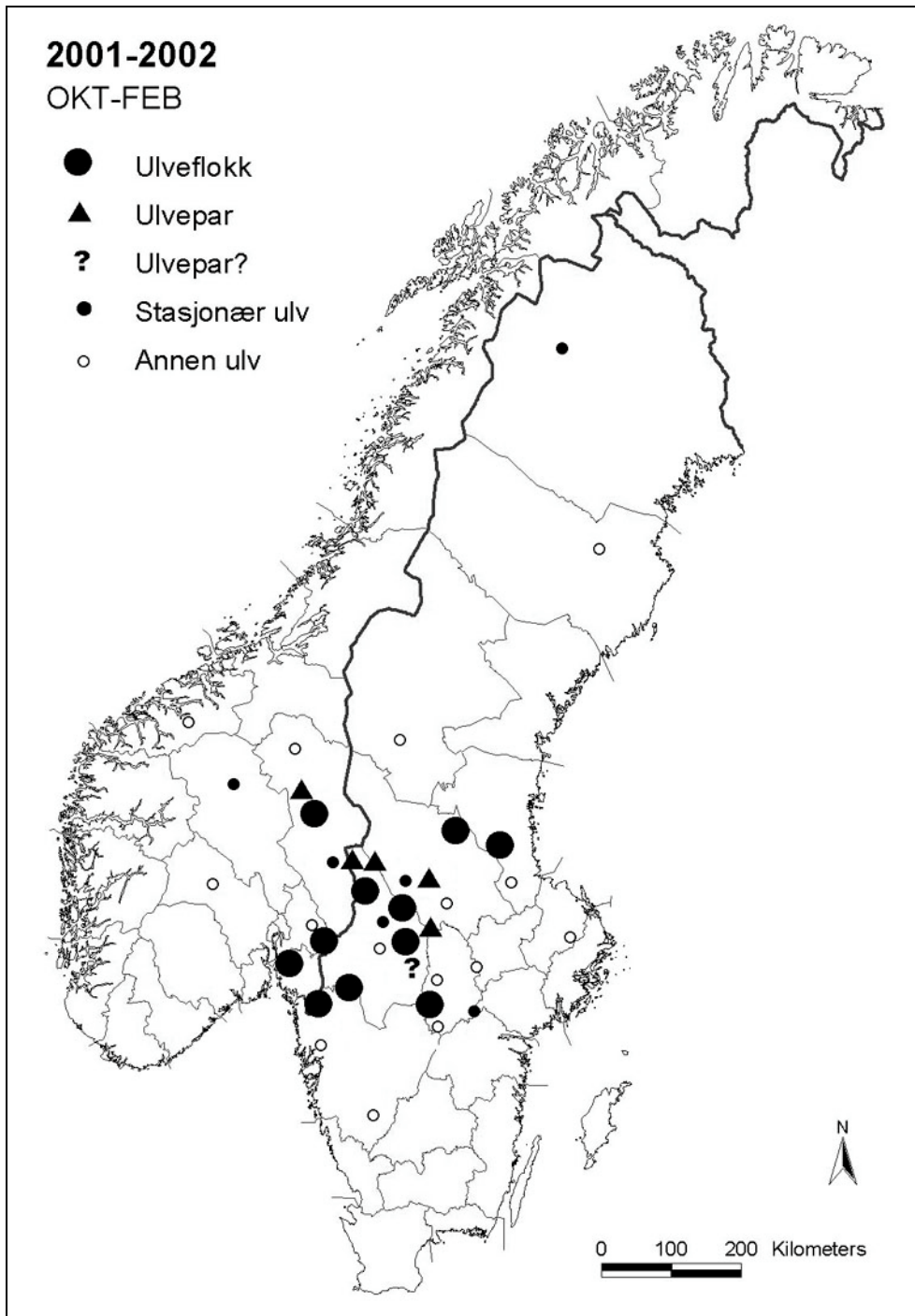
## Innhold

|   |    |
|---|----|
| Referat.....  | 8  |
| Abstract.....   | 8  |
| 1 Historisk utbredelse av ulv i Skandinavia.....                        | 10 |
| 1.1 Bestandsovervåking.....   | 11 |
| 1.1.1 Organisering av bestandsovervåkingen.....                         | 12 |
| 1.1.2 Definisjoner.....   | 12 |
| 1.1.3 Metoder for å fastslå bestandsstørrelsen.....                     | 12 |
| 2 Bestandsutvikling i nyere tid.....                                    | 14 |
| 2.1 Reproduksjon.....   | 14 |
| 2.1.1 Tidspunkt for yngling.....  | 14 |
| 2.1.2 Reproduktiv alder og kullstørrelser.....                          | 15 |
| 2.1.3 Dokumenterte ynglinger av ulv i Norge og Sverige 1978–2002.....   | 15 |
| 2.2 Overlevelse.....  | 16 |
| 2.2.1 Metoder for overvåking av overlevelse.....                        | 16 |
| 2.2.2 Dødelighet blant ulv i Norge og Sverige.....                      | 17 |
| 2.2.3 Dødsårsaker.....  | 20 |
| 2.3 Tilvekst.....   | 20 |
| 2.3.1 Potensiell bestandsvekst hos ulv.....                             | 21 |
| 2.3.2 Vekst i ulvebestanden på den skandinaviske halvøya 1978–2003..... | 21 |
| 3 Genetiske aspekter.....   | 23 |
| 3.1 Den norsk-svenske ulvebestandens opphav.....                        | 23 |
| 3.2 Genetisk status i dag.....  | 23 |
| 4 Geografisk spredning.....   | 24 |
| 4.1 Utvandring: alder og tidspunkt på året.....                         | 24 |
| 4.2 Spredningsmønster og -distanser.....                                | 25 |
| 5 Sosial organisering.....  | 26 |
| 5.1 Flokkstørrelser.....  | 26 |
| 5.2 Revirstørrelser og romlig fordeling av revir.....                   | 26 |
| 6 Tilpasninger til å leve i et menneskedominert miljø.....              | 26 |
| 6.1 Døgnaktivitet.....  | 26 |
| 6.2 Områdebruk i forhold til menneskelige innretninger.....             | 28 |
| 6.3 Den skandinaviske ulvebestandens skyhet.....                        | 28 |
| 6.3.1 Atferd ved møte med mennesket.....                                | 28 |
| 6.3.2 Potensielle utfordringer med habituering.....                     | 29 |
| 6.3.3 Forsøk med skremming av ulv.....                                  | 29 |
| 7 Referanser.....   | 30 |

# 1 Historisk utbredelse av ulv i Skandinavia

Ulv (*Canis lupus*) i Norge er del av en felles bestand med Sverige, og er i dag etablert i de sentrale og sørlige deler av den skandinaviske halvøya (**figur 1**). Gjennom tidene har arten hatt tilhold i alle deler av begge land, men med varierende bestandstetthet. Dagens utbredelse faller for øvrig sammen med det geografiske tyngdepunktet for historisk avskyting av ulv.

Første halvdel av det 19. århundre regnes som den siste store ulveperiode her i landet. Ifølge fellingsstatistikk nådde bestanden da en topp midtveis i århundret med 281 felte dyr i 1851. Rundt 1880 derimot var bestanden så redusert at det kun ble felt 20-30 dyr per år. Deretter fulgte 100 år hvor bestanden ynglet tilstrekkelig til å overleve nord i landet, men ikke i sør. I Sverige startet nedgangen noe tidligere fra en topp på 675 felte dyr i 1834. I 1966 var arten funksjonelt utryddet fra både Norge og Sverige, og ingen ynglinger av ulv ble bekreftet på den skandinaviske halvøya i årene 1965–1977 (Wabakken et al. 2001). Det er ikke klart hva bestandsnedgangen mot slutten av det 19. århundre skyldes.



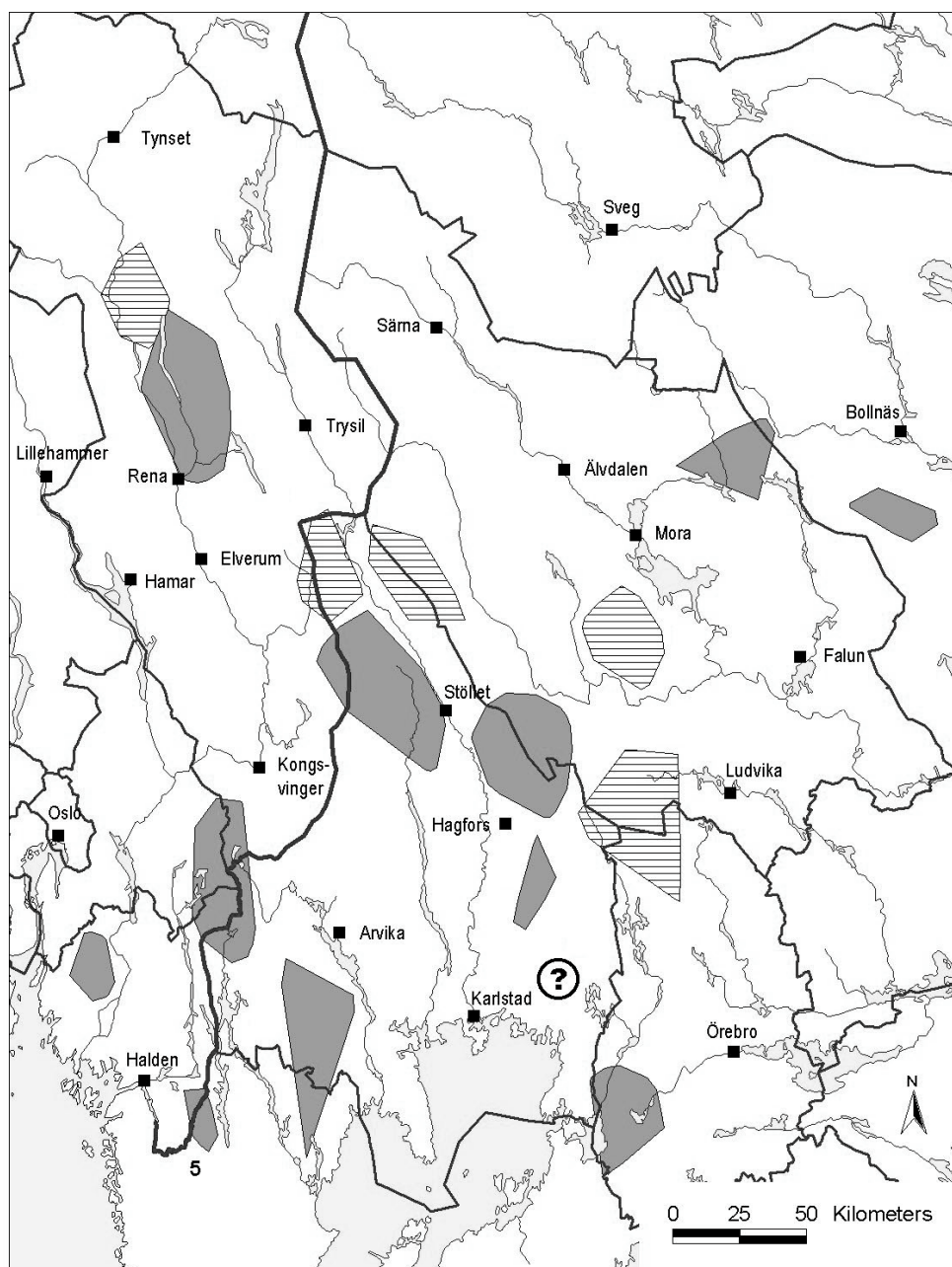
**Figur 1.** Nåværende utbredelse av ulv på den skandinaviske halvøya (vinter 2001-2002). - Present distribution of wolves in south-central Scandinavia (winter 2001-2002) (Wabakken et al. 2002).

I dag er det registrert rundt 100 dyr i bestanden av ulv i Norge og Sverige. Vinteren 2001–2002 var om lag 4/5 av disse stasjonære sammen med minst ett annet dyr innenfor et revir (Wabakken et al. 2002). Den resterende 1/5 var stasjonære enslige ulver eller streifdyr. Aktive ulverevir (flokker eller par med minst to dyr) på den skandinaviske halvøya vinteren 2001–2002 er vist i **figur 2**.

## 1.1 Bestandsovervåking

Å kunne vurdere framtidig utvikling i en ulvbestand er nødvendig for å ta avgjørelser om aktuelle forvaltningstiltak. Bestandsdynamikk hos ulv avhenger av bestandens sammensetning med hensyn på territoriell og sosial status. Det er derfor ikke nok å kjenne antall dyr, vi må også vite hvor stor andel av disse som er reproduserende.

**Figur 2.** Fordeling av ulveflokker (mørk raster) og revirmarkerende ulvepar (lys skravering) i Skandinavia vinteren 2001–2002. – The distribution of wolf packs (dark hatched) and scent-marking pairs (light hatched) in in south-central Scandinavia, winter 2001–2002 (Wabakken et al. 2002).



### 1.1.1 Organisering av bestandsovervåkingen

Bestandsovervåkingen av ulv i Norge og Sverige er et koordinert samarbeid mellom myndigheter og organisasjoner på tvers av grensa. Feltregistreringer har pågått i begge land siden 1978, og vi har i dag en enhetlig tidsserie med bestandsstatus gjennom 25 år.

Opprinnelig hadde viltmyndighetene i de respektive land ansvaret for å organisere og utføre bestandsovervåking av ulv (Wabakken et al. 1982), men fra 1990-tallet har dette i større grad vært organisert ved ideell innsats fra foreninger, samt myndighetenes lokale forvaltningsansatte. Siden vinteren 1996/97 har Høgskolen i Hedmark hatt det formelle ansvaret for bestandsovervåkingen på norsk side, for tiden med NINA som oppdragsgiver. Oppdraget faller innenfor rammene av det nasjonale overvåkningsprogrammet for store rovdyr i Norge. Fra og med august 2001 har Statens Naturoppsyn (SNO) hatt ansvaret for registrering av tilfeldige meldinger om ikke-stasjonære enslige ulver i Norge. Naturvårdsverkets Viltskadecenter ved Grimsö forskningsstasjon har hatt det formelle ansvaret for bestandsregistreringer på svensk side vintrene 1997/98–2001/02. Fra og med vinteren 2002/03 er dette omorganisert, og i dag har de svenske Länsstyrelserna fått det formelle ansvar for den bestandsovervåkingen i de enkelte län, mens Viltskadecenteret har et rådgivende og koordinerende ansvar for rapportering på nasjonalt nivå.

For kontroversielle arter av store rovdyr er det viktig at bestandsdata kvalitetssikres. Et hovedprinsipp har derfor vært å gjennomføre overvåkingen av ulv med samme metoder og vurderingskriterier på norsk og svensk side. Årlige registreringer gjennomgås i fellesskap, og bestandsstatus presenteres i 'Ulv i Skandinavia – statusrapport for vinteren xx-xx' (e.g. Aronson et al. 2001, Wabakken et al. 2002).

Bestandsovervåkingen anser det faktiske antall ulv i Norge og Sverige for å ligge innenfor de minimums- og maksimumstall som oppgis i disse rapportene. Minimum er det antall ulv som er verifisert gjennom sikker observasjon, mens maksimum inkluderer mulige dyr som ikke er verifisert, men heller ikke kan utelukkes. For en diskusjon av kvaliteten på bestandsovervåkingen, se kap. 1.1.3 i denne rapporten, samt Aronson et al. (2000).

### 1.1.2 Definisjoner

I bestandsovervåkingen av ulv i Norge og Sverige, grupperes dyrene i følgende kategorier:

#### Familiegruppe (kategori 1)

Med 'familiegruppe' menes minimum tre ulver i flokk, hvorav minst ett dyr regelmessig markerer flokkens revir. Som oftest inkluderer familiegrupper et lederpar, også kalt alfa-par, som er de to mest dominante medlemmene av motsatt kjønn i flokken. Hvis mulig skal løpeblod i tispas urin være registrert. Yngling i reviret skal være dokumentert minst én gang i løpet av flokkens historie. I de fleste tilfeller består familiegruppen

av lederparet og deres årsvulper, men også enkelte vulper fra tidligere kull kan inngå i flokken. I mer sjeldne tilfeller kan ubeslektet ulv være del av flokken. Dersom én lederulv dør, anses flokken fremdeles som en familiegruppe.

#### Revirmarkerende par (kategori 2)

Et 'revirmarkerende par' er to stasjonære ulver av motsatt kjønn som regelmessig markerer et revir sammen. I motsetning til betegnelsen lederpar, er ikke et revirmarkerende par del av en større flokk. Løpeblod i tispas urin skal være registrert.

#### Andre stasjonære ulver (kategori 3)

'Andre stasjonære ulver' er enslig ulv som regelmessig markerer et revir. Dersom revirmarkeringer ikke er registrert, skal det i løpet av snøperioden være gjort sporobservasjoner innenfor et begrenset område i minst tre ulike måneder. Minst ett tilfelle av revirmarkeringer skal være observert. Alternativt kan radiomerket ulv bli klassifisert som stasjonære hvis peilinger viser at dyret har oppholdt seg innenfor et begrenset område i minst tre sammenhengende måneder.

#### Andre ulver (kategori 4)

'Andre ulver' er ulv som ikke oppfyller kravene til noen av kategoriene over. 'Andre ulver' kan inkludere ulv som egentlig er stasjonære, men hvor observasjonene er for få til å klassifisere dem som kategori 3. De fleste 'Andre ulver' er unge dyr på utvandring.

### 1.1.3 Metoder for å fastslå bestandsstørrelsen

Tradisjonelt har bestandsstørrelsen av ulv blitt fastslått ut ifra inventeringsdata alene. Dersom bestanden øker utover dagens nivå, vil dette etter hvert bli mer tidkrevende enn hva som er praktisk gjennomførbart. Bestandsovervåkingen har to alternative måter for å fastslå bestandsstørrelsen: beregning etter reproduksjonsdata og etter andel stasjonære flokker/ par:

#### Beregning av bestandsstørrelsen etter inventeringsdata

Siden 1980 har kun én familiegruppe blitt påvist uten at det vinteren før ble registrert et revirmarkerende par i området, og samtlige registrerte familiegrupper har blitt oppdaget allerede i vintersesongens første halvdel. Dessuten har det i regi av både det Norske og Svenske Jegerforbundet blitt utført rovdyrinventeringer i stor skala uten at disse har påvist familiegrupper eller par som ikke tidligere har vært registrert. Dette antyder at så godt som alle flokker og par fanges opp av bestandsovervåkingen.

Å bestemme antall individer i stasjonære flokker og par er tidkrevende, og dessuten avhengig av sporsnø, men gir til gjengjeld sikre data. Å korrekt bestemme antall ikke-stasjonære ulver er derimot vanskeligere. Slike dyr forflytter seg raskt over lange avstander, og er den største kilde til eventuell usikkerhet i bestandsberegningen.

Eksempelvis ble det vinteren 2000/2001 påvist 78–79 stasjonære ulv i bestanden, mens antall ikke-stasjonære ble bedømt

til å være minst 9, maksimum 18 dyr. Totalt ble derfor bestanden bedømt til å inneholde 87–97 ulv, hvorav 90% av usikkerheten ligger i kategorien ikke-stasjonære dyr (Aronson et al. 2001).

#### Beregning av bestandsstørrelsen etter reproduksjonsdata

Andel valper i flokker om vinteren kan benyttes til å beregne totalbestanden på senvinteren. Dette forutsetter at vi kjenner brutto bestandstørrelse forrige vinter, samt antall døde ulver i perioden oktober to år tidligere – september året før. Eksempelvis for vinteren 2000/2001:

Bruttobestand vinteren 2000/01 = Bruttobestand vinteren 99/00 + rekrutterte valper – døde dyr fra okt 99 til sept 00

Rekrutterte valper bør registreres så tidlig som mulig i vinter-sesongen, siden enkelte valper kan vandre ut allerede midt-vinters (se 4.1). Antall rekrutterte valper baserer seg på det totale antall flokkmedlemmer som registreres, men beregnes forskjellig for nyetablerte flokker og flokker som har ynglet tidligere.

For nyetablerte flokker antas at valpene utgjør totalt antall flokkmedlemmer minus to dyr, under forutsetning at flokken ikke har tatt opp utenforstående ulv. For andre flokker beregnes antall valper ved å benytte korreksjonsfaktoren 0.8 på det totale antall ulv minus to dyr. Korreksjonsfaktoren benyttes fordi flokken kan inneholde valper fra tidligere kull, og er fastsatt ut ifra data samlet inn i årene 1978–2002. Andelen slike valper som ennå ikke har vandret ut vil variere etter hvor tett bestanden er, og må følgelig justeres i henhold til dette.

I vårt konkrete eksempel for vinteren 2000/2001 utgjorde antall valper ifølge denne fremgangsmåten 39–41. Bruttobestanden som ble registrert vinteren 1999/2000 var 67–81 dyr, hvor vi trekker fra 12 kjente ulv som døde i perioden oktober 1999 til september 2000. Bruttobestand senvinteren 2001 beregnes dermed til  $(67-81)$  dyr +  $(39-41)$  valper – 12 døde = 94–110 ulv totalt.

Denne metoden overestimerer uten tvil bestanden fordi vi ikke kjenner det faktiske antall døde dyr. Går vi ut ifra at vi kjenner til 40% av all ulv > 0.5 år som dør (se 2.2.2), kan feilmarginen reduseres ved å benytte en korreksjonsfaktor på 1.6 når vi trekker fra antall døde dyr. For eksempelet vårt over får vi da et bestandsestimert på 87–103.

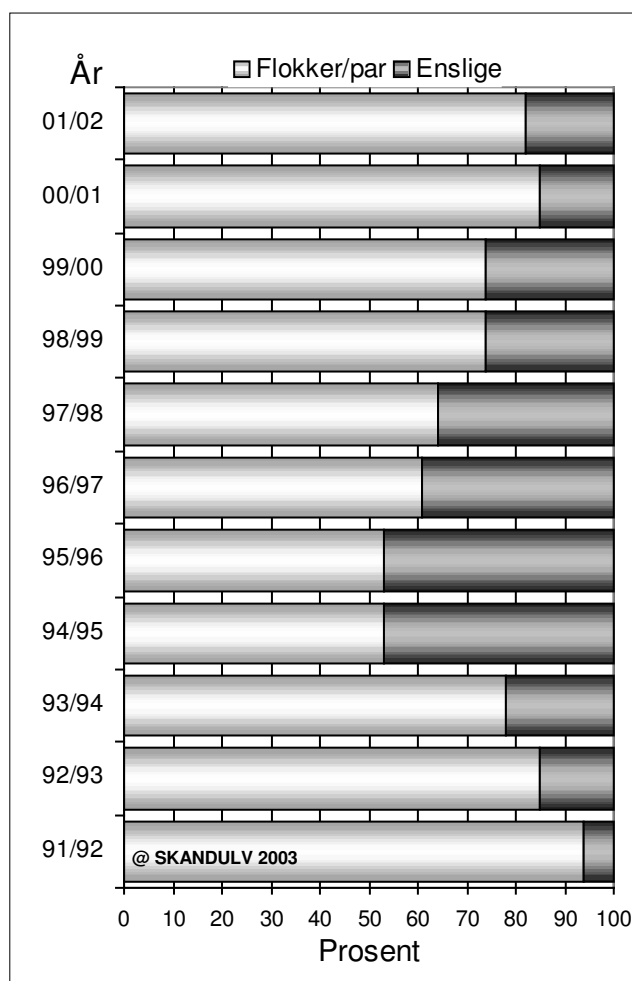
#### Beregning av bestandsstørrelsen etter andel individ i stasjonære flokker og par

Å kunne beregne bestandsstørrelsen ut ifra antall individer i stasjonære flokker og par vil likesom forrige metode være meget ressursbesparende. For å benytte denne metoden trenger vi også en korreksjonsfaktor; nærmere bestemt en

som angir hvor stor andel stasjonære flokker og par utgjør av totalbestanden.

Denne kan vi fastsette på bakgrunn av tidligere års inventeringsdata. I tiåret 1991 til 2000 utgjorde andelen  $69 \pm 14$  (SD) %, mens den de fire siste år har ligget mellom 75 og 85% (**figur 3**). Data fra andre deler av verden viser at gjennomsnittlig andel stasjonære ulver i flokker og par ligger på 85–90% av totalbestanden, men at den kan variere 7–16% mellom vintre i samme bestand (Fuller 1989).

Vinteren 2000/2001 var antall individer i stasjonære flokker eller par ifølge bestandsregistreringene 78–79. Går vi ut ifra at disse utgjorde 75–85% av bestanden, beregnes totalbestanden til 92–105 dyr.



**Figur 3.** Andel stasjonære individer i flokker eller par av den totale ulvebestanden i Norge og Sverige vinterstid i perioden 1991–2002. - The portion of a wolf population in south-central Scandinavia being stationary individuals in either pairs or packs, during wintertime 1991–2002.

**Figur 3** viser for øvrig et interessant, men ikke uventet, mønster i andelen stasjonære dyr i flokker og par (andelen er illustrert fra og med vinteren 1991/1992 som er det året det for første gang i nyere tid skjedde mer enn én yngling av ulv per år):

Når ulv reetablerer fra én flokk vil den ha utgangspunkt i bare stasjonære dyr. Deretter øker andelen enslige ulv med tiden ettersom unge ulver vandrer ut og danner nye flokker. En stabilisering i forholdet mellom enslige ulver og ulver i flokker/par kan inntreffe når bestanden er i ferd med å mettes (se 2.3), eller bestandsveksten midlertidig stagnerer som følge av høy dødelighet. For bestanden i Norge og Sverige gjelder sistnevnte (se senere).

### En sammenlikning av de tre metodene for å fastslå bestandsstørrelsen

En sammenstilling av bestandsstørrelsen i henhold til bestandsovervåkingen og de to alternative beregningsmetodene er gitt i **tabell 1**:

De beregnede bestandsstørrelsene varierer altså mellom 87 og 110, hvilket er 0–13% høyere enn det antall ulv som ble påvist av bestandsovervåkingen (87–97) den aktuelle vinteren.

Det høyeste estimatet stammer fra beregningen etter reproduksjonsdata når disse ikke er korrigert for at vi ikke kjenner det faktiske antall døde ulv. Hvis vi derimot bruker en korreksjonsfaktor for dette, blir det høyeste estimatet 103 ulv, eller 6% over antall registrerte.

Med en bestand i størrelsesorden 100 dyr må beregningsmetodene sies å gi et realistisk bilde av den faktiske bestandsstørrelsen. Mindre ressurser kan derfor brukes til å inventere hele bestanden, i stedet benyttes til å fastslå antall og type individer blant flokker og par.

**Tabell 1.** Antall ulv i bestanden på den Skandinaviske halvøya vinteren 2000/2001 ifølge bestandsovervåkingens registreringer, samt tre alternative beregningsmåter.- Population size of wolves in south-central Scandinavia during the winter 2000/2001, according to registrations made by the Population Monitoring Program, and three alternative calculating methods.

| Metode  | Min | Maks | Snitt |
|---|-----|------|-------|
| Bestandsovervåkingens registreringer                        | 87  | 97   | 92    |
| Beregning etter andel valper (reproduksjonsdata)            | 94  | 110  | 102   |
| Beregning etter andel valper (med korreksjon for døde dyr)  | 87  | 103  | 95    |
| Beregning etter andel individer i stasjonære flokker og par | 90  | 99   | 95    |

## 2 Bestandsutvikling i nyere tid

Endringer i ulvebestanden bestemmes av hvorvidt den rekrutterer færre eller flere individ enn den taper. Reproduksjon som overstiger dødelighet medfører bestandsvekst, og dødelighet som overstiger reproduksjon medfører bestandsnedgang. Dynamikken er innlysende, men av forvaltningshensyn er det viktig å kjenne detaljene rundt den. En høy dødelighet kan f.eks. maskeres av en høy reproduksjon. Høy utskifting av dyr i bestanden medfører ustabilitet, og kan gi økte konflikter med hensyn til hjortevilt og tamdyr.

Nedenfor følger data samlet inn gjennom bestandsovervåkingen av ulv i Norge og Sverige i perioden 1978–2003, samt data samlet inn gjennom SKANDULV.

### 2.1 Reproduksjon

Fertiliteten hos ulv er meget høy sammenliknet med de andre store rovdyrene i Skandinavia. Mens ei bjørnebinne, en hunnjerv eller ei hunngaue maksimalt kan produsere 15–20 unger i løpet av sitt liv (J. Swenson og J. A. Odden pers med. kan ei ulvetispe produsere om lag 50–60. Selv når en korrigerer for ulik revirhevdning, innebærer dette at ulv har en betydelig høyere potensiell vekstrate enn de andre store rovdyrartene.

#### 2.1.1 Tidspunkt for yngling

Ulv i sørlige deler av Norge og Sverige fødes i begynnelsen av mai. Tidspunkt for yngling øker med økende breddegrad, dog ikke entydig. I nordlige Lappland er det f.eks. observert valping i juni (Pulliainen 1965). Trolig skyldes dette en koordinering med tidspunkt for kalving hos det viktigste byttedyret, og må derfor anses som evolusjonært fastlåst i det minste innenfor et praktisk tidsperspektiv.

Nyfødtte ulvevalper forblir i hiet i tre uker, og er i denne perioden svært sårbare for illegal jakt. Uttak av valper fra hi er en effektiv måte å beskatte en ulvebestand på (se for øvrig Del III, Effekter av uttak). Selv om en lakterende tispe mister samtlige valper, vil ikke dette påvirke hennes østrus, og ny løpetid inntreffer som normalt. I Skandinavia skjer dette i desember–mars. Løpeblod i tispers urin har her vært observert frem til midten av mars. Med en drektighetstid på  $62 \pm 3$  dager (Brown 1936) stemmer dette godt overens med at valpene fødes i begynnelsen av mai.

Perioden rundt månedsskiftet februar/mars er altså kritisk for hvorvidt det skjer yngling i en flokk et år. Med tilstedeværelse av et revirmarkerende par i denne perioden, er det overveidende sannsynlig at yngling finner sted i området.

## 2.1.2 Reproduktiv alder og kullstørrelser

Ulv blir normalt kjønnsmoden sin andre vinter. Ulvetisper kan da få ett valpekull årlig frem til de er minimum 11 år (Mech 1988). Den eldste kjente ynglende tisper i Skandinavia er ledertispa i reviret Bograngen på Finnskogen. Denne tisper hadde sist valper i 1999, og var da 8–12 år gammel. De tre siste årene har hun hatt lederstatus, men ikke produsert valper.

Fekunditeten hos ulv er nokså jevn over aldersklassene, men førstegangsfødende tisper får i snitt én valp mindre enn tisper som har valpet tidligere (Rausch 1967). Hvorvidt fekunditeten synker ved høy alder, er lite belagt med data. Gjennomsnittsalder på ledertispene innen en bestand vil derfor i liten grad påvirke rekrutteringen av valper. Lav gjennomsnittsalder på ynglende tisper kjennetegner enten en (re-)etablerende bestand som den norsk-svenske, eller en veletablert bestand med høy dødelighet og stor utskiftning av dyr.

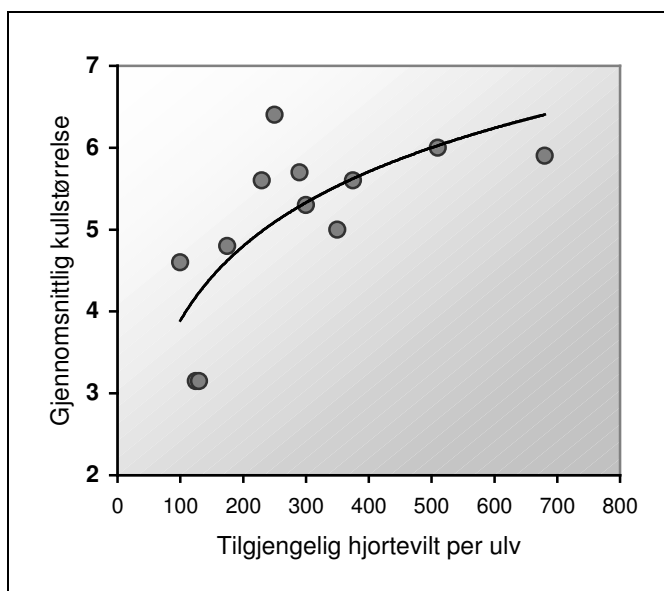
Ulv kan få inntil 11 valper i kullet, men en normal kullstørrelse er 4–6 valper. Kull på 8 valper er født både i Norge og Sverige de senere år. Kullstørrelse har ikke vært spesifikt studert i vår bestand, og vi kjenner derfor ikke gjennomsnittlig antall valper født pr. kull. I reetablerende ulvebestander ligger normalt kullstørrelsen høyere enn i mettede bestander (se definisjon Del III, kap. 2.3): f.eks. i de reetablerende bestandene i Yukon, Canada har kullstørrelsen vært  $6 \pm 0.4$  (Hayes & Harestad 2000) og i Yellowstone National Park, USA,  $5 \pm 0.4$  (Smith & Guernsey 2002). I de mettede bestander i Alaska ligger kullstørrelsene derimot på  $4 \pm 0.3$  (Mech et al. 1998), og i Karelen, Finland på 50- og 60-tallet lå den på  $3 \pm 0.6$  (Pulliainen 1965).

Det som bestemmer kullstørrelsen hos ulv er som for dyr flest; tispenes kondisjon. Deres kondisjon rundt parringstidspunktet påvirker ovulasjonsraten, mens deres kondisjon gjennom drektighetstida avgjør antall foster som bringes frem til fødsel.

Det er mengde tilgjengelig næring som avgjør tispenes kondisjon, og følgelig antall valper i kullet (**figur 4**). Reproduksjonen hos ulv kan altså være høyere i områder med relativt mer hjortevilt. Innen samme område vil den dessuten også kunne være høyere i år hvor hjorteviltet er særlig sårbart, f.eks. etter snørike vintre.

## 2.1.3 Dokumenterte ynglinger av ulv i Norge og Sverige 1978–2002

Siden 1978 er det påvist 64 sikre og ytterligere 10 mulige ynglinger av ulv på den skandinaviske halvøya (**tabell 2**). Med unntak av 1986 har det vært årlige ynglinger siden 1983, hovedsakelig på svensk side. Yngling av ulv på norsk side i nyere tid ble først bekreftet i 1997. Da etablerte ulv seg i Koppangreviret nord for Rena, og året før i reviret Kongsvinger-Årjäng i grensetraktene mellom Kongsvinger og Rømskog, hvor det har vært aktivitet av ulv siden.



**Figur 4.** Gjennomsnittlig kullstørrelse hos ulv i forhold til tilgjengelig mengde hjortevilt (en kombinert indeks hvor 50 tilsvarer tilgjengelig kjøttmengde på én voksen elg på 350 kg). Hvert datapunkt representerer ulike studieområder i ulvens utbredelsesområde. - Mean litter size of wolves in relation to available prey biomass (a combined index of ungulates where 50 equals an adult moose of 350 kg). Each data point represents different study areas (Persson 1996).

Gitt en gjennomsnittlig kullstørrelse på 6 valper, har totalt 384–444 ulver blitt født inn i bestanden på den skandinaviske halvøya i perioden fra 1978 til 2002. Omtrent en fjerdedel av disse har vært født på norsk side. Gitt samme antagelsen, ble det sommeren 2002 født 48–72 ulv totalt i Norge og Sverige. Antall valper født per år har ligget i denne størrelsesordenen de siste tre årene, men andelen som er født i Norge har sunket i samme perioden.

Antall nye flokker med yngling i et år er en parameter med verdifull informasjon om bestandens nåværende utvikling og spredning. Mens det totale antall ynglinger kan variere fra år til år, f.eks. ved tap av lederdyr i allerede etablerte flokker, vil antall nyetablerte ynglinger stabilt reflektere graden av spredning i bestanden (se 5.1 og 5.2). Den første gang flere enn én ny yngling samme året ble registrert på den skandinaviske halvøya var i 1997. Det høyeste antallet nye ynglinger et år fant sted sommeren 2000, hvor ulv ynglet i fem nye revir.

De tre siste årene har antall nye ynglinger sunket. At antall nye ynglinger synker er enten et resultat av at bestanden er i ferd med å mettes geografisk, det vil si at det ikke er rom for flere revir (se 2.3), eller at dødeligheten overstiger produksjonen tilstrekkelig til at utvandrende dyr ikke møtes og etablerer nye revir. Kun det siste er for tiden aktuelt for ulv i Skandinavia.



**Tabell 2.** Årlig antall dokumenterte ynglinger av ulv i Norge og Sverige 1978–2002, samt andel av disse som fant sted i nyetablerte flokker. - Number of wolf reproductions documented in south-central Scandinavia 1978–2002, and the portion of those that occurred within newly established packs.

| År        | Antall ynglinger i Norge | Antall ynglinger i Sverige | Totalt | Hvorav nyetablerte |
|-----------|--------------------------|----------------------------|--------|--------------------|
| 1978      | 0                        | 1                          | 1      | 1                  |
| 1979      | 0                        | 0                          | 0      | 0                  |
| 1980      | 0                        | 0                          | 0      | 0                  |
| 1981      | 0                        | 0                          | 0      | 0                  |
| 1982      | 0                        | 0                          | 0      | 0                  |
| 1983      | 0                        | 1                          | 1      | 1                  |
| 1984      | 0                        | 1                          | 1      | 0                  |
| 1985      | 0                        | 1                          | 1      | 0                  |
| 1986      | 0                        | 0                          | 0      | 0                  |
| 1987      | 1 ?                      | 0 ?                        | 1      | 0                  |
| 1988      | 0                        | 1                          | 1      | 0                  |
| 1989      | 0                        | 1                          | 1      | 0                  |
| 1990      | 0                        | 1                          | 1      | 0                  |
| 1991      | 0                        | 2                          | 2      | 1                  |
| 1992      | 0                        | 2                          | 2      | 0                  |
| 1993      | 0                        | 2-3                        | 2-3    | 1                  |
| 1994      | 0                        | 2-3                        | 2-3    | 1                  |
| 1995      | 0                        | 2-3                        | 2      | 0                  |
| 1996      | 0                        | 3                          | 3      | 1                  |
| 1997      | 2                        | 2-4                        | 4-6    | 4                  |
| 1998      | 2                        | 3-4                        | 5-6    | 1                  |
| 1999      | 3                        | 3                          | 6      | 2-3                |
| 2000      | 4                        | 6-7                        | 10-11  | 5                  |
| 2001      | 3                        | 7                          | 10     | 4                  |
| 2002      | 2                        | 6-10                       | 8-12   | 0-2                |
| 1978-2003 | 16-17                    | 48-57                      | 64-74  | 22–25              |

## 2.2 Overlevelse

Ulv som ikke sulter i hjel dør normalt en voldsom død. Arten har få naturlig fiender, men lever allikevel et farlig liv. Foruten mennesket, kan både byttedyr og artsfrender være en trussel mot overlevelse. Epidemiske sykdommer inntreffer periodevis, men kan til gjengjeld ta en stor andel av bestanden i løpet av kort tid.

### 2.2.1 Metoder for overvåking av overlevelse

Funn av døde dyr er eneste kilde til kunnskap om dødsårsaker hos vilt. For å studere overlevelsesrater derimot har vi to muligheter: to bestandstakseringer med tidsopphold eller gjenfunn av merkede individ. Bestandstakseringer er kun et alternativ for lukkede bestand, hvor dyr ikke migrerer ut eller inn av området. Ulv lever ikke i lokalt lukkede bestand, men bestanden på den skandinaviske halvøya som helhet gjør praktisk talt det. Vi kan derfor skaffe data på dens overlevelse både via bestandsregistreringene og via gjenfunn av merkede dyr.

SKANDULV har merket ulv på den skandinaviske halvøya siden 1998. Totalt har 44 ulike individer blitt øremerket per desember 2002, hvorav 41 med radio-sender (**tabell 3**). I tillegg har det blitt merket en ungtispe som senere ble satt i park, den såkalte Langedragsulven. Merkingen har foregått innen etablerte revir, og ved bruk av helikopter og bedøvelsesgevær.

De merkede individene er å betrakte som et tilfeldig utvalg av bestanden i den grad dyrene har samme sannsynlighet for å bli fanget. Deres skjebne vil derfor være et representativt bilde på dødeligheten i bestanden. Fra 2002 har SKANDULV på grunn av kostnadene med oppfølgende peiling begrenset radio-merking av hannvalper. Dermed vil denne gruppen ulv være underrepresentert i fremtidig merkingsstatistikk.

Legg for øvrig merke til fra **tabell 3** at den skandinaviske bestanden følger ulvens generelle vektmønster; hanndyr er tyngre enn hunndyr, og at forskjellen mellom kjønnene øker med økende alder. Legg også merke til at gjennomsnittsalderen på merkede hanndyr er lavere enn for hunndyr, hvilket henger sammen med forskjeller i alder for utvandring (se 4.1 og 4.2).

**Tabell 3.** Vekt (kg) og alder (år) på ulv merket av SKANDULV i perioden 1998-2002. - Weight (kg) and age (years) of wolves marked by the Scandinavian wolf research project SKANDULV 1998-2002.

| År        | Antall merket i Norge | Antall merket i Sverige | Hvorav radio-sender | Antall hanner | Antall hunner | Alder hanner | Alder hunner | Alder alle | Vekt ♂ valper | Vekt ♀ valper | Vekt ♂ voksen | Vekt ♀ voksen |
|-----------|-----------------------|-------------------------|---------------------|---------------|---------------|--------------|--------------|------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| 1998      | 0                     | 8                       | 7                   | 5             | 3             | 1.9          | 3.2          | 2.4        | 37            | 35            | 52            | 37            |
| 1999      | 0                     | 0                       | 0                   | -             | -             | -            | -            | -          | -             | -             | -             | -             |
| 2000      | 4                     | 8                       | 12                  | 7             | 5             | 3.1          | 4.9          | 4.0        | 39            | 36            | 49            | 39            |
| 2001      | 2                     | 8                       | 8                   | 4             | 6             | 2.3          | 1.7          | 1.9        | 37            | 30            | 51            | 41            |
| 2002      | 3                     | 12                      | 14                  | 7             | 8             | 1.9          | 1.9          | 1.9        | 37            | 31            | 48            | 40            |
| 1978-2003 | 9                     | 36                      | 41                  | 23            | 22            | 2.3          | 2.9          | 2.6        | 37.5          | 33.0          | 50.0          | 39.3          |

## 2.2.2 Dødelighet blant ulv i Norge og Sverige

Dødeligheten blant ulv er ikke den samme over aldersklassene, og det er særlig yngre dyr som er utsatt for høy dødelighet. Dette henger særlig sammen med at de på grunn av utvandring lever en mer utsatt tilværelse, men også det at de har mindre erfaring både i det å skaffe seg næring og unngå farer. Ulv har altså gode grunner til å forbli i sitt føderrevir noen år.

Antall valper pr flokk tidlig på vinteren reflekterer rekrutteringen i en ulvebestand, mens kullstørrelsen observert tidlig på sommeren reflekterer reproduksjonen. Differansen mellom reproduksjon og rekruttering et år er dermed et anslag for valpedødelighet. Valpedødelighet kan skyldes menneskelig etterstrebelse, men er også fra naturens side (underernæring og sykdom) av en viss størrelsesorden hos arter med så høy fekunditet som ulv.

Valpedødeligheten i bestanden på den skandinaviske halvøya ser ut til å være høy. Siden vinteren 1983/1984 har gjennomsnittlig antall valper pr flokk vinterstid vært 4-, og med 64-74 ynglinger totalt har derfor 288-333 valper blitt rekruttert inn i bestanden siden 1978. Samlet rekruttering av valper ligger med andre ord rundt 100 dyr lavere enn årlig produksjon av valper hvis vi antar en gjennomsnittlig kullstørrelse på 6.0 (se 2.1.3). Valpedødeligheten har ut ifra dette vært 25%. Konklusjonen er imidlertid basert på en antatt, og ikke observert kullstørrelse, og kan derfor bli endret når mer data er samlet inn.

Blant de 67 ulvene som er påvist døde i Norge og Sverige siden 1978 (**tabell 4**), er gjennomsnittsalderen 2.3 år på hunner (N = 17), og 1.7 år på hanner (N = 31). Ser vi kun på stasjonære døde ulver som har rukket å bli mer enn ett år, er gjennomsnittlig dødsalder 2.6 år på hunner (N = 5) og 2.1 år på hanner (N = 8), eller 2.3 år for all ulv. Forskjellen mellom kjønnene er i begge tilfeller 0.5 år.

Gjennomsnittlig alder på kjente døde dyr ligger altså litt under gjennomsnittsalderen for de merkede dyrene (**tabell 3**). Hvis alderen på merkede dyr anses som representativ for hele

bestanden, viser dette at dødeligheten både er høyere for dyr som vandrer ut, og at den er høyere på de yngre dyrene blant ulv som holder seg innen et revir. At gjennomsnittsalderen på ulv i bestanden på den skandinaviske halvøya er såpass lav, skyldes ikke bare en høy dødelighet, men også at bestanden fremdeles er i en etableringsfase.

Av de 288-333 ulv som er antatt rekruttert inn i bestanden siden 1978, kjenner vi med sikkerhet 83 dyr som har blitt borte fra bestanden. Trekker vi fra de omlag 100 dyr som utgjør bestanden i dag, innebærer dette at 105-150 ulver har dødd uten å bli registrert. Med andre ord påviser bestandsovervåkingen av ulv årlig 40 (36-44) % av det faktiske antall døde dyr blant ulv eldre enn et halvt år. **Figur 5** viser årlig registrert og estimert dødelighet basert på denne antagelsen for perioden 1991-2002. Gjennomsnittlig årlig dødelighet i perioden har vært ifølge denne metoden 15.8% for ulv eldre enn 0.5 år.

Foregående beregning er utført med basis i bestandsregistreringer. Beregner vi dødeligheten etter vårt andre alternativ, nemlig gjenfunn av døde merkede dyr, får vi en noe høyere dødelighet:

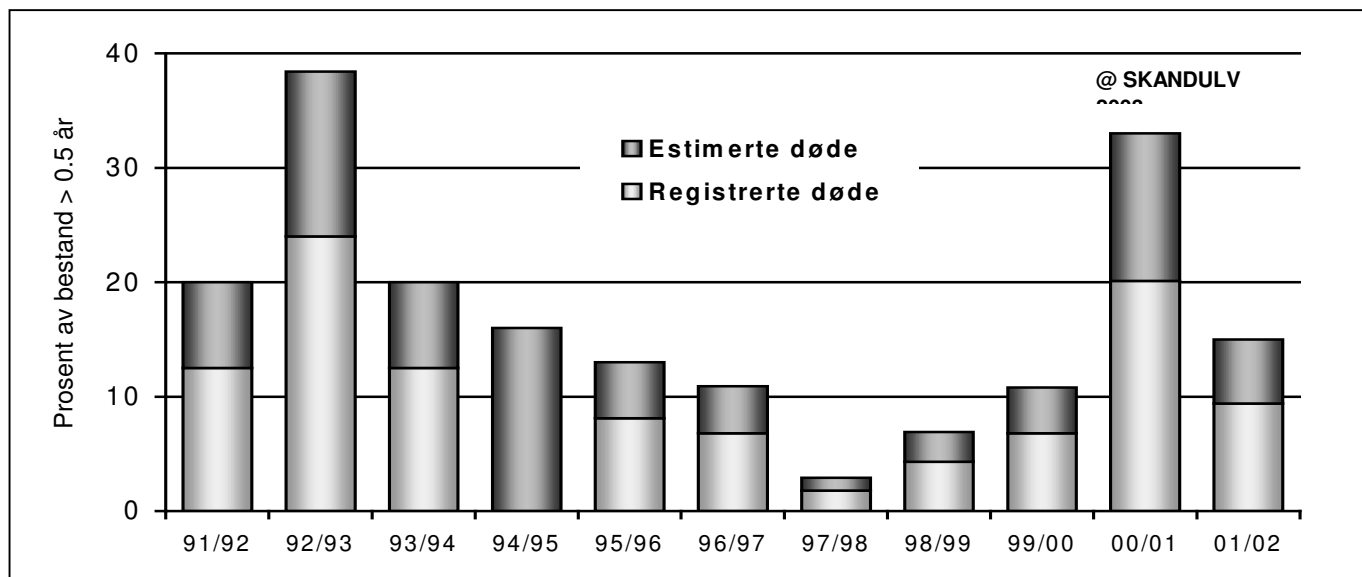
Av de 45 ulvene som har vært merket i regi av SKANDULV (**tabell 3**) kjenner vi skjebnen til 12 døde dyr (**tabell 4**). Det er tapt kontakt med ytterligere 9 ulv merket med radiosender, men hvis skjebne ikke er kjent. Blant de tapte merkede ulvene er gjennomsnittlig alder for død eller tap av kontakt 3.4 år. Med unntak av de 9 ulvene hvor kontakten er tapt, er de merkede ulvene fulgt i totalt 59 'merkeår'. I løpet av disse årene har altså 12 ulver med sikkerhet omkommet, hvilket gir en årlig dødelighet på 20.3% på dyr eldre enn 0.5 år. Dette tallet må anses som sikrere enn dødelighet beregnet etter bestandsregistreringer siden sistnevnte beror på antagelsen om at hver yngling har rekruttert 4-5 valper.

**Tabell 4.** Kjente døde dyr i bestanden av ulv i Norge og Sverige i nyere tid 1978-2002. - Known dead animals in the wolf population of south-central Scandinavia in recent times 1978-2002.

| Dato       | Sted                  | Kjønn | Alder | Vekt | Revir      | Sosial status | Dødsårsak      | Kommentar                  |                   |
|------------|-----------------------|-------|-------|------|------------|---------------|----------------|----------------------------|-------------------|
| 1979-03-14 | Norrbotten, Sverige   | Hunn  | -     | 30   |            |               | Skadefelling   |                            |                   |
| 1979-12-11 | Norrbotten, Sverige   | -     | -     | -    |            |               | Skutt illegalt |                            |                   |
| 1980-01-06 | Pasvik, Norge         | Hann  | 2     | 50   |            |               | Skutt          |                            |                   |
| 1982-03-06 | Pavik, Norge          | Hann  | -     | 40   |            |               | Skutt          |                            |                   |
| 1984-01-11 | Vegårdshei, Norge     | Hann  | 5     | 46   |            |               | Skadefelling   |                            |                   |
| 1984-09-12 | Halland, Sverige      | Hann  | 1     | 48   |            |               | Skutt          |                            |                   |
| 1985-07-29 | Värmland, Sverige     | Hunn  | 7     | 34   |            |               | Skutt illegalt |                            |                   |
| 1985-12-23 | Värmland, Sverige     | Hann  | 2     | -    |            |               | Skutt illegalt |                            |                   |
| 1986-03-21 | Värmland, Sverige     | Hann  | 3-4   | 42   |            |               | Drept illegalt |                            |                   |
| 1988-07-17 | Engerdal, Norge       | Hann  | 1     | 43   |            |               | Skutt          |                            |                   |
| 1989-04-17 | Jämtland, Sverige     | Hann  | 1-2   | 46   |            |               | Drept illegalt |                            |                   |
| 1989-06-11 | Valdres, Norge        | Hann  | -     | -    |            |               | Skutt          |                            |                   |
| 1989-12-12 | Värmland, Sverige     | Hunn  | 1     | 33   |            |               | Skutt          |                            |                   |
| 1990-06-19 | Hedmark, Norge        | Hunn  | -     | -    |            |               | Skutt illegalt |                            |                   |
| 1991-06-14 | Gävleborg, Sverige    | Hunn  | 4     | 39   |            |               | Bil            |                            |                   |
| 1992-05-28 | Göteborg, Sverige     | Hann  | 1     | 48   |            |               | Bil            |                            |                   |
| 1992-07-16 | Elverum, Norge        | Hann  | 1     | 43   |            |               | Bil            |                            |                   |
| 1992-08-18 | Aust-Agder, Norge     | Hann  | 1     | 41   |            |               | Tog            |                            |                   |
| 1992-08-24 | Norrbotten, Sverige   | Hann  | 2     | 44   |            |               | Tog            |                            |                   |
| 1992-10-?? | Møre & Roms, Norge    | Hann  | -     | -    |            |               | Skutt illegalt |                            |                   |
| 1993-01-28 | Stockholm, Sverige    | Hann  | 1     | 39   |            |               | Bil            |                            |                   |
| 1993-02-24 | Värmland, Sverige     | Hunn  | 4-5   | 36   |            |               | Skadefelling   |                            |                   |
| 1993-08-18 | Dalarna, Sverige      | Hunn  | 2     | 38   |            |               | Tog            |                            |                   |
| 1994-01-18 | Värmland, Sverige     | Hunn  | 1     | 29   |            |               | Bil            |                            |                   |
| 1996-01-04 | Älvsborg, Sverige     | Hann  | 3-4   | 46   |            |               | Bil            |                            |                   |
| 1996-12-28 | Jämtland, Sverige     | -     | -     | -    |            |               | Skutt illegalt |                            |                   |
| 1996-12-28 | Jämtland, Sverige     | -     | -     | -    |            |               | Skutt illegalt |                            |                   |
| 1997-03-23 | Uppsala, Sverige      | Hann  | 1     | 38   |            |               | Bil            |                            |                   |
| 1997-08-?? | Värmland, Sverige     | -     | 1     | -    |            |               | -              |                            |                   |
| 1998-08-03 | Norrbotten, Sverige   | Hann  | 1     | 41   |            |               | Tog            |                            |                   |
| 1998-12-15 | Koppang, Norge        | Hunn  |       |      | Koppang    | Flokk         | Tog            | Avlivet                    |                   |
| 1999-03-08 | Koppang, Norge        | Hann  |       |      | Koppang    | Flokk         | Tog            |                            |                   |
| 1999-11-25 | Tärnsjö, Sverige      | Hunn  |       |      | Filipstad  | Utvandret     | Bil            | Stasjonær i omr. Mrk. 9801 |                   |
| 1999-12-17 | Hällefors, Sverige    | Hunn  | 5-6   |      |            |               | Bil            | Skuddskade i kjeven        |                   |
| 2000-01-?? | Torsås, Sverige       | Hann  | 3     |      | Hagfors    | Utvandret     | Skutt illegalt | På vandring. Mrk. 9806     |                   |
| 2000-03-04 | Kristinehamn, Sverige | Hunn  |       | 25   |            |               | Bil            |                            |                   |
| 2000-05-23 | Sørlandet, Norge      | Hann  | 3     | 43   | Hagfors    | Utvandret     | Skadefelling   | Stasjonær i omr. Mrk. 9807 |                   |
| 2000-06-07 | Stange, Norge         | Hunn  | 1     | 32   |            |               | Utvandret      | Skadefelling               |                   |
| 2000-07-07 | Tynset, Norge         | Hann  | 2-3   | 48   | Leksand    | Utvandret     | Skadefelling   | Radiomerket 0005           |                   |
| 2000-08-27 | Rendalen, Norge       | Hann  | 4     | 48   | Koppang    | Flokk         | Skadefelling   | Trolig lederhannen         |                   |
| 2000-09-23 | Bjørkelangen, Norge   | Hann  | 1     | 50   | ÅrjånKong. | Flokk         | Bil            |                            |                   |
| 2000-09-27 | Spydeberg, Norge      | Hann  | 0     | 10   | Moss       | Flokk         | -              | Avlivet. Avmagret          |                   |
| 2000-11-19 | Uppsala, Sverige      | Hann  |       |      |            |               | Utvandret      | Bil                        | Gammel skuddskade |
| 2000-12-01 | Stor-Elvdal, Norge    | Hann  | 0     | 32   | Koppang    | Flokk         | Tog            |                            |                   |
| 2001-01-13 | Filipstad, Sverige    | Hunn  |       |      | Filipstad  |               | Elg            |                            |                   |
| 2001-02-07 | Rendalen, Norge       | Hunn  | 0     | 21   | Koppang    | Flokk         | Skade bakfot   | Avlivet                    |                   |
| 2001-02-19 | Atndalen, Norge       | Hunn  | 0     | 32   | Atndalen   | Flokk         | Skadefelling   |                            |                   |
| 2001-02-25 | Imsdalen, Norge       | Hunn  | 1     | 33   | Imsdalen   | Flokk         | Skadefelling   |                            |                   |

Tabell 4 forts.

| Dato             | Sted                                     | Kjønn                      | Alder                            | Vekt                           | Revir              | Sosial status                               | Dødsårsak   | Kommentar              |
|------------------|--|----------------------------|----------------------------------|--------------------------------|--------------------|---|---|------------------------|
| 2001-02-25       | Imsdalen, Norge                          | Hunn                       | 1                                | 37                             | Imsdalen           | Flokk                                       | Skadefelling  |                        |
| 2001-03-04       | Atndalen, Norge                          | Hann                       | 0                                | 32                             | Atndalen           | Flokk                                       | Skadefelling  |                        |
| 2001-03-17       | Atndalen, Norge                          | Hann                       | 0                                | 41                             | Atndalen           | Flokk                                       | Skadefelling  |                        |
| 2001-03-17       | Atndalen, Norge                          | Hann                       | 4                                | 43                             | Atndalen           | Flokk                                       | Skadefelling  |                        |
| 2001-03-18       | Atndalen, Norge                          | Hunn                       | 0                                | 29                             | Atndalen           | Flokk                                       | Skadefelling  |                        |
| 2001-03-18       | Atndalen, Norge                          | Hann                       | 0                                | 36                             | Atndalen           | Flokk                                       | Skadefelling  |                        |
| 2001-03-20       | Atndalen, Norge                          | Hunn                       | 4                                | 35                             | Atndalen           | Flokk                                       | Skadefelling  |                        |
| 2001-05-01       | Rendalen, Norge                          | Hann                       |                                  |                                | Koppang            | Flokk                                       | Skutt   |                        |
| 2001-07-20       | Värmland, Sverige                        | Hann                       | 2                                |                                | Knappsen           | Flokk                                       | Sykdom  | Radiomerket 0010       |
| 2001-08-30       | Örebro, Sverige                          | Hunn                       | 1                                | 24                             | Hasselfors         | Utvandret                                   | Skabb   | Avlivet. Radiomrk 0106 |
| 2001-10-14       | Laxå, Sverige                            | Hann                       | 1                                |                                | Laxå               | Flokk                                       | Skabb   |                        |
| 2001-10-19       | Laxå, Sverige                            | Hann                       | 1                                |                                | Laxå               | Flokk                                       | Skabb   |                        |
| 2001-12-22       | Langedrag, Norge                         | Hunn                       |                                  |                                |                    | Utvandret                                   | Satt i hegn   | Avlivet 30.01.03, rømt |
| 2001-12-26       | Laxå, Sverige                            | Hunn                       |                                  |                                | Laxå               | Flokk                                       | Skabb   | Avlivet.               |
| 2002-01-07       | Nyskoga, Sverige                         | Hann                       | 2                                |                                | Nyskoga            | Flokk                                       | Sykdom  | Radiomerket 0108       |
| 2002-03-05       | Laxå, Sverige                            | Hunn                       | 5-6                              |                                | Laxå               | Flokk                                       | Skabb   | Avlivet. Merket 0104   |
| 2002-04-06       | Glaskogen, Sverige                       | Hunn                       | 1                                |                                | Glaskogen          | Flokk                                       | Druknet   | Radiomerket 0210       |
| 2002-05-31       | Uppsala, Sverige                         | Hann                       |                                  |                                |                    | Utvandret                                   | Skutt illegalt  | Skade i bakfot         |
| 2002-12-28       | Hedmark, Norge                           | Hann                       | 1                                |                                | Nyskoga            | Utvandret                                   | Tog   | Merket 0202            |
| <b>Totalt 67</b> | <b>30 i Norge</b><br><b>36 i Sverige</b> | <b>38 ♂</b><br><b>25 ♀</b> | <b>1.7 år♂</b><br><b>2.3 år♀</b> | <b>41 kg♂</b><br><b>31 kg♀</b> | <b>Trafikk: 19</b> | <b>Skadefelling: 16</b><br><b>Sykdom: 6</b> | <b>Skutt/ skutt illegalt: 18</b><br><b>Naturlig ulykke: 3</b> |                        |



**Figur 5.** Årlig dødelighet i bestanden av ulv på den skandinaviske halvøya 1991–2002. Dødeligheten gjelder for dyr eldre enn 0.5 år. Estimert andel døde ulver er basert på at bestandsovervåkingen oppdager 40% av faktisk døde ulv > 0.5 år gammel hvert år. - Annual mortality of wolves in south-central Scandinavia 1991–2002. The mortality includes animals > 0.5 years of age only. Estimated number of dead wolves assumes that the Population Monitoring Programme discovers 40% of all dead wolves > 0.5 years old.

### Angående problemet med radiomerkede ulver og illegal jakt:

Ni av 38 sikkert påviste døde ulver siden merkingen begynte i 1998 har vært dyr utstyrt med radiosender. Merkede dyr utgjør derfor minst 24% av de døde ulvene, mens de i snitt har utgjort 20% av den totale bestanden. Tar vi med ulv som ikke er funnet, men hvor kontakten er tapt, utgjør merkede dyr inntil 47% av død ulv. Indikerer dette at merkede ulv har større risiko for å dø, f.eks. som følge av illegal jakt utført ved hjelp av såkalt tjuvpeileutstyr?

VHF-senderne som har vært benyttet på ulv sender signaler også om den merkede ulven dør. Siden radiomerking innebærer tett oppfølging av dyret, vil alle døde ulv med radiosender bli funnet så sant senderen ikke har sluttet å virke. Merkede dyr vil derfor ha en gjenfunnsrate som langt overstiger resten av bestanden. Det er derfor ikke usannsynlig at merkede dyr kan utgjøre mer enn halvparten av antall kjente ulv som er tapt, selv når dyr med radiosender ikke har en høyere sannsynlighet for å dø.

Det er imidlertid både lovlig og lett for utenforstående å skaffe seg peileutstyr som tar imot signaler fra radiomerket ulv. Omfanget av slikt privat utstyr har økt, og det har også kommet klare uttalelser fra personer om at slikt utstyr er skaffet for å felle ulv illegalt. SKANDULV har derfor besluttet å ikke lenger radio-merke ulv med konvensjonelle VHF-sendere fra og med 2003.

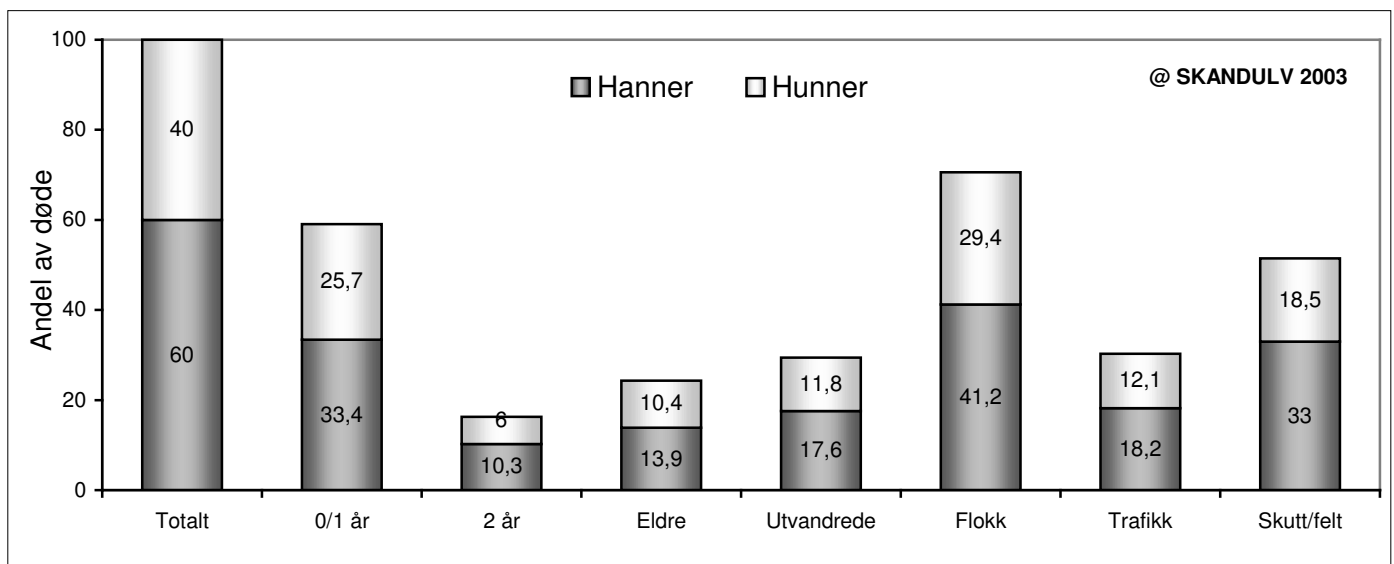
### 2.2.3 Dødsårsaker

Ulv er et lite dyr sammenliknet med f.eks. elg, og mange individer som dør naturlig blir trolig aldri registrert. Særlig vil dette gjelde for skandinavisk ulv som lever i et skogslandskap med stedvis svært ulendt terreng. Ulv som derimot blir drept av tog og bil blir så godt som alltid rapportert, og bidrar med data ikke bare på dødelighet, men også spredningsdistanser (se 4.2). Menneskepåvirkede årsaker vil derfor være overrepresentert i statistikken over dødsårsaker hos ulv, og kun få tilfeller av naturlig avgang vil være dokumentert her.

Totalt kjenner vi dødsårsak hos 67 døde ulv fra perioden 1978–2002 (**tabell 4**). Mennesket står for 82% av denne dødeligheten: 52% ble skutt enten illegalt eller som skadefelling, mens 30% ble drept langs vei eller jernbane (**figur 6**). Den skjeve kjønnsfordelingen relatert til dødsårsaker følger kjønnsfordeling blant totalt antall døde ulv. Av sykdom har skabb forårsaket dødelighet på ulv i bestanden i nyere tid. Én valp er funnet død, sannsynlig som følge av skabbangrep, og ytterligere fire dyr har blitt avlivet pga. sykdommen. Totalt har ulv i fem ulike revir testet positivt for skabb.

## 2.3 Tilvekst

For å forvalte en ulvebestand er det nødvendig å kjenne årlig tilvekst. Fra denne kan det lages prognoser for framtidig utvikling, og bestandens levedyktighet kan vurderes. Tilveksten er altså et nødvendig beslutningsgrunnlag for å fatte vedtak om eventuell skadefelling og jakt.



**Figur 6.** Kjønnsfordeling av døde ulver med kjent dødsårsak i Norge og Sverige 1978–2002. N = 67. - Sex ratio of dead wolves where cause of death were known, south-central Scandinavia 1978–2002. N = 67.

### 2.3.1 Potensiell bestandsvekst hos ulv

Ulvetispers fekunditet indikerer at arten har et høyt potensial for bestandsvekst. Siden ulv er et relativt stort rovdyr med tilsvarende høyt energikrav, er det klart at noe må effektivt begrense dette potensialet. For dyr generelt henger høy reproduksjon gjerne sammen med høy dødelighet og kort generasjonsskifte. De foregående avsnittene har vist at dette også er tilfelle for ulv. Det som er spesielt for ulv derimot, er at arten også har en sosial begrensning. Og det er denne som hovedsakelig reduserer den realiserede delen av ulvs potensielle bestandsvekst.

Normalt er det kun lederparet i en ulveflokk som yngler, og dermed er antall ynglinger bestemt av antall revirhevdende par og flokker i bestanden. Den geografiske utstrekningen av bestandens leveområder setter dessuten et effektivt tak på antall revirhevdende flokker.

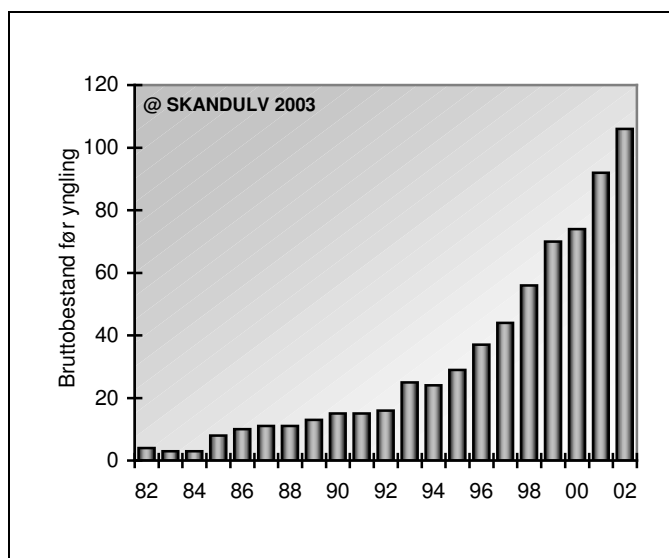
Empiriske data indikerer nemlig at tettheten av ulv flater ut på  $59 \pm 18.6$  dyr pr 1000 km<sup>2</sup> (Messier 1994), noe som trolig skyldes sosialt stress. Gitt en minste reproduserende flokkstørrelse på 6 dyr (minst to voksne, samt 4 valper over vinteren) innebærer dette også en minste revirstørrelse med 75 km<sup>2</sup> pr revir. Dette samsvarer med de minste ulvrevir som er observert både i Nord Amerika (94 km<sup>2</sup>, Stenlund 1955) og Europa (80 km<sup>2</sup>, Okarma et al. 1998). En bestand som er mettet med hensyn på romlig fordeling av revir og tetthet av dyr, vil altså ikke vokse selv om dens tilgang til byttedyr tilsier ytterligere vekst.

Beregninger av tilgjengelig byttedyr for ulv i Norge viser at det innenfor den nåværende forvaltningssona er tilstrekkelig med næring og rom for minst 50 familiegrupper á 7 ulver (Wam 2001), gitt at disse ikke skal ta mer enn 15% av dagens jaktutbytte på hjortevilt. Siden vår forvaltning vil holde bestanden av ulv på et langt lavere nivå enn 50 familiegrupper i Norge, er det utelukket at sosial stress vil være av betydning for ulvens bestandsdynamikk i den nærmeste framtid.

### 2.3.2 Vekst i ulvebestanden på den skandinaviske halvøya 1978–2003

Fram til 1990/91 var årlig tilvekst i bestanden av ulv i Norge og Sverige liten, og bestanden holdt seg på under ti dyr. Siden det for første gang skjedde mer enn én yngling per år våren 1991, har bestanden derimot vokst kontinuerlig med en jevn årlig tilvekst (**figur 7**).

Tilveksten i bestanden har siden 1990 vært mellom 20 til 29% (**tabell 5**) for de ulike kategoriene ulv. Den jevne tilveksten er et resultat av stabil reproduksjon og dødelighet (se 2.1 og 2.2), og gjør at bestanden har fulgt en såkalt eksponentiell vekstkurve. Det innebærer at den vokser med et relativt høyere antall dyr for hvert år ettersom totalantallet ulv øker.



**Figur 7.** Årlig bestandsstørrelse før yngling av ulv på den skandinaviske halvøya per april 1981/82 – 2001/02. Døde dyr for inneværende år er inkludert i bestandsstørrelsen. - Annual population size of wolves prior to reproduction (per April) each year in south-central Scandinavia from 1982 to 2002. Animals dead during the past 12 months are included for each year.

Legg merke til fra **figur 7** og **tabell 5** at enkeltstående år med særlig høy dødelighet ikke nødvendigvis gir utslag på tilveksten. Fra vinteren 1992/93 hvor dødeligheten var unormalt høy, til vinteren 1993/94 ser vi at veksten i bestanden midlertidig stagnerte. Ser vi derimot på vinteren 2001/02 som fulgte en vinter med særdeles høy skadefelling i Hedmark, så ser det ut til at bestanden vokste til tross for den høye dødeligheten året før (men usikkerheten på 10–16 dyr i bestandsanslaget kan maskere en stagnasjon også for dette året).

Dette er kanskje noe uventet ut ifra generell viltbiologi at unormal høy dødelighet ikke får større utslag på bestandsstørrelsen neste år. En reduksjon av antall dyr burde normalt medføre at færre nye dyr fødes det påfølgende året. At dette ikke nødvendigvis er tilfelle for ulv, skyldes dens nevnte sosiale begrensning med kun ett lederpar som yngler pr flokk. Å fjerne ulv fra bestanden over vinteren trenger ikke medføre færre ynglinger så sant minst to kjønnsmodne dyr av motsatt kjønn er igjen pr flokk. Således kan en bestand av ulv oppvise tilvekst også etter år med unormalt høy dødelighet.

Enkeltstående år med særlig høy dødelighet vil selvfølgelig medføre at den totale bestandsstørrelsen neste år blir mindre enn hva den ville vært uten høyere dødelighet enn normalt. Hvor store utslagene blir, avhenger altså av hvilke ulv som tas ut og hvorvidt de tas ut fra én eller flere flokker. Bestandsdynamiske effekter av uttak omtales spesielt i Del III av denne rapporten.

**Tabell 5.** Beregninger av årlig tilvekst i bestanden av ulv i Norge og Sverige i perioden 1990/91–2000/01 for seks ulike kategorier ulv. Tilveksten er oppgitt som absolutt vekstrate ( $\lambda$  = hvor mange ganger seg selv bestanden øker fra et år til neste). - Annual growth rate in the wolf population of south-central Scandinavia 1990/91–2000/01 for six different categories of wolves. The rate is stated as absolute growth rate ( $\lambda$  = how many times the population multiply from one year to the next).

| År (vinter)      | Totalt antall ulv (Brutto) | Totalt antall ulv (Netto) | Antall ynglinger | Antall familie-grupper | Antall familie-grupper og par | Antall individer i familie-grupper og par |
|------------------|----------------------------|---------------------------|------------------|------------------------|-------------------------------|---|
| 1990/91          |                            |                           |                  |                        |                               |   |
| 1991/92          | 2,13                       | 2,13                      | 2,00             | 2,00                   | 1,00                          | 2,50                                      |
| 1992/93          | 1,18                       | 1,00                      | 1,00             | 1,00                   | 2,00                          | 1,13                                      |
| 1993/94          | 1,40                       | 1,59                      | 1,00             | 1,50                   | 1,00                          | 1,18                                      |
| 1994/95          | 1,21                       | 1,22                      | 1,00             | 1,00                   | 1,00                          | 0,80                                      |
| 1995/96          | 1,15                       | 1,15                      | 1,00             | 1,00                   | 1,00                          | 1,31                                      |
| 1996/97          | 1,26                       | 1,21                      | 1,50             | 1,00                   | 1,75                          | 1,43                                      |
| 1997/98          | 1,24                       | 1,33                      | 1,33             | 2,00                   | 1,29                          | 1,27                                      |
| 1998/99          | 1,15                       | 1,10                      | 1,25             | 1,00                   | 1,11                          | 1,32                                      |
| 1999/00          | 1,06                       | 1,01                      | 1,20             | 1,17                   | 1,30                          | 1,06                                      |
| 2000/01          | 1,24                       | 1,15                      | 1,67             | 1,71                   | 1,23                          | 1,47                                      |
| Geometrisk snitt | 1,28 ± 0,08                | 1,26 ± 0,09               | 1,26 ± 0,10      | 1,28 ± 0,12            | 1,23 ± 0,10                   | 1,29 ± 0,12                               |

### 3 Genetiske aspekter

Et enkeltdyrs egenskaper kodes av dets gener, men påvirkes også av dets omgivelser. Genmaterialet er med andre ord utgangspunktet for variasjonen blant dyr, men denne variasjonen kan forsterkes av ulikheter i deres livsmiljø.

Hvert gen koder for én egenskap, men flere gener kan også kode for samme egenskapen. Forskjellige arter har et ulikt antall gener, men felles for alle dyr med kjønnnet formering er at hvert gen består av ett par med to alleler. Det ene allelet stammer fra mor og det andre fra far. De to allelene kan være like, eks. de koder begge for hvit farge, eller de kan være ulike, dvs. det ene koder for rød farge og det andre for hvit farge. I det siste tilfellet sier vi at genet er heterozygot. To ulike alleler som settes sammen i et slikt heterozygot gen kan gi helt nye egenskaper enn det allelene gir når de står sammen like for like i et såkalt homozygot par.

En dyrebstands alleler er dens rustning mot eventuelle evolusjonære endringer. Derfor er det en fordel å ha mange forskjellige av dem, dvs. det er en fordel å ha en høy grad av heterozygote gener. Når det er få individer i en bestand øker sjansen for at like alleler settes sammen, og graden av heterozygositet synker. Fører dette til en lavere overlevelse, sier vi at bestanden er rammet av en innavlsdepresjon.

Utfordringene med små bestander av ulv og deres levedyktighet omtales spesielt i Del II av denne rapporten. Neste kapittel omhandler kun genetisk status og opphav for vår nåværende ulvebestand.

#### 3.1 Den norsk-svenske ulvebestandens opphav

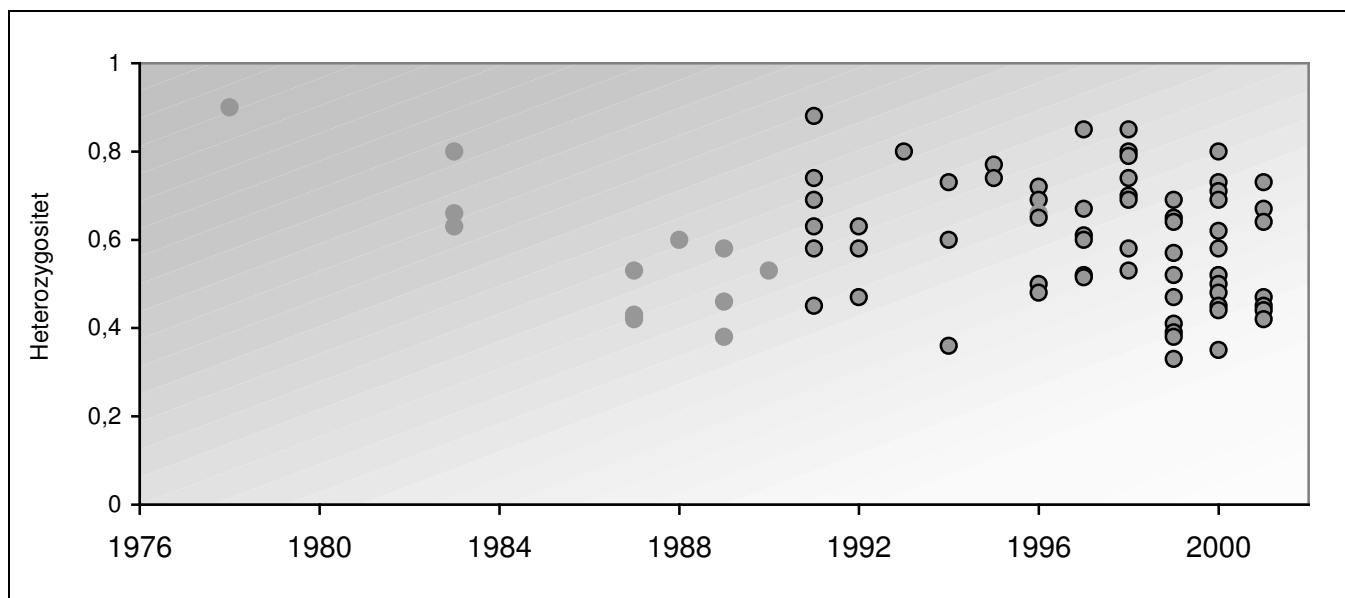
Da ulv igjen ynglet på den skandinaviske halvøya i 1978, ble det satt store spørsmålsteget ved opphavet til disse ulvene. Siden ulv dukket opp uten at man visste hvor de kom fra ble det særlig spekulert i hvorvidt dyrene var satt ut av mennesker. Det var kjent at ulv kan vandre de 900 km som var korteste avstand til daværende etablerte bestand i Finland, men ikke alle anså dette som tilstrekkelig bevisførsel, og i rundt 20 år hersket det kontrovers rundt saken.

I 2002 kom de genetiske analysene som sier at dagens bestand av ulv i Norge og Sverige stammer fra ett eneste ulvepar som med 95–98% sannsynlighet har kommet fra bestanden av ulv langs grensetraktene mellom Finland og Russland (Vilá et al. 2002). Den stammer ikke fra de skandinaviske dyrehagene, ei heller fra hybrider med hund.

Genetiske data som oppgis i det neste avsnittet er fra disse studiene utført av genetiker Hans Ellegren og hans kollegaer ved Uppsala Universitet, Sverige.

#### 3.2 Genetisk status i dag

At bestanden av ulv i Norge og Sverige stammer fra bare ett par innebærer at den har vært gjennom en trang "flaskehals", ventelig med stor reduksjon i antall alleler. De genetiske studiene viser nettopp en slik reduksjon i heterozygositet, men bare fram til 1990 (**figur 8**).



**Figur 8.** Grad av individuell heterozygositet hos ulv i den reetablerende bestanden i Norge og Sverige 1978–2001. Før 1991 stammer alle ulver fra ett og samme ynglende par (1983), hvorav tispas er representert i figuren helt til venstre. I 1991 immigrerte et enslig dyr fra den finsk-russiske bestanden, og tilførte nye alleler. - Level of individual heterozygosity in the bottle-necked wolf population of south-central Scandinavia 1978–2001. Until 1991 all animals originate from the same breeding pair (1983), of which the female founder is represented by the outermost left circle. In 1991 one lone wolf immigrated from the neighbouring Finnish-Russian population, and brought with it new alleles (Vilá et al. 2002).



I 1991 kom en enslig ulv fra den finsk-russiske bestanden til den skandinaviske halvøya, og dette dyret sikret trolig bestandens videre overlevelse og vekst. Denne ulven tilførte nye alleler (representert ved de mørkeste sirlene i figuren), og siden har graden av heterozygositet holdt seg stabilt.

Likevel, dagens ulvebestand har færre ulike alleler enn både den historiske bestanden i Skandinavia (bestanden fram til 1964), og den nåværende bestanden av ulv i grensetraktene Finland/Russland. Dagens grad av heterozygositet ser ut til å være tilstrekkelig til at bestanden i Norge og Sverige for tiden er levedyktig, men vi har ingen forutsetninger for å spå om dens genetiske framtid. Kanskje er ikke 100 dyr nok til å holde på heterozygositeten, slik at den igjen vil synke inntil det eventuelt kommer flere immigrerende ulv fra øst (se Del II, levedyktighet).

## 4 Geografisk spredning

Når unge ulver vandrer ut må to hendelser inntreffe for at spredningen skal være vellykket (dvs. ulven får mulighet til å reproducere): de må både finne et egnet og ledig revir, og de må finne en make av motsatt kjønn. Dette gjør at ulv kan vandre både langt og lenge før de eventuelt blir stasjonære i et område og etablerer revir.

### 4.1 Utvandring: alder og tidspunkt på året

Hvorvidt en ulv vandrer ut, er fra et evolusjonsmessig syn en avveining mellom det å miste flokkens trygghet og få sjansen til å yngle selv. De yngste utvandrende ulvene drar ut allerede vinteren før de fyller ett år, men mange forlater moderflokken først i sitt andre leveår. Noen forblir i flokken enda noen år, mens et fåtall dyr aldri forlater den. Data på utvandring i vår egen bestand er samlet inn gjennom SKANDULVs radiomerkning:

Fra hva som er kjent om spredning i andre bestander er det ikke ventet å finne nevneverdig kjønnsforskjeller i ulvens utvandring. Data fra bestanden på den skandinaviske halvøya indikerer imidlertid kjønnsforskjeller: Blant 11 tisper merket ved 7–9 måneders alder, har 5 vandret ut (45%), mens andelen utvandrende hanner er 66-78% (6 eller 7 av 9). Data materialet er allikevel for lite til å konkludere hvorvidt kjønnsforskjellene er signifikante.

Alder for utvandring har vært henholdsvis 1.3 år for tispervalpene, og 1.1 år for hannvalpene. En utvandringssalder på 1.3 år er betydelig lavere enn hva som er funnet både for den reetablerende bestanden i Yukon, Canada (2.9 år, Hayes & Harestad 2000) og for mettede bestander av ulv (2.6 år Alaska, Ballard et al. 1987, 2.9 år Canada, Boyd & Pletscher 1999). Utvalgsstørrelsen for vår bestand er allikevel liten, og mer data bør samles inn før det konkluderes på dette området.

Av de 20 radiomerkede ulvene i Norge og Sverige som ble merket ved 7–9 måneders alder, har altså 11 eller 12 dyr (55-60%) vandret ut. Dette er høyere enn hva som er funnet for den reetablerende bestanden i Yukon, Canada (33%, Hayes & Harestad 2000), og også høyere enn normal utvandringssalder i mettede bestander av ulv (49%, Fuller 1989). Utvandringssalderen over tid i en reetablerende bestand følger trolig en U-formet kurve. Vår bestand er ennå helt i startfasen for etablering, og dermed veldig glissen. Grunnen til denne U-formede kurven er at tilgangen til byttedyr naturlig nok endrer seg når tettheten av ulv øker.

Et teori er nemlig at det er konkurranse om mat som utløser den endelige avgjørelsen om utvandring. Det som avgjør hvorvidt en ulv vandrer ut er i så henseende ikke bare bestemt av forholdene innen reviret, men også forholdene utenfor. Unge ulver foretar såkalte pre-utvandringssalder (ekskur-

sjoner), hvor de trolig vurderer sin sjanse for å overleve på egenhånd. Er tilgangen til sårbare byttedyr utenfor reviret høy, vil dette være et incitement for den unge ulven til å vandre ut.

En høy andel utvandrere stabiliserer flokkstørrelse og - dynamikk innen revirene, men ikke bestanden som helhet (inntil den eventuelt mettes med hensyn på tetthet av dyr). Dette har betydning for forvaltningen både av arten selv, og de arter av byttedyr den påvirker.

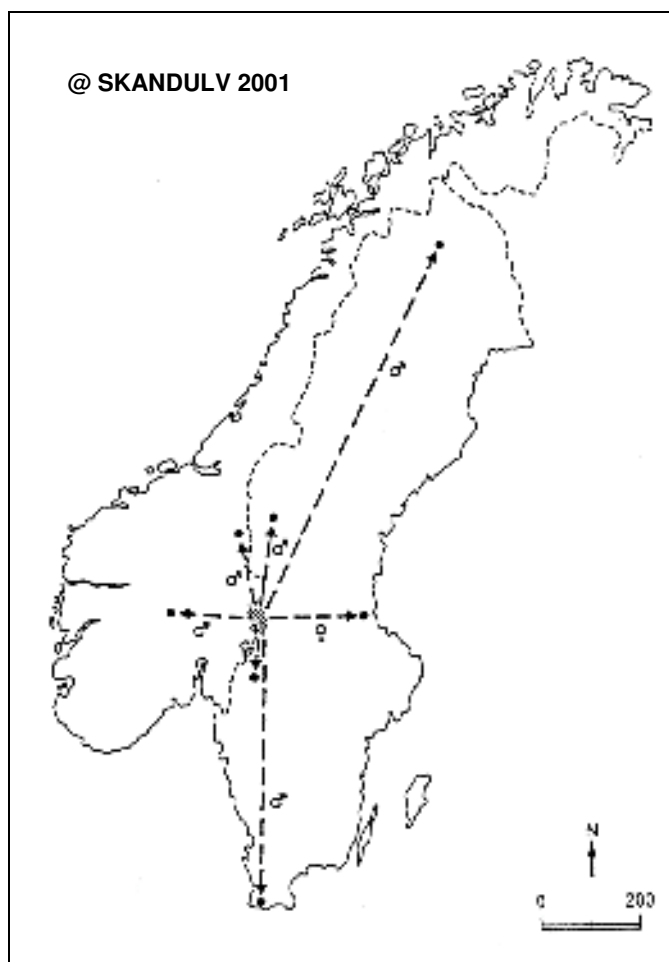
## 4.2 Spredningsmønster og -distanser

Ulv kan vandre inntil 1000 km når de forlater fødereviret for å finne ledig territorium, men spredningsdistansene innen en og samme bestand varierer mye. Mye tyder på at retningen en vandrende ulv velger er tilfeldig i utgangspunktet, men at dens videre kurs formes av hindringer i terrenget som store veier, tett bebyggelse o.l., samt tilstedeværelse av andre ulver. Ulv som har vandret ut i bestanden på den skandinaviske halvøya har vandret ut i alle himmelretninger (**figur 9**).

Siden Norge og Sverige danner en halvøy omkranset av hav, er de potensielle spredningsdistansene for ulv begrenset i alle retninger med unntak av nordøstover og inn i Finland. Artens vandringsevne gjør at ulv uten problem kan nå alle deler av halvøya.

Registrerte utvandningsdistanser for ulv i Norge og Sverige varierer fra 80 til 880, med et snitt på  $313 \pm 252$  km (Wabakken et al. 2001). Dette er lengre enn hva som er observert ellers i verden. I Nord Amerika er f.eks. gjennomsnittlig maksimal spredningsdistanse 213 km (Boyd et al. 1995).

De lange spredningsdistansene på den skandinaviske halvøya kan henge sammen med den lave tettheten av ulv. Utvandrende ulv må i mange tilfeller vandre langt og lenge for å finne en mulig make. Dette har betydning for bestandens overlevelse og vekst (se 2.2), og er viktig å ta hensyn til når den skal forvaltes. En eventuell sonering av ulv bør f.eks. fange opp flest mulig utvandrere for å minske problemene med enslig ulv som ferdes uforutsigbart over store områder.



**Figur 9.** Spredning av ulv på den skandinaviske halvøya 1984–1992. Bestanden ble reetablert fra én ynglende flokk i det skraverede området i 1983. - Dispersal of wolves in south-central Scandinavia 1984–1992. The population was reestablished from a single breeding pair in the shaded area in 1983 (Wabakken et al. 2001).

## 5 Sosial organisering

Ulv er en territoriell art med sterk revirhevdning, og den er en sosial art med sterk rangordning. Begge disse egenskapene begrenser som tidligere nevnt en ulvebestands potensielle tilvekst, og har følgelig sterke effekter på dens bestandsdynamikk. Hvordan ulvene fordeler seg i flokker har som sagt også stor betydning for effektene på eventuelle byttedyrbestander.

### 5.1 Flokkstørrelser

Ulv kan leve i flokker på opptil 22–23 dyr (Mech 2000), men dette er unntak, og langt de fleste flokker inneholder fra 4 til 8 dyr. Gjennomsnittlig flokkstørrelse for bestanden i Norge og Sverige har siden reetableringen vært  $6 \pm 1.6$  ulv (variert mellom 3 og 11). Tilsvarende flokkstørrelser er også funnet for den reetablerende bestanden i Yukon, Canada ( $6 \pm 1.2$  dyr, Hayes & Harestad 2001).

Siden ulv på den skandinaviske halvøya ikke på langt nær er mettet geografisk, vil i utgangspunktet ikke flokkstørrelsene bli særlig høye. Hvis det er konkurranse om næring som hovedsakelig er den utløsende faktor for at en ulv vandrer ut, vil derimot flokkstørrelsene kunne bli større enn forventet. Det viser seg nemlig at ulv i Norge og Sverige hevder uvanlig store revir i forhold til næringstilgangen, og følgelig er det plass til mange dyr i hver flokk.

### 5.2 Revirstørrelser og romlig fordeling av revir

Gjennomsnittlig revirstørrelse for ulv på den skandinaviske halvøya har variert fra 484–1849 km<sup>2</sup>, med et gjennomsnitt på 1056 km<sup>2</sup> (Johansson 2002). Dette er høyere enn undersøkte revirstørrelser i Nord Amerika ved tilsvarende breddegrad og byttedyrtetthet. Uventet nok, og i motsetning til hva som er funnet i Nord Amerika, har ikke størrelsen på ulverevir i Norge og Sverige vært omvendt proporsjonal med tilgangen til byttedyr.

Kun tre av de 22–23 nye ulverevir som har blitt etablert i perioden 1978–2002 ble etablert med felles grense med et annet revir (for fordeling av dagens revir se **figur 2**). Akkurat hvor et nytt ulverevir etableres beror i en viss grad på tilfeldigheter, og disse tilfeldighetene vil være flere for en bestand som er i etableringsfasen. Ikke bare skal et utvandrende dyr møte et annet av motsatt kjønn, men sjansen for å dø underveis er stor (se 2.2.2).

Det er med andre ord rom for betydelig fortetning av ulv innen dens nåværende utbredelse, både ved at eksisterende revir krympes og at nye revir opprettes i ledige områder.

## 6 Tilpasninger til å leve i et menneskedominert miljø

Tradisjonelt har ulv vært ansett som en typisk villmarksart. I dag vet vi at dette ikke lenger er tilfelle. En minkende andel urørt land kombinert med et økende krav om levedyktige bestander av store rovdyr, har medført at ulv nå også lever i tett befolkede områder (Boitani 1982, Mech 1989, Merrigi & Lovari 1996, Promberger et al. 1997). Etableringen av ulv i det norske Mosse-reviret i Østfold er et illustrerende eksempel: her er tettheten av folk 22 per km<sup>2</sup>, og 37% av området består av kultivert land. Kongsvinger-Årjäng reviret langs den norsk-svenske grensa representerer mer typisk ulvehabitat med < 2 mennesker/km<sup>2</sup> og < 1% kultivert land.

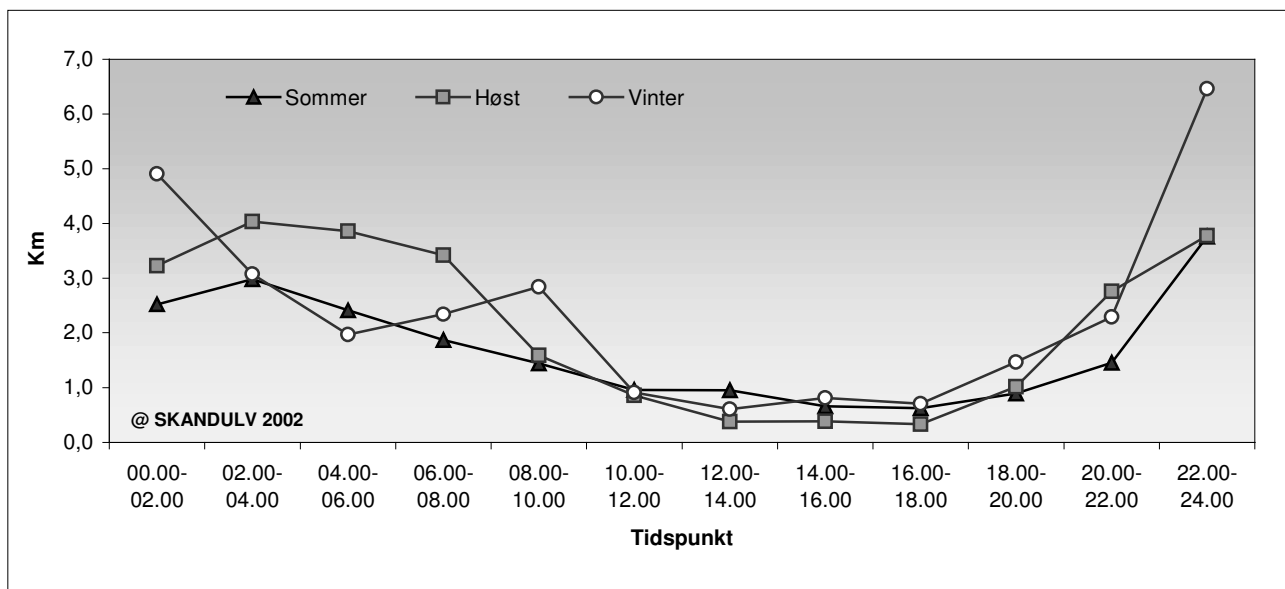
### 6.1 Døgnaktivitet

Ulv i Skandinavia viser ulike aktivitetsmønstre etter hvor mye menneskelig aktivitet det er i området. I Mossereviret hvor den menneskelige aktiviteten er unormal høy til ulverevir å være, er dyrene mest aktive om natta, og i ro om dagen (**figur 10**). I flere andre revir derimot, f.eks. Kongsvinger-Årjäng, er ulvene mest aktive om morgenen og formiddagen. At ulv er nattaktiv i områder med mye menneskelig aktivitet skyldes at den forsøker å unngå den potensielle faren mennesker utgjør, men at den samtidig er avhengig av å benytte også de områder som disse bruker.

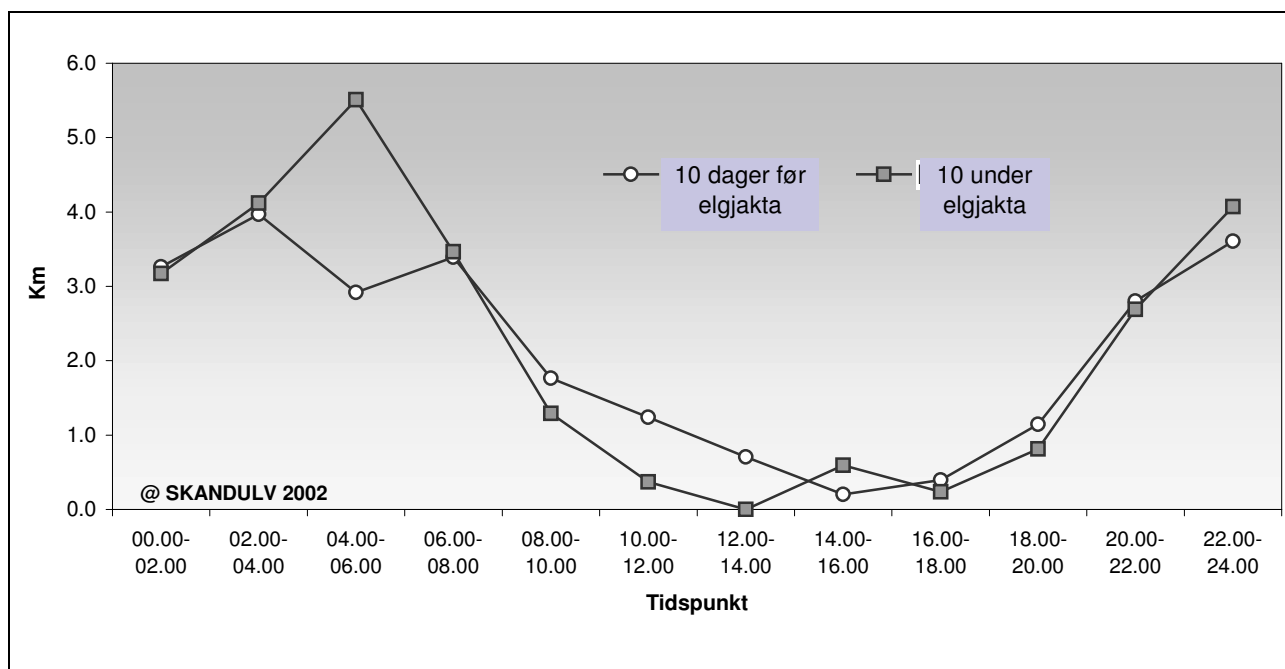
At ulv er nattaktiv for å unngå menneskelig aktivitet er også kjent fra andre steder i Europa (Vilá et al. 1995, Ciucci et al. 1997). Det som ikke tidligere er vist, er at ulv også kan holde seg mer i ro ved høyere menneskelig aktivitet gitt samme tidspunkt på døgnet. En intensivstudie av den radiomerkede lederhannen i Mossereviret viste at ulven var mer i ro under de mest intensive timene av elgjakta, dvs. morgen og formiddag (**figur 11**).

Totalt vandret Mossehannen 24 km pr døgn, og den lengste distansen i løpet av et døgn var 50 km. Gjennomsnittlig luftdistanse denne ulven forflyttet seg mellom et dagleie én dag til et dagleie neste dag var 7.5 km. Med god lokalkunnskap og intensive studier av ulvens aktivitet, kan slike data brukes til å forutsi ulvens bevegelsesmønster. Dette kan f.eks. være nyttig for å redusere tap av jakthund. I den forbindelse ble det utført en hovedoppgave (Gustavsens 2002) som så på hvor hyppig Mossehannen forflyttet seg ut av de enkelte kartrutene til ulvetelefonen.

Det ble funnet store forskjeller i hyppigheten av forflytning ut av rutene, med flest forflytninger naturlig nok fra rutene som tilsvarer revirets kjerneområde. Ulven forflyttet seg mer i nord-sør retning enn i øst-vest retning, hvilket henger sammen med at reviret har en større utstrekning nettopp i nord-sør retning.



**Figur 10.** Aktivitetsnivået gjennom døgnet på ulv i Norge og Sverige for ulike årstider. Aktiviteten er målt som gjennomsnittlig distansene (km) tilbakelagt per 2-timers intervaller gjennom døgnet. - Daily activity pattern of wolves in south-central Scandinavia, for different seasons. The activity was measured as the mean distance (km) travelled per 2 hours intervals.



**Figur 11.** Aktivitetsnivå (tilbakelagte km pr. 2 timer) hos en lederhann i ulvebestanden på den skandinaviske halvøya 1999-2001, sett i forhold til aktivitet av elgjegere i reviret. - Level of activity (number of km travelled per 2 hours) of an alpha male in the wolf population of south-central Scandinavia 1999-2001, in relation to activity of moose hunters within the territory.

Ulven forflyttet seg sjelden mer enn 10 km i luftlinje fra kl. 22 på kvelden til kl. 06 dagen etter, og fra kl. 06 til kl. 22 om kvelden. Ulven flyttet seg minst fra opprinnelig dagleie (kl. 06 om morgenen) mellom kl. 06–12, nettopp i de timene hvor det jaktet mest intenst med hund. Forflytningsmønsteret innebærer at en ulv kl. 06 om morgenen mest sannsynlig vil befinne seg i samme rute eller én maksimalt to naboruter unna den ruta den befant seg i kl. 22 kvelden før. Men andre ord kan kunnskap om ulvens posisjon brukes til å unngå konfrontasjon mellom jakthunder og ulv. Mer data er allikevel nødvendig for å øke kvaliteten på dette.

## 6.2 Områdebruk i forhold til menneskelige innretninger

Ulvs områdebruk i forhold til menneskelig innretninger har vært studert i detalj av Karlsson et al. (2000) på svensk side, og av Vold (2001) på norsk side. Studiene baserer seg på intensivpeiling av ulv over ti dager, hvor all bevegelse hos dyret registreres kontinuerlig gjennom døgnet. Fire forskjellige ulver har vært studert på denne måten: to voksne (deriblant lederhannen i Mosse-reviret på norsk side) og to unge (1–1 ½ år).

Begge studiene viser at disse ulvene verken unngikk eller oppsøkte innretninger som mindre veier, mindre jorder, dyreinnhegninger, enkeltstående hus eller små grupper av hus. Derimot viste de en unnvikende atferd i forhold til store veier, store jorder og større ansamlinger av hus. Det eneste ulvene oppsøkte mer enn tilfeldig av menneskelige innretninger var skogsveier. GIS-analyser av sporing på snø for ulv i revirene Koppang og Kongsvinger-Årjäng viser også at ulv bruker skogområder mer enn tilfeldig (Jarstadmarken & Dragland 2002). Ulvene i disse revirene velger vinterstid traséer hvor tettheten av hus er lavere enn for reviret som helhet.

At ulv oppsøker lite trafikkerte veier som skogveier og stier er kjent også fra andre steder av verden (Thurber et al. 1994). I løpet av et døgn tilbakelegger en ulv opptil flere mil, og avhengig av terrenget vil bruk av skogsvei derfor være en nyttig energisparer. Tilsvarende velger den naturlige veier som frosne bekkefar, etablerte dyretråkk og lysninger.

At ulv unngår menneskelige innretninger indikerer at den ikke føler seg trygg der. I hvor stor grad et bestemt individ unngår nettopp slike innretninger, kan derfor brukes som et mål på individets skyhet.

På dagtid unngikk ulvene samtlige menneskelige innretninger. Dette henger sammen med at ulv i Skandinavia hovedsakelig er nattaktive, og derfor ligger i ro på dagtid (se 6.1).

## 6.3 Den skandinaviske ulvebestandens skyhet

At ulven så godt tilpasser seg til å leve i et menneskedominert miljø, har også et annet aspekt enn hvorvidt arten er sikret overlevelse. Vi vet av historien at ulv kan angripe, og sågar drepe, mennesker. En nylig gjennomgang av faktiske ulveangrep (Linnell og Bjerke 2002), viser at det i all hovedsak er tre situasjoner hvor disse har skjedd: rabide ulver, sultende ulver og menneske-habituerte ulver, foruten enkelttilfeller av forsvar fra fanget ulv eller ulv ved hi.

Habituering til mennesker er en potensiell utfordring for fremtidig forvaltning av ulv i Skandinavia. Problemet kan allikevel unngås ved å være føre var, og sette inn forvaltningstiltak før en eventuell habituering når grensen hvor ulv utgjør en potensiell fare for mennesker. For å kunne sette en slik grense må vi først definere hva sky ulv er. Deretter kan bestandens skyhet overvåkes, og vurderes i forhold til den definisjonen vi har satt.

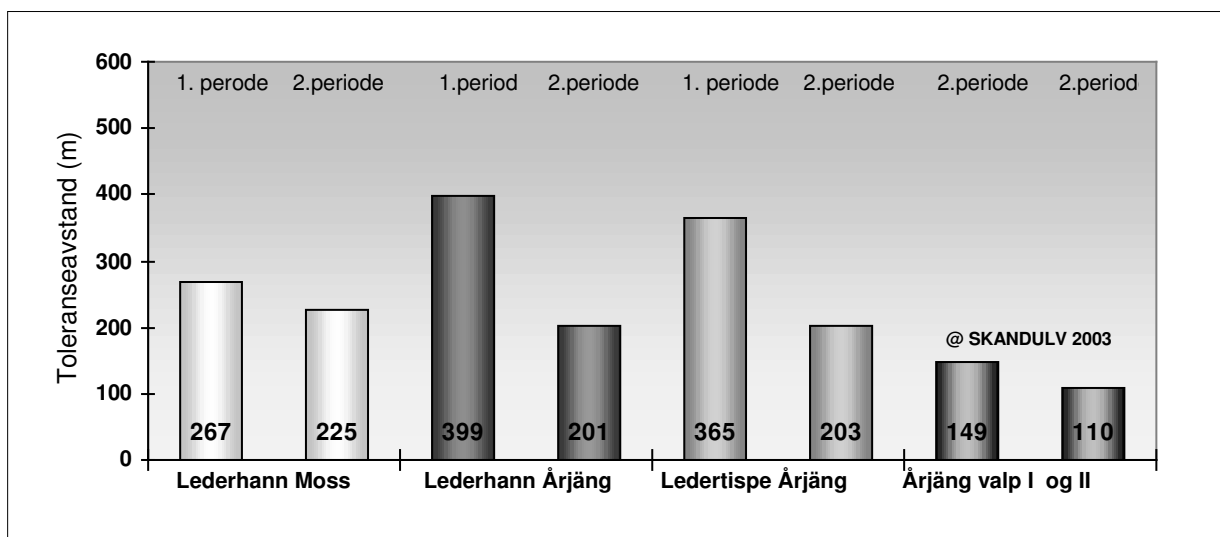
Forskningen kan her bidra med faglig kunnskap for å streke opp rammene for definisjonen av sky ulv, men den endelige grense må settes av politikerne. Skal f.eks. grensen gå ved ulv som ikke flykter når den ser mennesker, eller skal den strekkes til aggressiv atferd?

### 6.3.1 Atferd ved møte med mennesket

Den mest effektive måten å overvåke ulvebestandens skyhet på er å framprovosere møter mellom menneske og ulv. SKANDULV har gjennomført forsøk med slike framprovoserte møter, og med det gitt forvaltningen et utgangspunkt. Videre studier med framprovoserte møter vil kunne påvise eventuelle endringer i ulvenes atferd med hensyn på skyhet.

Forsøkene ble gjort i de to nevnte revirene Moss og Kongsvinger-Årjäng, som kun skiller seg fra hverandre hva gjelder menneskelig aktivitet. Arbeidet ble utført som en hovedfagsoppgave i perioden 2001-2002 (Wam 2003). Det pågår for tiden tilsvarende forsøk på svensk side.

Fem radiomerkede individ ble studert i to territorier med ulik grad av menneskelig påvirkning; Moss og Kongsvinger-Årjäng. Ingen av de radiomerkede ulvene eller de 13–17 flokkmedlemmene deres viste noen gang aggressiv atferd når de ble konfrontert med et menneske, men ved to tilfeller viste en alfahunn tendenser til forsvar da hun ble forstyrret ved en valpeplass. I de andre 123 forsøkene stakk ulven umiddelbart av gårde. Ulvenes fluktdistanse varierte fra 35 til 488 meter (gjennomsnitt  $257 \pm 125$  meter), som følge av faktorer både i ulvens omgivelser og i dyret selv (**figur 12**).



**Figur 12.** Gjennomsnittlig toleransedistanser for ulv i framprovoserte møter med mennesker, Skandinavia 2001-2002.  $N = 125$ . Forsøkene ble gjort i to atskilte perioder; med (1. periode) og uten (2. periode) stedsbundne valper, og i to forskjellige revir, hvorav Moss har en høyere menneskelig aktivitet enn Kongsvinger-Årjäng. Valper ble studert ved alderen 10 – 11 mnd. - Mean tolerance distance for wolves approached by humans, south-central Scandinavia 2001 – 2002.  $N = 125$ . The wolves were approached in two distinct periods of different vulnerability; with (1. period) and without (2. period) site-dependant pups, and in two different territories where Moss had a higher level of human activity than Kongsvinger-Årjäng. Pups were studied at the age of 10 – 11 months.

Av ytre faktorer var vind av størst betydning med fluktdistanser nærmere dobbelt så lange i medvind ( $329 \pm 114$  meter) som i motvind ( $184 \pm 107$  meter). Lyd fra underlaget hadde større betydning enn stemmebruk for når ulvene ble oppmerksom på at en person nærmet seg.

Av indre faktorer var det sterkest effekt av sårbarhet ovenfor mennesket. Lederulvene ble forstyrret i to separate perioder av ulik sårbarhet; med og uten stedsbundne valper. Ulvenes fluktdistanser var lengre i perioden da valpene deres var for unge til å følge flokken ( $346 \pm 84$  meter vs.  $210 \pm 101$  meter i perioden da valpene fulgte flokken). Alt i alt var en lederulv aktiv i  $8 \pm 3$  minutter og flyktet  $335 \pm 171$  meter, men dette varierte mellom de to periodene. Det var dessuten periodiske forskjeller mellom dyr, hvilket kan skyldes den ulike graden av menneskelig aktivitet i ulvenes territorier. Ti måneder gamle valper oppførte seg også mindre målrettet enn de voksne. Forskjellene mellom lederdyr, og mellom lederdyr og valper, vitner om at ulv har en høy kapasitet for læring.

Også ulvenes liggeplasser vitner om deres evne til læring. Liggeplasser brukt før en forstyrrelse lå høyt i terrenget med god utsikt, hvilket kan være en strategi for å oppdage og ikke bli overrasket av farer. Etter forstyrrelsen derimot oppsøkte ulvene liggeplasser i tette snar, sannsynligvis for å gjemme seg bort.

Ulvene viste ingen tilvenning til forstyrrelsene, dvs. det var ingen nedadgående trend i ulvenes fluktdistanser, verken for forsøk innen én periode, eller for forsøk repetert innen én time etter et forrige.

Konklusjonen fra forsøkene er at studiedyrene var sky ulver.

### 6.3.2 Potensielle utfordringer med habituering

Ulvers skyhet ovenfor mennesker er et resultat av at de oppfattes som fare. Ulv som jevnlig eksponeres til mennesker uten å erfare fysisk ubehag, kan som nevnt habitueres til deres tilstedeværelse og dermed miste sin naturlige skyhet.

Forsøkene med framprovoserte møter og studien av områdebruk viser at det er klare forskjeller i enkeltdyrs atferd hvorvidt dyret selv føler det har kontroll over situasjonen eller ei. Ulv som går tett innpå menneskelig bebyggelse har ikke nødvendigvis mistet sin frykt for mennesket *per se*. Ulv har med andre ord en evne til å vurdere ulike situasjoner, og i mindre grad reagere instinktivt på dem. Dette må det altså tas hensyn til når en skal vurdere i hvilken grad ulver innen en bestemt bestand er habituerte.

### 6.3.3 Forsøk med skremming av ulv

SKANDULV har utført skremmingsforsøk på to radiomerkede ulver i Norge og Sverige. Det ene dyret var 'Tärnsjövargen', en ungtispe som vandret ut allerede før fylte ett år fra sitt føde- revir Filipstad på svensk side. Det andre dyret var lederhannen i reviret Dals-Ed/Halden som ligger på både norsk og svensk side.

Tärnsjövargen viste en unormalt lite sky atferd, og et skremningsforsøk ble igangsatt der ulven over fem dager ble utsatt for knallskudd avfyrt fra signalpistol. Etter et opphold på fire dager, ble så ulvens skyhet studert på nytt. Konklusjonen er at ulven oppviste en større skyhet etter skremningsforsøkene (Karlsson et al. 2000).

Lederhannen i Dals-Ed/Halden-reviret hadde forut for skremningsforsøkene en toleransedistanse på 85 meter, hvilket er lavt i forhold til ulvene i f.eks. Kongsvinger-Årjäng, men ikke forskjellig fra den svenske "gjennomsnittsulven" (100 meter, Karlsson 2002). Samme forsøksoppsett som for Tärnsjövargen ble fulgt, og ulven ble beskyttet med knallskudd. Konklusjonen er også i dette tilfellet at ulven viste en økt skyhet etter skremningsforsøket (Karlsson 2002).

Erfaringene med skremningsforsøk viser at dette kan brukes til å opprettholde skyhet hos ulv som ikke jaktes, og av den grunn har potensial til å habitueres. Et viktig spørsmål som allikevel ikke er besvart, er hvor lenge den økte skyheten hos skremt ulv varer. Mer data er nødvendig for å vurdere effektiviteten i denne måten å opprettholde ulvers skyhet.

## 7 Referanser

- Aronson, Å., Wabakken, P., Sand, H., Steinset, O.K. & Kojola I. 2000. Varg i Skandinavien. Statusrapport för vintern 1999/2000. Högskolan i Hedmark, Viltskadecenter, Grimsö forskningsstation, Vilt- og fiskeriforskningen, Oulu. - Högskolen i Hedmark Oppdragsrapport 2, pp. 65.
- Aronson, Å., Wabakken, P., Sand, H., Steinset, O.K. & Kojola, I. 2001. Varg i Skandinavien. Statusrapport för vintern 2000/2001. Högskolan i Hedmark, Viltskadecenter, Grimsö forskningsstation, Vilt- og fiskeriforskningen, Oulu. - Högskolen i Hedmark Oppdragsrapport 2, pp. 57.
- Ballard, W.B., Whitman, J.S. & Gardner, C.L. 1987. Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. - *W. Monogr.* 98, 54 pp.
- Boitani, L. 1982. Wolf management in intensively used areas of Italy. - S. 158–172 i Harrington, F.H. & Paquet, P.C., red. *Wolves of the world: perspectives of behaviour, ecology and conservation.* Noyes Park Ridge, New Jersey.
- Boyd, D.K., Paquet, P.C., Donelon, S., Ream, R.R., Pletscher, D.H. & White, C.C. 1995. Transboundary movements of a recolonizing wolf population in the Rocky Mountains. - S. 135–140 i Carbyn, L.N., Fritts, S.H. & Seip, D.R., red. *Ecology and conservation of wolves in a changing world.* Can. Circ. Inst, Edmonton, pp. 620.
- Boyd, D.K. & Pletscher, D.H. 1999. Characteristics of dispersal in a colonizing wolf population in the central Rocky Mountains. - *J. Wildl. Manage.* 63: 1094–1108.
- Brown, C.E. 1936. Rearing wild animals in captivity, and gestation periods. - *J. Mammal.* 17: 10–13.
- Ciucci, P., Boitani, L., Francisci, F. & Anderoli, G. 1997. Home range, activity and movements of a wolf pack in central Italy. - *J. Zool.* 243: 803–819.
- Fuller, T.K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. - *Wildl. Monogr.* No 105.
- Gustavsen, C.R. 2002. Intensivstudie av radiomerket ulv i Østfold, Norge mai 2000 – oktober 2001. Områdebruk og forflytningsmønster gjennom året. - Hovedoppgave, Norges Landbrukshøgskole, Ås, pp. 40.
- Hayes, R.D. & Harestad, A.S. 2000. Demography of a recovering wolf population in the Yukon. - *Can. J. Zool.* 78: 36–48.
- Jarstadmarken, S. & Dragland, T. 2002. Stasjonære ulvers arealbruk vinterstid i forhold til bosetting, vegger og høyde over havet – en GIS-analyse. - Hovedprosjekt, Høgskolen i Gjøvik, pp. 47.
- Johansson, K. 2002. Wolf territories in Scandinavia; sizes, variability and their relation to prey density. Examensarbeite i Naturvårdsbiologi, Inst. för naturvårdsbiologi. - Svenska Landbruks Universitetet, Umeå, pp. 18.
- Karlsson, J., Sand, H. & Kjellander, P. 2000. Intensivstudier av sänderförsedda vargar under sommaren/hösten 1999. - Viltskadecenter, Grimsö, pp. 18.
- Okarma, H., Jedrezejewski, W., Schmidt, K., Snieszko, S., Bunevich, A.N. & Jedrezejewska, B. 1998. Home ranges of wolves in Bialowieza Primeval Forest, Poland, com-

- pared with other Eurasian populations. - J. Mamm. 79: 842–852.
- Linnell, J.D.C. & Bjerke, T. (red.). 2002. Frykten for ulven. En tverrfaglig utredning. - NINA Oppdragsmelding 722: 1–110.
- Mech, L.D. 1988. Longevity in wild wolves. - J. Mammal. 69: 197–198.
- Mech, L.D. 1989. Wolf population survival in an area of high road density. - Am. Midl. Nat. 121: 387–389.
- Mech, L.D., Adams, L.G., Meier, T.J., Burch, J.W. & Dale, B.W. 1998. The wolves of Denali. - University of Minnesota Press, pp. 223.
- Mech, L.D. 2000. A recordlarge wolf, *Canis lupus*, pack in Minnesota. - Can. Field. Nat. 114: 504–505.
- Merrigi, A. & Lovari, S. 1996. A review of wolf predation in southern Europe: does the wolf prefer wild prey to livestock? - J. Appl. Ecol. 33: 1561–1571.
- Persson, J. 1996. Vargars populationsdynamik – ett svenskt perspektiv. Examensarbete i skoglig zooekologi. Inst. för skoglig zoologi. - Svenska Landbruks Universitetet, Umeå.
- Promberger, C., Ionescu, O., Petre, I., Roschak, C., Fürpaß, B., Todicescu, L., Sandor, A., Minca, M., Stan, T., Homm, H., Sürth, P., Predoiu, G. & Scurtu, M. 1997. Carpathian large carnivore project – annual report 1996/97. - Wildbiologische Gessellschaft Munchen, pp. 53.
- Pulliaainen, E. 1965. Studies on the wolf (*Canis lupus*) in Finland. - Ann. Zool. Fenn. 2: 215–59.
- Rausch, R.A. 1967. Some aspects of the population ecology of wolves, Alaska. - Am. Zool. 7: 253–265.
- Smith, D.W. & Guernsey, D.S. 2002. Yellowstone Wolf Project – annual report 2001. - Nat. Park Serv., Wyoming, pp. 14.
- Stenlund, M.H. 1955. A field study og the timber wolf (*Canis lupus*) on the Superior National Forest, Minnesota. Minnesota Dep. of Conc. - Tech. Bull. 4, pp. 55.
- Thurber, J.M., Thomasma, S.A., Peterson, R.O. & Drummer, T.D. 1994. Gray wolf response to refuge boundaries and roads in Alaska. - Wildl. Soc. Bull. 22: 61 – 68.
- Vilá, C., Sundqvist, A.K., Flagstad, Ø., Seddon, J., Björnerfeldt, S., Kojola, I., Casulli, A., Sand, H., Wabakken, P. & Ellegren, H. 2002. Rescue of a severely bottlenecked wolf (*Canis lupus*) population by a single immigrant. - Proc. R. Soc. Lond. B DOI 10.1098/rspb.2002.2184.
- Vilá, C., Urios, V. & Castroviejo, J. 1995. Observations on the daily activity patterns in the Iberian wolf. – S. 335–341 i Carbyn, L.N., Fritts, S.H. & Seip, D.R., red. Ecology and conservation of wolves in a changing world. Can. Circ. Inst, Edmonton, pp. 620.
- Vold, A.S. 2001. Intensiv studie av radiomerket ulv i Østfold, Norge vår/sommer/høst 2000. Områdebruk og adferd i forhold til menneskelig aktivitet og husdyrhold. - Hovedfagsoppgave, Norges Landbrukshøgskole, Ås, pp. 55.
- Wabakken, P., Sørensen, O.J. & Kvam, T. 1982. Ulv i Sørøst-Norge. Registreringsproblematikk og minimumsbestand. - Viltrapport 20, pp. 30.
- Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O. & Bjärvall, A. 2001. The recovery, distribution and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978–1998. - Can. J. Zool. 79: 719–725.
- Wabakken, P., Aronson, Å., Sand, H., Steinset, O.K. & Kojola, I. 2002. Ulv i Skandinavia. Statusrapport for vinteren 2001 – 2002. Høgskolen i Hedmark, Viltskadecenter, Grimsö forskningsstation, Vilt- og fiskeriforskningen, Oulu. - Høgskolen i Hedmark Oppdragsrapport 2, pp. 39.
- Wam, H.K. 2001. Norske utmarker som ulvehabitat. En vurdering basert på tilgjengelige byttedyr. - Semesteroppgave i Viltforvaltning, Norges Landbrukshøgskole, Ås, pp. 11.
- Wam, H.K. 2003. Ulv og mennesket – utfallet av 125 framprovserte møter.- Hovedfagsoppgave, Norges Landbrukshøgskole, Ås, pp. 31.



Del II. Genetiske aspekter av levedyktighetsanalyser for populasjoner (PVA) og minste levedyktige bestand (MVP) for ulv, med spesiell vekt på den nylig etablerte ulvebestanden i Skandinavia: Rapport fra et internasjonalt seminar 1.-3. mai 2002, Färna Herregård, Sverige

Olof Liberg (red.)

## Referat

Olof Liberg (red.), 2003.

Del II. Genetiske faktorer av PVA (levedyktighetsanalyse for populasjoner) og minste levedyktige populasjonstørrelse (MVP) for ulv, med spesiell vekt på den nylig etablerte ulvebestanden i Skandinavia. Rapport fra et internasjonalt seminar 1.-3. mai 2002, Färna Herregård, Sverige. I Pedersen, H. C., Brainerd, S. M., Liberg, O., Sand, H. & Wabakken, P. Ulv – Bestandsdynamikk, levedyktighet og effekter av uttak.- NINA Fagrapport 61: 89pp.

Bestanden av ulv på den skandinaviske halvøya ble reetablert i 1980 årene gjennom naturlig innvandring. Så langt har kun tre ulver dannet grunnlaget for reetableringen; en tise og to hanner. Fra å bestå av 8 dyr i 1990 har bestanden vokst til om lag 100 dyr i 2002, og er fortsatt voksende. Det har vært uenighet rundt hvor stor en levedyktig bestand av ulv i Skandinavia må være, og spesielt hvorvidt det for tiden er mulig å tillate uttak av ulv som gjør skade på husdyr. Bestanden er isolert med 900 km til nærmeste kildebestand av ulv i østre Finland, hvilket gjør de genetiske aspektene til den viktigste utfordringen for bestandens levedyktighet.

I et forsøk på å klargjøre disse aspektene, og dessuten for å lære mer om bevaring av små bestander av ulv, tok SKANDULV våren 2002 initiativ til en lukket konferanse med internasjonale eksperter på temaet. Genetiske aspekter ved bevaring av små bestander ble diskutert på generelt grunnlag, og situasjonen med den nyetablerte skandinaviske bestanden ble behandlet spesielt. Ekspertpanelet bestod av seks internasjonalt anerkjente forskere; tre genetikere (Fred Allendorf, Philip Hedrick og Curtis Strobeck), én teoretisk populasjonsøkonom (Mark Boyce) og to ulvøkologer (L. David Mech og Ed Bangs). Andre inviterte deltakere var aktuelle skandinaviske forskere og representanter fra forvaltningsmyndighetene. Totalt deltok 29 personer på konferansen.

I løpet av tre dager diskuterte deltakerne følgende temaer: genetikens generelle betydning i forhold til andre problemer med små bestander, effekter av uttak, tegn på og effekter av innavl, potensialet for langtids overlevelse hos den skandinaviske bestanden, det teoretiske og empiriske grunnlaget for den såkalte 50:500 regelen, ulike måter å beregne raten mellom total bestandsstørrelse ( $N$ ) og genetisk effektiv bestandsstørrelse ( $N_e$ ), nytte og mangler ved Minste-Levedyktig-Bestand estimater, samt risiko ved og mulighetene for uttak av dyr i den skandinaviske bestanden. De viktigste konklusjonene fra temaene som ble diskutert er:

- Den skandinaviske halvøya (Norge og Sverige) er sannsynligvis for liten til på lang sikt å kunne opprettholde levedyktige bestander av ulv alene. Derfor bør tiltak som fremmer innvandring av ulv fra Finland og Russland være av høyeste prioritet.
- Det nåværende genetiske utgangspunktet for bestanden med kun tre grunnleggende ulver gjør slike tiltak ekstra viktige.

- Én til to innvandrende ulv pr generasjon (omtrent hvert 5. år) garanterer bestandens overlevelse også i et langt tidsperspektiv.
- Raten mellom bestandsstørrelse og genetisk effektiv bestandsstørrelse ( $N/N_e$ ) ligger mellom 3 og 4 for ulvebestanden på den skandinaviske halvøya.
- Selv med en tilfredsstillende innvandring bør ikke genetisk effektiv bestandsstørrelse ( $N_e$ ) falle under 50 dyr, dvs. 200 dyr totalt med en  $N/N_e$ -rate på 4.
- Hvis det, på tross av alle forsøk, ikke skjer videre innvandring, bør bestanden beholde minst 95 % av sin nåværende genetiske variasjon i løpet av de neste 100 år for å sikre levedyktigheten over langt tid. Det innebærer en genetisk effektiv bestandsstørrelse på 200 dyr, eller en totalbestand på 800 dyr.
- Med dagens bestand på rundt 100 dyr, vil ikke et uttak på én til to ulv pr år true bestandens overlevelse, med mindre disse dyrene er av spesiell genetisk interesse. Hvis mulig bør derfor denne verdien bestemmes før en eventuell felling igangsettes. Nøyaktige levedyktighetsanalyser bør gjennomføres før oppstart av større kontrollprogram hvor det tas ut flere ulv enn dette.

## Abstract

Olof Liberg (ed.), 2003.

Part II. Genetic aspects of PVA's and minimum viable population levels (MVP) for wolves with special emphasis on the recently founded Scandinavian wolf population. Report from an international seminar 1.-3. May 2002, Färna Herregård, Sweden. In Pedersen, H. C., Brainerd, S. M., Liberg, O., Sand, H. & Wabakken, P. Wolf – Population dynamics, viability and effects of alpha-individual loss. – NINA Fagrappport 61: 89pp.

The Scandinavian wolf population was reestablished during the 1980's through natural immigration. So far, the population is based on only three founders, one female and two males. The population has grown from 8 animals in 1990 to about 100 animals in 2002, and is continuing to grow. There has been some controversy regarding how large a minimum viable population of wolves in Scandinavia has to be, and especially whether it at present is possible to allow any take out of wolves for damage control purpose. The population is isolated with a gap of approximately 900 km to the nearest source population in eastern Finland. Because of its isolated situation, the most pressing problems for the viability of the population regard its genetic aspects.

In an attempt to further clarify these issues, and learn more about conserving small wolf populations, a closed international expert workshop discussing genetic aspects of conservation of small populations with emphasis on the recently founded Scandinavian wolf population was initiated and organized by the Scandinavian Wolf Research Project SKANDULV. An expert panel consisting of six internationally well reputed scientists was invited, three geneticist (Fred Allendorf, Philip Hedrick and Curtis Strobeck), one population biologist (Mark Boyce) and two wolf ecologists (David Mech and Ed Bangs). Other invited participants were concerned Scandinavian scientists, conservation management personell and representatives from NGOs. In all 29 persons attended the workshop.

During three days the workshop discussed issues like the general importance of genetics in relation to other problems for small populations, the importance of purging, signs and effects of inbreeding, the need for long term evolutionary potential for Scandinavian wolves, the theoretical and empirical basis for the so called 50/500 "rule", different ways of calculating ratio between total population size and genetically effective population size ( $N_e$ ), the usefulness and shortcomings of Minimum Viable Population estimates, and risks and possibilities to perform control operations in the small Scandinavian wolf population. The most important conclusions of the workshop were:

- The Scandinavian peninsula (Sweden and Norway) is probably too small to hold a long term viable wolf population on its own. Therefore promotion of immigration of wolves from Finland/Russia should have highest priority.

- The present narrow genetic basis of only three wolves makes this recommendation ever more important.
- One to two immigrating wolves per wolf generation (approximately every 5 years) would guarantee enough genetic variation for long term viability.
- The ratio between total population size and genetically effective population size ( $N/N_e$ ) for Scandinavian wolves lies between 3 and 4.
- Even with a satisfying rate of immigration, the effective population size ( $N_e$ ) should not be smaller than 50, i.e. 200 wolves in total with a  $N/N_e$  ratio of 4.
- If there, in spite of all efforts is no further immigration of wolves, the population should retain at least 95 % of its present genetic variation for the next 100 years, which would need a minimum effective population of 200, giving a total population of 800.
- At the present size of 100 wolves, control operations including one or two wolves per annum would not seriously jeopardize the viability of the wolf population, unless the target wolves were of special genetic value. If possible, this value therefore should be determined before killing. Larger cullings should be preceded by thorough viability analyses (PVAs).

# Innhold

|   |    |
|---|----|
| Referat.....  | 33 |
| Abstract .....  | 34 |
| 1 Bakgrunn .....  | 36 |
| 2 Formålet med seminaret .....  | 37 |
| 3 Rapport fra diskusjonene .....  | 37 |
| 3.1 Redaktørens forord .....  | 37 |
| 3.2 Hvilken rolle spiller genetikk i forhold til andre<br>problemer i forvaltningen av små populasjoner.....                                | 38 |
| 3.2.1 Spørsmålet .....  | 38 |
| 3.2.2 Diskusjon.....  | 38 |
| 3.3 Kan "utrenskning" av skadelige gen ved naturlig<br>seleksjon og/eller genetisk drift motvirke de<br>negative effektene av innavl? ..... | 39 |
| 3.3.1 Spørsmålet .....  | 39 |
| 3.3.2 Diskusjon.....  | 39 |
| 3.4 Hva er de første tegnene på innavlsdepresjon<br>som man bør se etter? .....   | 39 |
| 3.4.1 Spørsmålet .....  | 39 |
| 3.4.2 Diskusjon.....  | 39 |
| 3.5 Hvordan er innavl med på å redusere en<br>populasjons vekstrate? .....  | 40 |
| 3.5.1 Spørsmålet .....  | 40 |
| 3.5.2 Diskusjon.....  | 40 |
| 3.6 Er det sannsynlig at innavl er eller vil bli et<br>problem for den nåværende skandinaviske<br>ulvebestanden?.....                       | 40 |
| 3.6.1 Spørsmålet .....  | 40 |
| 3.6.2 Diskusjon.....  | 40 |
| 3.7 Er evolusjonært potensiale viktig for å bevare<br>den skandinaviske ulvebestanden, og i tilfelle<br>så, hvordan kan dette gjøres?.....  | 41 |
| 3.7.1 Spørsmålet .....  | 41 |
| 3.7.2 Diskusjon.....  | 41 |
| 3.8 "Mutational meltdown".....  | 41 |
| 3.9 Hvor lang tid etter en "genetisk flaskehals" kan<br>man forvente å se effekter av den?.....   | 42 |
| 3.9.1 Spørsmålet .....  | 42 |
| 3.9.2 Diskusjon.....  | 42 |
| 3.10 Er det mulig å beregne genetisk usikkerhet<br>på samme måte som demografisk usikkerhet?.....   | 42 |
| 3.10.1 Spørsmålet .....   | 42 |
| 3.10.2 Diskusjon.....   | 42 |
| 3.11 Hva er dagens status for "50/500 regelen".....   | 42 |
| 3.11.1 Spørsmålet .....   | 42 |
| 3.11.2 Diskusjon.....   | 43 |
| 3.12 Er begrepet Minste Levedyktig Bestand (MVP)<br>viktig i forvaltningen av ulv? .....  | 43 |
| 3.12.1 Spørsmålet .....   | 43 |
| 3.12.2 Diskusjon.....   | 43 |
| 3.13 Hvor stor risiko medfører uttak av individer i<br>en populasjon som ikke har nådd minste<br>levedyktige bestand? .....                 | 45 |
| 3.13.1 Diskusjon.....   | 45 |
| 4 Konklusjon .....  | 45 |
| 5 Referanser .....  | 46 |
| Appendiks 1 Invitasjonsbrev.....  | 47 |
| Appendiks 2 Deltakerliste.....  | 49 |
| Appendiks 3 Beregning av forholdet effektiv<br>populasjonsstørrelse / virkelige populasjonsstørrelse<br>(N/Ne) .....                        | 51 |

# 1 Bakgrunn

For å kunne bestemme den minste levedyktige populasjonstørrelse (MVP) er det nødvendig å ta hensyn til både den demografiske og genetiske usikkerheten i forhold til populasjonstørrelse. Demografisk usikkerhet er forholdsvis lett å regne ut dersom man har tilgang på data som fødsels- og dødsrate og forholdet mellom dem (tilveksthastigheten). Å beregne en arts risiko for å dø ut basert på genetiske faktorer er mer komplisert. Den mest nøyaktige måten å gjøre dette på vil kreve at man har tilgang på både forekomst og frekvens av alle letale og subletale alleler som er presentert i populasjonen. Denne type informasjon er som oftest utilgjengelig, og en mer brukt metode er å bruke antakelser for dette. Resultatene en da får avhenger av hvilke antakelser som er brukt.

En annen uheldig konsekvens av små populasjonsstørrelser som det er mulig å beregne er tap av genetisk variasjon. Men fortsatt mangler en fullstendig informasjon om sammenhengen mellom levedyktighet og tap av genetisk variasjon. En bruker istedenfor 'konvensjoner' for dette. En slik konvensjon stadfester for eksempel at graden av innavl ikke skal øke mer enn 1% per generasjon. En annen mer krevende konvensjon er at populasjonen skal bevare sin 'evolusjonære tilpasningsdyktighet', dvs. tap av genetisk variasjon må ikke forekomme raske enn det blir skapt ny variasjon gjennom mutasjoner. Problemet med slike konvensjoner er at de som oftest er vilkårlige, og kan derfor ikke brukes som klare tegn eller indikasjoner på en populasjons levedyktighet.

Vanskelighetene med å beregne disse genetiske kriteriene for MVP har ført til praktiske problemer i forvaltningen av den relativt fåtallige Skandinaviske ulvebestanden både i Norge og Sverige. Da ulven er et spesielt konfliktskapende dyr, som også ved lave bestander skaper motstand og liten aksept, spesielt blant en bekymret lokalbefolkning, har tørrelsen på MVP blitt et ofte diskutert tema. 'Forsiktighetsprinsippet' innebærer at for å være på den sikre sida, legger man til noen ekstra individer, eller til og med dobler eller tredobler den beregnede levedyktigheten (Caughley 1994). For en konfliktskapende art som ulven vil det imidlertid være mindre aksept for slik ekstra forsiktighet, og det vil derfor være nødvendig med en mer nøyaktig beregning av minste levedyktige populasjonstørrelse (MVP).

Den MVP for ulv i Skandinavia som til nå har vært brukt av myndighetene ble beregnet under sterkt tidspress (Andrén et al. 1999). Beregninger av demografisk usikkerhet var basert på et begrenset datagrunnlag fra den skandinavisk ulvebestanden, og den genetiske usikkerheten var basert på den såkalte "50/500" regelen (Soulé 1980). Det mangler også en grundig analyse av risiko ved uttak av ulv i kontrolltiltak før populasjonen har nådd et levedyktig nivå. En tydelig uenighet i syn på risiko mellom populasjonsgenetikere og ulvøkologer kom til syne under ulverettsaken i Namsretten i Oslo i januar 2001. Tre økologer fra Det skandinaviske ulveforskningsprosjektet SKANDULV, som var kalt inn som vitne, aksepterte en beslutning fra Norske forvaltningsmyndigheter om å avlive en

hel ulveflokk, mens den eneste genetikerne som var kalt inn som vitne, ikke aksepterte dette. En slik uenighet mellom vitenskapelige disipliner er selvfølgelig uheldig.

På grunnlag av denne faglige uenigheten, på grunnlag av det beregnede bestandsnivået for MVP i den skandinaviske ulvebestanden, og bestandens muligheter til å overleve uttak, er det reist mange viktige spørsmål og problemer som våre forvaltningsmyndigheter bør arbeide med i tida som kommer. Det ble derfor foreslått av SKANDULV at disse spørsmålene og problemene burde belyses ved å kalle inn internasjonale eksperter med den beste kompetanse som finnes innen feltet. Det ble bestemt at diskusjonen skulle foregå som et seminar med en bestemt agenda. Ideen for dette seminaret fikk støtte av The Coordination Group for Large Carnivore Research i Fennskandia, og ble finansiert av Naturdårdsverket, NV i Sverige og av Direktoratet for naturforvaltning, DN i Norge. Tre høyt ansette og erfarne bevaringsgenetikere, en teoretisk populasjonsøkolog og to ulvebiologer ble invitert fra Nord Amerika, som er det kontinentet som har lengst tradisjon med vitenskapelige undersøkelser på ulv (se **vedlegg 1**). Disse seks ekspertene dannet selve 'panelet'. I tillegg var et begrenset antall forskere og forvaltere fra Skandinavia, og noen få representanter fra de ikke statlige miljøorganisasjonene også invitert. En liste over alle deltakerne er gitt i **vedlegg 2**.

Seminaret fant sted på Färna Herregård i Västmanland i sentrale Sverige 1.- 3. mai 2002. Ordstyrer (Chairman) for seminaret var professor Per Lundberg, Institutt for teoretisk økologi, Lund Universitet, og sekretær var Jens Karlsson, Grimsö Forskningsstasjon, Universitetet i Uppsala. Dr. Olof Liberg, koordinator for SKANDULV, var koordinator for møtet, og ansvarlig for sammenstilling av denne delrapporten. Rapporten som er presentert her er midlertidig, og det vil seinere bli utarbeidet en mer komplett rapport. Hovedkonklusjonene fra seminaret er imidlertid presentert her.

## 2 Formålet med seminaret

Å belyse og oppdatere kunnskapsstatus innenfor bevaringsgenetikken med spesiell vekt på ulv, og da spesielt den skandinaviske ulvebestanden, og betydningen av bevaringsgenetikk for å bestemme den minste levedyktige populasjonsstørrelse for ulv i Skandinavia

Å tilføre den nyeste internasjonale, og spesielt Nord Amerikanske, erfaring og kunnskap om bevaring og forvaltning av ulv til norske og venske forskere og forvaltere.

## 3 Rapport fra diskusjonene

### 3.1 Redaktørens forord

Det kan forekomme flere ulike typer av genetiske problemer for små populasjoner. Kanskje de to viktigste kategoriene, som det også har blitt fokusert mest på i seminaret, er innavlsdepresjon som kan få effekter på kort sikt, og tap av genetisk variasjon som kan skape problemer på lang sikt.

Problemet med innavl er at skadelige gen kan ha en økende effekt på populasjonen. Med unntak av genene på kjønnskromosomet, foreligger alle gener som kjent i par og sitter på hver sin side av DNA-tråden (også kalt *kromosomer*). Hvert gen har en helt bestemt plass på DNA-tråden som kalles for genets *locus* (flertall *loci*). To gener med samme plass på homologe kromosomer kalles *alleler*. Skadelige gener, eller retter sagt alleler, er normalt *recessive* gener, som betyr at de bare kommer til uttrykk (har effekt) når de forekommer i dobbel (*homozygot*) form, dvs. at dyret har arvet det samme genet fra både 'morddyret' og 'farddyret'. I en stor 'utavlet' populasjon er sannsynligheten for å få det samme skadelige recessive genet fra både farddyret og morddyret liten, men i små populasjoner hvor dyrene er mer beslektet øker denne sannsynligheten. Jo nærmere beslektet dyrene er, dvs jo mer innavl, jo større sannsynlighet er det. Dette forverres også i små populasjoner på grunn av genetisk drift. Genetisk drift er en tilfeldig prosess som endrer frekvensen av ulike alleler. I veldig små populasjoner kan frekvensen av skadelige gener øke og til og med bli 'fastlåst', (forekommer i homozygot form i alle dyrene innen populasjonen og dermed påvirker alle dyrene i populasjonen), som resultat av genetisk drift. Den eneste muligheten for å kvitte seg med dem er enten ved nye mutasjoner eller ved immigrasjon av nye dyr til populasjonen.

Et annet genetisk problem for små populasjoner, som også ble diskutert på seminaret, er tap av genetisk variasjon. Det finnes to sider av genetisk variasjon. Det grunnleggende er antall ulike alleler per gen locus i populasjonen, sagt med andre ord mengden av forskjellige gener innenfor en populasjon. Et gitt gen kan forekomme i mange varianter kalt alleler. Selv om hvert individ kan bare bære to alleler på hvert locus, kan det forekomme flere varianter enn de to allelene for hvert locus i hele populasjonen. Den sekundære siden av genetisk variasjon, som er delvis avhengig av den primære (grunnleggende), er graden av heterozygositet (et heterozygot locus er det motsatte av et homozygot, dvs. at de to allelene er ulike). Derfor kan den genetiske variasjonen i en populasjon, for et gitt gen loci, bli uttrykt som enten gjennomsnittelig antall av alleler per locus, eller som prosent av heterozygositet. Graden av heterozygositet er naturligvis avhengig av antall alleler. Jo færre alleler det er i en populasjon for et spesielt locus, jo mindre sannsynlighet er det for at et gitt individ skal bli heterozygot for det locuset. Det mest ekstreme er når det bare finnes et allel igjen for et bestemt locus. Da er alle individene homozygote for det locuset, og allelet er allerede 'fastlåst', som beskrevet ovenfor.

I en nylig etablert populasjon er antall alleler allerede begrenset fra starten av med tanke på antall opphavsindivider. Den skandinaviske ulvebestanden ble etablert av bare tre dyr, som betyr at i hele populasjonen kan det være maksimum seks alleler for et gitt gen locus. For de fleste loci er antallet mye mindre. Dette umiddelbare tap av genetisk variasjon er noe som forekommer i alle nyetablerte populasjoner, eller i populasjoner som går igjennom en "demografisk flaskehals". Det påvirker bare antall alleler. Gjennom genetisk drift, og i en viss grad gjennom seleksjon, vil tapet av alleler fortsette så lenge populasjonen forblir "liten" (hva som menes med liten er diskutert seinere på seminaret). Et slikt kontinuerlig tap av genetisk variasjon er raskere jo mindre populasjonen er. På grunnlag av dette er det viktig å sikre at populasjonen så fort som mulig kan vokse til en størrelse hvor en slik prosess har minimal effekt.

Tap av genetisk variasjon er ikke nødvendigvis farlig for en populasjons umiddelbare overlevelse. Populasjonen kan klare seg i lengre tid til en stor forandring plutselig skjer, som for eksempel en ny parasitt eller et rovdyr dukker opp, eller at det skjer store klima forandringer. En populasjon som har mistet det meste av sin genetiske variasjon, har da en mye lavere sannsynlighet for kunne håndtere en slik forandring, med andre ord den evne til å tilpasse seg genetisk til endrende omgivelser er redusert. Dette er hva en kaller for tap av *evolusjonært potensiale*.

På seminaret ble disse to kategoriene for genetiske problemer tatt opp, med først å fokusere på innavl (etter en kort diskusjon om den generelle betydningen av genetikk i forvaltningen). Et tredje problem er hva en kan kalle en "*mutational meltdown*", som ble viet forholdsvis lite tid, da det kom fram at dette først kan bli et problem etter flere hundre generasjoner.

Videre gikk diskusjonen over til den mer praktiske forvaltningen av små populasjoner, med spesiell vekt på den skandinaviske ulvebestanden. Den såkalte 50/500 regelen ble vurdert, og deretter fulgte en diskusjon om anvendeligheten av den minste levedyktige populasjonsstørrelsen (MVP). Til slutt diskuterte man risikoen eller betydningen av å fjerne individer fra en ulvebestand som er voksende, men som er ennå langt under hva som kan betraktes som langsiktig levedyktighet.

For enkelhetens skyld begynner de fleste hovedavsnittene med en kort introduksjon og beskrivelse av spørsmål og tema. Dette er skrevet av redaktøren, som har det hele og fulle ansvar for hva som står. Når det gjelder selve diskusjonsdelene, har redaktøren, basert på det offisielle notatet fra møtet, supplert med notater fra Scott Brainerd, Torbjörn Nilsson og Håkan Sand, prøvd å gjengi det viktigste og mest relevante fra diskusjonene. Dette betyr at de enkelte uttalelsene fra seminaret kan ha blitt omskrevet noe i forhold til hvordan "ordene falt". For å hindre viktige uttalelser og uriktige forklaringer eller tolkninger av hva som er sagt, har rapporten gjennomgått nøye granskning flere ganger av medlemmer i panelet, og også av noen av ekspertene blant tilhørerne. Spesiell takk går til Torbjörn Nilsson for hans arbeid i å forbedre rapporten. Panel medlemmene har også blitt spurt om å godkjenne alle

uttalelser som er gjort i deres navn, eller som en gruppe (for eksempel, genetikerne i panelet). Andre uttalelser eller påstander hvor det ikke er referert til noen spesiell person eller gruppe, var det ingen innvendinger imot i løpet av møtet, med mindre det er uttrykkelig skrevet.

Konklusjonene har også blitt godkjent av hele panelet, med mindre det er uttrykkelig skrevet i hvert tilfelle.

I løpet av seminaret ble det klart at det ikke var mulig å følge agendaen og den arbeidsformen som er beskrevet i det endelige invitasjonsbrevet (se Vedlegg 1) helt nøyaktig, men de fleste temaene ble allikevel tatt opp.

Da dette ikke er en artikkel basert på gjennomgang av relevant litteratur, men en rapport fra et muntlig møte med eksperter, er bruk av referanser begrenset til et minimum.

## 3.2 Hvilken rolle spiller genetikk i forhold til andre problemer i forvaltningen av små populasjoner

### 3.2.1 Spørsmålet

Det ble sett på som viktig å starte seminaret med en mer generell diskusjon på hvordan de forskjellige deltakerne av panelet så på genetiske problemer i forhold til andre problemer for små populasjoner.

### 3.2.2 Diskusjon

Det var en kort diskusjon om dette temaet, og alle i panelet var enige om at genetikk i prinsippet er svært viktig når man jobber med forvaltning av små populasjoner. Genetikk bidrar til det helhetlige bilde, og bør inngå i evalueringen av en bestemt situasjon. Det er mulig at genetikk kan ha en lavere prioritet enn for eksempel å beskytte dyrene fra å bli jaktet på, hvis jakten er en akutt fare som truer overlevelsen til hele populasjonen i løpet av kort tid. Hvis dyrene imidlertid er beskyttet fra mer umiddelbare miljøtrusler, som for eksempel overbeskatning og illegal jakt, innførte arter eller habitat ødeleggelse, men allikevel er få i antall, kan genetikk vektlegges i sterkere grad.

Hele panelet var også enige i at innavl er en alvorlig faktor med umiddelbar betydning i forvaltningen av små populasjoner. Det ble imidlertid også nevnt at betydningen av genetiske problemer for små populasjoner varierer fra populasjon til populasjon, og at det for eksempel avhenger av hvor mange og hvor genetisk forskjellige opphavsindividene i populasjonen er. Det ble også nevnt at det ofte er vanskelig eller umulig å skille genetiske problemer fra andre faktorer, som tilfeldige demografiske effekter, da ulike negative effekter ofte kan ha en samvirkende effekt. "Så lenge populasjonen blir mindre, kan innavl redusere reproduksjon eller overlevelse, og dette

kan redusere populasjonen videre, noe som igjen vil forverre innavlsdepresjonen osv.” (Phil Hedrick). Dette er hva som kalles ’utslettelsesspiral’ (*extinction vortex*) (Gilpin & Soulé 1986).

### 3.3 Kan ”utrenskning” av skadelige gen ved naturlig seleksjon og/eller genetisk drift motvirke de negative effektene av innavl?

#### 3.3.1 Spørsmålet

Et problem med små populasjoner er at skadelige gener kan øke i frekvens på grunn av genetisk drift. Spørsmålet her var i hvilken grad naturlig seleksjon kan motvirke dette ved at populasjonen ”renskes” for slike skadelige gener.

#### 3.3.2 Diskusjon

Det er fire faktorer som forandrer frekvensen av gener: seleksjon, genetisk drift, mutasjon og migrasjon (Ayala & Kiger 1980). Mutasjoner og migrasjon kan øke den genetiske variasjonen i en populasjon. Av mer interesse her er de to andre kreftene, seleksjon og genetisk drift, som i større grad er med på å redusere den genetiske variasjonen ved at noen gener forsvinner og andre blir ’fiksert’ i populasjonen. En viktig forskjell mellom de to er at naturlig seleksjon har en retning, noe som genetisk drift mangler. Naturlig seleksjon, ved definisjon reduserer og fjerner skadelige gen (med mindre disse genene samtidig har positive effekter som kan dominere i visse situasjoner eller miljøer), men har ingen effekt på nøytrale gen. Genetisk drift er en tilfeldig prosess som påvirker alle gener uansett om de er nyttige, skadelige eller nøytrale. Det er derfor åpenbart at naturlig seleksjon er mer viktig enn genetisk drift for å renske en populasjon for skadelige gener, men resultatet er bestemt av forholdet mellom størrelsen på populasjonen og hvor stort seleksjonspresset er. Jo mindre populasjonen er, jo større effekt har genetisk drift (tilfeldige prosesser), mens naturlig seleksjon har mindre effekt. Men på den annen side vil seleksjonspresset mot skadelige gener være større, jo mer skadelig det er. Akkurat det samme prinsippet gjelder for spørsmålet om et spesielt skadelig gen vil bli ’fiksert’, som er det motsatte av å bli renset ut, eller ikke (”veldig dårlige gener vil ikke bli ’fiksert’, mens forholdsvis dårlige gener kan bli det”, Kjell Wallin). I veldig små populasjoner hvor tilfeldige prosesser er viktig, kan imidlertid også dårlige gen bli ’fiksert’. Det må også tas i betraktning at gener som bare har begrenset negativ effekt i et miljø, kan bli vesentlig mer skadelig hvis miljøet endrer seg.

Det er få studier som beskriver ”utrenskning” i naturlig ville populasjoner. Blant de studiene som finnes, er det eksempler på at ”utrenskning” kan fungere, men det finnes også eksempler på det motsatte. Det finnes også eksempler på at gene-

tisk drift kan fjerne skadelige gener, samtidig som det er eksempler hvor genetisk drift har ’fiksert’ slike gener.

Ved å veie de ulike mulighetene opp mot hverandre, var den generelle konklusjonen fra genetikerne i panelet at ”utrenskning” kan forekomme, men at det vil være for lite til å ha noe vesentlig betydning for små populasjoner av ville dyr, inkludert den skandinaviske ulvebestanden.

### 3.4 Hva er de første tegnene på innavlsdepresjon som man bør se etter?

#### 3.4.1 Spørsmålet

Hvis man av spesielle årsaker må holde en populasjon på et slikt nivå at innavl kan forekomme, hvilke symptomer er de første tegnene på en innavlsdepresjon som man bør se etter, som et første varsel, hvis det finnes.

#### 3.4.2 Diskusjon

Genetikerne svarte at det ikke er noen spesielle trekk eller egenskaper som kan brukes som ’diagnose’ eller første varsel, slik som antall avkom eller spesielle kroppsmål. Skadelige effekter av innavl kan forekomme i mange former og det kan ikke forutsies.

Ekspertene anbefalte derfor en bred kontinuerlig undersøkelse av livshistorie parametere og veterinærmedisinske variabler, som størrelse på individene og andre kroppsmål, fruktbarhet, overlevelse, levetid, fysiske misdannelser, sykdommer, svakt immunforsvar og andre avvikende tilstander. Urin fra ville ulver kan brukes til å måle forskjellige helseparametere. Såkalte ”fluktuerende asymmetri”, med andre ord mangel på symmetri for tosidige egenskaper eller trekk som tenner, skallesømmer, er sensitive overfor innavl. En kontinuerlig DNA-analyse for å oppdage forandringer i graden av heterozygositet og tap av alleler er også viktig. Det er viktig med standardiserte data slik at en kan sammenligne mellom individer og over tid.

Eksempler på noen effekter som innavl har hatt på store rovdyr er, redusert kroppsstørrelse (meksikansk ulv i fangenskap), blindhet (skandinaviske ulver i fangenskap), kryptorchisme (testikkelfeil), redusert sæd kvalitet, hjertefeil, pelsmisdannelse (”cow licks”), og halefeil (Florida panter). Se flere eksempler i Laikre & Ryman (1991) og Keller & Waller (2002).

Det ble understreket at ved tegn på innavl kunne det allerede være for sent å gjøre noe, annet enn å tilføre nye individer til populasjonen så fort som mulig. Det ble flere ganger i løpet av diskusjonen understreket at den beste måten å unngå problemer med innavl er å sikre tilførsel av nye gener utenifra. Ett til to dyr per generasjon kan være nok (én ulvegenerasjon er omtrent fem år; red. komm.).



## 3.5 Hvordan er innavl med på å redusere en populasjons vekstrate?

### 3.5.1 Spørsmålet

Det ble stilt spørsmål om det er mulig å identifisere spesielle mekanismer som fører til at innavl reduserer en populasjons vekstrate.

### 3.5.2 Diskusjon

Som ved tegn på innavlsdepresjon, er det umulig å peke ut noen spesielle faktorer som fungerer som de primære mekanismene som innavl virker gjennom og som fører til redusert populasjonsvekst. Generell empirisk erfaring indikerer at en økende grad av homozygotitet, som er en uunngåelig konsekvens av genetisk drift i små populasjoner, ofte er ledsaget av redusert populasjonsvekst. Noen ganger kan dette være forårsaket av at ett eller noen få svært skadelige gener har økt i frekvens, men ofte kan det like godt være et resultat av den samlede effekten av flere gener, som hvert for seg har liten negativ effekt i homozygot form.

Det ble stilt spørsmål om det er mulig å definere hva som her er ment med en "liten populasjon", og om det er mulig å fastsette en praktisk definisjon av hva som ligger i dette begrepet. Genetikerne besvarte dette med at det ikke er mulig å gi en klar entydig definisjon av begrepet. Det er ingen magisk grense eller nivå for de prosessene som gjør små populasjoner sårbare pga genetiske problemer, men det finnes noen nyttige retningslinjer (dette vil bli nærmere diskutert i delen som omhandler 50/500 regelen). Eksakt hvilke problemer som kan forventes og hvor alvorlige de blir/er vil variere for hver enkelt populasjon og situasjon. Kanskje den eneste regelen er "jo mindre jo verre, og jo raskere en populasjon vokser jo bedre". Denne diskusjonene vil en komme tilbake til i delen som omhandler "minste levedyktige bestand" (MVP).

Dave Mech påpekte at det finnes flere eksempler på registreringer over lang tid av små populasjoner av store rovdyr, inkludert ulv, men det er ennå ingen steder hvor dette har medført at populasjonene har dødd ut. Carles Vila viste imidlertid til andre eksempler fra andre organismer, som sommerfugler, og mulig også fra ulv (se kap. 3.6).

## 3.6 Er det sannsynlig at innavl er eller vil bli et problem for den nåværende skandinaviske ulvebestanden?

### 3.6.1 Spørsmålet

Seminaret fokuserte spesielt på den skandinaviske ulvebestanden for å diskutere om det allerede kan være, eller om det kan forventes alvorlige problemer med innavl i denne populasjonen.

### 3.6.2 Diskusjon

Ved dette temaet oppsto det et klart skille mellom hva økologene og hva genetikerne i panelet mente. Økologene mente at den skandinaviske ulvebestanden seg frisk ut i alle henseender, og det er ingen avvikende kroppsparemetere, og populasjonen har en normal vekstrate. De påsto også at det ennå ikke er funnet noe bevis på innavl og problemer som følge av det, i noen av de små ulvepopulasjonene som er studert (Mech: "Ulv er en av de mest studerte ville dyreartene i verden. Fremdeles er det ingen konkrete data som indikerer negative effekter av innavl i ville ulvepopulasjoner. Vekstraten for den svenske ulvebestanden er tilfredsstillende. Viser den noen negativ tegn på sin vekstrate? Nei! Dette er et eksempel på praktisk spørsmål i forhold til teoretisk. Vær pragmatisk. Det som er viktig er det demografiske bildet. Genetikk er ikke så viktig bortsett fra på lang sikt").

I motsetning til dette optimistiske bilde, var genetikerne mer dystre i sin oppfatning. De mente at selv om det ikke er påvist noen problemer så langt, er faren fremdeles ikke over, og at det ikke er noe "enten/eller" mellom demografi og genetikk, men "både/og". De minnet om at alvorlige effekter av innavl er påvist hos ulv i fangenskap, slik som hos ulver i svenske dyreparker.

Carles Vila nevnte også to små ulvebestander i Spania som nylig er utdødd, muligens som et resultat av genetiske problemer. Mech mente at presset fra mennesker på disse populasjonene var stort. Vila innrømmet at man ennå ikke er sikre på om disse populasjonene døde ut hovedsakelig på grunn av forfølgelse og mangel på habitat, eller av problemer som følge av innavl, men hans poeng var et vi kanskje aldri får vite om alle situasjoner hvor små ulvepopulasjoner har dødd ut som følge av genetiske problemer eller ikke.

Fred Allendorf påpekte at det er metodiske problemer med å måle negative effekter som følge av innavl og at det er vanskelig å studere variabler for "fitness" i vill tilstand. ("Du har ikke ingen kontroll å sammenligne din populasjons vekstrate og morfologi med, for på denne måten å kunne si om disse faktorene er påvirket eller ikke. For å observere negative effekter som følge av innavl er det nødvendig å innføre dyr utenfra til det samme miljøet. Du kan ikke sammenligne forskjellige populasjoner").

Det var imidlertid stor enighet i panelet om at den beste måten for å unngå framtidlige problemer med innavl er å sikre tilførsel av nye gener utenifra. (Bangs: "Å fremme spredning på et tidlig stadium vil spare en for mye problemer i framtiden"; Allendorf: "Disse ulvene er innavlet. Spørsmålet er – hvor stor tilknytning har de til en større populasjon? Er det en genstrøm fra øst? Det er det som er hovedpoenget her").

### 3.7 Er evolusjonært potensiale viktig for å bevare den skandinaviske ulvebestanden, og i tilfelle så, hvordan kan dette gjøres?

#### 3.7.1 Spørsmålet

Oppmerksomheten ble rettet mot spørsmål i forbindelse med tap av genetisk variasjon. Dette er en av de mest kontroversielle spørsmålene for hele forvaltningen av ulv i Skandinavia. Hvis det er ansett som nødvendig at ulvepopulasjonen skal klare å tilpasse seg genetisk til uventede problemer i framtida, som nye sykdommer eller parasitter, dvs. å ha et evolusjonært potensiale, må den ikke miste mer av sin nåværende genetiske variasjon, og helst også øke denne. Hvis bestanden er isolert fra andre ulvebestander, betyr det at den må være stor nok til å erstatte tap av genetisk variasjon i form av genetisk drift og seleksjon, ved å danne nye variasjoner gjennom gunstige mutasjoner. Dette betyr en veldig stor populasjon (hvor stor vil bli diskutert seinere). Det har vist seg i den skandinaviske ulvedebatten, at krav om en stor ulvebestand har en tendens til å redusere toleransen for ulv i store deler hos lokalbefolkningen i områder hvor ulv eksisterer, og fører til store sosiale og politiske spenninger og konflikter.

#### 3.7.2 Diskusjon

Det var spørsmål fra deltagerne utenfor panelet om det er rimelig å kreve at hver delpopulasjon av en større metapopulasjon, slik som verdens ulvepopulasjon, skal opprettholde sitt fulle evolusjonære potensiale. Det ble hevdet at "en metapopulasjon som består av flere små innavlede delpopulasjoner vil ha et større evolusjonært potensiale enn en stor populasjon med stor variasjon" (Wallin). Som svar til det sistnevnte poengterte imidlertid Torbjörn Nilsson at man bør skille mellom "1) evolusjonært potensiale for å takle miljøforandringer; og 2) evolusjonært potensiale som kan føre til artsdannelse". Han mente at det er det første som diskusjonen på seminaret gjelder, mens det som Wallin var inne på hører mer til punkt 2.

Genetikerne i panelet insisterte samlet på at om vi vil maksimere ulvens overlevelse i Skandinavia på lang sikt, må vi ta hensyn til evolusjonært potensiale. De var imidlertid enige om at "Skandinavia er for lite til opprettholde evolusjonært potensiale i sin egen populasjon, og at dette vil bare være mulig med en tilførsel av gener utenifra" (Allendorf). "Alternativet er ikke

en stor populasjon, men forbindelse med en stor populasjon" (Curtis Strobeck).

For å belyse dette spørsmålet, ble genetikerne i panelet spurt spesielt om hvilken av de følgende to alternativene de ville anbefale hvis det var begrensede økonomiske midler å bruke på bevaring av ulven:

- 1) Å bruke alle pengene på hva det koster å bevare en stor isolert populasjon;
- eller
- 2) Å holde populasjonen på et lavere nivå med mindre kostnader og konflikter, og istedenfor bruke mer ressurser på å lette tilførsel av gener utenifra.

Et enstemmig svar var at det siste alternativet (tilførsel av gener utenifra) var absolutt å foretrekke. Det var ikke først og fremst fordi det siste kan være en mer effektiv måte å forvalte ressurser på, men fordi antall "founders" er så lavt (3 dyr) at den genetiske variasjonen allerede var begrenset fra starten av, og at vi fra denne genetiske variasjonen sannsynligvis i tillegg fram til nå har mistet rundt 20-25%. Så, uansett om all variasjon som er igjen kan bli bevart i populasjonen, kan det vise seg å ikke være nok. Dette problemet vil bli diskutert videre i delen som omhandler "Genetiske flaskehals".

Etter dette gikk diskusjonene over til å gjelde immigrasjon. Det var enighet om at utvanning av lokale tilpasninger i Skandinavia ved massiv immigrasjon eller forflytning av ulv utenifra er ikke noe problem for øyeblikket. Det er ikke sannsynlig at vi har fått noen lokale tilpasninger i populasjonen ennå på grunn av bestandens relativt korte historie, og populasjonen har også sin opprinnelse fra den samme ulvebestanden som vi kan forvente nye immigranter. Derfor, Mech kunne derfor ikke se hvordan problemet med utvanning av lokale tilpasninger kunne være et problem det engang var verdt å ta opp eller diskutere. Allikevel, advarte Allendorf mot å ikke vente for lenge før en sikrer innvandring av nye ulver. "Hvis vi venter og så flytter inn 10-20 ulv kan vi forstyrre eller ødelegge lokale tilpasninger. 1-2 immigranter per generasjon kan opprettholde sannsynligheten for lokale tilpasninger uten å ødelegge den" (Allendorf).

### 3.8 "Mutational meltdown"

Spørsmålet om såkalt "mutational meltdown" kan bli et problem en bør være oppmerksom på for den skandinaviske ulvebestanden ble også tatt opp. Dette fenomenet ble først beskrevet av Wright i 1931, som mente at det i små populasjoner vil foregå en langsom reduksjon i livskraft over tid på grunn av opphopning av skadelige mutasjoner som naturlig seleksjon ikke kan fjerne effektivt nok, fordi effekten av genetisk drift er sterkere. Gjennom akkumulering av mutasjoner, vil størrelsen av populasjonen kunne reduseres, noe som igjen akselererer raten av opphopning av skadelige gener.

Det er imidlertid klart at tidsperspektivet er mye lengre enn virkningene av andre faktorer, slik at "mutational meltdown" ikke vil, engang i de mest ekstreme tilfeller, spille en viktig

rolle i de neste flere hundre generasjoner (neste flere århundrer).

## 3.9 Hvor lang tid etter en "genetisk flaskehals" kan man forvente å se effekter av den?

### 3.9.1 Spørsmålet

En "genetisk flaskehals" er her definert som en begrenset periode hvor populasjonen er så liten at det er stor risiko for innavl og tap av genetisk variasjon på grunn av genetisk drift. Den skandinaviske ulvebestanden kan sies å nylig ha gått igjennom en slik flaskehals (og muligens fortsatt være i den, da det ikke finnes noen generell definisjon på hva som er grensa for en flaskehals).

### 3.9.2 Diskusjon

I de fleste tilfeller, "langtidseffekter av en flaskehals trenger ikke å være så viktige" (Hedrick), og "hvis en ikke har sett noen effekter i løpet av 25-30 år vil den ikke påvirke populasjonen, bare enkelte individer" (Strobeck). Det ble imidlertid også poengtert at "muligens kan det dukke opp forsinkete effekter fra uventede miljøforandringer, som for eksempel økt stress som ble vist ved *Drosophila* – temperatur eksperimentet" (Hedrick). Det ble også minnet om at den skandinaviske ulvebestanden er basert på tre "founders", så de trolig allerede mer følsomme overfor miljøforandringer enn ulver i moderpopulasjonen. Det ble nevnt som eksempel nevnt av Carles Vila at variasjonen i det såkalte "Multi-histocompatibility complex" MHC, dvs. gener som er involvert i et dyrs immunforsvar er mye lavere i den skandinaviske ulvebestanden sammenlignet med større populasjoner som for eksempel den finsk-russiske. Dette er en mangel som ikke lar seg rette opp bare ved å la populasjonen vokse seg stor, så lenge den er isolert. Den eneste måte å løse problemet er ved at tapte eller savnede genene blir tilført utenifra. Det ble igjen påpekt hvor viktig det er å ha en tilførsel av gener østfra.

## 3.10 Er det mulig å beregne genetisk usikkerhet på samme måte som demografisk usikkerhet?

### 3.10.1 Spørsmålet

Risikoen (eller sannsynligheten) for at en dyrepopulasjon vil dø ut i løpet av en viss tid er produktet av interaksjonen mellom miljø-, demografisk- og genetisk usikkerhet (Hunter 1996, Shaffer 1981). Miljøets usikkerhet kan til en viss grad beregnes ut ifra historiske statistikker på for eksempel klimatiske sykkluser og naturkatastrofer som storm, jordskjelv, skogbrann osv. Demografisk usikkerhet kan beregnes mer nøyaktig bare man har data tilgjengelig på alle de relevante demografiske

variablene (alder, fruktbarhet/reproduksjonsevne og overlevelse) og variasjonen i disse parametrene. Selv om det ikke er lett, er det ikke umulig å samle slik informasjon. Spørsmålet her var hvor stor mulighet det er for å beregne genetisk usikkerhet, og dens interaksjon med andre former for usikkerhet, med solide data.

### 3.10.2 Diskusjon

Det var igjen noe uenighet mellom deltakerne i panelet. Mark Boyce mente at det er ikke noe grunnlag for å koble demografisk og genetisk usikkerhet. Allendorf var enig i at en ikke kan beregne genetisk usikkerhet i et gitt tilfelle uten at en har tilgang på mer fullstendig informasjon om genetikken hos "founders", for eksempel gjennomsnittlig antall dødelige ekvivalenter, noe som en sjelden har. Men det er mulig å bygge inn antakelser om innavlsdepresjon i demografiske modeller, som for eksempel er blitt gjort i dataprogrammet Vortex. Strobeck tilføyde at demografiske modeller vanligvis er usikre og å putte inn genetiske data vil ikke gjøre dem mye dårligere. Hedrick mente at selv om en ikke finner en korrelasjon mellom genetisk variasjon eller innavlskoeffisienter og risiko for utdøing, vet vi at innavl kan påvirke de demografiske variablene. Data fra ville ulver har hittil ikke vært detaljerte nok til å kunne brukes, men det finnes et omfattende datamateriale fra husdyr og laboratoriedyr som viser at fitness-komponenter generelt reduseres lineært ettersom innavl øker, slik at en innavlskoeffisient på 0,1 vil gi en 10% reduksjon i levedyktighet. Disse prediksjonene er relativt rett fram.

Det ble spurt om innavlskoeffisienten og data på vitalitet fra den ville skandinaviske ulvebestanden kan brukes til å teste dette for ulv, noe som Allendorf svarte ja på, og han tilføyde at data fra ulvepopulasjoner i fangenskap også kan brukes, forutsatt at skadelige effekter (som blindhet) vil ha større virkning på vitalitet i vill tilstand enn i fangenskap.

Den generelle konklusjonen av diskusjonen var imidlertid at vi fremdeles mangler en funksjon som tydelig kan knytte risikoen for å dø ut til genetisk variasjon.

## 3.11 Hva er dagens status for "50/500 regelen"

### 3.11.1 Spørsmålet

Den såkalte 50/500 regelen eller prinsippet (Franklin 1980, Hunter 1996) sier at for å sikre overlevelse av en populasjon på kort sikt bør den genetiske effektive populasjonsstørrelsen være på minst 50 individer, slik at alvorlig innavlsdepresjon unngås. For å sikre overlevelse av en populasjon på lang sikt (100 år eller mer) bør effektiv populasjonsstørrelse være på minst 500 individer for å sikre nok genetisk variasjon for å opprettholde bestandens evolusjonære potensial. 50/500 regelen har vært brukt en stund, og spørsmålet som ble stilt her var hvilken basis den har for virkelig data, og om den fortsatt

er å betrakte som gyldig og anvendbar med tanke på dagens bevaringsgenetikk.

Det er viktig å legge merke til at forholdet mellom total populasjonsstørrelse ( $N$ ) og effektiv populasjonsstørrelse ( $N_e$ ). Den første er normalt mellom 2 til 10 ganger større, avhengig av art og situasjon. For beregning av  $N/N_e$ , se neste del, og **appendiks 3**.

### 3.11.2 Diskusjon

Genetikerne gjorde det klart fra starten av at 50/500 prinsippet ikke skulle betraktes som en "regel" eller "lov". Disse tallene er bare retningslinjer, men allikevel nyttige når en arbeider med isolerte populasjoner ("hvis  $N_e$  er større enn 500 trenger man ikke å bekymre seg om genetikk, hvis  $N_e$  er mindre enn 50 er det et faresignal"; Allendorf). Det var bred enighet i panelet om at 50-nivået for å sikre en levedyktig populasjon på kort sikt er godt belagt med empiriske data fra mange ulike grupper av dyr, inkludert store pattedyr, som for eksempel husdyr og dyr i dyrehager.

Om tallet 500 var det mer uenighet. Boyce hadde ingen problemer med 50 individer "fordi det har et empirisk grunnlag for husdyr og øystudier av fugler, men tallet 500 er egentlig bare tatt ut av løse luften og har lite eller manglende grunnlag i teori eller empiriske data". Han refererte også til en gjennomgang av teorien bak 500 regelen av Ewens (1990).

Öje Danell, med lang erfaring med arvelighetslære og husdyr-genetikk, støttet på grunnlag av egne og andres arbeid med dyr i fangenskap 50-regelen, men forklarte at 500 ikke blir brukt for husdyr på grunn av det lange tidsaspektet. Til dette ble det argumentert for at det faktisk finnes empiriske bevis for 500. Allendorf mente at "det opprinnelige tallet 500 var basert på beregninger av mutasjonsrater og arvelighet hos en *Drosophila* karakter. Jeg tror at 500 er en bra rettesnor uansett *Drosophila* mutasjonsrate og arvelighet". Hedrick poengterte også at "det finnes empiriske bevis på at en effektiv populasjonsstørrelse med 500 individer er relevant. Det er blitt antatt at en økning av genetisk variasjon gjennom mutasjoner og tap av genetisk variasjon som resultat av genetisk drift vil være omtrent likt med dette antallet (500) slik at den framtidlige tilpasningsevnen er bevart". Han la også til at ny kunnskap indikerer at 500 individer ikke er nok ("ytterligere gjennomgang av forutsetningene for denne modellen forslår at for å sikre tilpasningsevnen, kan en effektiv populasjonsstørrelse på mer enn 500 individer være nødvendig"). Til spørsmålet om hvilke forutsetninger som var lagt inn i modellen, svarte Hedrick slik: "All nye variasjoner på grunn av mutasjon har betydning for framtidig tilpasning". Allendorf og Hedrick var enige om at "disse generelle 'reglene' er ment å være uavhengig av art".

Da Boyce fortsatt mente at "det er ingen grenser eller data som støtter tallet 500", innrømmet Hedrick at "det er ønskelig å basere forvaltningen av ulven i Skandinavia på mer relevant data fra ulv enn på studier av *Drosophila*, hvis slik data hadde vært tilgjengelig", men han mente også at det har blitt gjort

flere undersøkelser på mutasjoner og betydningen det har for økt genetisk variasjon hos en mengde forskjellige organismer, som generelt støtter 500 individer, siden det opprinnelige arbeidet med *Drosophila*. Et problem her er den store variasjonen i beregningene av mutasjoner, og at dette må tas i betraktning i anvendelsen av tallet 500.

Allendorf påpekte også at empiriske undersøkelser på store pattedyr av anvendbarheten av 500-nivået vil ta flere hundre år.

Uansett hvor relevant 500 individer er, understreket flere av deltakerne i panelet at genetiske tilførsel utenfra er viktigere. Hedrick: "I visse situasjoner kan nye variasjoner like mye ha sitt utspring i tilførsel av gener utenfra som fra mutasjoner. Egentlig kan 4-5 innvandrere over en 20-års periode være viktigere enn mutasjoner". Strobeck støttet denne påstanden og mente at immigrasjon eller innvandring av nye ulver fra øst er så viktig at 500 "regelen" ikke er relevant for den skandinaviske ulvebestanden.

## 3.12 Er begrepet Minste Levedyktig Bestand (MVP) viktig i forvaltningen av ulv?

### 3.12.1 Spørsmålet

Beregning av den såkalte "Minste Levedyktige Bestand" (MVP), har vært populært innen bevaringsbiologien i flere år, og har økt i omfang ved innføringen av såkalte simulering-dataprogrammer for levedyktighetsanalyser, som Vortex. MVP er naturligvis et nyttig redskap for forvaltere og politikere, da det gir dem konkrete tall å sikte mot ved utarbeidelse av politiske dokumenter og forvaltningsplaner. Det er imidlertid også en del ulemper ved å bruke MVP som et redskap i forvaltningen. Målet for diskusjonen her var å vurdere problemene med MVP, for så å evaluere hvor nyttig MVP er for forvaltningen av den skandinaviske ulvebestanden, og se om det finnes alternativer.

### 3.12.2 Diskusjon

Panelet var enige om at et av problemene med MVP beregninger er at kriteriene disse er bygget på er omtrentlige (som for eksempel tidsaspekt, akseptabelt nivå for risiko for utdøing, betydning av genetisk variasjon, osv.). Som Mech viste eksempel på, har dette ført til mange ulike svar fra eksperter på spørsmål om hvor stor MVP er for små ulvepopulasjoner som finnes i USA sør for den canadiske grensa. Et vanlig svar på spørsmålet var også at det ville være vesentlig å bevare forbindelse med den store kanadiske ulvepopulasjonen.

Boyce pekte også på problemet med variasjon når man ekstrapolerer verdier for demografiske variabler langt inn i framtida. En tidsperiode på 100 år vil gi konfidensintervaller som inkluderer 0 og 100%, og som derfor, etter hans mening, gjør

funksjonen ubrukelig. Torbjörn Nilsson svarte på dette at bevaringsbiologien er konfrontert med spørsmålet om hvor mange dyr som er tilstrekkelig for å sikre overlevelse på lang sikt, og en kan ikke se bort ifra dette spørsmålet; derfor er vi som forskere ansvarlige for å foreslå MVP kriterier og redegjøre for deres svakheter, utføre best mulige beregninger av MVP ved bruk av disse kriteriene, og beskrive usikkerheten på estimatene.

Henrik Andren mente at en måte å unngå problemet med store konfidensintervaller, vil være å beregne MVP med mye kortere tidshorisonter, som for eksempel 10 eller 15 år, og akseptere en lavere risiko for utdøing, som for eksempel 0,5 eller 1% istedenfor 5 og 10%. Dette ble støttet av Boyce, som imidlertid advarte om at "det å predikere en så lav sannsynlighet for å dø ut kan gi forvalterne et feil bilde". Allendorf advarte også mot for korte tidsrammer, og nevnte en ny studie av grizzlybjørn hvor risikoen for å dø ut økte mer enn proporsjonalt med økende tidsramme, noe som beviser at for kortsiktige forutsigelser ikke er tilstrekkelig (Allendorf & Ryman 2002).

Mech hadde også innvendinger mot den lange tidsrammen brukt for MVP. Han påminnte om de mange kulturelle, befolkningsmessige, sosiale, politiske og miljømessige forandringerne som har skjedd de siste 100 år, og mente at det er naivt å planlegge for de neste 100 år. Boyce var ikke helt enig i dette, og nevnte den lange planleggingsperioden som brukes innenfor skogbruket. Han tilføyde også at "vi har all grunn til å tro at samfunnet vil bli mer oppmerksom på villmarks-verdier i framtiden".

Ed Bangs mente at i det kortsiktige perspektivet er det biologi som er avgjørende for ulvepopulasjonens levedyktighet, men samfunnsmessige/politiske forhold vil bestemme den langsiktige levedyktigheten. Han mente også at "når vi begynner å forvalte populasjonen, vil parameterne som brukes i modeller for å predikere resultater forandre seg". Dette ble også støttet av Boyce som også tilføyde at "for en art med så høy profil som ulven, er en sikker på å møte innvendinger mot forvaltningen".

Boyce anbefalte habitat baserte levedyktighetsanalyser for å gi rimelige beregninger på MVP. Flere personer både i panelet og blant deltakerne for øvrig mente imidlertid at habitat ikke er en begrensende faktor for ulv i Skandinavia.

Det kriteriet som vanligvis gir den høyeste beregningen for ulvens MVP er kravet om bevaring av genetisk variasjon. Den mest vanlige foreslåtte nivå er bevaring av 95% eller 98% av variasjonen i 100 år, men andre er også mulig. Hedrick minnet om, et veletablert populasjonsgenetisk syn, at en isolert populasjon på  $N_e = 100$ , vil opprettholde 90% av den opprinnelige heterozygositeten etter 20 generasjoner, en populasjon på  $N_e = 200$  vil opprettholde 95% av heterozygositeten på samme tiden og  $N_e = 500$  vil opprettholde 98%. Kanskje den beste måten er å presentere dette til politikerne, og gi dem et valg. Hedrick selv foreslo 95%, som med et  $N/N_e$  forhold på 4 (se nedenfor og **appendiks 3**) vil bety en total ulvebestand på 800 individer.

Bangs spurte hvorfor akkurat 95%, han ville vært fornøyd med bare 90 eller 80%, og Mech meldte at han til og med kunne godta 75%. Både Hedrick og Allendorf påsto imidlertid at det finnes empiriske data fra populasjoner i fangenskap som indikerer en grense på 95%, og at muligheter for skadelige effekter finnes under denne. Strobeck minnet om at vi har sannsynligvis allerede mistet 20% av den opprinnelige variasjonen i den nåværende skandinaviske ulvebestanden, og spurte da hvor mye det betyr om man opprettholder 90 eller 80% av resten. Allendorf foretrakk å argumentere motsatt med den konklusjon at dette tapet viser hvor viktig det er å opprettholde så mye som mulig av den gjenværende variasjonen.

Da populasjonsstørrelsene som her er diskutert er gitt som effektiv populasjonsstørrelse ( $N_e$ ), og ikke den totale populasjonsstørrelse ( $N$ ), førte det til en kort diskusjon om hvordan man beregner forholdet mellom disse to ( $N/N_e$ ). Det ble klart at det er mange ulike måter å beregne forholdet mellom  $N$  og  $N_e$ . En kan bruke en komplett slektstavle, hvor alle 'fedre' og 'mødre' må være kjent. Selv om vi kjenner de slektskapet mellom de fleste ulvene i den skandinaviske ulvebestanden, har vi ikke en komplett slektstavle. En annen måte er å følge tapet av heterozygositet over flere generasjoner i en bestemt populasjon av kjent størrelse. Dette betyr et langsiktig studie med veldig intensiv datainnsamling. Dette alternativet er ikke aktuelt for øyeblikket, men kan muligens bli brukt i framtida.

En alternativ måte å beregne  $N/N_e$  forholdet, som ble foreslått av Fred Allendorf, er å bruke simuleringsprogram basert på individer. Slike programmer følger livshistorien til hvert individ, dens overlevelse og reproduksjon. Detaljene for en slik fremgangsmåte er presentert i appendiks 3, hvor Henrik Andrén har brukt disse teknikkene i programmet Vortex for å beregne  $N/N_e$  forholdet. Flere beregninger ble foretatt, ved å variere de demografiske parametere som ble lagt inn i modellen, innenfor grenser satt ved hjelp av feltundersøkelser fra den nåværende skandinaviske ulvebestanden. Alle de beregnede  $N/N_e$  forholdene var allikevel innenfor intervallet 2,88–2,97. Et tidligere forsøk for å beregne  $N/N_e$  forholdet, som brukte 12 ulike kombinasjoner av livshistorietrekk fra skandinaviske ulver, ga et intervall på 2,44–3,89 (Johansson & Ebenhard 1996). I eksemplene gitt i dette seminaret har vi derfor brukt et konservativt estimat på 4 for  $N/N_e$  forholdet.

Flere personer påpekte på forskjellige måter at uansett om hvilken MVP som blir valgt, om noen, er det viktig å kontrollere eller overvåke populasjonen hele tiden, og tilpasse forvaltningen til den nye informasjon som kommer fram. Dette kan gjøres i form av en såkalt Operasjonell Risiko Analyse som foreslått av Per Lundberg. Den består av en kontinuerlig oppdatering av forutsetninger om den aktuelle status for ulvebestanden og innlegging av ny informasjon i en populasjonsmodell, som for eksempel Vortex, som lager gjentatte prognoser for utviklingen av populasjonen for en gitt tidsperiode. Ulike forvaltningstiltak kan legges inn i modellen som så evaluerer konsekvensene og produserer ulike beslutningstabeller eller modeller, noe som gjør det mulig å velge mellom ulike scenarier.

### 3.13 Hvor stor risiko medfører uttak av individer i en populasjon som ikke har nådd minste levedyktige bestand?

#### 3.13.1 Diskusjon

Det ble ikke gitt noen generelle anbefalinger i forbindelse med hvilken størrelse en liten, men økende ulvebestand bør oppnå før man kan ta ut dyr uten at det er en alvorlig trussel mot populasjonens levedyktighet. Ved den nåværende størrelse på den skandinaviske ulvebestanden (omtrent 100 dyr), var det ingen innvendinger mot å ta ut enkelte dyr på en årlig basis, hvis dette er nødvendig. Det ble imidlertid sterkt anbefalt at dette måtte gjøres med stor forsiktighet. Hvis det ble vurdert å ta ut flere enn ett eller to dyr i året, var det ønskelig at en analyse av populasjonens levedyktighet ble foretatt i forkant. Det ble presisert at en demografiske og genetiske undersøkelser må fortsette, slik at en har nødvendig bakgrunnsinformasjon, for eksempel om slektskap og om genetisk variasjon hos enkelt- individer og flokker. Hedrick: "Dere bør bruke molekylær-data og slektskapsdata, å se om de samsvarer, og så bruke dem til å rangere betydningen av individene"; Allendorf: "Innavlskoeffisienten er ikke så viktig som det genetiske forholdet (menes slektskap) for den enkelte ulven i forhold til resten av populasjonen når en avgjør hvilken individ som bør tas ut. Det er liten sammenheng mellom slektskap og innavlskoeffisienten". Allendorf mente også at det verste som kan gjøres, rent genetisk sett, er å ta ut en hel flokk. Strengt sett, av genetiske hensyn, bør uttak av dyr spres til så mange flokker som mulig. Men på den annen side skal en være forsiktig med å legge for stort trykk på utvandrende dyr slik at en ikke skaper et konstant seleksjonspress mot spredning.

## 4 Konklusjon

- Hovedkonklusjonen fra seminaret er, når en tar hensyn til den samfunnsmessige og økonomiske motstand eller øvrige hindringer mot spredning av ulv, at den skandinaviske halvøy er for liten til å bevare en levedyktig populasjon på egen hånd over lang tid. Derfor er den viktigste oppgaven i forvaltningen av ulv i Norge og Sverige, å fremme en genetisk utveksling med nabopopulasjoner av ulv, som for eksempel den finsk/russiske ulvepopulasjonen. Denne anbefalingen ble gjentatt flere ganger i løpet av de forskjellige diskusjonene.
- Behovet for en tilførsel av gener utenifra er stort da den nåværende ulvepopulasjonen har opphav i tre individer, som begrenset populasjonens genetiske variasjon allerede fra starten av. Den har ytterligere mistet omtrent 20-25 % av denne variasjonen fram til nå. Selv om bestanden vil nå en størrelse hvor nye mutasjoner vil balansere for ytterligere tap av genetisk variasjon, vil bestanden fortsatt være genetisk utarmet.
- Én eller to innvandrende ulver per generasjon vil tilføre den skandinaviske ulvebestanden den genetiske variasjon som er nødvendig for å opprettholde populasjonens livskraft. Én generasjon for ulv er omtrent 5-6 år (se **appendiks 3**).
- Risikoen for utvanning av mulige lokale tilpasninger ved å tillate immigrasjon av ulver til den skandinaviske ulvepopulasjonen er for øyeblikket ubetydelig, da det er liten sannsynlig at slike tilpasninger kan ha utviklet seg på så vidt kort tid. Dessuten forventes innvandrende ulver å komme fra de samme områdene som "founders", og hvor de er tilpasset lignende forhold som finnes i Skandinavia. Allikevel, for å sikre seg mot dette problemet også i framtida, ble det foreslått å muliggjøre innvandring så fort som mulig.
- Selv om tilstrekkelig genetisk utveksling er sikret, er det en minimum størrelse som den skandinaviske ulvebestanden ikke bør falle under for å unngå ulike kortsiktige demografiske og genetiske problemer. En effektiv populasjonsstørrelse ( $N_e$ ) på 50 individer ble foreslått å være laveste nivå. Med et  $N/N_e$  forhold på 4, betyr dette en populasjonsstørrelse på 200 ulv.
- Det er ingen spesielle faresignaler som vil varsle om en begynnende innavlsdepresjon. En bred overvåking av demografiske og livshistorie variabler bør utføres samtidig med molekylær-genetisk overvåking. Redusert kroppsstørrelse, testikkelfeil (kryptorchisme) og redusert sædkvalitet er gitt som eksempler på faktorer som en bør være spesielt oppmerksom på.
- Når negative effekter av innavl blir påvist, kan det være for sent å snu den negative trenden ved å forsøke å øke populasjonen. Ved en slik situasjon kan den eneste utvei være å tillate innvandring av nye dyr til populasjonen.
- Hvis ulvebestanden på tross av alle tiltak fortsetter å bli genetisk isolert, må så mye som mulig av dens nåværende genetiske variasjon bli bevart. Det var ingen enighet om nivået, men et minimum synes å være en opprettholdelse av 95% av den nåværende graden av heterozygo-

sitet for de nærmeste 100 år, noe som betyr en effektiv populasjonsstørrelse på 200. Med et N/Ne forhold på 4 (se **appendiks 3**), betyr dette totalt 800 ulver.

- Uttak av én eller to ulver per år, som for eksempel ved skadefelling, er mulig å gjennomføre i den nåværende ulvebestanden uten alvorlige konsekvenser for levedyktigheten. Hvis uttak gjelder spesielle individer, bør en først rangere betydningen av disse individene i forhold til resten av populasjonen ved hjelp av demografiske og molekylære-genetiske data. Slektskapsforhold til resten av populasjonen er viktigere enn innavlskoeffisienten. Hvis et uttak gjelder flere enn én eller noen få ulver, ble det anbefalt at en først bør gjennomføre en fullstendig levedyktighetsanalyse. Hvis flere dyr skal tas ut, ble det anbefalt å spre uttaket til å gjelde dyr fra flere flokker, istedenfor å ta alle fra én flokk.

## 5 Referanser

- Allendorf, F. & Ryman, N. 2002. The role of genetics in population viability analysis. - pp. 50-85 in Beissinger, S.R. & McCullough, D.R., red. Population Viability Analysis University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Andrén, H., Ebenhard, T., Ellegren, H., Ryman, N. and Sæther, B.-E. 1999. Rapport från Arbetsgruppen för Rovdjursutredningen. - Pp. 65-96, Bilagor till Sammanhållen Rovdjurspolitik, Statens Offentliga Utredningar 1999:146
- Ayala, F.J. & Kiger, J.A. 1980. Modern genetics. - Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. Menlo Park, California.
- Caughley, G. 1994. Directions in conservation biology. - J. Anim. Ecol. 63: 215-244.
- Ewens, W.. 1990. The minimum viable population size as a genetic and a demographic concept. In Adams, J., Lam, D.A., Hermalin, A.I. & Smouse, P.E., red. Convergent issues in genetics and demography. Oxford Univ. Press, Oxford, U.K.
- Franklin, I.R. 1980. Evolutionary change in small populations. - In Soulé, M.E. & Wilcox, B.A. (red.). Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Gilpin, M.E. & Soulé, M.E. 1986. Minimum viable populations: processes of species extinction. - In Soule, M.E. (red.). 1986. Conservation biology: the science of scarcity and diversity. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Hedrick, P.W. & Kalinowski, S.T. 2000. Inbreeding depression in conservation biology. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 31: 139-162.
- Hunter, M.L.Jr. 1996. Fundamentals of conservation biology. - Blackwell Science, Cambridge, Massachusetts.
- Johansson, M. & Ebenhard, T. 1996. Den Skandinaviska vargpopulationen: En sårbarhetsanalys. - WWF rapportserie 1:96.
- Keller, L.F. & Waller, D.M. 2002. Inbreeding effects in wild populations. - TREE 17: 230-241.
- Laikre, L. & Ryman, N. 1991. Inbreeding depression in a captive wolf (*Canis lupus*) population. - Conservation Biology 5:33-40.
- Shaffer, M.L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. - Bioscience 31: 131-134.
- Soulé, M.E. 1980. Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. - In Soulé, M.E. & Wilcox, B.A. (red.). Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. - P. 167-176 in Provine, W.B., red. Genetics 16 1986. Evolution, Selected Papers, University of Chicago Press, Chicago.

# Appendiks 1

## Invitasjonsbrev – Invitation letter

### Aims of the workshop

1. To clarify and update the state-of-art of conservation genetics with special emphasis on wolves and its role for determining MVP in wolves
2. To transfer international, especially North American, experiences of wolf conservation and management to Norwegian and Swedish scientists and managers

### The workshop procedure will have the following components (in temporal order)

1. conservation, with emphasis on the role of genetics". They are free to choose the details of the topic, although such issues as "inbreeding depression", "evolutionary potential", "extinction risk", "effective population size", "genetic bottlenecks" and "MVP" probably are unavoidable. They are also free to choose how much emphasis they will put on wolves in this presentation, although this species should be on their mind in their presentation. The three non-geneticists in the panel (Mech, Boyce and Bangs) are of course not expected to go into depth of theoretical genetics, but are free to put their emphasis on any issues they find important in the context of this workshop.

We urge the experts to make an effort to be pedagogic and make their presentations intelligible also for non-experts, considering that the participants at the meeting have a mixed background.

2. The panel and the other participants engage in a round table discussion, led by the chairman, on the issues brought up in the presentations. Special emphasis should be given to the following topics (with special reference to wolves);
  - How does inbreeding relate to extinction risks and population viability?
  - Importance of genetic drift, and loss of "valuable genes"
  - Mutational meltdown - fact or fiction?
  - What is "evolutionary potential" and is it a useful concept in PVA's?
  - Genetic bottle-necks
  - Are genetic risks for extinction possible to quantify in the same way as demographic risks?
  - What is the present status of the 50/500 rule?
  - The potential role of immigration?

For each issue we find out where there is consensus (in the panel), where there are disagreements and which they are, and where you think there are gaps in our knowledge. These conclusions are noted by the secretary and will be read for acknowledgement, before next issue is approached.

3. After having reviewed the conservation genetics from a more scientific point of view, the efforts are now turned to the management implications and the more operational side of the problem.

In the same format as above, the panel and other participants attempt to reach conclusions on how the genetics can be integrated into management plans for the Scandinavian wolf population. This involves a discussion on how an operational risk analysis (decision table) should be devised

- Is MVP a useful concept in wolf conservation?
  - How do we calculate a genetical MVP for wolves?
  - Is an operational risk analysis (decision table) an alternative to MVP, and how should it be devised?
  - How do we calculate ratio genetically effective population/total population ( $N_e/N$ ) in wolves, and what measures of this ratio do we already have?
  - Is retention of "full evolutionary potential" a criterion for MVP in each wolf subpopulation?
  - How long time after a passed population bottleneck is it reasonable that the risk for inbreeding depression persists (i.e. when is the risk over), and what signs should we look for?
  - How do we evaluate genetical risks of taking out animals (because of extensive depredation or some other reason for a preventive shooting) from a growing population before it has reached MVP?
  - Is artificial introduction of animals from outside an option if genetical problems are detected in a small wolf population? How many animals, from where, how often? What are the experiences from other places in the world?
4. In the end of the workshop we investigate if there are any general conclusions to be drawn. These are stated in written by the secretary in the same way as before.

### Report

On the basis of the memo written down by the secretary (we will probably also tape the discussions), Olof Liberg will have the responsibility to write up a preliminary report, where the workshop conclusions will be the body of the report, divided into two parts; Conservation genetics and Management implications. This draft will then be sent to the panel members for corrections, comments, and finally (if necessary after several revision rounds) approval. The report will be published (in English) in an institutional report series, either by Swedish University of Agricultural Sciences or the National Environment Protection Board (not yet decided). If possible we will also try to get it published (in a shortened form) in an international journal, like TREE or Wildlife Society Bulletin.

### Participants

Chairman: Dr Per Lundberg, Dept of Theoretical Ecology, University of Lund

Coordinator: Dr. Olof Liberg, Grimsö Wildlife Research Station, SKANDULV

Secretary: Jens Karlsson, Grimsö Wildlife Research Station, SKANDULV

### Panel:

Dr Philip Hedrick, Arizona State University

Dr Curtis Strobeck, University of Alberta

Dr Fred Allendorf, University of Montana

Dr David Mech, University of Minnesota



Dr Mark Boyce, University of Alberta  
Dr Ed Bangs, Coordinator Yellowstone Wolf Project, Montana

**Invited participants:**

Dr Luigi Boitani, University of Roma  
Dr Kjetil Hindar, Norwegian Institute for Nature Research  
NINA  
Dr Nils Ryman, Stockholm University  
Dr Linda Laikre, Stockholm University  
Dr Öje Danell, Swedish University for Agricultural Sciences  
Dr Bernt-Erik Saether, Trondheim University for Tech. and  
Nat. Sciencies  
Dr Kjell Wallin, Gothenburg University  
Dr Torbjörn Ebenhardt, Center for Biodiversity, Uppsala  
Dr Hans Ellegren, Uppsala University  
Dr Staffan Bensch, Lund University  
Dr Hans C. Pedersen, Hedmark University College,  
SKANDULV  
Dr Petter Wabakken, Hedmark University College,  
SKANDULV  
Dr Håkan Sand, Grimsö Wildlife Research Station,  
SKANDULV  
Dr Henrik Andrén, Grimsö Wildlife Research Station,  
SKANDULV  
Dr Lennart Nyman, World Wildlife Fund, WWF

There will also be invited a few officials from the Norwegian  
and Swedish Wildlife Management authorities.

## Appendiks 2

### Deltagerliste – List of participants

| Participants at Workshop on wolf PVA at Färna, Sweden 1-3 May 2002 |                                   |   |  |
|--|-----------------------------------|---|--|
| Name   | Function                          | Organization and Address  | e-mail   |
| <b>The panel</b>   |                                   |   |  |
| Philip Hedrick   | Population genetics               | Dpt of Biology, Arizona State University, Tempe, AZ 85287-1501, USA   | <a href="mailto:philip.hedrick@asu.edu">philip.hedrick@asu.edu</a>                             |
| Fred Allendorf   | Population genetics               | Division of Biological Sciences, University of Montana, Missoula, MT 59812 USA  | <a href="mailto:darwin@selway.umt.edu">darwin@selway.umt.edu</a>                               |
| Curtis Strobeck  | Molecular genetics                | Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, Alberta T6G 2E9 Canada  | <a href="mailto:Curtis.Strobeck@ualberta.ca">Curtis.Strobeck@ualberta.ca</a>                   |
| Mark Boyce   | Population biology                | Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, Alberta T6G 2E9 Canada  | <a href="mailto:boyce@ualberta.ca">boyce@ualberta.ca</a>                                       |
| David Mech   | Wolf ecology                      | U.S. Geological Survey, The Raptor Center, University of Minnesota, 1920 Fitch Ave., St. Paul, MN 55108, USA                      | <a href="mailto:mechx002@tc.umn.edu">mechx002@tc.umn.edu</a>                                   |
| Ed Bangs   | Wolf ecology                      | US Fish and Wildlife Service, 100 N. Park, MT 59601, #320 Helena, USA   | <a href="mailto:ed_bangs@fws.gov">ed_bangs@fws.gov</a>   |
| <b>Secretariat</b>   |                                   |   |  |
| Per Lundberg   | Chairman, Theor. Ecology          | Theoretical Ecology, Ecology building, Lund University, SE-223 62 Lund, Sweden  | <a href="mailto:per.lundberg@wallace.teo.rekol.lu.se">per.lundberg@wallace.teo.rekol.lu.se</a> |
| Olof Liberg  | Ass chair, Wolf ecology, SKANDULV | University of Agricultural Sciences, Grimsö Wildlife Research Station, S-730 91 Riddarhyttan, Sweden                              | <a href="mailto:olof.liberg@nvb.slu.se">olof.liberg@nvb.slu.se</a>                             |
| Jens Karlsson  | Secr, Wolf ecology, SKANDULV      | University of Agricultural Sciences, Grimsö Wildlife Research Station, S-730 91 Riddarhyttan, Sweden                              | <a href="mailto:jens.karlsson@nvb.slu.se">jens.karlsson@nvb.slu.se</a>                         |
| <b>Invited participants</b>  |                                   |   |  |
| Öje Danell   | Population genetics               | Swedish University of Agricultural Sciences, Reindeer husbandry Unit, Box 7023, S 750 07 Uppsala, Sweden                          | <a href="mailto:Oje.Danell@hgen.slu.se">Oje.Danell@hgen.slu.se</a>                             |
| Carles Vila  | Molecular genetics                | Department of Evolutionary Biology, Uppsala University, SE-752 36 Uppsala, Sweden   | <a href="mailto:carles.vila@ebc.uu.se">carles.vila@ebc.uu.se</a>                               |
| Mikael Åkesson   | Molecular genetics                | Animal Ecology, Ecology Building, Lund University, SE-223 62 Lund, Sweden   | <a href="mailto:mikakesson@hotmail.com">mikakesson@hotmail.com</a>                             |
| Kjell Wallin   | Population biology                | Applied Environmental Sciences, Göteborg University, PO Box 464, SE-40530, Göteborg, Sweden                                       | <a href="mailto:031.871441@telia.com">031.871441@telia.com</a>                                 |
| Torbjörn Nilsson   | Conservation biology, Mgmt auth.  | Animal Ecology, EBC, Uppsala University, Norbyv. 18D, SE-752 36 Uppsala (currently at County Administration, SE-542 85 Mariestad) | <a href="mailto:torbjorn.nilsson@o.lst.se">torbjorn.nilsson@o.lst.se</a>                       |

## Appendiks 2 forts.

| Name               | Function                                | Organization and Address  | e-mail                                    |
|--------------------|---|---|---|
| Håkan Sand         | Wolf ecology, SKANDULV                  | University of Agricultural Sciences, Grimsö Wildlife Research Station, S-730 91 Riddarhyttan, Sweden          | hakan.sand@nvb.slu.se                     |
| Hans Chr. Pedersen | Wolf ecology, SKANDULV                  | Høgskolen i Hedmark, Avdeling for skog- og utmarksfag, Evenstad, NO-2480 Koppang, Norway                      | hans.c.pedersen@ninatrd.ninaniku.no       |
| Henrik Andrén      | Wolf ecology, SKANDULV                  | University of Agricultural Sciences, Grimsö Wildlife Research Station, S-730 91 Riddarhyttan, Sweden          | henrik.andren@nvb.slu.se                  |
| Per Ahlqvist       | Wolf ecology, SKANDULV                  | University of Agricultural Sciences, Grimsö Wildlife Research Station, S-730 91 Riddarhyttan, Sweden          | per.ahlqvist@nvb.slu.se                   |
| Scott Brainerd     | Wildlife ecology, information, SKANDULV | Norwegian Institute for Nature Research (NINA), Dronningens gt. 13, Postboks 736 Sentrum, N-0105 Oslo, Norway | sbr@nina.no                               |
| Torolf Lönnerholm  | Government, Sweden                      | Ministry of Environment, Swedish Government, Stockholm  | torolf.lonnerholm@environment.ministry.se |
| Anders Bjärvall    | Management, Sweden                      | Swedish Environmental Protection Board, Nat. Resources Mgmt div., SE-10648 Stockholm, Sweden                  | anders.bjarvall@environ.se                |
| Erik Lund          | Management, Norway                      | Directorate for nature management, N-7485 Trondheim, Norway   | Erik.Lund@DIRNAT.NO                       |
| Ingrid Bysveen     | Pop genetics, Mgmt, Norway              | Directorate for nature management, N-7485 Trondheim, Norway   | <u>Ingrid-bysveen.mjolnerod@dirnat.no</u> |
| Göran Ericson      | Ecology and sociology                   | Swedish Environmental Protection Board, Research division, SE-10648 Stockholm, Sweden                         | goran.ericsson@szooek.slu.se              |
| Anders Lundvall    | Wildlife research funding, Sweden       | Swedish Environmental Protection Board, Research division, SE-10648 Stockholm, Sweden                         | Anders.Lundvall@environ.se                |
| Ann Dahlerus       | Conservation org                        | Swedish Carnivore Association, Box 144, SE7-93 24 Leksand, Sweden   | ann.dahlerus@telia.com                    |
| Lotta Samuelson    | Conservation org                        | WWF, Ulriksdals Slott, SE-170 81 Solna, Sweden  | lotta.samuelson@wwf.se                    |
| Lennart Nyman      | Pop genetics, Conserv. Org.             | WWF, Ulriksdals Slott, SE-170 81 Solna, Sweden  | lennart.nyman@wwf.se                      |
| Gunnar Glöersen    | Wildlife hunting and mgmt               | Swedish Hunters' Association, Box 65, SE-660 60 Molkom, Sweden  | nar.gloersen@jagareforbundet.se           |

## Appendiks 3

Beregning av forholdet effektiv populasjonsstørrelse / virkelige populasjonsstørrelse  $N/N_e$

Hvordan beregne forholdet mellom  $N_c$  ('census' populasjonsstørrelse) og  $N_e$  (effektiv populasjonsstørrelse)? - How to estimate the ratio between  $N_c$  (census population size) and  $N_e$  (effective population size)?

Det er flere forskjellige måter å beregne forholdet mellom  $N$  og  $N_e$ . En kan bruke en komplett slektstavle, hvor alle 'fedre' og 'mødre' er kjent. Selv om vi kjenner slektskapet for de fleste ulvene i den skandinaviske ulvebestanden, har vi ikke en komplett slektstavle. En annen måte er å følge tapet av heterozygositet over flere generasjoner i en bestemt populasjon av kjent størrelse. Dette betyr et langsiktig studie med svært intensiv datainnsamling. Dette alternativet er ikke aktuelt for øyeblikket, men kan muligens bli brukt i framtiden.

En alternativ måte å beregne  $N/N_e$  forholdet, som ble foreslått av Fred Allendorf, er å bruke simuleringsprogrammer basert på individer. Slike simuleringsprogrammer følger livshistorien til hvert enkelt individ, dens overlevelse og reproduksjon. Hvert individ er gitt en egen spesiell genetisk kode og det genetiske bidraget til framtidlige generasjoner er kjent. Simuleringsprogrammet summerer den totale genetiske variasjonen av alle individene til enhver tid, som betyr at en kan beskrive tapet av heterozygositet til enhver tid. En simulering vil imidlertid bare gi en omtrentlig verdi av  $N/N_e$  forholdet.

$N_e$  kan beregnes ved å bruke tapshastigheten av heterozygositet per generasjon og forholdet kan da beregnes hvis den totale populasjonsstørrelsen er kjent (Harris & Allendorf 1989):

$$N_e = 1 / (2 \times H_{\text{tap}})$$

Eller mer generelt, gjenværende heterozygositet etter et bestemt antall generasjoner og forholdet  $N/N_e$  kan beregnes hvis den totale populasjonsstørrelsen er kjent:

$$N_e = 1 / (2 \times (1 - H_{\text{gjenværende}}^{(1/\text{antall generasjoner})}))$$

Den andre formelen sammen med et stokastisk simuleringsprogram basert på individer kan brukes til å finne et omtrentlig forhold mellom  $N_c$  (census populasjonsstørrelse) og  $N_e$  (effektiv populasjonsstørrelse). Simuleringsprogrammet kan gi informasjon om total populasjonsstørrelse, generasjonstid, tidsramme for simuleringen og tap av heterozygositet. I følge den andre formelen har man derfor all nødvendig informasjon for å beregne  $N_e$ , og derfor også forholdet  $N/N_e$ .

Vi brukte simuleringsprogrammet VORTEX (Lacy 1995). For å kjøre VORTEX må en spesifisere flere forskjellige livshistorietrekk og vi brukte 5 ulike kombinasjoner for overlevelse og reproduksjon, alle er mulige for en ulvebestand, for å få en mulig 'rekke' av resultater. Som et resultat varierte vekstraten mellom 1.06 og 1.35, som representerer en stor variasjon,

men alle mulige for en ulvebestand. Fra 1991 til 1998 var den gjennomsnittlige årlige vekstraten for den skandinaviske ulvebestanden 1.29 ( $\pm 0.035$  S.D.) (Wabakken et al. 2001).

En må også spesifisere antall år (time steps) i VORTEX, bæreevnen og den innledende populasjonsstørrelse. Resultatet inkluderer generasjonstid, gjennomsnittlig populasjonsstørrelse (dvs.  $N_c$ ) og gjenværende grad av heterozygositet. Ved hjelp av generasjonstiden kan en beregne antall generasjoner ved: tid / generasjonstid. En har derfor alle nødvendige data for å beregne  $N_e$  etter den andre formelen.

Forholdet  $N_c/N_e$  varierer mellom 2.88 og 2.97 (**tabell 1**). Forholdet var veldig robust mot de store forandringene i vekstrate. Å anta en  $N_e$  på 50 individer er nødvendig for bevaringen av genetisk variasjon, census populasjon skal være mellom 144 og 148 individer (**tabell 1**). Forholdene  $N_c/N_e$  i våre simuleringer var ganske stabile på tross av ganske store variasjoner for vekstrate som resultat av variasjon i dødelighet og reproduksjon. I tillegg, fikk Johansson & Eberhard (1996)  $N_c/N_e$  forhold på mellom 2.44 og 3.89. De brukte 12 ulike kombinasjoner av livshistorietrekk og igjen var resultatene veldig robuste mot forandringer i vekstrate. Deres data resulterte i en 'census' populasjon på 122 til 192 for en  $N_e$  på 50 individer. En ulvebestand på mer enn 200 individer kan derfor mest sannsynlig oppfylle kravene av en  $N_e$  lik 50. Eksempelene i denne rapporten har brukt forholdet  $N/N_e$  lik 4, som skulle være veldig konservativt. Observer at vi betrakter  $N_c$  (census populasjonsstørrelse) som en tilnærming til  $N$  (den virkelige populasjonsstørrelsen).

Referanser.

- Harris, R. & Allendorf, F. 1989. Genetically effective population size of large mammals: assessment of estimators. - *Conservation Biology* 3: 181-191.
- Johansson, M. & Eberhard, T. 1996. Den Skandinaviske vargpopulationen: En sårbarhetsanalys. - WWF rapportserie 1:96.
- Lacy, R.C. 1995. VORTEX - a stochastic simulation of the extinction process. Version 7.0. - Chicago Zoological Society.
- Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O. & Bjärvall, A. 2001. The recovery, distribution and population dynamics of wolves on the Scandinavian Peninsula, 1978-1998. - *Can. J. Zool.* 79: 710-725.

**Tabell 1.** Resultater fra VORTEX simuleringer og beregninger av  $N_e$  (ved bruk av formlene ovenfor) og forholdet  $N_c/N_e$ . Antall 'tidstrinn' (time step) var 100 år, den første populasjonen var 50 individer og hadde en bæreevne på 200 individer i alle simuleringene. - Results from the VORTEX simulations and calculations of  $N_e$  (according to the equation above) and the ratio  $N_c/N_e$ . The number of time step was 100 years, the initial population was 50 individuals and the carrying capacity was 200 individuals in all simulations.

| Vekst rate ( $\lambda$ ) | Gjennomsnittlig populasjons størrelse ( $N_c$ ) | Generasjons tid (år) | Antall generasjoner per 100 år | Resterend heterozygositet etter 100 år | $N_e$ | Ratio $N_c/N_e$ | $N_c$ hvis $N_e=50$ |
|--------------------------|---|----------------------|--------------------------------|--|-------|-----------------|---------------------|
| 1.06                     | 155   | 6.47                 | 15.5                           | 86.5%                                  | 53.54 | 2.90            | 145                 |
| 1.09                     | 186   | 6.41                 | 15.6                           | 88.4%                                  | 63.51 | 2.93            | 146                 |
| 1.15                     | 191   | 5.62                 | 17.8                           | 87.4%                                  | 66.31 | 2.88            | 144                 |
| 1.22                     | 197   | 5.47                 | 18.3                           | 87.1%                                  | 66.43 | 2.97            | 148                 |
| 1.32                     | 199   | 5.26                 | 19.0                           | 86.8%                                  | 67.40 | 2.95            | 148                 |

## Delprosjekt III. Tap av alfa-individer i en ulveflokk – effekter på flokkdynamikk og reproduksjon

Scott M. Brainerd  
Olof Liberg  
Hans Chr. Pedersen  
Håkan Sand  
Petter Wabakken  
Nina E. Eide

## Referat

Scott M. Brainerd, Olof Liberg, Hans Chr. Pedersen, Håkan Sand, Petter Wabakken & Nina E. Eide, 2003.

Del III. Tap av alfa-individer i en ulveflokk – effekter på flokk-dynamikk og reproduksjon. I Pedersen, H. C., Brainerd, S. M., Liberg, O., Sand, H. & Wabakken, P. Ulv – Bestands-dynamikk, levedyktighet og effekter av uttak. - NINA Fagrapport 61: 89pp.

Denne rapporten er en sammenfatning av tilgjengelige data og informasjon om effekter tap av alfa-ulver har på ulveflokkers reproduktive suksess og sosiale dynamikk. Ved litteraturgjennomgang og en gjennomgang av upubliserte data, samlet vi informasjon om 134 tilfeller der en eller begge av et alfa-par, ynglende eller potensielt ynglende, ble fjernet fra sitt revir ( $n = 149$ ). Datagrunnlaget omfatter ulver fra Great Lakes i USA ( $n = 31$ ), Rocky Mountains ( $n = 45$ ), Alaska ( $n = 37$ ), Skandinavia ( $n = 20$ ) og Hellas ( $n = 1$ ). Tap av alfa-ulver skjedde hovedsakelig ved dødsfall forårsaket av mennesker ( $n = 84$ ) eller av naturlige årsaker ( $n = 46$ ). I 17 tilfeller var det umulig å fastslå årsaken til at alfa-ulver døde eller forsvant, mens 2 ulver forlot sine revir.

En eller flere valper overlevde i 80% av tilfellene der én av foreldrene ble borte, og i 70% av tilfellene der begge foreldrene ble borte. I 65 av 79 tilfeller der en ulveflokk mistet alfa-individer overlevde minst én valp fram til rekruttering. Vi fant ingen forskjell i valpenes overlevelse etter tap av en eller begge foreldre eller om det var ett-åringer og/eller voksne hjelpere i flokken. Generelt sett var det imidlertid forskjell i overlevelse knyttet til samlet flokkstørrelse etter tap av alfa-individer.

Valper som vandret omkring alene eller sammen med én annen ulv overlevde bare i halvparten av tilfellene; i grupper på 3-5 ulver overlevde en eller flere valper i 81% av tilfellene; i grupper på  $\geq 6$  ulver overlevde en eller flere valper i nesten samtlige tilfeller (97%). Yngling påfølgende sesong forekom i bare halvparten av tilfellene der en av alfa-ulvene ble borte; i tilfeller der begge foreldrene ble borte skjedde yngling året etter i kun 15% av ulveflokkene. Her var det ingen forskjell om det var en alfa-hann eller en alfa-tispe som ble borte fra flokken. Det var heller ingen effekter av sesong og/eller kjønn i forhold til yngling påfølgende sommer. Det at alfa-individer ble erstattet hadde selvsagt stor innvirkning på ulveflokkens reproduksjon året etter tapet.

Tiden det tok før en alfa-ulv ble erstattet av en ny og påfølgende yngling ble undersøkt i forhold til ulike parametere i totalbestanden. Tiden det tok før en ny alfa-ulv var etablert var signifikant lengre i ekspanderende bestander enn i mettede bestander. Likeledes var tiden før ny yngling fant sted signifikant lengre i ekspanderende bestander enn i mettede. Tid til erstatning av en alfa-ulv samt tid til neste yngling var omvendt proporsjonal med størrelsen av totalbestanden.

Flokkstørrelsen ble redusert etter et uttak av alfa-individer. Blant annet fordi flere ulver ofte ble drept samtidig eller at overlevende flokkmedlemmer vandret ut eller ble borte av andre årsaker. Nesten 2/3 av alle ulveflokkene forble intakte etter at alfa-individer ble borte, og av de revirene hvor flokken ble oppløst ble 3/4 seinere tatt i bruk av ulver.

Oppsplitting av en flokk i flere mindre flokker innenfor det opprinnelige reviret er sjelden, men kan inntreffe når større flokker bryter sammen, særlig hvis kjønnsmodne individer innenfor den opprinnelige flokken finner en make raskt etter et alfa-individ blir borte. Knoppskyting ("budding"), dvs nydannelse av revir som grenser opp mot det opprinnelige reviret kan også forekomme under lignende situasjoner. Oppsplitting og knoppskyting vil oftest kunne skje i forbindelse med paringstiden eller om sommeren etter at et alfa-individ har forsvunnet. Vi har funnet eksempler på at dette har skjedd i forbindelse med at en alfa-hann ble borte fra Kongsvinger-Årjäng flokken. Her ble reviret delt i tre etter alfa-hannen ble borte, med muligheter for tre nye pardannelser. I slike tilfeller, kan tap av alfa-ulver føre til økt ulvetetthet lokalt.

Det mangler kunnskap om mekanismene bak forekomst av flere kull i samme ulveflokk. Flere kull ser ut til å forekomme når 1) ulvebestander er mettet og kjønnsmodne individer prøver å yngle innefor flokken istedenfor å vandre ut, 2) bestandene er små etter en periode med hardt jaktuttak og de har tilgang til mye mat, eller 3) mattilgangen generelt er høy. I dette materialet har vi funnet tre tilfeller der dette fenomenet kan relateres til tap av alfa-individer. Ingen av disse er fra Skandinavia.

Den skandinaviske ulvebestanden er relativt liten, men likevel i vekst. I perioden 1985-2002 har bestanden mistet 20 alfa-individer, og i enkelte år har dette utgjort tap i opptil 67% av flokkene, uten sterke negative konsekvenser på bestandstilveksten. I perioden 1999-2001 ble alfa-ulver borte fra 30% av flokkene i gjennomsnitt. Den totale dødeligheten i bestandene har ligget på ca. 10% i gjennomsnitt de siste 10 år. Den skandinaviske ulvebestanden kan demografisk sett tåle en samlet dødelighet på ca. 30% og fortsatt holde seg stabil

For å kunne regulere bestanden og samtidig øke aksept for ulvens tilstedeværelse lokalt må forvaltningen før eller seinere vurdere muligheten for kvote-regulert jakt. Denne rapporten bør gi en bedre forståelse for konsekvensene av felling av alfa-ulver på ulike flokk- og bestandsnivå. Selv om datagrunnlaget er lite og resultatene fortsatt er beheftet med usikkerhet, synes bestanden, rent demografisk, i dag å tåle et visst uttak av ulver, herunder ynglende dyr. Ytterligere forskning som framskaffer data om populasjonsdynamikk og andre økologiske aspekter hos den skandinaviske ulven er viktig. Basert på demografiske data fra den skandinaviske bestanden vil det da være mulig å utvikle ulike høstingsmodeller med tanke på bevaring og forutsigbare utfall av forskjellige strategier der felling inngår som en del av ulveforvaltningen.

## Abstract

Scott M. Brainerd, Olof Liberg, Hans Chr. Pedersen, Håkan Sand, Petter Wabakken & Nina E. Eide, 2003.

Part III. The effects of alpha wolf (*Canis lupus*) loss on reproductive success and pack dynamics. In Pedersen, H. C., Brainerd, S. M., Liberg, O., Sand, H. & Wabakken, P. Wolf – Population dynamics, viability and effects of alpha-individual loss.- NINA Fagrapport 61: 89pp.

This report is a synthesis of available data and information on the effect the loss of alpha wolves has on a wolf pack's reproductive success and social dynamics. As a result of a literature review and an e-mail survey with a query for unpublished data, we collected data on 134 cases where one or both of a pair of breeding or potentially breeding wolves ( $n = 149$ ) disappeared from their territory. This data base includes wolves from the Great Lakes ( $n = 31$ ), Rocky Mountains ( $n = 45$ ) and Alaska ( $n = 37$ ) in the U.S. as well as Scandinavia ( $n = 20$ ) and Greece ( $n = 1$ ). Loss of alpha wolves were generally caused by humans ( $n = 84$ ) or by natural means ( $n = 46$ ). In 17 cases it was impossible to determine the reason why an alpha wolf died or disappeared, and in 2 cases wolves abandoned their territories.

We found that in 80% of the cases where one of the parents were removed, and in 70% of cases where both parents were removed,  $\geq 1$  pup survived afterwards. In 65 of 79 cases where a pack lost an alpha individual  $\geq 1$  pup survived to recruitment. We did not find any differences in this incidence of pup survival after the loss of 1 or both alphas, nor were there differences in this parameter relative to the presence of yearlings or adult helpers (auxillaries). However, there was a clear difference in the incidence of pup survival relative to the size of packs after alpha individuals were lost.

Pups that wandered alone or together with 1 other wolf survived in only half of the cases; in groups of 3-5 wolves  $\geq 1$  pup survived in 81% of cases; in groups of  $\geq 6$  wolves  $\geq 1$  pup survived in nearly all cases (97%). Reproduction the following season occurred only in about 50% of cases where one of the breeding wolves was lost. In cases where both parents were lost reproduction occurred in only 15% of the cases. We found no differences relative to reproduction the next season between the loss of male or female alpha wolves. Neither did we find any differences for this parameter when we compared seasons, sexes or the interaction between these variables. Rapid replacement of alpha wolves was naturally a decisive factor influencing the pack's ability to produce pups the season following alpha loss.

We found that as small, recolonizing wolf populations increased in number, there was a corresponding decrease in the time to replacement of lost alpha wolves and the next whelping. These correlations were significant. We also found that the intervals for alpha replacement and next whelping

were shorter in saturated wolf populations as compared to new, recolonizing populations.

Pack size was generally smaller after alpha wolves were lost. This was due to the fact that in many cases several wolves were killed, dispersed or disappeared at about the same time as the alpha wolf was lost. Nearly 2/3 of all wolf packs remained intact after alpha wolves were lost, and of those that dissolved, 3/4 of packs later became re-established or territories were reoccupied by new wolves.

Pack splitting, although rare, seems to generally occur when large packs break down, particularly if there are sexually mature wolves within the original pack that find a mate quickly after the alpha individual is lost. Budding or splitting occurred during the mating season or during early summer. This may happen when a yearlings or adults within a pack find a mate at about the time of alpha loss. The territory can then be split between the remaining members of the pack, or a new pack may bud off and establish itself on the fringe of the original territory. In Scandinavia, we have observed an example of pack in the "Kongsvinger-Årjäng pack". In this case, the loss of an alpha male led to the splitting of the old territory, possibly resulting in three new territories; two juvenile females from the original pack and the original alpha female. In such cases, the loss of an alpha wolf may actually lead to increased wolf densities locally.

We have little knowledge regarding the mechanisms that determine multiple litters within the same pack. Multiple litters seem to occur when 1) wolf populations are saturated and sexually mature wolves try to mate within a pack rather than disperse, 2) populations are small after a period of heavy hunting pressure, and there is good food availability, or 3) food availability is generally high. We describe three such episodes that can be related to the loss of alpha wolves.

The Scandinavian wolf population is relatively small, but it is growing. During the period 1985-2002 this population lost 20 alpha wolves, and in certain years alphas have been lost in up to 67% of packs, without any strong negative consequences for population growth. During the period 1999-2001 alpha wolves were lost in 30% of packs on average. The total mortality has averaged around 10% during the past 10 years. The Scandinavian wolf population should theoretically be able to withstand a total mortality of about 30% without decline

At some point, Scandinavian wolf managers will have to evaluate the possibility of allowing a carefully monitored, quota-based wolf hunt in order to regulate the population and simultaneously alleviate conflicts with local communities. We hope that this report has given wolf managers a better understanding of the consequences that killing alpha wolves may have at both the pack and population level. Our understanding of the effects of killing alpha and other wolves in the Scandinavian population is still associated with some uncertainty, although we have some evidence that the population can sustain some wolf mortality, including alpha individuals, from the population. There is a need for continuing research on



Scandinavian wolf demographics and population dynamics, and we recommend that management authorities in both Sweden and Norway ensure the possibility for data collection on these and associated parameters in the future. We also recommend that wolf researchers cooperate with wildlife managers in developing harvest models based upon empirical data collected from our Scandinavian wolves in order to better understand the outcomes of different strategies and scenarios where hunting may be used as a management tool.

## Innhold

|   |    |
|---|----|
| Referat .....   | 54 |
| Abstract .....  | 55 |
| 1 Innledning .....  | 57 |
| 2 Metoder.....  | 58 |
| 2.2 Datagrunnlaget .....  | 58 |
| 2.2 E-post spørreundersøkelse.....  | 59 |
| 2.3 Terminologi .....   | 59 |
| 3 Resultater .....  | 61 |
| 3.1 Flokkstørrelse .....  | 61 |
| 3.2 Tap av foreldre – effekter på valpeoverlevelse .....                                  | 61 |
| 3.3 Tap av alfa-individer – effekter på reproduksjon påfølgende ynglesesong.....          | 61 |
| 3.4 Tap av alfa-individer - effekter på ulveflokkens stabilitet og sosiale dynamikk ..... | 64 |
| 3.5 Faktorer som påvirker erstatning av alfa-ulver og senere yngling.....                 | 64 |
| 3.6 Resultater fra spørreundersøkelsen .....  | 66 |
| 4 Gjennomgang av faktagrunnlag og diskusjon .....   | 70 |
| 4.1 Begrepet “alfa-individ” relatert til ulvens sosiale organisering .....                | 70 |
| 4.2 Tap av alfa-ulver – effekter på reprodutiv suksess.....                               | 70 |
| 4.2.1 Valpeoverlevelse .....  | 71 |
| 4.2.2 Yngling etter tap av alfa-ulver .....   | 72 |
| 4.3 Effekter på flokkdynamikk og arealbruk .....  | 72 |
| 4.3.1 Oppløsning og reetablering av ulverevirer ..  | 72 |
| 4.3.2 Oppsplitting og knoppskyting/budding fra ulveflokker .....                          | 73 |
| 4.3.3 Multiple kull.....  | 73 |
| 4.4 Effekt av jakt på ulvebestander.....  | 73 |
| 5 Sammendrag og konklusjoner .....  | 75 |
| 5.1 Reprodutiv suksess.....   | 75 |
| 5.1.1 Valpeoverlevelse .....  | 75 |
| 5.1.2 Ynglefrekvens.....  | 75 |
| 5.2 Flokksamhold, sosial dynamikk og arealbruk.....                                       | 75 |
| 5.2.1 Flokkstørrelse .....  | 75 |
| 5.2.2 Flokksamhold .....  | 75 |
| 5.2.3 Knoppskyting/budding og oppsplitting av flokker og revir.....                       | 75 |
| 5.2.4 Forekomst av multiple kull .....  | 75 |
| 5.2.5 Erstatningsrate av alfa-individer og påfølgende yngling .....                       | 75 |
| 6 Konsekvenser for forvaltningen av skandinaviske ulver ..                                | 76 |
| 7 Takk .....  | 77 |
| 8 Litteratur.....   | 78 |
| Appendiks 1.....  | 82 |
| Appendiks 2.....  | 87 |

# 1 Innledning

Ulven (*Canis lupus*) er et sosialt, revirhevdende hundedyr (se Mech & Boitani 2003a), og den holder til i mange ulike habitater i Eurasia og Nord Amerika (Mech 1970, Harrington & Paquet 1982, Route & Aylsworth 1999). Ulven hadde en gang verdens største utbredelse blant de landlevende pattedyrene og den fantes så og si i alle habitater, med unntak av tropiske skogsområder (Route & Aylsworth 1999). Mennesket utryddet ulven fra store deler av sitt tidligere utbredelsesområde i Eurasia (Delibes 1990, Boitani 1995, Route & Aylsworth 1999, Wabakken et al. 2001a) og i Nord Amerika (Harrington & Paquet 1982, Boitani 1995). Ulvebestandene i flere områder er nå i ferd med å ta seg opp igjen; både i det nordlige USA og i Skandinavia, samt i flere deler av Europa (Promberger & Schröder 1993, Fritts et al. et al. 1995, Mech 1995, Wydeven et al. 1995, Bangs et al. 1998, Wabakken et al. 2001a). I de mest fjerntliggende delene av ulvens utbredelsesområde finnes det i dag store jaktbare bestander av ulv (Route & Aylsworth 1999); for eksempel i store deler av Kanada (Hayes & Gunson 1995), Alaska (Stephenson et al. 1995) og tidligere Sovjetunionen (Bibikov 1980, Bibikov 1990, Ovsyanikov et al. 1998).

En problemstilling som raskt blir aktuell i regioner der man forsøker å forvalte små og voksende bestander av ulv, er nødvendigheten av å balansere behovet for å sikre langsiktig overlevelse av ulvebestanden imot det umiddelbare behovet for å fjerne "problemindivider" eller begrense bestandsveksten til nivåer som kan aksepteres av lokalbefolkningen (Mech 1995a). I Skandinavia (Wabakken et al. 2001a) og i områdene rundt Great Lakes (se f.eks. Mech 1977a, 1977b, 2001a, 2001b, Fritts & Mech 1981, Fritts et al. 1995, Wydeven et al. 1995) og Rocky Mountains (se f.eks. Bangs et al. 1995, Boyd et al. 1995, Fritts et al. 1995, Bangs et al. 1998) i USA, har ulven relativt nylig reetablert seg i områder der den tidligere var vanlig, spesielt i områder der forholdet mellom tilgjengelig byttedyr biomasse per ulv er relativt høy (Fuller et al. 2003). Med utgangspunkt i relativt få individer ("founder" individer) har disse bestandene i løpet av kort tid etablert seg og raskt vokst i antall. Som en følge av at disse bestandene har fått ekspandere inn i områder med tettere bosetning og mer menneskelig aktivitet, så har også konfliktnivået, knyttet til tap og skade på husdyr og hunder økt. Dette har nødvendigvis igjen ført til tap av "problem-ulver". Det faktum at mennesket *føler* at ulven er en trussel både for seg selv og for høstbart vilt har trolig også ført til illegal jakt på ulv (se f.eks. Bangs et al. 1995, 1998, SKANDULV upublisert).

Raskt voksende ulvebestander anbefales kontrollert gjennom en eller annen form for felling, så sant målene for å gjenopprette ulvebestanden er nådd. (Mech 1995, Fritts et al. 1995). Unntatt er områder der alt vilt er fredet for all jakt og fangst, slik som i nordamerikanske nasjonalparker. Utdanning og særskilte informasjons- og kommunikasjonstiltak, er svært viktige i innsatsen for å høyne menneskets toleranse for ulvens tilstedeværelse i naturen og for økt forståelse av dagens forvaltning av ulv (e.g. Fritts et al. 1995, Brainerd & Bjerke

2002). Til tross for tilgang på informasjon om ulv så viser det seg at folk som lever i umiddelbar nærhet av ulv er mer negative til ulv enn de som bor i områder der det ikke finnes ulv i nærområdet (Ericsson & Herberlien 2002, Williams et al. 2002). Nyere studier fra Skandinavia indikerer at lokalt engasjement i forvaltningen av ulv, f.eks. lokal jakt på ulv, kan bidra til å dempe noen av konfliktene rundt dagens forvaltning av ulv og kanskje også øke den generelle aksepten for ulv (Krange & Skogen 2001, Skogen & Haaland 2001, Brainerd 2003, Skogen et al. 2003). Før man åpner for lokal jakt på små, men raskt voksende ulvebestander, er det helt nødvendig å kartlegge effektene av en ikke-selektiv jakt på ulv i ulveflokker. Det er også svært viktig å vurdere hvilke effekter tap eller uttak av ulv (inkludert illegal jakt) kan ha på den skandinaviske ulvebestanden, når man skal vurdere fremtidige forvaltningsstrategier som muligens omfatter jakt på ulv.

Ingen har til nå sammenfattet data om tap og uttak av ynglende ulver, med effekter på reproduksjon og rekruttering av ikke-reproduserende ungdyr i bestandene, dette til tross for at det er beskrevet mange tilfeller i litteraturen (se f.eks. Fritts & Mech 1981, Peterson et al. 1984, Ream et al. 1991, Boyd & Jiminez 1994, Meier et al. 1995, Mech et al. 1998). Hensikten med denne rapporten er å belyse effektene av tap og uttak av ynglende ulver, de såkalte "alfa-ulvene", med spesielt fokus på effekter på valpeoverlevelse, framtidig reproduksjon og territoriell atferd hos ulveflokker. Vi diskuterer konsekvensene av tap og uttak av "alfa-individer" i sammenheng med felling som tiltak på små og voksende bestander av ulv. Vi vil understreke at resultater og konklusjoner i denne rapporten er foreløpige og de kan derfor bli noe endret ved vitenskapelig publisering i samarbeid med noen av våre ikke-skandinaviske samarbeidspartnere (**appendiks 2**).

## 2 Metoder

Denne rapporten er basert på en sammenfatning av publisert og upublisert litteratur, en e-post undersøkelse blant ulvebio-logger verden over, og analyser av publiserte og upubliserte data som kollegaer har sendt oss.

### 2.2 Datagrunnlaget

Vi har i alt funnet 134 tilfeller der "alfa-ulver" er tapt fra etablerte ulveterritorier (n = 149 ulver) fra flere lokaliteter i Nord Amerika og Europa (**tabell 1**, **appendiks 1 & 2**, se også del I). De fleste av disse ulvene ble drept av mennesker eller menneskelig aktivitet, mange døde av naturlige årsaker, mens andre forsvant av ukjente årsaker eller de vandret ut fra flokkens territorium (**tabell 2**).

De fleste av disse tilfellene (n = 123) var flokker  $\geq 3$  individer (før tap) (**figur 1**). Vi har imidlertid også inkludert tilfeller der bare det revirhevdende paret er igjen (n = 9), eller tilfeller der bare et enslig individ er igjen etter at maken ble fjernet (n = 2). I tilfeller der begge alfa-ulver ble fjernet innenfor et tidsrom på en måned (n = 15), betegnes disse som "begge kjønn" i analysene. Slike tilfeller ble behandlet separat for å kunne undersøke hvilke effekter tap av én enkelt alfa-ulv har på reproduksjonssuksess og flokkens videre skjebne. I 11 tilfeller der mer enn en ulv ble fjernet innenfor et tidsrom på mer enn 1, men mindre en 12 måneder, ble disse behandlet som separate tilfeller (n = 24 ulver). I et tilfelle (nr. 11, nr. 12 og nr. 13, se **appendiks 1**) ble to hanner og to tisper drept innenfor en periode på 12 måneder, et annet tilfelle omfatter avlving av to tisper (nr. 59 og nr. 60, se **appendiks 1**) innefor et år.

**Tabell 1.** Oversikt over registrerte tilfeller av tap av alfa-individer fordelt på studieområde og kjønn (1970-2002, se Appendix 2 for kilder). - Overview of cases of alpha wolf loss by study area and sex (1970-2002, see Appendix 2 for sources).

| Studieområde                           | Kjønn    |           |                          | Totalt     |
|--|----------|-----------|--------------------------|------------|
|  | Tispe    | Hann      | Begge kjønn <sup>1</sup> |            |
| <b>Nord Amerika</b>                    |          |           |                          |            |
| Alaska (U.S.)                          |          |           |                          |            |
| Denali National Park <sup>2</sup>      | 13       | 9         | 6                        | 28         |
| Kenai Peninsula <sup>3</sup>           | 7        | 2         |                          | 9          |
| Delsum                                 | 20       | 11        | 6                        | 37         |
| Northern Rockies (U.S.)                |          |           |                          |            |
| Yellowstone National Park <sup>4</sup> | 12       | 10        | 1                        | 23         |
| Northwestern Montana <sup>5</sup>      | 4        | 9         | 3                        | 16         |
| Idaho <sup>6</sup>                     |          | 2         | 4                        | 6          |
| Delsum                                 | 16       | 21        | 8                        | 45         |
| Great Lakes (U.S.)                     |          |           |                          |            |
| Northeastern Minnesota <sup>7</sup>    | 1        | 1         |                          | 2          |
| Northwestern Minnesota <sup>8</sup>    |          | 3         |                          | 3          |
| Wisconsin <sup>9</sup>                 | 14       | 11        | 1                        | 26         |
| Delsum                                 | 15       | 15        | 1                        | 31         |
| Delsum Nord Amerika                    | 51       | 47        | 15                       | 113        |
| <b>Europa</b>                          |          |           |                          |            |
| Skandinavia <sup>10</sup>              | 6        | 14        |                          | 20         |
| Hellas <sup>11</sup>                   |          | 1         |                          | 1          |
| Delsum Europa                          | 6        | 15        |                          | 21         |
| <b>Totalt</b>                          | <b>5</b> | <b>62</b> | <b>15</b>                | <b>134</b> |

<sup>1</sup> Par tatt ut innenfor 1 måned.

<sup>2</sup> Meier et al. 1995, Mech et al. 1998

<sup>3</sup> Peterson et al. 1984, Jozwiak 1995, E. Jozwiak upubl.

<sup>4</sup> D. Smith og E. Bangs, upubl.

<sup>5</sup> Ream et al. 1991, Boyd & Jiminez 1994, E. Bangs, E. Bradley, J. Fontaine, T. Meier upubl.

<sup>6</sup> C. Mack, C. Niemeyer, E. Bangs upubl.

<sup>7</sup> Mech 1977

<sup>8</sup> Fritts og Mech 1981

<sup>9</sup> Inkluderer både North-Central og Northwestern Wisconsin. Wydeven et al. 1995, Kohn et al. 2000, A. Wydeven, R. Schultz, W. Hall upubl.

<sup>10</sup> Norge og Sverige, SKANDULV-projektet, upubl. (se også Wabakken et al. 2001).

<sup>11</sup> Y. Iliopoulos, upubl. (se Iliopoulos 2000).

**Tabell 2.** Årsaker til tap av alfa-ulver fra etablerte territorier. - Causes of alpha wolf loss from resident territories.

| Årsak til tap av alfa-ulv                  | Antall     | Prosent      |
|--|------------|--------------|
| <b>Menneskeskapt dødelighet</b>            |            |              |
| Forskningsfangst-ulykke                    | 4          | 2,7          |
| Forflytning                                | 5          | 3,4          |
| Sammenstøt med motorisert kjøretøy         | 10         | 6,7          |
| Lovlig jakt                                | 18         | 12,1         |
| Kontrolltiltak                             | 22         | 14,8         |
| Ulovlig jakt (inkl. sannsynlige tilfeller) | 25         | 16,8         |
| <b>Totalt</b>                              | <b>84</b>  | <b>56,4</b>  |
| <b>Naturlig dødelighet</b>                 |            |              |
| Drept av byttedyr                          | 2          | 1,3          |
| Snøskred                                   | 4          | 2,7          |
| Sykdom/ infeksjon                          | 15         | 10,1         |
| Andre ulver                                | 25         | 16,8         |
| <b>Totalt</b>                              | <b>46</b>  | <b>30,9</b>  |
| <b>Ukjent dødsårsak eller forsvinning</b>  |            |              |
| Utvandring                                 | 2          | 1,3          |
| <b>Totalt</b>                              | <b>17</b>  | <b>11,4</b>  |
| <b>Totalt</b>                              | <b>149</b> | <b>100,0</b> |

bindelse med et kontrolltiltak og i et tilfelle ble en ulveflokk flyttet inn i fangenskap.

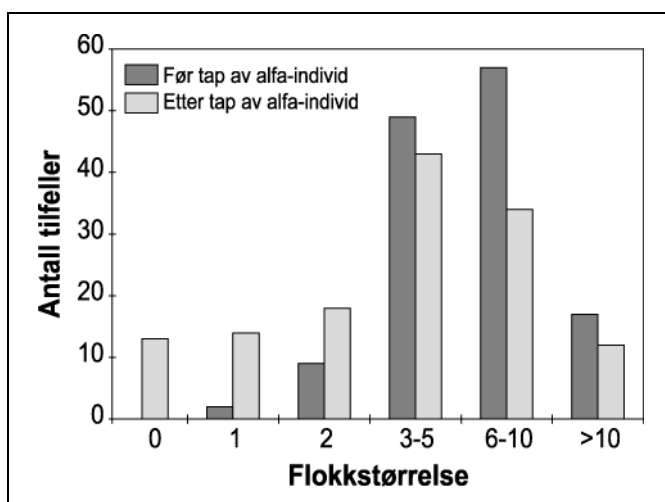
## 2.2 E-post spørreundersøkelse

Etter diskusjoner med fremtredende ulvebiologer, som L. D. Mech og R. Peterson, samt gjennomgang av eksisterende litteratur, ble det sendt ut en e-mailbasert spørreundersøkelse med forespørsel om upubliserte data til et utvalg av viltbiologer med kjennskap til ulv på verdensbasis. Flere enkeltpersoner og institusjoner har i tillegg bidratt med upubliserte data, de har også supplert og hjulpet til med tolkningen av publisert materiale (se **appendiks 2**). Datagrunnlaget fra dette studiet vil bli utvidet og publisert på engelsk med disse samarbeidspartene som medforfattere.

## 2.3 Terminologi

Vi definerer "alfa-ulver" som revirmarkerende, territorielle og reproduserende voksne individer; med andre ord de dominante medlemmene i ulveflokk. "Hjelpere" er andre ulver, ett år eller eldre, som fortsatt er stasjonære i reviret, og disse kan eventuelt hjelpe til med oppfostringen av valper i ulveflokk (f.eks. Harrington et al. 1983, Mech 1995b). Voksne anses å være ulver i kjønnsmoden alder, generelt  $\geq 22$  måneder (Mech 1970), mens valper er definert som ulver yngre enn ett år. Året ble inndelt i tre sesonger som følgende: 1) januar-april (omfatter paringssesongen og perioden før yngling), 2) mai-august (ynglesesongen; når valpene er små og delvis dier) og 3) september-desember (perioden etter yngling; når valpene begynner å få voksen kroppsform og størrelse).

"Oppløsning" beskriver episoder der sosiale enheter, oftest flokker, går i oppløsning som en følge av at individer vandrer ut fra den originale ulveflokkens revir (det kan fortsatt være enkeltindivider igjen i området). I noen tilfeller, kan enkeltindivider forbli i reviret helt til andre ulver, etter en kortere eller lengre periode, slutter seg til flokken igjen. Strengt tatt kan slike tilfeller derfor ikke betraktes som oppløsning. "Forlatt" beskriver tilfeller der et ulverevir har blitt oppgitt av ulv. Vi inkluderer her også tilfeller der alle ulver ble fjernet av mennesker, for å kunne undersøke tilfeller av reetablering. Uttrykket "reetablering" beskriver den påfølgende etableringen av ulv i et bestemt revir. Her inkluderer vi tilfeller der revirer blir tatt i bruk av nye ulver eller tilfeller der gjenværende solitære ulver har funnet en ny make. "Knoppskyting" (direkte fra engelsk "budding") inntreffer når et flokk-medlem danner par med en ulv med opprinnelse i en annen flokk, og paret etablerer revir inntil den første ulvens føderevir (Fritts & Mech 1981, Fuller 1989, Meier et al. 1995, Mech & Boitani 2003a). "Oppsplitting" skiller seg fra "knoppskyting/budding" på den måten at det i dette tilfellet er én eller flere ulver som skiller lag med den opprinnelige flokken og etablerer et nytt revir i deler eller inntil det reviret de opprinnelig kom fra, hvilket ofte også er et mer permanent fenomen (Mech 1970, Mech & Boitani 2003a). "Multiple kull" beskriver tilfeller der det er flere reproduksjoner innenfor en ulveflokk og revir i en og samme ynglesesong.



**Figur 1.** Flokkstørrelse hos ulv før og etter tap av alfa-individer (n = 134). - Distribution of group sizes of wolves prior to and after removal of alpha individuals (n = 134).

Antall alfa-ulver (hanner og tisper) som døde eller forsvant i dette utvalget er nesten jevnt fordelt gjennom året (**tabell 3**). De fleste dokumenterte tilfeller er tap av enkelt individer (n = 119), mens 15 par (både hann og tisper) ble fjernet innenfor et kort tidsrom (enten samtidig eller med mindre enn 1 måned mellomrom). I fire tilfeller ble alle ulvene i flokken fjernet i for-

**Tabell 3.** Tap av alfa-ulver fordelt på kjønn og årstid. - Loss of alpha wolves by sex and season.

| Kjønn        | Uspesifisert | Årstid       |            |                    | Totalt |
|--------------|--------------|--------------|------------|--------------------|--------|
|              |              | Januar-April | Mai-August | September-Desember |        |
| Begge kjønn* | 0            | 8            | 3          | 4                  | 15     |
| Tispe        | 1            | 18           | 21         | 17                 | 57     |
| Hann         | 2            | 18           | 22         | 20                 | 62     |
| Totalt       | 3            | 44           | 46         | 41                 | 134    |

\* Par tatt ut innenfor 1 måned.

Valpeoverlevelse, etter tap av en eller begge foreldre, er estimert på bakgrunn av observasjoner, sporing på snø, DNA analyser (genetiske markører) og overlevelse av radio-merkede valper. At en valp overlever medfører rekruttering inn i bestanden (dvs overlevelse fram til 1 års alder). Estimatet "vellykket yngling" er for en gitt sesong basert på observasjoner av valper ved hi eller i reviret senere på sesongen. Tilfeller der tilstedeværelse av valper kun er sannsynliggjort ut i fra observasjoner av yngleaktivitet er også inkludert i disse analysene.

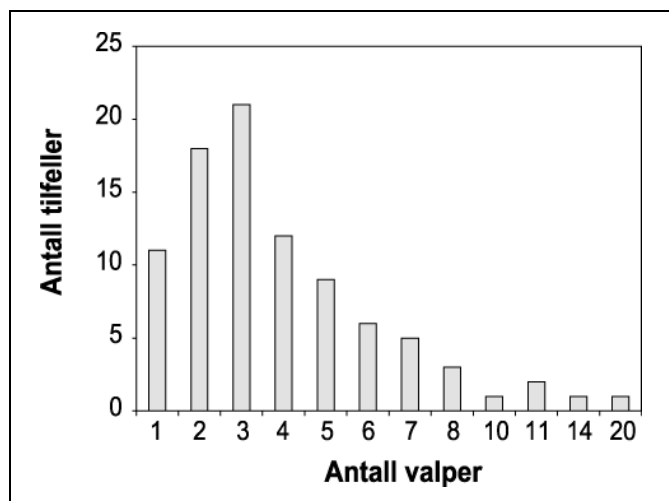
Ulvebestander er definert som "mettet" (se Mech & Boitani 2003a) dersom de synes å ha nådd bæreevnen; dvs det er et relativt lavt forhold mellom byttedyr biomasse/ulv og der det er en variabel populasjonsvekst (dvs ikke raskt voksende). Denali-bestanden (Mech et al. 1998), Kenai-bestanden (Peterson et al. 1984, Jozwiak 1997), bestanden i nordvest Minnesota (Mech 1977a, b) og den store greske bestanden (Iliopolous et al. 1999, Iliopolous 2000) betraktes som "mettede" bestander. Bestandene i Skandinavia (Wabakken et al. 1982, 1984, 1994, 1996, Wabakken & Maartmann 1997, Wabakken & Steinset 1998, Wabakken et al. 1999, 2000, 2001a, b, 2002, Johansson 2002), Wisconsin (Wydeven et al. 1995, Schultz et al. 1999, Kohn et al. 2000, Wydeven et al. 2003), nordlige og sentrale deler av Minnesota (Fritts & Mech 1981), og Rocky Mountains (Ream et al. 1991, Boyd & Jiminez 1994, Bangs et al. 1995, 1998, 2001, Mack & Holyan 1998, Mack et al. 2002, Phillips & Smith 1997, Smith 1998, Smith et al. 1999, 2000, 2001, Smith & Guernsey 2002, U. S. Fish and Wildlife Service et al. 2000, 2001, 2002) representerer reetablerte, ekspanderende bestander, karakterisert av små populasjoner med relative høy vekstrate, og et relativt høyt forhold mellom byttedyr biomasse/ulv. Da de "mettede" bestandene inkludert i denne rapporten er deler av større sammenhengende bestander, så har vi ikke inkludert disse bestandene i analysene på bestandstørrelse og/eller vekst. I rapporten er vi i utgangspunktet mest interessert i tap av alfa-individer og effekter på populasjonsparametere og valping i den første sårbare fasen av en reetablering, og vi har derfor kun inkludert data fra ulvebestander under reetablering.

De statistiske testene (tosidige) siteres med relevante parameter i teksten. Gjennomsnitt presenteres med standard avvik. Signifikans nivå er satt til  $P \leq 0.05$ .

## 3 Resultater

### 3.1 Flokkstørrelse

Gjennomsnittlig flokkstørrelse ( $n = 134$ , **figur 1**) var  $6.80 \pm 4.08$  før tap av alfa-individ og  $4.73 \pm 4.06$  etter tap (paret T-test:  $t = -10.06$ ,  $df = 133$ ,  $P < 0.001$ ). Hvis det var valper tilstede da individer ble fjernet fra flokken, så varierte antallet fra 1-20 (**figur 2**). Store kullstørrelser ( $\geq 14$ ) var et resultat av flere kull innenfor flokken før tap av alfa-ulver (se **appendiks 1** og under).



**Figur 2.** Antall valper i ulveflokker ved tap av alfa-individer ( $n = 90$ ). - Number of pups in packs at time of alpha loss ( $n = 90$  cases).

### 3.2 Tap av foreldre – effekter på valpeoverlevelse

Bemerkelsesverdig nok hadde de fleste ulveflokkene (> 80 %) en eller flere overlevende valper etter at en av foreldrene forsvant fra flokken. Til og med når begge foreldre forsvant omtrent samtidig overlevde en eller flere valper i fem av syv tilfeller (**tabell 4**). Vi fant ingen signifikant forskjell i andel av flokkene med eller uten overlevende valper når alfa-tisper, alfa-hanner eller begge alfa-individer ble fjernet fra flokken (Pearson Chi-Square = 2.479,  $df = 2$ ,  $P = 0.29$ ,  $n = 79$ ). Vi fikk samme resultat når vi sammenlignet valpeoverlevelse mellom kjønn for tilfeller der bare et alfa-individ ble fjernet (Pearson Chi-square = 1.952,  $df = 1$ ,  $P = 0.16$ ,  $n = 72$ ). Vi fant ingen forskjell i frekvensen av valpeoverlevelse mellom "mettede" bestander (76.2%,  $n = 21$ ) og ekspanderende bestander (84.5%,  $n = 58$ , Pearson Chi-square = 0.73,  $df = 1$ ,  $P = 0.39$ ,  $n = 79$ ).

Vi fant dessuten ingen forskjeller i andel flokker med og uten overlevende valper mellom de 3 sesongene (**tabell 5**; Pearson Chi-square = 1.07,  $df = 2$ ,  $P = 0.58$ ,  $n = 77$ ). Andelen tilfeller der én eller flere valper overlevde var heller ikke forskjellig

mellom sesonger enten det gjaldt tap av alfa-hanner (Pearson Chi-square = 2.43,  $df = 2$ ,  $P = 0.30$ ,  $n = 42$ ) eller alfa-tisper (Pearson Chi-square = 2.43,  $df = 2$ ,  $P = 0.30$ ,  $n = 42$ ).

Tilstedeværelsen av "hjelpere" hadde ingen innvirkning på valpeoverlevelsen innenfor flokkene (**tabell 6**, Pearson Chi-square = 1.71,  $df = 1$ ,  $P = 0.19$ ,  $n = 72$ ). Heller ikke erstatning av en av foreldrene virket inn på dette forholdet (**tabell 7**, Pearson Chi-square = 2.19,  $df = 1$ ,  $P = 0.14$ ,  $n = 68$ ). Det var ingen forskjell i antall valper i flokker med eller uten overlevende valper før alfa-individer ble tapt ( $x = 4.04 \pm 3.01$ , Mann-Whitney U = 290.00,  $Z = -1.604$ ,  $P = 0.11$ ).

Valpeoverlevelsen samsvarte allikevel direkte med antall ulver i flokken etter tap av alfa-individer (**tabell 8**). Valper som var alene eller sammen med én annen ulv overlevde bare i halvparten av tilfellene; i grupper på 3-5 ulver overlevde valper i 81% av tilfellene; mens i grupper på  $\geq 6$  ulver så overlevde én eller flere valper nesten alltid (97%). Forskjellen i overlevelse mellom disse tre gruppene var signifikant (Pearson Chi-square = 16.09,  $df = 2$ ,  $P < 0.001$ ). I ett tilfelle overlevde en valp til tross for at alle de andre ulvene forsvant (nr. 74, **appendiks 1**), mens i to andre tilfeller der avkom ble igjen aleine overlevde ingen valper.

### 3.3 Tap av alfa-individer – effekter på reproduksjon påfølgende ynglesesong

Vi undersøkte hvordan tap av alfa-individer påvirket forekomst av valper innenfor ulveflokkene den påfølgende ynglesesongen. Det ble ikke funnet noen forskjell knyttet til kjønn på det tapte alfa-individet (**tabell 9**, Pearson Chi-square = 1.36,  $df = 1$ ,  $P = 0.24$ ,  $n = 106$ ). Ved tap av en enkelt alfa-ulv (uavhengig av kjønn), ble yngling påvist etterfølgende sommer i 49% av tilfellene, mens det tilsvarende tall for yngling ved tap av begge alfa-ulvene var 15%. Denne forskjellen i ynglefrequens ved tap av én vs to alfa-individer var signifikant (**tabell 9**, Pearson Chi-square = 6.79,  $df = 1$ ,  $P = 0.009$ ).

Det ble ikke funnet noen forskjell i ynglefrequensen relatert til hvilken sesong tap av alfa-individer inntraff (Pearson Chi-square = 3.00,  $df = 2$ ,  $P = 0.22$ ). Generelt var det ingen forskjell i denne parameteren, verken for hanner, tisper eller par (Pearson Chi-square test,  $P > 0.10$ ), det var heller ikke forskjell mellom kjønnene innefor noen av sesongene (Pearson Chi-square test,  $P > 0.10$ ). En eventuell erstatning av tapte alfa-individer hadde betydelig innvirkning på flokkens reproduksjonsevne året etter tapet (**figur 3**, Pearson Chi-square = 67.37,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$ ,  $n = 108$ ). Bare i ett tilfelle hvor alfa-individet, en hann, ikke ble erstattet ble det registrert yngling påfølgende sommer sannsynligvis fordi hannen hadde pare seg før han døde (nr.22, **appendiks 1**).

**Tabell 4.** Skjebnen til ulvevalper i forhold til kjønn på den tapte alfa-ulven. - Fate of pups relative to sex of lost alpha wolves.

| Skjebnen til ulvevalper   | Begge kjønn | Tap av alfa-individer |           | Totalt     |
|---------------------------|-------------|-----------------------|-----------|------------|
|                           |             | Tispe                 | Hann      |            |
| Alle valper fjernet*      | 3           | 1                     | 2         | 6          |
| Ingen valper i flokken    | 3           | 16                    | 9         | 28         |
| Ukjent                    | 2           | 11                    | 8         | 21         |
| Ingen valper overlevde    | 2           | 7                     | 5         | 14         |
| En/flere valper overlevde | 5           | 22                    | 38        | 65         |
| <b>Totalt</b>             | <b>15</b>   | <b>57</b>             | <b>62</b> | <b>134</b> |

\* Valper tatt ut sammen med forelder/ene

**Tabell 5.** Fordeling av valpeoverlevelse i forhold til årstid og kjønn på den tapte alfa-ulven\*. - Breakdown of pup survival within packs by season and sex of alpha wolves lost\*.

| Årstid             | Kjønn         | En/flere valper overlever |           | Totalt    |
|--------------------|---------------|---------------------------|-----------|-----------|
|                    |               | Nei                       | Ja        |           |
| Januar-April       | Begge kjønn   |                           | 2         | 2         |
|                    | Tispe         | 2                         | 4         | 6         |
|                    | Hann          |                           | 11        | 11        |
|                    | <b>Totalt</b> | <b>2</b>                  | <b>17</b> | <b>19</b> |
| Mai-August         | Begge kjønn   |                           | 3         | 3         |
|                    | Tispe         | 4                         | 8         | 12        |
|                    | Hann          | 2                         | 14        | 16        |
|                    | <b>Totalt</b> | <b>6</b>                  | <b>25</b> | <b>31</b> |
| September-Desember | Begge kjønn   | 2                         |           | 2         |
|                    | Tispe         | 1                         | 9         | 10        |
|                    | Hann          | 3                         | 12        | 15        |
|                    | <b>Totalt</b> | <b>6</b>                  | <b>21</b> | <b>27</b> |
| <b>Totalt</b>      |               | <b>14</b>                 | <b>63</b> | <b>77</b> |

\* To tilfeller med ukjent dato er ekskludert fra materialet.

**Tabell 6.** Valpeoverlevelse i forhold til årstid og tilstedeværelse av hjelpere ved tap av en eller flere alfa-ulver. - Influence of the presence of auxillary pack members on pup survival after one or more alpha wolves were lost.

| Årstid             | En/flere hjelpere tilstede | En/flere overlevende valper |           | Totalt    |
|--------------------|----------------------------|-----------------------------|-----------|-----------|
|                    |                            | Nei                         | Ja        |           |
| Januar-April       | Nei                        | 1                           | 6         | 7         |
|                    | Ja                         | 1                           | 10        | 11        |
|                    | <b>Totalt</b>              | <b>2</b>                    | <b>16</b> | <b>18</b> |
| Mai-August         | Nei                        | 2                           | 7         | 9         |
|                    | Ja                         | 4                           | 15        | 19        |
|                    | <b>Totalt</b>              | <b>6</b>                    | <b>22</b> | <b>28</b> |
| September-Desember | Nei                        | 5                           | 9         | 14        |
|                    | Ja                         | 1                           | 11        | 12        |
|                    | <b>Totalt</b>              | <b>6</b>                    | <b>20</b> | <b>26</b> |
| <b>Totalt</b>      |                            | <b>14</b>                   | <b>58</b> | <b>72</b> |

**Tabell 7.** Betydningen av steforeldere på andel ulve-flokker med en/flere overlevende valper. - Influence of parent replacement on the proportion of packs with  $\geq 1$  pups surviving.

| Overlevende valper | Alfa-ulv erstattet innen 12 måneder |     |        |
|--------------------|-------------------------------------|-----|--------|
|                    | Ja                                  | Nei | Totalt |
| Ja                 | 41                                  | 18  | 59     |
| Nei                | 4                                   | 5   | 9      |
| Totalt             | 45                                  | 23  | 68     |

**Tabell 8.** Flokkstørrelse etter uttak av alfa-ulver i forhold til valpenes overlevelse. - Influence of pack size after the alpha loss event on pup survival.

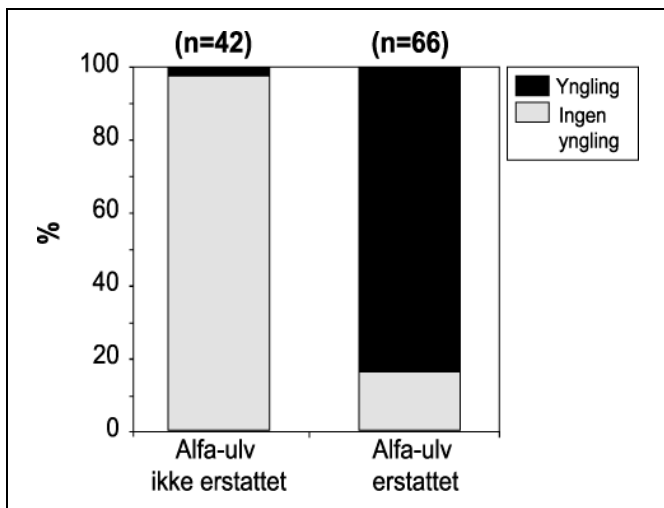
| Antall overlevende valper | Flokkstørrelse etter uttak av alfa-ulver |   |    |     |      |     | Totalt |
|---------------------------|--|---|----|-----|------|-----|--------|
|                           | 0  | 1 | 2  | 3-5 | 6-10 | >10 |        |
| Ingen                     | 2  | 1 | 5  | 5   | 1    | 0   | 14     |
| En/flere                  | 0  | 1 | 5  | 21  | 26   | 12  | 65     |
| Totalt                    | 2  | 2 | 10 | 26  | 27   | 12  | 79     |

**Tabell 9.** Antall ynglinger i ulveflokker påfølgende sesong i forhold til årstid og kjønn på tapte alfa-individ.\* - Frequency of whelping in wolf packs the season following loss of alpha wolves.

| Årstid             | Yngling neste sesong? | Begge | Kjønn |      | Totalt |
|--------------------|-----------------------|-------|-------|------|--------|
|                    |                       |       | Tispe | Hann |        |
| Januar-April       | Nei                   | 7     | 9     | 8    | 24     |
|                    | Ja                    | 1     | 8     | 9    | 18     |
|                    | Totalt                | 8     | 17    | 17   | 42     |
| Mai-August         | Nei                   | 2     | 11    | 5    | 18     |
|                    | Ja                    | 1     | 9     | 12   | 22     |
|                    | Totalt                | 3     | 20    | 17   | 40     |
| September-Desember | Nei                   | 4     | 10    | 11   | 25     |
|                    | Ja                    |       | 6     | 8    | 14     |
|                    | Totalt                | 4     | 16    | 19   | 39     |
| Hele året          | Nei                   | 13    | 30    | 24   | 67     |
|                    | Ja                    | 2     | 23    | 29   | 54     |
|                    | Totalt                | 15    | 53    | 53   | 121    |

\* Påfølgende vår for ulver som ble tatt ut om høsten og vinteren, påfølgende år for ulver tatt ut om sommeren.





**Figur 3.** Effekter på reproduksjonsfrekvens påfølgende sesong i forhold til etablering av nytt alfa-individ innen 12 måneder etter tap av opprinnelig alfa-ulv. - Influence of replacement of same-sex adult breeder within 12 months of loss on reproduction the season following removal of parent.

### 3.4 Tap av alfa-individer - effekter på ulveflokkens stabilitet og sosiale dynamikk

Vi undersøkte frekvensen av forlatte/oppløste og reetablerte revirer etter tap av alfa-ulver (**figur 4**). I 13 tilfeller ble ingen av ulvene igjen i reviret etter at alfa-individene ble tatt ut, enten fordi andre ulver i flokken også ble skutt eller vandret ut kort tid etter ( $n = 9$ ), eller de ble fjernet på annet vis ( $n = 4$ ). Disse tilfellene er inkludert i **figur 4** siden det opprinnelige ulvereviret da i praksis var forlatt. Denne figuren viser at en økende andel av ulvene forblir i ulveflokkens revir etter tap av én eller begge alfa-individer med økende "flokkstørrelse etter tap". Dersom vi inkluderer kun de tilfellene der én eller flere ulver blir igjen i reviret, finner vi en signifikant sammenheng mellom forholdet forlatte/oppløste revir og antall ulv som er igjen i reviret etter tap av alfa-individer (Pearson Chi-square = 18.16,  $df = 3$ ,  $P < 0.001$ ). Av i alt 123 registrerte tilfeller så forlot den gjenværende flokken reviret eller løste seg opp i 46 av tilfellene (37%). Trettifire av disse (74%) ble etter hvert igjen tatt i bruk av ulv. Tid før reetablering varierte fra under ett år til 7 år; med et gjennomsnitt på  $1.99 \pm 1.88$  år.

Knoppskyting eller oppsplitting ble dokumentert i 7 tilfeller (**appendiks 1**) og det forekom bare i flokker med fire eller flere ulver. Gjennomsnittlig flokkstørrelse for disse tilfellene var  $9.71 \pm 5.53$ . I de 122 tilfellene hvor knoppskyting eller oppsplitting ikke skjedde var gjennomsnittlig flokkstørrelse  $4.48 \pm 3.86$ . Etter at alfa-hannen i Kongsvinger-Årjängflokken forsvant i mai 2002 (nr. 103, **appendiks 1**), har de to ett år gamle radiomerkede tispene etablert seg i hver sin del av det opprinnelige reviret, vinteren 2002-2003 (avkom til det opprinnelige alfa-paret). Den opprinnelige alfa-tispa har stort sett oppholdt seg i en tredje del av det gamle reviret i samme periode (**figur 5**). Den ene, sannsynligvis begge, ungtispene har

følge med en hannulv vinteren 2002-2003, mens gamle-tispa fortsatt var alene i midten av februar 2003.

Vi fant sju tilfeller av multiple kull blant ulveflokker etter tap av alfa-ulver (se **appendiks 1**). I tre av disse tilfellene forekom multiple kull mer enn ett år etter at alfa-ulvene forsvant fra flokken, og det er derfor lite trolig at utfallet kan knyttes direkte til forsvinningen (nr.1, nr.36, nr.79, **appendiks 1**). I ett tilfelle ble begge tispene i en flokk med multiple kull tatt ut (nr.34, **appendiks 1**). Ingen multiple kull ble observert i denne flokken i etterkant. I de tre resterende tilfellene så det ut til at tapet av alfa-ulver utløste multiple paringer med påfølgende multiple kull innenfor flokken (nr.2, nr.16, nr.43, **appendiks 1**). I "East Fork flokken" i Denali Nasjonalpark (nr.2, **appendiks 1**) synes tapet av en alfa-hann å utløse multiple kull innefor flokken ( $n = 11$  ulver) når denne hannen ble erstattet av en annen hannulv (Meier et al. 1995, Mech et al. 1998). "McLeod flokken" (nr.16, **Appendiks 1**,  $n = 20$  ulver), også i Denali, ble splittet i to etter at alfa-tispa forsvant, og året etter hadde begge flokkene hvert sitt kull. I "Druid Peak" flokken (nr.43, **appendiks 1**), Yellowstone Park, drepte ei tispe av lavere rang alfa-tispa i en flokk på 27 individer. Dette førte til multiple pardannelser og multiple kull den påfølgende sesongen (se Smith et al. 2001 for detaljer).

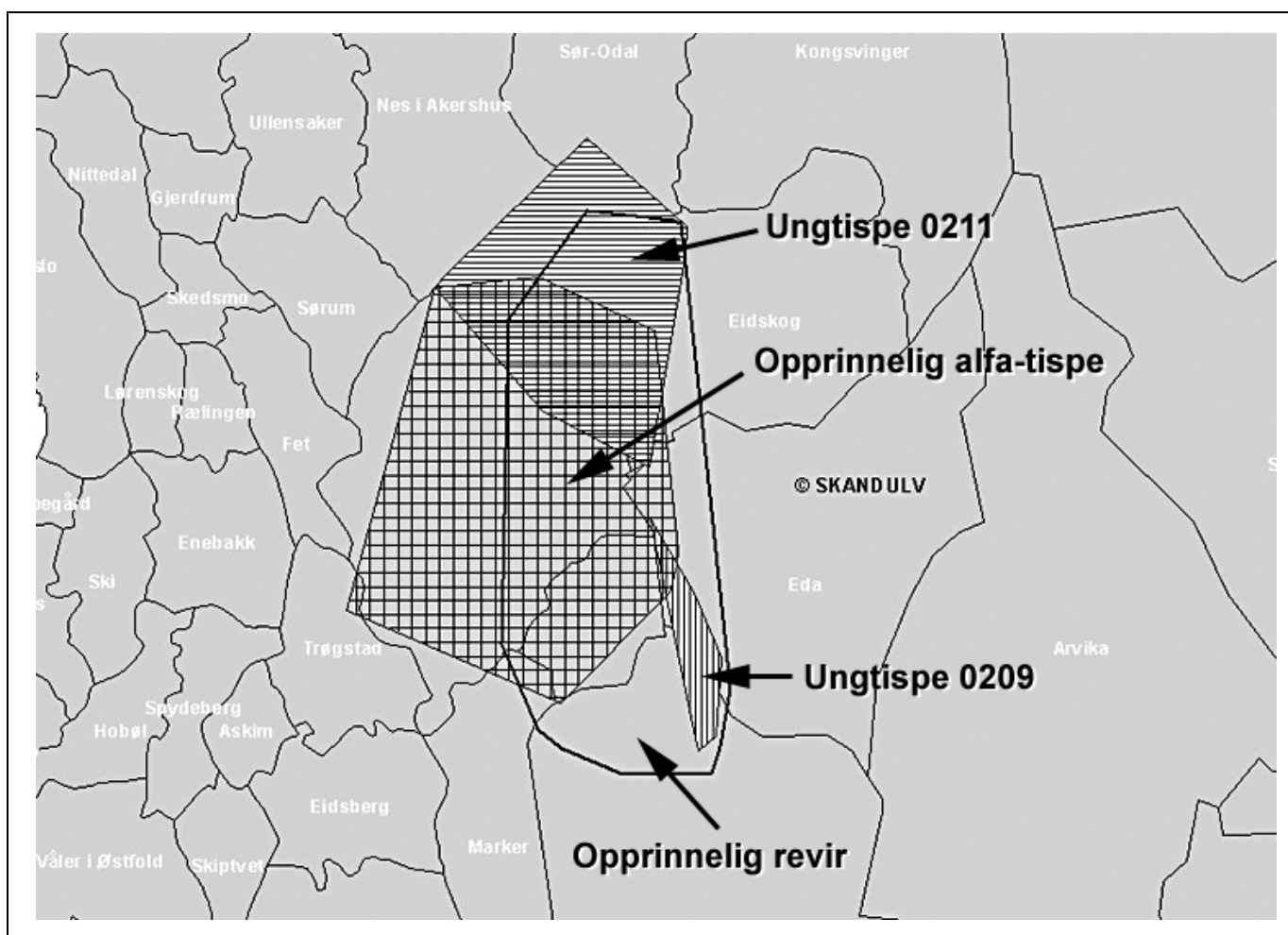
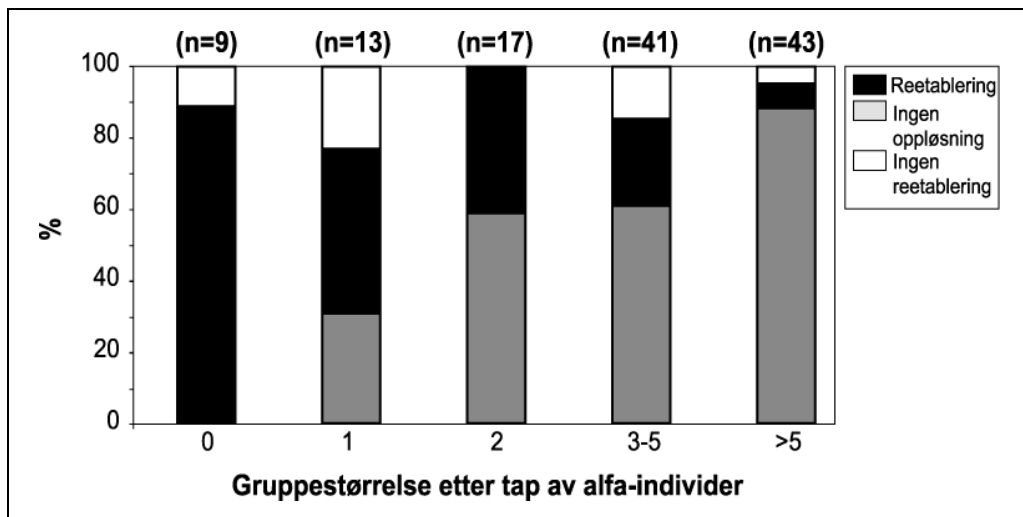
### 3.5 Faktorer som påvirker erstatning av alfa-ulver og senere yngling

Effekten av ulike populasjonsparametere i den totale ulvebestanden ble relatert til tid fra tap av en alfa-ulv til nytt alfa-individ var etablert og tid til påfølgende yngling i det samme reviret. Tiden det tok før en ulv ble erstattet med en ny alfa-ulv var signifikant lengre i ulvebestander som ekspanderte sammenliknet med ulvebestander som var mettede (**tabell 10**, T-test,  $t = 3.07$ ,  $df = 88$ ,  $P = 0.003$ ). Likeledes var tiden det tok før ny yngling fant sted signifikant lengre i ulvebestander som ekspanderte sammenliknet med ulvebestander som var mettede (**tabell 9**, T-test,  $t = 2.80$ ,  $df = 86$ ,  $P = 0.006$ ).

Vi fant en positiv sammenheng mellom størrelsen på den totale ulvebestanden og tiden det tok før en tapt alfa-ulv ble erstattet med en ny alfa-ulv ( $R = 0.43$ , justert  $R^2 = 0.17$ , ANOVA  $F = 13.62$ ,  $P < 0.001$ , **figur 6**) og tiden det tok før ny yngling fant sted (**figur 7**;  $R = 0.46$ , justert  $R^2 = 0.21$ , ANOVA  $F = 15.41$ ,  $P < 0.001$ ). Disse to parametrene er naturligvis sterkt korrelerte ( $R = 0.92$ , justert  $R^2 = 0.84$ , ANOVA  $F = 321.90$ ,  $P < 0.001$ ).

Antall ulveflokker med tap av alfa-dyr i forhold til det totale antall flokker og antall ulver i hver av de ekspanderende ulvebestandene er vist i **figur 8a-e**. Vi sammenliknet årlig vekstrate ( $\lambda$ ) i ekspanderende ulvebestander (**figur 9**); Vekstraten viste stor variasjon (Kruskal-Wallis test, Chi-Square = 9.11,  $df = 4$ ,  $P = 0.06$ ). Vi sammenliknet også  $\lambda$  i et gitt år (år X, **figur 10**) med  $\lambda$  det påfølgende året (år X+1, **figur 11**) i ekspanderende ulvebestander. Generelt fant vi ingen forskjell i  $\lambda$  mel-

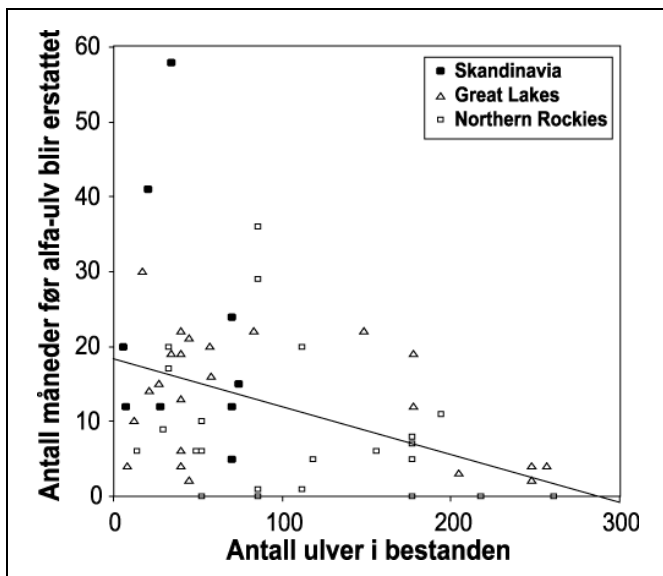
**Figur 4.** Fordeling av territorier hvor tap av alfa-individer har ført til at territoriet har blitt forlatt, ikke forlatt eller reetablert/rekolonisert av nye ulver, i forhold til flokkstørrelse etter tap ( $n = 123$ ). - Incidence of abandonment and recolonization by group size after the alpha loss event ( $n = 123$  cases).



**Figur 5.** Oppsplitting av Kongsvinger-Årjäng-reviret i tre potensielle reproduktive enheter etter at alfa-hannen forsvant våren 2002. Leverområde for de to ungtisperne og den opprinnelige alfa-tispa er angitt for november-desember 2002 i forhold til grenser for opprinnelig revir våren 2002. – Splitting of the Kongsvinger-Årjäng territory into three new territories, after the alpha-male disappeared in spring 2002. Home ranges of two juvenile females and the original alpha-female are shown for November-December 2002 in addition to the original territory of the intact pack in spring 2002.

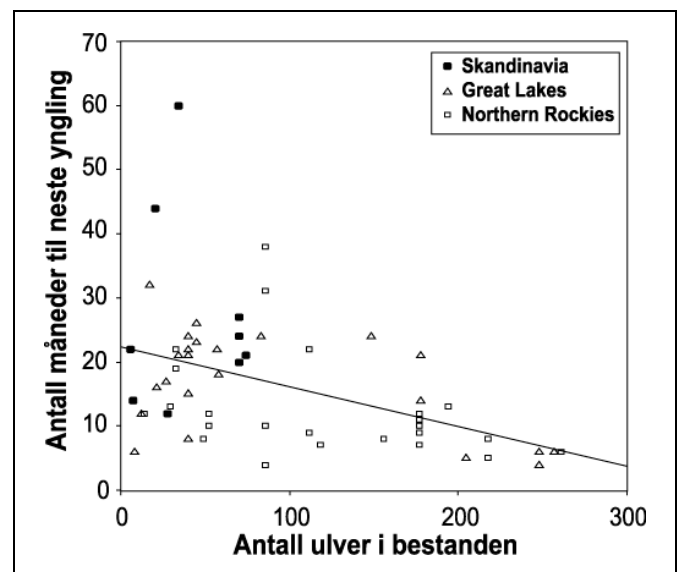
**Tabell 10.** Tid før tapt alfa-ulv erstattes av kjønnsmoden ulv og tid til ny yngling i mettede og ekspanderende ulvbestander. - Comparison between saturated and recolonizing wolf populations relative to the time interval after alpha loss to replacement of same-sex alphas and next whelping.

| Parameter                 | Bestands "type" | N  | Antall måneder (Gjennomsnitt) | Standard avvik |
|---------------------------|-----------------|----|-------------------------------|----------------|
| Måneder til ny alfa-ulv   | Ekspanderende   | 63 | 12,14                         | ± 11,24        |
|                           | Mettet          | 27 | 5,07                          | ± 6,08         |
| Måneder til neste yngling | Ekspanderende   | 62 | 16,15                         | ± 10,38        |
|                           | Mettet          | 26 | 9,92                          | ± 6,88         |



**Figur 6.** Sammenhengen mellom ulvbestandens størrelse og tiden det tar før tapte alfa-individer erstattes i ekspanderende bestander. - Relationship between wolf population size and time to replacement of same-sex alphas in expanding populations.

lom år uten tap av alfa-ulver, år der opptil 50% av flokkene hadde tapt alfa-ulver, og år der mer enn 50% av flokkene hadde tapt alfa-ulver, i disse bestandene (Kruskal-Wallis tests,  $P > 0.30$ ). For ulvbestanden i Idaho fant vi imidlertid en signifikant forskjell i  $\lambda$  i år uten tap av alfa-ulver sammenliknet med år der opptil 50% av ulvflokkene tapt alfa-individer (**figur 10**; Kruskal-Wallis test, Chi-square = 3.86, df = 1,  $P = 0.05$ ).

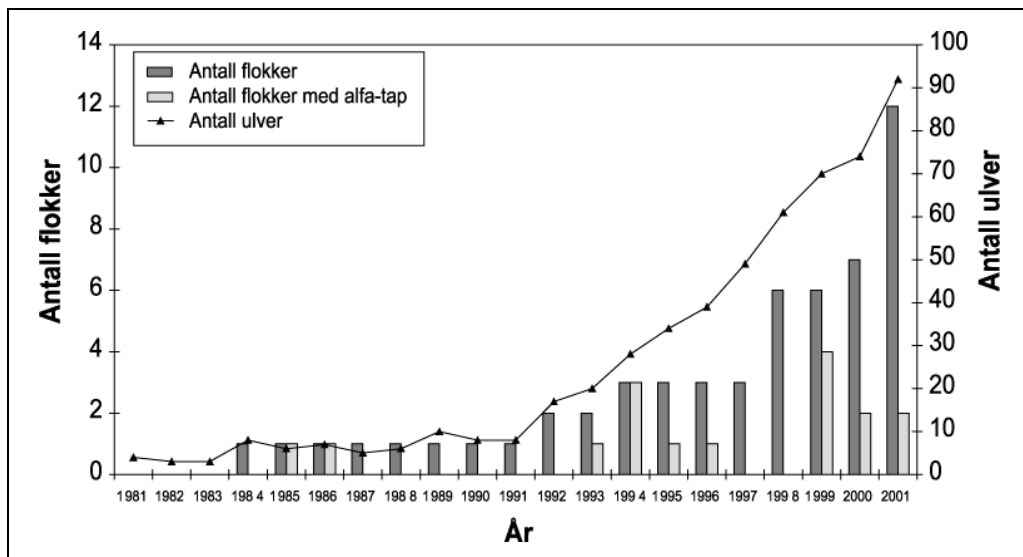


**Figur 7.** Sammenhengen mellom ulvbestandens størrelse og tid til neste yngling etter tap av alfa-individer i ekspanderende bestander. - Relationship between wolf population size and time to next whelping in expanding populations.

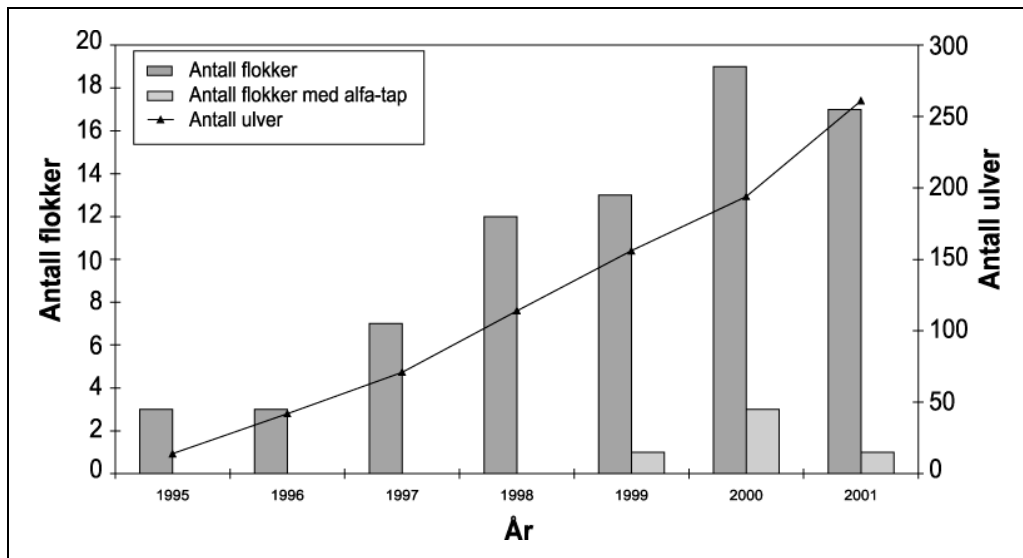
### 3.6 Resultater fra spørreundersøkelsen

Vi sendte ut en spørreundersøkelse per e-mail til 75 ulvbiologer verden over, og mottok 35 svar (svarprosent på 46.7%). De innkomne svar fra denne undersøkelsen egner seg i de fleste tilfeller dårlig for statistiske analyser, men vi refererer til dette materialet i kapittel 4.

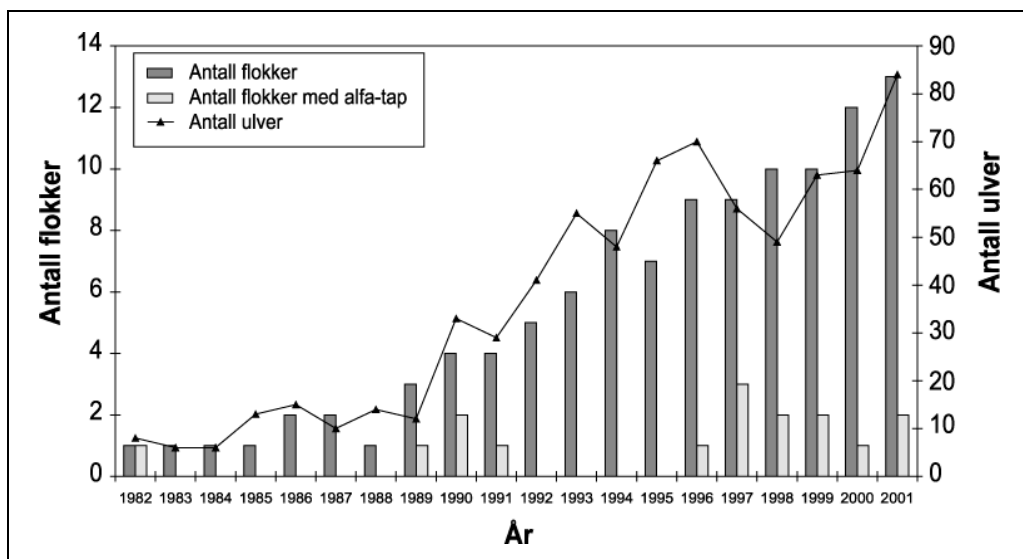
**Figur 8a.** Sammenhengen mellom tap av alfa-ulver, antall ulveflokker og samlet populasjonsstørrelse i Yellowstone National Park. - Relationship between alpha loss, number of packs and populations size of wolves in Yellowstone National Park.

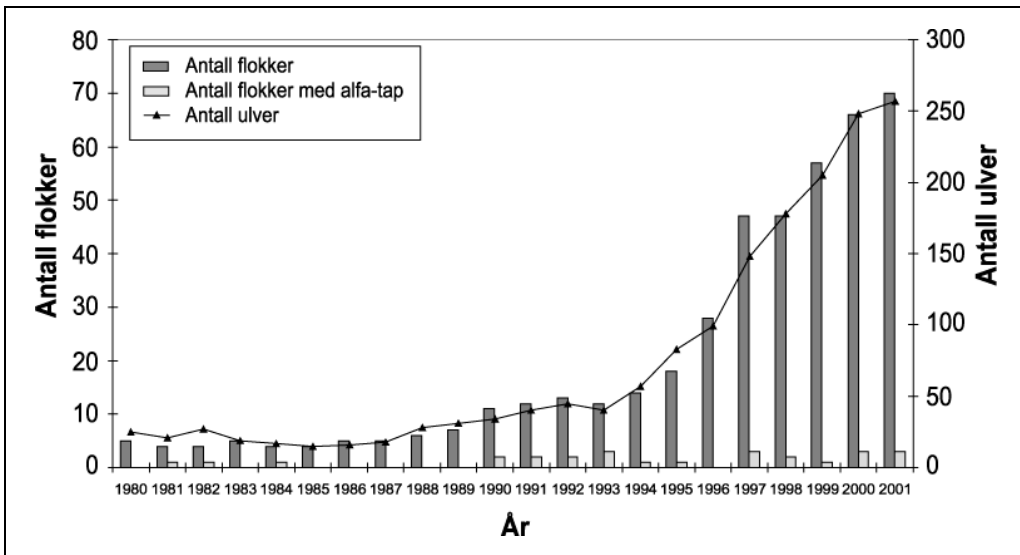


**Figur 8b.** Sammenhengen mellom tap av alfa-ulver, antall ulveflokker og samlet populasjonsstørrelse i Idaho. - Relationship between alpha loss, number of packs and populations size of wolves in Idaho.

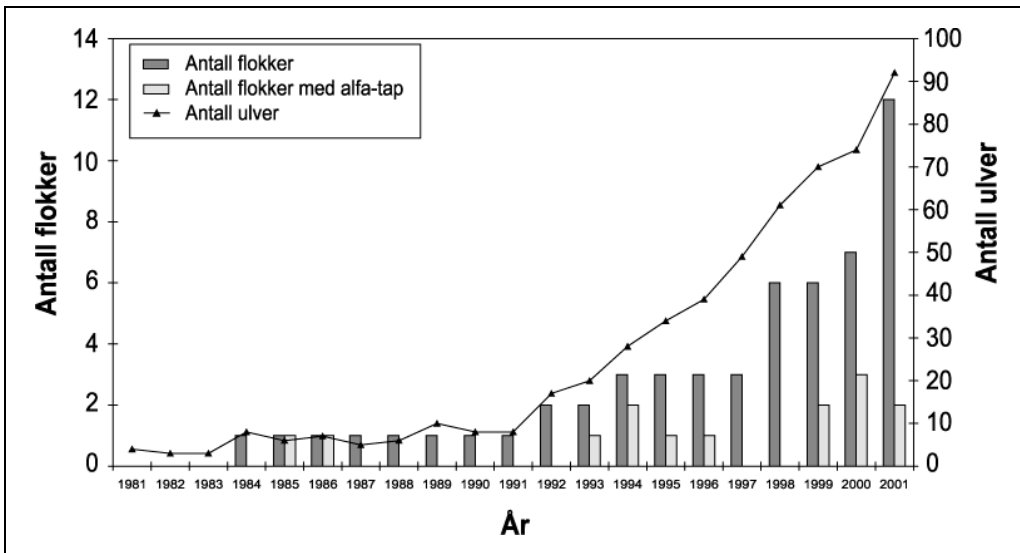


**Figur 8c.** Sammenhengen mellom tap av alfa-ulver, antall ulveflokker og samlet populasjonsstørrelse i Montana. - Relationship between alpha loss, number of packs and populations size of wolves in Montana.

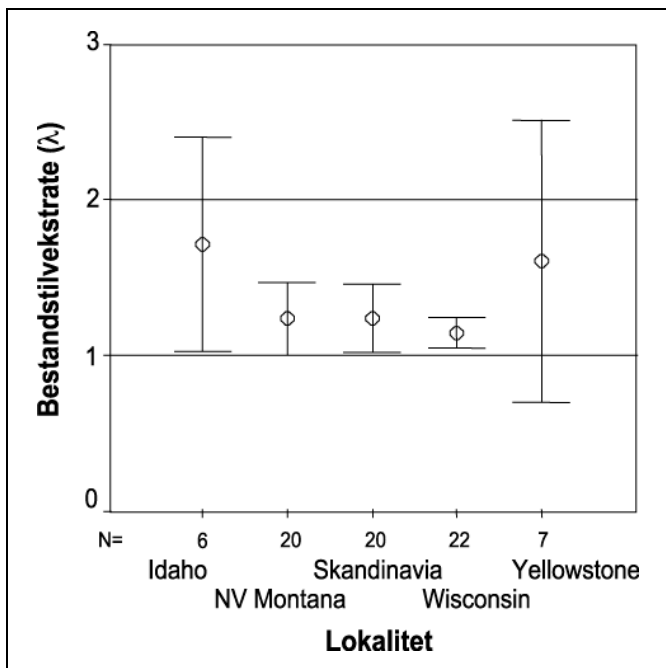




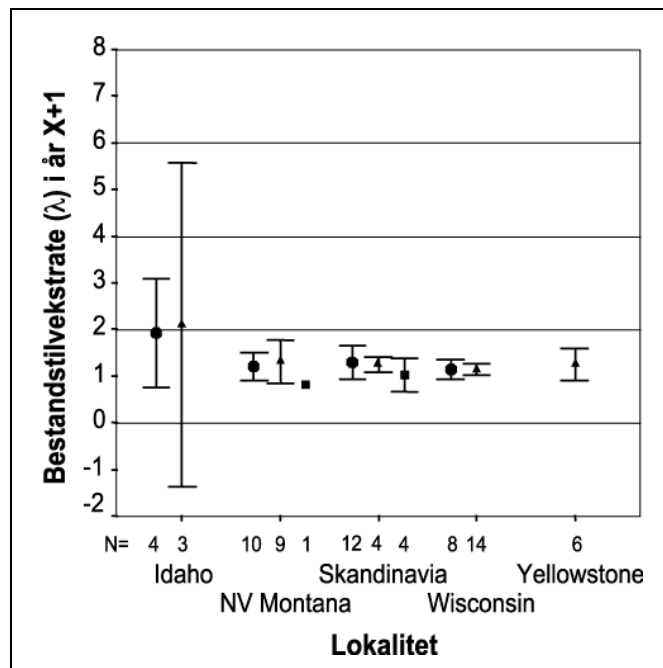
**Figur 8d.** Sammenhengen mellom tap av alfa-ulver, antall ulveflokker og samlet populasjonsstørrelse i Wisconsin. - Relationship between alpha loss, number of packs and populations size of wolves in Wisconsin.



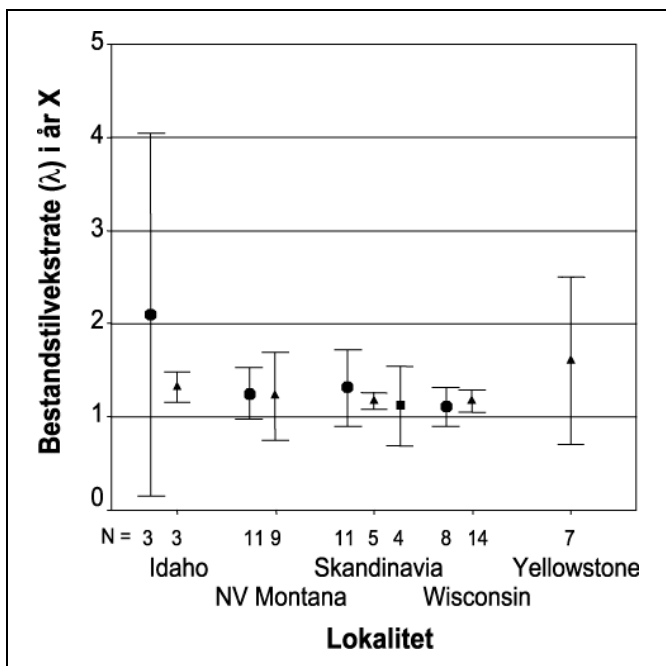
**Figur 8e.** Sammenhengen mellom tap av alfa-ulver, antall ulveflokker og samlet populasjonsstørrelse i Skandinavia. - Relationship between alpha loss, number of packs and populations size of wolves in Scandinavia.



**Figur 9.** Vekstraten (Gj.snitt  $\lambda \pm 95\%$  konf.int.) for ulike reetablerte, ekspanderende ulvebestander. Antall år (n) for hvert område er angitt på x-aksen. - Mean population growth rate ( $\lambda \pm 95\%$  CI) in recolonizing wolf populations compared in this study. Years (n) for each subsample is given on the x-axis.



**Figur 11.** Vekstraten (Gj.snitt  $\lambda \pm 95\%$  konf.int.) i år x+1 sammenliknet for ulike reetablerte, ekspanderende ulvebestander; mellom år uten tap av alfa individer (sirkler), tap av alfa individer  $i \leq 50\%$  av ulveflokkene (trekanter) og tap  $i > 50\%$  av ulveflokkene (firkanter). Antall år (n) for hvert område er gitt på x-aksen. - Comparison of population growth rates (mean  $\lambda \pm 95\%$  CI) in Year x+1 in recolonizing wolf populations between years with no alpha loss events (circles), alpha loss events in  $\leq 50\%$  of packs (triangles) and alpha loss events in  $>50\%$  of packs (squares). Years (n) for each subsample is given on the x-axis.



**Figur 10.** Vekstraten (Gj.snitt  $\lambda \pm 95\%$  konf.int.) i år x sammenliknet for ulike reetablerte, ekspanderende ulvebestander; mellom år uten tap av alfa individer (sirkler), tap av alfa individer  $i \leq 50\%$  av ulveflokkene (trekanter) og tap  $i > 50\%$  av ulveflokkene (firkanter). Antall år (n) for hvert område er angitt på x-aksen. - Comparison of population growth rates (mean  $\lambda \pm 95\%$  CI) in Year x in recolonizing wolf populations between years with no alpha loss events (circles), alpha loss events in  $\leq 50\%$  of packs (triangles) and alpha loss events in  $>50\%$  of packs (squares). Years (n) for each subsample is given on the x-axis.

## 4 Gjennomgang av faktagrunnlag og diskusjon

I diskusjonen som følger gjennomgår vi kunnskap om ulvens sosiale organisering som er relevant i forhold til begrepet "alfa-individer". Vi tolker våre resultater i sammenheng med kjent kunnskap om ulvens biologi og atferd, og vi diskuterer hvilke generelle effekter vi kan forvente dersom vi høster av mettede eller ekspanderende ulvebestander. Med utgangspunkt i denne sammenstillingen vil vi formulere generelle konklusjoner og anbefalinger spesielt knyttet til framtidig forvaltning av den skandinaviske ulvebestanden.

### 4.1 Begrepet "alfa-individ" relatert til ulvens sosiale organisering

Begrepet "alfa", slik det blir brukt til å beskrive ulvens sosiale status innenfor en ulveflokk, har sin opprinnelse fra studier av lineær dominans blant ulver i fangenskap (Schenkel 1947, se Mech 1970). Det viser seg å være få likeverdige individer innenfor en ulveflokk og den ledende hannen eller tispas får fått betegnelsen "alfa-hann" eller "alfa-tispe". Underordnede individer er rangert med basis i det greske alfabetet, der A dominerer over B, B dominerer over C, der A da også dominerer over C (Schenkel 1947, Mech 1970). Det bør bemerkes at disse studiene, som har vært gjort i fangenskap (f.eks. Schenkel 1947, Rabb et al. 1967, Zimen 1975, 1982), har vært utført med individer som ikke har vært i slekt. Ulvene som inngår i disse studiene har blitt plassert i innhegninger og de har derfor blitt "tvunget" til å etablere et hierarki eller en rangordning (Mech 1999), hvor de mest framtrepende ulvene av begge kjønn etter hvert har blitt det dominante og ynglende par; "alfaparet". Et vanlig syn er at alfa-paret holder andre underordnede individer i "sjakk" gjennom en konstant kamp om dominansen innenfor ulveflokkens hierarki (Murie 1944, Mech 1970, 1999, Peterson 1977).

Innbakt i dette synet ligger en forutsetning om at ulveflokker er sammensatt av individer som ikke er i slekt. Mech (1999) påpeker dette spesielt, og understreker at ulveflokker under naturlige forhold oftest består av beslektede individer, dvs familieenheter (Murie 1944, Young & Goldmann 1944, Mech 1970, 1988). Av og til kan flokken bestå av mer enn en familie (Murie 1944, Mech et al. 1998) og det har i enkelte tilfeller vært dokumentert flere underordnede "par" innenfor ulveflokker (Peterson 1977).

Selv om det viser seg å være svært uvanlig, så har vi i denne gjennomgangen funnet eksempler på at ikke beslektede individer har blitt tatt inn i ulveflokker (Van Ballenberghe 1983a, Lehman et al. 1992, Mech et al. 1998, Stahler et al. 2002). Av og til kan faktisk også de ynglende ulvene bli erstattet av ulver fra "utsiden" (Rothman & Mech 1979, Fritts & Mech 1981), i andre tilfeller så har en slektning av en av de ynglende ulvene blitt inkludert i flokken (Mech & Nelson 1990). Enkelte store flokker kan bestå av flere ynglende individer hvor mer enn én

tispe får valpekull (se gjennomgang av Mech & Boitani 2003a). Det generelle mønsteret er allikevel at "en ulveflokk" er en sosial enhet som består av en kjernefamilie: det ynglende paret og deres avkom (Mech 1970, Rothman & Mech 1979, Fritts & Mech 1981, Mech & Hertel 1983, Peterson et al. 1984).

Det er store diskusjoner rundt bruken av alfa-terminologien. Mech (1999) hevder at alle voksne ulver har potensialet for å yngle, og når de gjør det så får de automatisk alfa status (se også Mech 1970, Mech & Boitani 2003a). Han argumenterer videre at siden en ulveflokk i utgangspunktet er en familieenhet sammensatt av det ynglende paret og deres avkom fra 1-3 forutgående sesonger, så er det sterke fokuset på begrepet "alfa" unødvendig; dette uttrykket har ingen mening siden for eldre generelt dominerer over sitt eget avkom (Mech 1999).

Det ser faktisk ut til å være et iboende, tilsynelatende automatisk og generelt fredelig dominans hierarki i viltlevende ulveflokker (Peterson 1977, Mech 1999). Aggressive konfrontasjoner mellom individer innefor ulveflokker har allikevel i enkelte tilfeller blitt dokumentert (Meier et al. 1995). Ved et tilfelle i Yellowstone Park ble den dominante tispas drept av ei underordnet tispes i flokken (nr.43, Appendiks 1). Innenfor store sosiale enheter, som består av flere voksne individer som har nådd reproduktiv alder, er det derfor kanskje fortsatt god grunn til å bruke begrepet "alfa". Dominant atferd har gjentatte ganger vært observert i store ulveflokker på Isle Royale (Peterson 1977) og i Yellowstone (D.W. Smith pers. meld.). Ledelse av alle de ulike aktivitetene i en ulveflokk som har et ynglende par bør nødvendigvis ikke være tillagt disse individene (f.eks. Murie 1944), selv om den generelle oppfatning er at disse "rollene" henger sammen (se Mech 2000).

### 4.2 Tap av alfa-ulver – effekter på reproduktiv suksess

Det ynglende paret er den grunnleggende sosiale enheten i de fleste ulveflokker (Mech & Boitani 2003a). Derfor er ulven generelt oppfattet å være monogam, selv om polygami har vært dokumentert i ville ulvebestander (Harrington et al. 1982, Mech & Boitani 2003a). Ulvens flokkatferd muliggjør at de kan ta bytte mye større enn dem selv (f.eks. elg *Alces alces*), mens det også forsyner flokken med hjelpere som kan mate og ta vare på de yngre valpene (Mech 1970, 1995b, Harrington et al. 1983).

Bestandene vi har undersøkt, og som inngår i analysene i denne rapporten, hadde monogam pardannelse, men tilfeller av polygami har vært dokumentert innefor store ulveflokker både i Denali og Yellowstone (**appendiks 1 og 2**).

Alfa-ulver inkludert i denne studien døde av ulike årsaker; både naturlige og direkte eller indirekte forårsaket av mennesker. De fleste dødsfall var forårsaket av at mennesket aktivt drepte ulv. Illegal jakt, enten bekreftet eller antatt, forekom oftere enn legal jakt, selv i de ulvebestandene som hadde et

generelt vern. En stor andel av ulvene ble også drept som følge av sammenstøt med motoriserte kjøretøyer. Mange dødsfall var et resultat av ulykker eller skader under naturlige forhold (f.eks. en ulv falt ut i en varmekilde i Yellowstone Park, nr.32, **appendiks 1**). Hovedårsaken til naturlig død blant alfa-ulver var imidlertid strid med andre ulver (intraspesifikk konkurranse). Det var ingen forskjell i dødelighet mellom kjønn, som er i samsvar med det generelle mønsteret (se gjennomgang av Fuller et al. 2003).

#### 4.2.1 Valpeoverlevelse

I 80% av tilfellene der én av foreldrene ble fjernet, og i 70% av tilfellene der begge foreldrene ble fjernet, overleve én eller flere valper. I 65 av 79 tilfeller der en ulveflokk tapte alfa-individer overlevde minst én valp fram til rekruttering. Vi hadde forventet at tap av tisper eller begge foreldre innenfor et relativt kort tidsrom skulle ha negativ innvirkning på valpeoverlevelsen, men dette ble ikke påvist i vårt materiale. Valper som ikke overlevde døde enten av sult, ble etter en tid fanget eller drept av mennesker, eller de ble drept i ulykker eller av andre ulver (se **appendiks 1**).

Tilgang på mat er den aller viktigste faktoren som påvirker valpeoverlevelse (se gjennomgang av Fuller et al. 2003). Dette ble ikke undersøkt her fordi vi ikke hadde tilgang på den type detaljerte data, men det var tydelig at forholdet byttedyr-biomasse/ulv var høyt i ekspanderende bestander i dette studiet. I en tidlig fase av reetablering i nordvestre Montana spekulerer Boyd & Jiminez (1994) på om høy mattilgang kan forklare den høye overlevelsen man fant blant valper som kun hadde en av foreldrene i områder med ekstremt lave tettheter av ulv og høye forekomster av hjortevilt. Fuller et al. (2003) påpeker at valpeoverlevelse om sommeren er nesten dobbelt så høy i områder der per-capita biomasse av hjortevilt er firdoblet. Sammenfallende med en bestandsnedgang hos hvithalehjort (*Odocoileus hemionus*) i nordøstre Minnesota, observerte man en nedgang i ulvevalpenes kondisjon og overlevelse (Van Ballenberghe & Mech 1975, Seal et al. 1975, Mech 1977b). Generelt ser det ut til at nylig etablerte ulvebestander og ulvebestander som er hardt beskattet er de bestandene med høyest indeks for byttedyrbiomasse per ulv og følgelig også de bestandene med størst valpekull, høyest andel valper i flokkene og i bestanden, og følgelig også høyest valpeoverlevelse (Keith 1983, Fritts & Mech 1981, Harrington et al. 1983, Peterson et al. 1984, Ballard et al. 1987, Fuller et al. 2003). Dette vil naturlig nok ha store konsekvenser for disse bestandenes produktivitet.

En rådende teori er at samarbeid i flokken er til stor fordel for valpeoverlevelsen (Harrington et al. 1983), siden de andre flokkmedlemmene generelt tilfører mat til mor og avkom i yngletiden (se f.eks. Murie 1944, Mech et al. 1999). Schmidt & Mech (1997) la fram en hypotese om at "familie-seleksjon" kunne være en forklaring på ulvens sosiale flokksystem, siden foreldre på den måten kan sikre mat til sitt avkom. Ulver uten make eller ulver som "velger" å være hjelpere har trolig reduserte muligheter for vellykket oppfostring av avkom (Boyd &

Jiminez 1994), selv om det finnes eksempler som viser at enslige mødre kan fostre opp valper i områder med høy mattilgang. I områder med lave tettheter av elg, fant Ballard og Stephenson (1982) at valpeoverlevelsen for enslige voksne ulver var lavere enn i flokker med to eller flere voksne hjelpere, mens ulvepar hadde en reprodutiv suksess på linje med større ulveflokker. Selv om vi ikke kunne påvise noen positiv effekt på valpeoverlevelse av fjorårsvalper eller eldre hjelpere i flokkene etter tap av én eller begge foreldrene, var det likevel en klar sammenheng mellom flokkstørrelse etter tap av alfa-ulver og sannsynligheten for at én eller flere valper overlevde.

Kjønnsmodne ulvetisper uten valper kan begynne å produsere melk (Seal et al. 1987) og de kan derfor være i stand til å bidra til oppfostring av andre tispers avkom. Vi kjenner til et tilfelle fra Yellowstone (nr. 48, **appendiks 1**) hvor ei tisper ble drept kort tid etter at hun hadde født valpene sine, og valpene ble oppfostret av de andre ulvene i flokken (Smith et al. 2001). Denne flokken var stor (13 etter at tispera forsvant), og den hadde derfor flere voksne og årsgamle valper som kunne forsyne de nye valpene med mat.

Schultz (upubl. e-mail) mener at inntil 16 uker gamle valper kan overleve på egenhånd bare de har tilgang på lett tilgjengelig mat (f.eks. åtsler). Mech (1999) har også observert at valper mindre enn 33 dager har overlevd under svært barske værforhold både i Alaska og i det nordlige Kanada. To forskjellige kull, trolig med samme far, overlevde også vinteren i "Superior National Forest", Minnesota, selv etter at faren ble drept av en elg, og det til tross for at en av de ynglende tispene faktisk også manglet den ene bakfoten (Mech & Nelson 1989). Denne tispera lette etter mat på en fylling med dyreskrotter gjennom hele sommeren. Siden valper på seinhøsten er vanskelig å skille fra voksne er det vanskelig å si med sikkerhet om valpene overlevde. Begge tispene var sammen med 3 andre ulver fram til mars året etter, og Mech & Nelson (1989) antar at det er svært lite sannsynlig at begge tispene skulle være i følge med så mange ubeslektede ulver i et så lite område.

Boyd & Jiminez (1994) presenterer data fra Montana hvor enslige voksne ulver med hell har oppfostret valper etter at maken har blitt drept. To tisper fødte og fostret opp valpene uten hjelp fra maken eller andre ulver (se nr.73, nr.74, **Appendiks 1**). De har også dokumentert et tilfelle der en voksen hannulv oppfostret seks valper etter at maken hans ble drept da valpene bare var ca 4 uker gamle (se nr.75, **appendiks 1**). Denne hannen ble drept i september, og valpene ble etter det føret av helt fram til desember; fem av seks overlevde gjennom våren uten foreldre.

I Ontario, observerte Messier (1985a) at radioinstrumenterte valper stadig oftere var alene og atskilt fra resten av ulveflokkene i perioden fra desember til mars, hvilket kan være relatert til et høyere sosialt stress i forbindelse med parringstiden. Slike individer er trolig avhengig av mindre matkilder som de kan benytte (Messier 1985a).



Selv om vi i denne rapporten ikke direkte har målt valpenes sommeroverlevelse, så ser valpeoverlevelsen blant ulvebestander generelt ut til å variere rundt 39-91% (se Fuller et al. 2003). Ulvevalpenes overlevelse vinterstid er veldig variabel sammenliknet med eldre ulver (gjennomgått av Fuller et al. 2003). Siden sommeren og høsten er kritiske perioder i valpenes vekst og overlevelse; energibehovet er høyt og valpene er avhengige av de voksne for å lære å jakte, forventet vi at overlevelsen av valper uten én eller begge foreldre skulle være lavere i denne perioden av året. Den relativt høye variasjonen og tilgangen på mat om sommeren hjelper trolig foreldreløse valper til å overleve (Mech et al. 1998); mens høsten nok er kritisk da matbehovet topper seg (Mech 1970), samtidig som tilgangen på mat går ned. Valpene kan være mer utsatt for sult i denne perioden (Van Ballenberghe & Mech 1975). Våre resultater viser imidlertid ingen slike sammenhenger. Det kan være fordi slike sammenhenger kan være kamuflert av andre mer dominerende faktorer, slik som samlet tilgang på byttedyr og flokkstørrelse etter tap av alfa-individer.

#### 4.2.2 Yngling etter tap av alfa-ulver

I produktive bestander får alfa-paret vanligvis valper hvert år (Fritts & Mech 1981, Mech & Hertel 1983, Peterson et al. 1984, Mech & Boitani 2003a). Vi fant at yngling påfølgende sesong forekom i ca 50% av tilfellene hvis en av ulvene i det ynglende paret forsvant og i 15% av tilfellene hvis begge alfa-individene forsvant. Det ser derfor ut til at tap av begge alfa-individene generelt har stor betydning for flokkens framtidige reproduksjon, mens effekten av tap av ett alfa-individ vil kunne dempes ved at det tapte individet oftere erstattes av en ny kjønnsmoden ulv (se under). Tapte alfa-individer må normalt erstattes for at det skal bli yngling innenfor flokkens revir igjen. Unntaket er de tilfeller hvor hannen har befruktet tispas før han forsvinner.

Vi vil imidlertid understreke at disse resultatene må tolkes med forsiktighet, blant annet fordi tida det tar før nye alfa-individer har etablert seg varierer og er påvirket av en rekke faktorer. Vi fant for eksempel at i små reetablerte bestander reduseres både tida det tar før et tapt alfa-individ erstattes med et nytt og tida til ny yngling med økende bestand. Vi fant også at tida det tok før erstatning og påfølgende yngling var kortere i mettede sammenliknet med ekspanderende ulvebestander. Logisk nok, så vil ekspanderende bestander vokse og etter hvert gå over til å bli mettet (f.eks. Mech 1977b, Peterson et al. 1984, Jozwiak 1997), med mindre de er utsatt for hard beskatning (Peterson et al. 1984, Ballard et al. 1987). Innvandring fra omkringliggende områder (se Gasaway et al. 1983, Ballard et al. 1987, Hayes & Harestad 2000a, b) og likeledes erstatning fra ikke-territorielle individer som vandrer omkring i bestanden (såkalte "floaters", se Fuller et al. 2003) er trolig de viktigste faktorene som påvirker erstatningsraten av ynglende ulver der alfa-individer er gått tapt.

I større ulveflokker har vi sett at alfa-individer nesten umiddelbart kan bli erstattet av andre voksne flokkmedlemmer (f.eks. Peterson 1977). Ulveflokker kan av og til inneholde ubeslekte-

de individer som kan ta over som alfa-dyr i reviret (Meier et al. 1995, Messier 1985a, Peterson et al. 1984, Van Ballenberghe 1983b). I enkelt tilfeller har paring mellom familiemedlemmer funnet sted (se Mech & Boitani 2003a), men det synes som om ulv generelt unngår dette (Smith et al. 1997, Vilá et al. 2002).

I små, reetablerte bestander, kan enslige ulver hevde revir i flere år før en ulv av motsatt kjønn vandrer inn og danner par (Rothman & Mech 1979, Ballard et al. 1987, Wabakken et al. 2001a, Schultz & Wilson 2002, se også Appendix 1). For slike ulver, er trolig den beste strategien for å finne en make å luktmarkere reviret og vente til maken finner dem, framfor å forlate kjente omgivelser på søk etter en make (Schultz & Wilson 2002). Dette gjelder særlig i små, men ekspanderende ulvebestander. I mettede ulvebestander, der alle ynglerevirene er fylt, velger kjønnsmodne ulver en av fire strategier for å oppnå ynglestatus. Slike ulver vil enten 1) vente til yngleposisjonen blir ledig i flokken der de har vokst opp eller i naboflokk, 2) prøve å bli en "ekstra yngler" innefor flokken, 3) lage et nytt revir mellom allerede etablerte flokker, eller 4) tvinge seg inn og overta rollen fra en annen ynglende ulv (Mech & Boitani 2003a). Materialet vi har brukt til denne rapporten inkluderer slike eksempler fra to totalfredede bestander med relativt store ulveflokker (den mettede Denali-bestanden og den reetablerte Yellowstone-bestanden, se **appendiks 1** og **2**).

### 4.3 Effekter på flokkdynamikk og arealbruk

Et moment som vil være kritisk for den framtidige ulveforvaltningen i Skandinavia angår tap av alfa-ulver og effekter på flokkdynamikk og arealbruk. Det har gjentatte ganger vært spekulert rundt hvorvidt uttak av ynglende ulver vil påvirke og bryte ned strukturen i den gjenværende ulveflokk, som på sikt kanskje kan føre til enten en spredning av disse ulvene (f.eks. utløse utvandring, jf. Ballard & Stephenson 1982) eller en oppsplitting av det opprinnelige reviret, med økte tettheter av ulv lokalt som det endelige resultat. Det er blant forvaltere av den skandinaviske ulvebestanden et sterkt behov for å forstå de underliggende mekanismene bak disse fenomenene. Med økt kunnskap på dette feltet kan man kanskje også forutsette hvilke ettervirkninger uttak av ynglende individer kan få på lokale ulvebestander.

#### 4.3.1 Oppløsning og reetablering av ulverevir

Nesten 2/3 av revirene hadde fortsatt tilhold av en ulveflokk etter tap av alfa-individer, og av de revirene der flokkene ble oppløst ble 3/4 seinere reetablert av nye ulver. Fuller et al. (2003) hevder at sjansen er liten for at isolerte flokker består sammenliknet med grupper av nærliggende flokker. For at en ulveflokk som har mistet én eller begge alfa-individer skal bestå, må flokken akseptere nye ynglende individer fra andre flokker hvis ikke en eller to av flokkens egne medlemmer ryk-

ker oppi rang og etablerer seg som alfa-individ. Foruten den totale bestandsstørrelsen vil umiddelbar nærhet til andre ulveflokker, antall enslige, utvandrende og/eller innvandrende ulver påvirke frekvensen av nye parringer (se Schultz & Wilson 2002) eller muligheten for at et nytt par etablerer seg i en oppløst ulveflokk. I Nord Amerika har lokale ulvebestander, som nesten har blitt utradert gjennom intensive kontrolltiltak, fått etablering av nye ynglende par som produserer store kull. Bestandene har som resultat av dette tatt seg opp igjen i løpet av 3-4 år (Gasaway et al. 1983, Ballard et al. 1987, Potvin et al. 1992a, b, Hayes & Harestad 2000a).

Den skandinaviske ulvebestanden er i stor grad isolert i forhold til en større bestand i øst, med få individer som vandrer inn fra Finland og Russland (Wabakken et al. 2001a, Vilá et al. 2002). Bestanden består av ca 15% enslige ulver (Wabakken et al. 2002a) som kan supplere de eksisterende flokkene med nye kjønnsmodne individer. Ulvene i Skandinavia ser ut til å ha en form for sprangvis utvandring før lokalbestanden når metningspunktet ("presaturation dispersal", jf. Swenson et al. 1998). Følgelig har nye ulverevir blitt etablert i et uforutsigbart mønster, med svært varierende avstander til andre etablerte ulveflokker (Wabakken et al. 2001a). Det bidrar til en ekstra utfordring for enslige skandinaviske ulver når de skal finne en make; og med dagens bestandssituasjon passerer mange igjennom store områder med egnet habitat, men som er ubebodd av ulv før de kan finne en make og opprette et revir.

#### 4.3.2 Oppsplitting og knoppskyting/budding fra ulveflokker

Knoppskyting fra eller oppsplitting av ulveflokker ser ut til å inntreffe samtidig med paringstiden (Mech 1986, Meier et al. 1995 (også i **appendiks 1**), Hayes et al. 2000), selv om det i et nyere tilfelle i Skandinavia inntraff om sommeren (nr.103, **appendiks 1**), etter at alfa-hannen plutselig forsvant i mai 2002. En radiomerket hannulv fra "Glaskogsflokken" slo seg kort tid etter sammen med medlemmer av den opprinnelige flokken og dannet etter hvert par med en ettårig radiomerket datter av det opprinnelige paret. En annen radiomerket datter av samme kull har sannsynligvis etablert revir i en annen del av det opprinnelige reviret omtrent samtidig, mens også den opprinnelige alfa-tispa fortsatt bruker deler av det gamle reviret. Hennes revir var i hovedsak atskilt fra hennes to tispeavkom, i det minste i første halvdel av vinteren 2002-2003, da denne rapporten gikk i trykk. Mech & Boitani (2003a) har som teori at ulveflokker ofte splittes opp i forbindelse med denne type scenario, hvor det dannes to beslektede alfa-par. At beslektede ulver separeres fra hverandre for å etablere nye revir sikrer også en fordeling av ressurser slik at konkurranse mellom søsken unngås (Mech 1970, Mech & Boitani 2003a).

Vi har funnet få tilfeller der ulveflokker splittes opp som et direkte resultat av at alfa-individer har blitt fjernet, men teoretisk kan sammenbrudd av en ulveflokks sosiale struktur, som for eksempel gjennom tap av alfa-individer (kanskje særlig tap av hannulver), faktisk stimulere produksjon av ulv lokalt. Utviklingen i "Kongsvinger-Årjäng reviret" fortjener helt opplagt

løpende oppmerksomhet. Her kan uttaket av den opprinnelige alfa-hannen ha ført til en mulig fordobling eller tredobling av reproduksjonspotensialet og tilsvarende en mulig to-tredobling av ulvetettheten i området.

#### 4.3.3 Multiple kull

Et nært beslektet tema er forekomsten av polygami innenfor eksisterende ulveflokker. At multiple kull forekommer er vel dokumentert (Murie 1944, Rausch 1967, Harrington et al. 1982, Van Ballenberghe 1983b, Packard et al. 1983, Peterson et al. 1984, Ballard et al. 1987, Meier et al. 1995), men mekanismene bak dannelsen av multiple kull er ikke riktig forstått (Fuller et al. 2003). Siden ulven generelt ser ut til å unngå innavl (Smith et al. 1997, Vilá et al. 2002), antar man at multiple kull oppstår når ubeslektet ulv blir tatt opp i flokken og parer seg med et flokkmedlem. Aksept av kjønnsmodne voksne tisper inn i allerede etablerte ulveflokker viser seg å forekomme svært sjelden (Mech & Boitani 2003a), mens opptak av ukjente hanner har blitt dokumentert flere ganger (Peterson et al. 1984, Messier 1985a, Meier et al. 1995). Mech & Boitani (2003a) har lurt på om ekstra paringer innenfor en flokk mest sannsynlig er et resultat av akseptans av innvandrere fra andre flokker, eller kanskje kortvarigere følge med individer utenfor flokken. De hevder videre at det sannsynligvis er en sammenheng mellom rikelig tilgang på mat og forekomsten av dette fenomenet. Ballard et al. (1987) registrerte at 7-10% av flokkene i hardt beskattede bestander hadde multiple kull. Deres hypotese er at multiple kull er en form for kompensatorisk respons som forekommer i bestander som er hardt beskattet.

### 4.4 Effekt av jakt på ulvebestander

Størrelsen på en ulvebestand er, som for en hver annen art, et resultat av reproduksjon, innvandring, utvandring og dødelighet. I den grad en ulvebestand kan balansere påført dødelighet (f.eks. jakt) vil generelt være bestemt av bestandens evne til å kompensere for denne dødeligheten. Som Peterson et al. (1984) påpeker vil en ulvebestands toleranse i forhold til menneskelig høsting variere med endringer i kullstørrelse, opprinnelig flokkstørrelse og den naturlige dødelighetsraten. Følgelig vil konsekvensene av et spesifikt høstingsnivå variere mellom bestander og over tid.

Generelt er ulvens bestandsdynamikk påvirket av tre hovedfaktorer: tilgang på mat, menneskelig bosetting og toleranse, og avstand fra større, sammenhengende bestander (kildepopulasjoner) (Fuller 1989, Fuller et al. 1995, Fuller et al. 2003). Den faktoren som i all hovedsak begrenser en gitt ulvebestands toleranse for dødelighet påført av menneske er bestandens produktivitet (Fuller et al. 2003). Empiriske data støtter hypotesen om at lav produktivitet, eller begrenset innvandring, medfører liten toleranse for jakt i en gitt ulvebestand (Peterson et al. 1984, Fuller 1989, Ballard et al. 1997). Bestander med høyere produktivitet kan derimot tåle relativt høye jaktuttak, særlig i områder der disse forsterkes av inn-

vandring fra omkringliggende områder utsatt for relativt lavt jakttrykk (Gasaway et al. 1983, Ballard et al. 1987, Hayes & Harestad 2000a, b). Nærhet til kildepopulasjoner (se Pulliam 1988) er derfor særlig viktig for ulvebestander med lav tetthet, enten fordi de finnes i dårlig habitat (lav byttedyr tetthet) eller fordi de er utsatt for høyt jakttrykk (Fuller et al. 2003). Graden av forbindelse mellom kilde- og marginalbestander i landskapet kan imidlertid være en kritisk begrensning for opprettholdelsen av bestander med lave tettheter (f.eks. Wydeven et al. 1995, Wabakken et al. 2001a, jf. Hanski 1999).

Den viktigste effekten av jakt på ulvebestander er reduksjon i flokkstørrelsen (Peterson et al. 1984); over en fireårsperiode med intensiv jakt og fangst reduserte man flokkstørrelsen fra 15 til 6 dyr i Kenai Peninsula. Som et resultat av "rettet avskytning" på voksne dyr ble andelen av valper i bestanden relativt høy. De høyeste valpeprosentene har man funnet i hardt jaktede flokker eller bestander (Ballard et al. 1987) og i nylig freda bestander (Fritts & Mech 1981). Dette kan henge sammen med en generelt høyere produktivitet og overlevelse i ulvebestander med lav tetthet og/eller en relativt høy tetthet av hjortevilt (Keith 1983, Harrington et al. 1983, Fuller et al. 2003). Det bør allikevel presiseres at en relativt høy lokal biomasse av byttedyr ikke nødvendigvis innebærer stor flokkstørrelse, eller omvendt (Fuller et al. 2003).

Normalt tåler ulvebestander beskatning i form av jakt (se gjennomgang av Fuller et al. 2003). Mech (1970) anslo at ulvebestander er i stand til å erstatte årlige tap på inntil 50% av individene som er 5 måneder eller eldre. Peterson et al. (1984, siterer Mech 1970) understreker at alle former for dødelighet må tas med i beregningen, siden årlig tap ikke uten videre tilsvarer det høstingsnivået en ulvebestand kan tåle, og det er feil å anta at jaktdødelighet fullt ut kompenseres gjennom redusert naturlig dødelighet i bestanden. Fuller et al. (2003) siterer flere studier som viser at ulvebestander kan tåle uttak opptil ca 40-50% uten at bestanden reduseres. I et tilfelle så har en lokal ulvebestand i Quebec, Kanada vært i stand til å tåle uttak på mer enn 70%, trolig på grunn av svært høy innvandring fra en mett kildebestand (Lariviere et al. 2000). Peterson et al. (1984) observerte at tettheten av ulv gikk ned etter to påfølgende år med høstingsuttak i overkant av 40%, mens den gikk opp dersom uttaket var mindre enn 35%. På grunnlag av dette foreslo Peterson at ulvetettheten på Kenai Peninsula var regulert gjennom jakt (som også var den vanligste dødsårsaken i det studiet). Keith (1983) anbefaler at en generell grense for påført dødelighet (jakt/fangst) ikke bør være høyere enn 30% (også L.D. Mech, pers. medd. denne undersøkelsen). Peterson et al. (1984) poengterer at dette tallet må anvendes med fornuft og justeres i henhold til faktisk kunnskap om den gitte ulvebestandens produktivitet og naturlige dødelighet. Empiriske data viser at ulvebestander kan stabiliseres ved et jaktuttak i denne størrelsesorden (Fuller 1989), til og med for små bestander med begrenset innvandring (Smietana & Wajda 1997).

Som vi har sett ovenfor blir jakt- og fangstdødelighet i større eller mindre grad kompensert gjennom reduksjon i naturlig dødelighet (Errington 1967, Mech 2001b). For ulv er denne

kompensasjonen estimert til å være opptil ca 70% (Fuller et al. 2003). Foruten sult, sykdom og ulykker er en svært viktig naturlig dødsårsak konfrontasjoner med andre ulver (Meier et al. 1995, Mech et al. 1998, Smith et al. 2001). For eksempel, i vernede områder i Minnesota og Alaska var ca 10% av dødeligheten forårsaket av andre ulver (Mech 1977b, Mech et al. 1998). I den vernede bestanden i Minnesota ble det samtidig påpekt at dødelighet forårsaket av illegal jakt varierte mellom 15-30% (Mech 1977b, Fritts & Mech 1981, Fuller 1989b, Fuller et al. 2003). I bestander i Alaska som ble beskattet fant man imidlertid at intraspesifikke konfrontasjoner stod for færre dødsfall dersom bestanden ble beskattet opptil et nivå på ca. 30-40% (Peterson et al. 1984, Ballard et al. 1987, 1997).

I en ulvebestand som var gjenstand for kontrolltiltak i Alaska, var det indikasjoner på at fangstdødelighet ble kompensert både gjennom naturlig dødelighet, og gjennom økt produksjon (Boertje et al. 1996). Med årlige uttak på 40-60% gikk bestanden ned de tre første årene, mens bestanden balanserte ved et uttak på 38% det fjerde året. Bestanden økte så med 50% etter et år med relativt lavt jaktuttak (19%).

Det må imidlertid presiseres at høye jaktuttak i mettede delbestander, omgitt av sammenhengende og store ulvebestander, kan tåle slike høye jaktuttak kun fordi de har en netto tilførsel av ulver fra større kildepopulasjoner som ikke er utsatt for tilsvarende høy beskatning (Hayes & Harestad 2000a, Fuller et al. 2003, M. McNay, pers. meld., denne undersøkelsen). Den totale effekten av økt innvandring fra omkringliggende områder med lavere beskatningstrykk, sammen med kompensasjon gjennom redusert naturlig dødelighet og økt produktivitet, er sannsynligvis årsaken til at enkelte ulvebestander kan balansere høy dødelighet av jakt og fangst.

## 5 Sammendrag og konklusjoner

### 5.1 Reproduktiv suksess

#### 5.1.1 Valpeoverlevelse

- I 80% av tilfellene der én av foreldrene ble fjernet, og i 70% av tilfellene der begge foreldrene ble fjernet, overleve én eller flere valper. I 65 av 79 tilfeller (82%) der en ulveflokk mistet alfa-individer overlevde minst én valp fram til rekruttering.
- Det ble ikke funnet noen forskjell i valpenes overlevelse etter tap av én eller begge foreldre om flokken hadde årsgamle valper og voksne ikke-repoduserende individ (hjelpere) eller ikke. Det var allikevel en tydelig forskjell i overlevelse knyttet til samlet flokkstørrelse etter tap av alfa-individer.
- Valper som var alene eller sammen med én annen eldre ulv overlevde bare i halvparten av tilfellene; i grupper på 3-5 ulver overlevde valper i 81% av tilfellene; i grupper på  $\geq 6$  ulver overlevde valper nesten i alle tilfellene (97%).

#### 5.1.2 Ynglefrequens

- Vi fant at yngling påfølgende sesong forekom bare i ca 50% av tilfellene der én av ulvene i det ynglende paret forsvant; i tilfeller der begge alfa-individene forsvant forekom yngling året etter kun i 15% av ulveflokkene.
- Sannsynligheten for yngling påfølgende sesong var ikke forskjellig om det var en alfa-hann eller en alfa-tispe som forsvant fra flokken.
- Det var ingen forskjell mellom tap av alfa-individer i forhold til sesong, kjønn, eller interaksjon mellom disse og forekomst av valping påfølgende sommer.
- Den viktigste faktoren for en ulveflokks reproduksjon året etter tap av alfa-individer var at disse ble erstattet av nye alfa-individer.

## 5.2 Flokksamhold, sosial dynamikk og arealbruk

### 5.2.1 Flokkstørrelse

- Flokkstørrelsen var generelt sett redusert mer etter et uttak av alfa-individer enn antall tapte alfa-individer skulle tilsi. Dette hang blant annet sammen med at flere ulver ofte ble drept samtidig eller de vandret ut eller forsvant av andre årsaker.

### 5.2.2 Flokksamhold

- Nesten 2/3 av alle ulveflokkene forble intakte etter et tap av alfa-individer. I de revir som ble forlatt og flokkene oppløst ble 3/4 seinere reetablert/reokkupert av nye ulver.

### 5.2.3 Knoppskyting/budding og oppsplitting av flokker og revir

- Selv om det forekommer sjelden, ser oppsplitting av flokker ut til å inntreffe når større flokker bryter sammen, særlig hvis kjønnsmodne individer innefor den opprinnelige flokken finner en make relativt hurtig etter tapet av et alfa-individ.
- Knoppskyting/budding eller oppsplitting skjer oftest i forbindelse med paringstiden eller om sommeren. Fenomenet inntreffer når årsgamle valper eller voksne i flokken finner en make, etterfulgt av en deling av reviret med de andre medlemmer av den opprinnelige flokken, eller ved etablering av et nytt revir i utkanten av det opprinnelige reviret.
- Det er funnet eksempler på at dette også kan skje i forbindelse med at alfa-individer fjernes fra flokken (for eksempel "Kongsvinger-Årjäng flokken"). I slike tilfeller, så kan tap av alfa-ulver føre til økt produktivitet i ulvebestanden lokalt.

### 5.2.4 Forekomst av multiple kull

- Det er manglende kunnskap om mekanismene bak og forekomst av denne type reproduktiv atferd.
- Multiple kull ser ut til å forekomme:
  - 1 Når bestander er mettet og kjønnsmodne individer prøver å yngle innefor flokken istedenfor å vandre ut.
  - 2 Når bestandene er små etter en periode med hard beskatning og det er god tilgang på mat.
  - 3 Når mattilgangen generelt er høy.
- Vi har funnet tre tilfeller der fenomenet kan relateres til tap av alfa-individer.

### 5.2.5 Erstatningsrate av alfa-individer og påfølgende yngling

- Tiden det tok fra en alfa-ulv ble tapt til denne ble erstattet og tiden til påfølgende yngling ble relatert til ulike populasjonsparametere for den totale ulvebestanden i aktuelt område.
- Tiden det tok før en tapt alfa-ulv ble erstattet var signifikant lengre i ulvebestander som ekspanderte sammenliknet med ulvebestander som var mettede.
- Likeledes var tiden det tok før ny yngling fant sted signifikant lengre i ulvebestander som ekspanderte sammenliknet med ulvebestander som var mettede.

- Tid det tok før en tapt alfa-ulv av samme kjønn samt tid til neste yngling var omvendt proporsjonal med størrelsen av den reetablerte ulvebestanden. Dvs ettersom ulvebestanden vokste i størrelse, avtok tida til opprettelse av nye alfa-par og påfølgende yngling.

## 6 Konsekvenser for forvaltningen av skandinaviske ulver

Uttak av alfa-individer hadde en negativ effekt på de ulveflokkene vi undersøkte i dette studiet, skjønt de fleste revir hadde fortsatt tilhold av en flokk og mange valper overlevde. Sannsynligheten for en vellykket yngling året etter tap av alfa-individer ble halvert ved uttak av én ulv og tap av begge alfa-individer hadde store negative følger for flokkens reproduksjonspotensiale på kort sikt.

Tiden det tok før en ulveflokk hentet seg inn igjen varierte med størrelsen på den samlede ulvebestanden i området. Hvorvidt en ulvebestand kan tåle slike tap er avhengig av flere faktorer:

- 1) **Flokkstørrelse etter uttak:** I store ulveflokker var det større sjanser for at minst én valp ville overleve, selv om dette i noen tilfeller kunne være en følge av at flokken hadde større valpekull (dette hadde vi ikke datagrunnlag for å se nærmere på her). Jo flere valper i kullet, jo større er sjansen for at én eller flere overlever fram til egen rekruttering. Oppsplitting synes å forekomme spesielt når større flokker bryter sammen, særlig hvis kjønnsmodne individer innenfor den opprinnelige flokken finner en make kort tid etter tapet av et alfa-individ. I slike tilfeller, så kan tap av alfa-individer, særlig alfa-hanner, faktisk føre til økt produktivitet i ulvebestanden lokalt (gitt at flokken også inneholder åringer eller voksne tisper som kan pare seg med andre voksne hanner i området).
- 2) **Sannsynligheten for at nye kjønnsmodne individer erstatter de tapte alfa-individene:** Dette er tydelig en funksjon av antall ulver i den samlede bestanden i området. Logisk nok, jo flere ulver, jo større er sannsynligheten for at nye kjønnsmodne individer vil finne flokken, etablere seg og pare seg med det alfa-individet som er igjen. Det er ikke gitt at dette alltid vil skjer i den skandinaviske ulvebestanden ved dagens bestandsnivå; ulvene her har en form for sprangvis utvandring over lengre avstander som gjør at de kan etablere seg langt fra revirene der de opprinnelig ble født (Wabakken et al. 2001a).
- 3) **Bestandens generelle produktivitet:** Den skandinaviske ulvebestanden har én klar fordel i forhold til muligheter for å reetablere, og det er at forholdet byttedyrbiomasse/ulv er relativt høyt (Johansson 2002). Den gjennomsnittlige vekstraten i bestanden har vært nesten 30% pr. år, med en gjennomsnittlig dødelighet (i all hovedsak forårsaket av menneske) på ca 10%. Slik sett kan det se ut som at den lille bestanden vi har i Skandinavia, reint demografisk, kan tåle uttak på 30% årlig og fortsatt være stabil. Dette må imidlertid vurderes opp imot de målsetningene man har for forvaltningen av ulv både i Sverige og Norge og den totale bestandens levedyktighet (se del II). Til sammenligning kan nevnes at "Minnesotabestanden" for eksempel har vokst fra ca 350 ulv i 1963 til omtrent 2000 i dag, det til tross for en relativt lav vekstrate forårsaket av tiltak for å fjerne "problemindivider" gjennom hele bestandens historie (Mech 2001a). Denne bestanden henger

imidlertid sammen med den store kanadiske bestanden mot nord, og er slik sett ikke så isolerte som den skandinaviske bestanden.

- 4) **Tidspunkt for uttak fra bestanden:** Selv om våre data ikke viser at tidspunktet for uttak av individer har effekter; verken på valpeoverlevelse, erstatning av alfa-individer, og heller ikke på sannsynligheten for yngling sesongen etter, så er dette et spørsmål med flere praktiske forvaltningsmessige hensyn. Som en respondent i spørreundersøkelsen understreket, så er det mulig at sjansen for at et alfa-individ erstattes er høyere dersom voksne ulv tas ut av bestanden noen måneder før parringstiden. Samtidig, finnes det mange belegg fra litteraturen på at ulvevalper er i stand til å overleve på egenhånd fra desember og kanskje tidligere dersom mattilgangen er god.

I denne rapporten har vi begrenset problemstillingen og fokusert analyser og litteratursøk kun mot det som går direkte på effekter av tap eller uttak av alfa-individer fra etablerte ulveflokker. Det er kjent at ulvepopulasjoner som er i vekst, og som har god tilgang på mat, kan kompensere for uttak gjennom jakt og annen beskatning. Som Peterson et al. (1984) anbefaler, bør strategier for jaktuttak og kvotetilpasninger settes på bakgrunn av de data som er tilgjengelige for den enkelte bestanden; som inkluderer kunnskap om fødsels-, døds-, innvandrings- og utvandringsrater.

En forvaltningsstrategi som tillater allmennhetens tilgang til begrenset jakt på ulv, vil utvilsomt redusere merkbare konflikter mellom lokalbefolkningen, ulv og forvaltere av ulv (Mech 1995a). Forvaltningsstrategier som åpner for allmennhetens adgang til jakt på ulv må under en hver omstendighet ta hensyn til ulike faktorer både av biologisk og politisk karakter. En strategi basert på streng soneinndeling, med uttak av ulv utenfor avgrensede ulveforvaltningssoner, vil utvilsomt lette på konfliktene lokalt og samtidig hindre at ulven etablerer seg utenfor sonen. Konfliktene innefor en ulveforvaltningssone vil på en annen side ikke bli løst dersom man velger en slik strategi. Dersom det er et mål å øke forståelse for at man skal ha levedyktige bestander av ulv innenfor spesielt avsatte forvaltningssoner, må man før eller siden overveie mulighetene for begrenset jakt også innefor forvaltningssonen. En slik mer fleksibel forvaltning, også innefor sonen, forutsetter at ulvesonen har et tilstrekkelig stort areal.

I forbindelse med forskningen som pågår innenfor SKANDULV rettes fokus mot faktorer som påvirker reproduksjon, overlevelse og rekruttering. Dette gjøres bl.a. for å kunne gi bedre råd om hvordan den skandinaviske ulvebestanden sannsynligvis reagerer på forskjellige forvaltningsavgjørelser som tas. For bedre å kunne forutsi hvilke effekter beskatning og spesielt uttak av alfa-individer har er det fortsatt stort behov for å skaffe mer data om betydningen av romlig fordeling av ulvevire, utvandring, innvandring, spredning og etablering.

## 7 Takk

Vi takker Direktoratet for naturforvaltning og Norsk institutt for naturforskning for økonomisk støtte til dette prosjektet. Vi ønsker spesielt å takke Dr. Dave Mech for hans positive innstilling og velvillighet til å dele sin store kunnskap om ulvens biologi med oss, for å tipse oss om litteraturkilder og høyaktuelle problemstillinger, og også for at vi fikk bruke to manuskripter fra hans kommende bok (Mech & Boitani 2003b). Vi ønsker også å takke Dr. Rolf Peterson for verdifulle forslag, kommentarer og informasjon. Vi er spesielt takknemlige for Ed Bangs hjelp, hans entusiasme har vært viktig for å få samlet upubliserte Nord Amerikansk data. Tom Meier ga oss verdifull hjelp med tolkning av data fra Denali, han ga oss også tilgang til upubliserte data fra Montana. Stor takk også til Doug Smith, Deb Guernsey, Carter Niemeyer, Curt Mack, Joe Fontaine, Liz Jozwiak, John Morton, Adrian Wydeven, Ron Schultz, Wayne Hall og Liz Bradley for verdifulle diskusjoner, informasjon og for å dele data med oss i en ellers hektisk hverdag. Vi ønsker også å takke alle dere som har svart på spørreundersøkelsen vår.

## 8 Litteratur

- Ballard, W.B., L.A. Ayres, P.R. Krausman, D.J. Reed & S.G. Fancy. 1997. Ecology of wolves in relation to a migratory caribou herd in northwest Alaska. - *Wildl. Monogr.* 135: 1-47.
- Ballard, W.B., Whitman, J.S. & Gardner, C.L. 1987. Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. - *Wildlife Monographs* 98: 1-54.
- Bangs, E.E., Fritts, S.H., Harms, D.R., Fontaine, J.A., Jimenez, M.D., Brewster W.G., & Niemeyer, C.C. 1995. Control of endangered gray wolves in Montana. *↓ Ecology and conservation of wolves in a changing world.* - S. 127-134 i Carbyn, L.N., Fritts, S.H. & Seip, D.R., red. Edmonton, Alberta: Canadian Circumpolar Institute.
- Bangs E.E., Fritts, S.H., Fontaine, J.A., Smith, D.W., Murphy, K.M., Mack, C.M. & Niemeier, C.C. 1998. Status of gray wolf restoration in Montana, Idaho, and Wyoming. - *Wildl. Soc. Bull.* 26: 785-798.
- Bangs, E., Fontaine, J., Jimenez, M., Meier, T., Niemeyer, C., Smith, D., Murphy, K., Guernsey, D., L., Handegard, Collinge, M., Krischke, R., Shivik, J., Mack, C., Babcock, I., Asher, V. & Domenici, D. 2001. Gray wolf restoration in the northwestern United States. - *Endangered Species Update.* 18: 147-152.
- Bibikov, D. 1980. (ed.) *Povedenie volka (Wolf behavior).* - Akademija nauk SSSR, Moscow.
- Bibikov, D.I. 1990. Large predators and man in the USSR. - *Proceedings of the International Union of Game Biologists Congress.* 19: 558-561.
- Boertje, R.D., Valkenburg, P. & McNay, M.E. 1996. Increases in moose, caribou, and wolves following wolf control in Alaska. - *J. Wildl. Manage.* 60: 474-489.
- Boitani, L. 1995. Ecological and cultural diversities in the evolution of wolf human relationships. *↓ Ecology and conservation of wolves in a changing world.* - S. 3-12 i Carbyn, L.N., Fritts, S.H., & Seip, D.R., red. Canadian Circumpolar Institute, Alberta.
- Boyd, D.K. & Jimenez, M.D. 1994. Successful rearing of young by wild wolves without mates. - *J. Mammal.* 75: 14-17.
- Brainerd, S.M. (ed.). 2003. *Konfliktdependente tiltak i rovviltforvaltning. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding.* - NINA Fagrappport 66: .
- Brainerd, S.M. & Bjerke, T. 2002. *Informasjonstiltak om store rovdyr i Norge. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding.* - NINA Fagrappport 69:
- Delibes, Miguel. 1990. Status and Conservation Needs of the Wolf (*Canis lupus*) in the Council of Europe Member States (Nature and Environment Series, No. 47). Council of Europe, Publication and Documentation Service, Strasbourg. 46s.
- Ericsson, G. & Heberlein, T.A. 2002. *Attityder til varg och vargjakt i Sverige.* - Uppsala, Svensk Lantbruksuniversitet.
- Errington, P. 1967. *On Predation and Life.* - Iowa State Publ., Ames, IA. 258s.
- Fritts, S. H. & Mech, L.D. 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. - *Wildl. Monogr.* 80: 1-79
- Fritts, S.H., Paul, W.J. & Mech, L.D. 1984. Movements of translocated wolves in Minnesota. - *J. Wildl. Manage.* 48: 709-721.
- Fritts, S.H., Paul, W.J. & Mech, L.D. 1985. Can relocated wolves survive ? - *Wildl. Soc. Bull.* 13: 459-463.
- Fritts, S.H., Bangs, E.E., Fontaine, J.A., Brewster, W.G. & Gore, J.F. 1995. Restoring wolves to the northern Rocky Mountains of the United States. - S. 1107-1125 i Carbyn, L.N., Fritts, S.H. & Seip, D.R. *Ecology and conservation of wolves in a changing world.* Canadian Circumpolar Institute, University of Alberta, Edmonton.
- Fuller, T.K. 1989. Population dynamics of wolves in North-Central Minnesota. - *Wildl. Monogr.* 105: 1-41.
- Fuller, T.K., Mech, L.D. & Cochrane, J.F. 2003. Population dynamics. - I Mech, L.D. & Boitani, L. red. *The Ecology, Behaviour and Conservation of the Wolf.* The University Chicago of Press.
- Gasaway, W.C., Stephenson, R.O., Davis, J.L., Shepherd, P.E.K. & Burris, O.E. 1983. Interrelationships of wolves, prey, and man in interior Alaska. - *Wild. Monogr.* 84: 1-50.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation Ecology.* - Oxford University Press, Oxford.
- Harrington, F.H. & Paquet, P.C. (red.). 1982. *Wolves of the World: Perspectives of Behavior, Ecology, and Conservation.* - Noyes Publications, Park Ridge, NJ.
- Harrington, F.H., Paquet, P.C., Ryon, J. & Fentress J.C. 1982. Monogamy in wolves: A review of the evidence. - S. 209-222 i Harrington, F.H. & Paquest, P.C., red. *Wolves of the World: Perspectives on Behaviour, Ecology and Conservation* Noyes Publ., Park Ridge. New Jersey.
- Harrington, F.H., Mech, L.D. & Fritts, S.H. 1983. Pack size and wolf pup survival: their relationship under varying ecological conditions. - *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 13:1 9-26.
- Hayes, R.D. & Gunson, J.R. 1995. Status and management of wolves in Canada. - S. 21-34 i Carbyn, L.N., Fritts, S.H. & Seip, D.R., red. *Ecology and conservation of wolves in a changing world.* Canadian Circumpolar Institute, Alberta.
- Hayes, R.D. & Harestad, A.S. 2000a. Demography of a recovering wolf population in the Yukon. - *Can. J. Zool.* 78: 36-48.
- Hayes, R.D. & Harestad, A.S. 2000b. Wolf functional response and regulation of moose in the Yukon. - *Can. J. Zool.* 78: 60-66.
- Hayes, R.D., Baer, A.M., Wotschikowsky, U., & Harestad, A.S. 2000. Kill rate by wolves on moose in the Yukon. - *Can. J. Zool.* 78: 49-59.
- Iliopoulos, Y., P. Menounos, P. Pavlides & S. Tzortzakis. 1999. Depredation on livestock caused by a wolf pack in Central Greece. Project LIFE "Lycos" NAT97-GR04249: Conservation of the wolf (*Canis lupus* L.) and its habitats in Greece. Arcturos, Thessaloniki, Greece, unpublished report (in Greek).

- Iliopoulos, Y. 2000. Conservation of the wolf (*Canis lupus* L.) and its habitats in Central Greece. First results by the project considering the situation of the wolf in Greece and the relevant conservation problems of the species. Notes and comments for the "Final Draft Plan for the Conservation of Wolves in Europe". - PROJECT LIFE NAT97 GR / 04249.
- Johansson, K. 2002. Wolf territories in Scandinavia; sizes, variability and their relation to prey density. Examensarbete i ämnet naturvårdsbiologi. - Institutionen för naturvårdsbiologi, Sveriges Lantbruksuniversitet.
- Jozwiak, E.A. 1997. Wolf pack dynamics and movements in response to harvest on the Kenai National Wildlife Refuge, Alaska, 1989-1993. - Master's Thesis, Colorado State University, Fort Collins. 71s.
- Keith, L.B. 1983. Population dynamics of wolves. - S. 66-77 i Carbyn, L.N. red. Wolves in Canada and Alaska: their status, biology, and management. Can. Wildl. Serv. Rep. Ser., Ottawa. No. 45.
- Kohn, B.W., Frair, J.L., Unger, D.E., Gehring, T.M., Shelley, D.P., Anderson, E.M. & Keenlance, P.W. 2000. Impact of the U.S. Highway 53 expansion project on wolves in northwestern Wisconsin. - Final Report for Wisconsin Department of Transportation, Wisconsin Department of Natural Resources. 49s + vedlegg.
- Krange, O. & Skogen, K. 2001. Naturen i Stor-Elvdal, ulven og det sosiale landskapet. En kortrapport fra prosjektet "Konfliktlinjer i utmarka". Norsk institutt for forskning om oppvekst, velferd og aldring. - NOVA Temahefte. Nr. 1.
- Lariviere, S., Jolicoeur, H. & Crete, M. 2000. Status and conservation of the gray wolf (*Canis lupus*) in wildlife reserves in Quebec. - Biol. Cons. 94: 143-151.
- Lehman, N.E., Clarkson, P., Mech, L.D., Meier T.J. & Wayne, R.K. 1992. A study of the genetic relationships within and among wolf packs using DNA fingerprinting and mitochondrial DNA. - Behav. Ecol. and Sociobiol. 30:83-94.
- Liberg, O. 2003. Del II. Genetiske faktorer av PVA (levedyktighetsanalyse for populasjoner) og minste levedyktige populasjonstørrelse (MVP) for ulv, med spesiell vekt på den nylig etablerte ulvbestanden i Skandinavia. Rapport fra et internasjonalt seminar 1.-3. mai 2002, Färna Herregård, Sverige. I Pedersen, H. C., Brainerd, S. M., Liberg, O., Sand, H. & Wabakken, P. Ulv – Bestandsdynamikk, levedyktighet og effekter av uttak. - NINA Fagrapport 61: 1-xx.
- Lindström, E. & Mörner, T. 1985. The spreading of sarcoptic mange among Swedish red foxes (*Vulpes vulpes* L.) in relation to fox populations dynamics. - Rev. Ecol. (Terre Vie) 40: 211-216.
- Mack, C.M. & Holyan, J. 1998. Idaho Wolf Recovery Program: Recovery and Management of Gray Wolves in Idaho. Progress Report 1995-1998. - Nez Perce Tribe, Department of Wildlife Management, Lapwai, ID.
- Mack, C.M., Babcock, I. & Holyan, J. 2002. Idaho Wolf Recovery Program: Recovery and Management of Gray Wolves in Idaho. Progress report 1999-2001. - Nez Perce Tribe, Department of Wildlife Management, Lapwai, ID. 34 pages.
- Mech, L.D. 1970. The wolf: the ecology and behavior of an endangered species. - American Museum of Natural History, New York.
- Mech, L.D. 1977a. Population trend and winter deer consumption in a Minnesota wolf pack. - S. 55-83 i Phillips, R.L. & Jonkel, C. red. Proceedings of the 1975 Predator Symposium. Montana Forest and Conservation Experiment Station. University of Montana, Missoula. 268s.
- Mech, L.D. 1977b. Productivity, mortality and population trend of wolves in northeastern Minnesota. - J. Mammal. 58: 559-574.
- Mech, L.D. 1993. Resistance of young wolf pups to inclement weather. J. Mammal. 74: 485-486.
- Mech, L.D. 1995a. The challenge and opportunity of recovering wolf populations. - Conserv. Biol. 9: 270-278.
- Mech, L.D. 1995b. A ten-year history of the demography and productivity of an arctic wolf pack. - Arctic. 48: 329-332.
- Mech, L.D. 1999. Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. - Can. J. Zool. 77: 1196-1203
- Mech, L.D. 2000. Leadership in Wolf, *Canis lupus*, packs. - Can. Field-Nat. 114: 259-263.
- Mech, L.D. 2001a. Managing Minnesota's recovered wolves. - Wildl. Soc. Bull. 29: 70-77.
- Mech, L.D. 2001b. The Wolves of Minnesota: Howl in the Heartland. - Voyageur Press. Stillwater, MN.
- Mech, L.D. & L. Boitani. 2003a. Social organization. - i Mech, L.D. & Boitani, L. red. The Ecology, Behaviour and Conservation of the Wolf. The University Chicago of Press.
- Mech, L.D. & L. Boitani, L (eds). 2003a. The Ecology, Behaviour and Conservation of the Wolf. - The University Chicago of Press.
- Mech, L.D. & Hertel, H.H. 1983. An eight year demography of a Minnesota wolf pack. - Acta Zool. Fennica. 174: 249-250.
- Mech, L.D. & Nelson, M.E. 1989. Polygyny in a wild wolf pack. - J. Mammal. 70: 675-676.
- Mech, L.D. & Nelson, M.E. 1990. Non-family wolf, (*Canis lupus*), packs. - Can. Field-Nat. 104: 482-483.
- Mech, L.D., Adams, L.G.T., Meier, J.J., Burch, W. & Dale, B.W. 1998. The wolves of Denali. - Univ. Minn. Press, Minneapolis, Minn. 227s.
- Mech, L.D., Wolfe, P. & Packard, J.M. 1999. Regurgitative food transfer among wild wolves. - Can. J. Zool. 77: 1192-1195.
- Meier, T.J., Burch, J.W., Mech, L.D. & Adams, L.G. 1995. Pack structure dynamics and genetic relatedness among wolf packs in a naturally regulated population. - S. 293-302 i Carbyn, L.N., Fritts S.H. & Seipk, D.R., red. Ecology and Conservation of Wolves in a Changing World. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Alberta. 620s.
- Messier, F. 1985a. Solitary living and extra-territorial movements of wolves in relation to social status and prey abundance. - Can. J. Zool. 63: 239-245.
- Messier, F. 1985b. Social organization, spatial distribution and population density of wolves in relation to moose density. - Can. J. Zool. 63: 1068-1077.



- Murie, A. 1944. The wolves of Mount McKinley. - U.S. National Park Service Fauna Ser. No. 5. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C. 238s.
- Ovsyanikov, N.G., Bibikov, D.I. & Bologov, V. 1998. Battling with wolves: Russia's decades-old struggle to manage its fluctuating wolf population. - *International Wolf*. Nr.8.
- Packard, J.M., Mech, L.D. & Seal, U.S. 1983. Social influences on reproduction in wolves. - S.78-85 i Carbyn, L.N., red. *Wolves in Canada and Alaska: Their Status, Biology and Management*. Edmonton, Alberta: Canadian Wildlife Service Report Series Number 45.
- Peterson, R.O. 1977. Wolf Ecology and Prey Relationships on Isle Royale. - United States Department of the Interior, Nat. Park Serv. Sci. Mon. Ser. 11. Washington, D.C., USA. 210s.
- Peterson, R.O., Woolington, J.D. & Bailey, T.N. 1984. Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska. - *Wildl. Monogr.* 88: 52s.
- Phillips, M.K & Smith, D.W. 1997. Yellowstone Wolf Project: Biennial Report 1995 and 1996. - National Park Service, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Wyoming, YCR-NR-97-4.
- Potvin, F., Breton, L., Pilon, C. & Macquart, M. 1992a. Impact of an experimental wolf reduction on beaver in Paipineau-Labelle Reserve, Quebec. - *Can. J. Zool.* 70: 180-183.
- Potvin, F., Jolicoeur, H., Breton, L. & Lemieux, R. 1992b. Evaluation of an experimental wolf reduction and its impact on deer in Papineau-Labelle Reserve, Quebec. - *Can. J. Zool.* 70: 1595-1603.
- Promberger, C. Schröder, W. (red.). 1993. Wolves in Europe: status and perspectives. - Munich Wildlife Society, Ettal, Germany.
- Pulliam, H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. - *Am. Nat.* 132:653-661.
- Rabb, G. B., Woolpy, J.H. & Ginsburg, B.E. 1967. Social relationships in a group of captive wolves. - *Am. Zool.* 7: 305-312.
- Rausch, R.A. 1967. Some aspects of the population ecology of wolves, Alaska. - *Am. Zool.* 7: 253-265.
- Ream, R.R., Fairchild, M.W., Boyd, D.K. & Pletscher, D.H. 1991. Population dynamics and home range changes in a colonizing wolf population. - S. 349-366 i Keiter, R.K. & Boyce, M.S., red. *The greater Yellowstone ecosystem: redefining America's wilderness heritage*. Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut. 428s.
- Rothman, R.J. & Mech, L.D. 1979. Scent-marking in lone wolves and newly formed pairs. - *Anim. Behav.* 27: 750-760.
- Route, W. & Aylsworth, L. 1999. World Wolf Status Report. *International Wolf* 9 (3).  
<http://www.wolf.org/wolf/learn/iwmag/1999/fall99/fall99a3.asp>
- Schenkel, R. 1947. Ausdrucks-studien an wolfen. - *Behaviour.* 1: 81-129.
- Schmidt, P.A. & Mech, L.D. 1997. Wolf pack size and food acquisition. - *Am. Nat.* 150: 513-517.
- Schultz, R. & Wilson, P. 2002. Territorial Marking by Lone Male Gray Wolves, *Canis lupus*. - *Can. Field-Nat.* 116.
- Seal, U.S., Mech, L.D., & Van Ballengergh, V. 1975. Blood analyses of wolf pups and their ecological and metabolic interpretation. - *J. Mammal.* 56: 64-75.
- Seal, U.S., Plotka, E.D., Mech, L.D. & Packard, J.M. 1987. Seasonal metabolic and reproductive cycles in wolves. - S. 109-125 i Frank, H., red. *Man and Wolf: Advances, Issues, and Problems in Captive Wolf Research*. Dr. W. Junk, Dordrecht.
- Skogen, K. & Haaland, H. 2001. En ulvehistorie fra Østfold. Samarbeid og konflikter mellom forvaltning, forskning og lokalbefolkning. - NINA Fagrappport. 52: 1-51.
- Skogen, K., Haaland, H., Brainerd, S.M. & Hustad, H. 2003. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding: Lokale syn p rovvilt og rovviltforvaltning. En undersøkelse i fire kommuner: AurskogHland, Lesja, Lierne og Porsanger. - NINA fagrappport 70:
- Smietana, W. & Wajda, J. 1997. Wolf number changes in Bieszczady National Park, Poland. - *Acta Theriol.* 42: 241-252.
- Smith, D.W. 1998. Yellowstone Wolf Project: Annual Report, 1997. - National Park Service, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Wyoming, YCR-NR-98-2.
- Smith, D.W., Murphy, K.M. & Guernsey, D.S. 1999. Yellowstone Wolf Project: Annual Report, 1998. - National Park Service, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Wyoming, YCR-NR-99-1.
- Smith, D.W., Murphy, K.M. & Guernsey, D.S. 2000. Yellowstone Wolf Project: Annual Report, 1999. - National Park Service, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Wyoming, YCR-NR-2000-01.
- Smith, D.W., Murphy, K.M. & Guernsey, D.S. 2001. Yellowstone Wolf Project: Annual Report, 2000. - National Park Service, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Wyoming, YCR-NR-2001-02.
- Smith, D.W. & Guernsey, D.S. 2002. Yellowstone Wolf Project: Annual Report, 2001. - National Park Service, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Wyoming, YCR-NR-2002-04.
- Stahler, D.R., Smith, D.W. & Landis, R. 2002. The acceptance of a new breeding male into a wild wolf pack. - *Can. J. Zool.* 80: 360-365.
- Stephenson, R.O., Ballard, W.B., Smith C.A. & Richardson, K. 1995. Wolf biology and management in Alaska, 1981-92. - S. 43-54 i Carbyn, L.N., Fritts, S.H. & Seip, D.R. red. *Ecology and Conservation of wolves in a changing world* Edmonton, Alberta: Canadian Circumpolar Institute.
- Swenson, J.E., Sandegren, F. & Söderberg, A. 1998. Geographic expansion of an increasing brown bear population: evidence for presaturation dispersal. - *J. Anim. Ecol.* 67: 819-826.
- U.S. Fish and Wildlife Service, Nez Perce Tribe, National Park Service, and USDA Wildlife Services. 2000. Rocky Mountain Wolf Recovery 1999 Annual Report. USFWS, Helena, MT. 23 pp.  
<http://mountain-prairie.fws.gov/wolf/annualrpt99>

- U.S. Fish and Wildlife Service, Nez Perce Tribe, National Park Service, and USDA Wildlife Services. 2001. Rocky Mountain Wolf Recovery 2000 Annual Report. USFWS, Helena, MT. 35pp.  
<http://mountain-prairie.fws.gov/wolf/annualrpt00>
- U.S. Fish and Wildlife Service, Nez Perce Tribe, National Park Service, and USDA Wildlife Services. 2002. Rocky Mountain Wolf Recovery 2001 Annual Report. T. Meier, ed. USFWS, Ecological Services, 100 N Park, Suite 320, Helena MT. 43pp.  
<http://mountain-prairie.fws.gov/wolf/annualrpt01>
- Van Ballenberghe, V. 1983a. Extraterritorial movements and dispersal of wolves in southcentral Alaska. - *J. Mammal.* 64: 168-171.
- Van Ballenberghe, V. 1983b. Two litters raised in one year by a wolf pack. - *J. Mammal.* 64:171-172.
- Van Ballenberghe, V. & Mech L.D. 1975. Weights, growth, and survival of timber wolf pups in Minnesota. - *J. Mammal.* 56:44-63.
- Vilå, C., Sundqvist, A-K., Flagstad, Ø, Seddon, J., Kojola, I., Sand, H., Wabakken, P. & Ellegren, H. 2002. Rescue of a severely bottlenecked wolf (*Canis lupus*) population by a single immigrant. - *Proceedings of The Royal Society.*  
[http://www.pubs.royalsoc.ac.uk/proc\\_bio/proc\\_bio.html](http://www.pubs.royalsoc.ac.uk/proc_bio/proc_bio.html)
- Wabakken, P. & Maartmann, E. 1997. Bestandsstatus for ulv i Sørøst-Norge og Skandinavia i 1996. - *Fylkesmannen i Hedmark, miljøvernadv. rap.* 8/97:19s.
- Wabakken, P. & Steinset, O.K. 1998. Ulvebestanden i Sørøst-Norge: Konklusjoner fra registreringer på sporsnø vinteren 1997-98. - *Rapport til fylkesmennene i Hedmark, Oslo/Akershus og Østfold.* 6s.
- Wabakken, P., Sørensen, O.J. & Kvam, T. 1982. Ulv i Sørøst-Norge. Registreringsproblematikk og minimumsbestand. *Viltrapport* 20. 33s.
- Wabakken, P., Sørensen, O.J. & Kvam, T. 1984. Wolves in southeastern Norway. - *Fauna norv. Ser. A* 5: 50-52.
- Wabakken, P., Linnell, J. & Andersen, R. 1996. Ulv i Hedmark - en utredning foretatt i forbindelse med Forsvarets planer for Regionfelt Østlandet, del 6. - *NINA Oppdragsmelding* 417. 16s.
- Wabakken, P., Bjärvall A., Ericson M. & Maartmann, E. 1994. Bestandsstatus for ulv i Skandinavia oktober - desember 1993. - *Fylkesmannen i Hedmark, miljøvernavdelingen, rapport* 5/94. 18s.
- Wabakken, P., Aronson, Å., Sand, H., Steinset, O.K. & Kojola, I. 1999. Ulv i Skandinavia. Statusrapport for vinteren 1998-99. Høgskolen i Hedmark, Viltskadecenter, Grimsö forskningsstation, Vilt- og fiskeriforskningen, Oulu. - *Høgskolen i Hedmark Rapport* 19. 40s.
- Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O. & Bjärvall, A. 2001a. The recovery, distribution and population dynamics of wolves on the Scandinavian Peninsula, 1978-98. - *Can.J.Zool.* 79: 710-725.
- Wabakken, P., Aronson, Å., Sand, H., Steinset, O.K. & Kojola, I. 2001b. Ulv i Skandinavia. Statusrapport for vinteren 2000-2001. Høgskolen i Hedmark, Viltskadecenter, Grimsö forskningsstation, Vilt- og fiskeriforskningen, Oulu. - *Høgskolen i Hedmark Oppdragsrapport* 1. 39s.
- Wabakken, P., Aronson, Å., Steinset, O.K. & Sand, H. 2002. Foreløpig statusrapport om ulv i Skandinavia vinteren 2001/2002. - *Høgskolen i Hedmark. Stensilrapport til NINA.* 5s.
- Williams, C. K., Ericsson, G. & Heberlein, T. A. 2002. A quantitative summary of attitudes toward wolves and their re-introduction (1972-2000). - *Wildl. Soc. Bull.* 30: 575-584.
- Wydeven, A.P., Schultz, R.N. & Thiel, R.P. 1995. Monitoring of a recovering grey wolf population in Wisconsin, 1979-1991. *↓ Ecology and conservation of wolves in a changing world.* Edited by L.N. Carbyn, S.H. Fritts & D.R. Seip, (red.). Side. 147-156. - *Canadian Circumpolar Institute, University of Alberta, Edmonton.*
- Wydeven, A.P., Wiedenhoeft, J.E., Schultz, R. N., Thiel, R. P. & Hall, W. H. 2003. Progress report of wolf population monitoring in Wisconsin for the period April-September 2002. - *Wisconsin Department of Natural Resources Park Falls, WI.* 29s.
- Young, S.P. & Goldman E.A. 1944. The wolves of North America. - *American Wildlife Institute, Washington, D.C.* 636s.
- Zimen, E. 1975. Social dynamics of the wolf pack. *↓ The wild canids: - S.* 336-362 i Fox, M.W., red. Their systematics, behavioral ecology, and evolution. Van Nostrand, New York
- Zimen, E. 1982. A wolf pack sociogram. - *S.* 282-322. i Harrington, F.H. & Paquet, P.C., red. *Wolves of the world.* Harrington, Noyes Pub., Park Ridge, NJ.

# Appendiks 1

*Tilfeller av tap av alfa-ulver brukt i denne rapporten. - Cases of loss of alpha-wolves used in this report.*

| Arkiv nr. | Område | Flokknavn         | Merket individ           | Min. alder (år) | Tapskategori                                | Kjønn | Dato          | Type data                 | Kilde                              |
|-----------|--------|-------------------|--------------------------|-----------------|---|-------|---------------|---------------------------|------------------------------------|
| 1         | Denali | Headquarters      | F205                     | 3,0             | Andre ulver                                 | Tispe | 1. apr. 1986  | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 2         | Denali | East Fork         | M221                     | 11,3            | Skadet                                      | Hann  | 1. aug. 1987  | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 3         | Denali | Headquarters      | F241                     | 4,0             | Andre ulver                                 | Tispe | mars 1987     | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 4         | Denali | Sushana           | F235                     | 3,8             | Andre ulver                                 | Tispe | mars 1987     | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 5         | Denali | Bearpaw           |                          |                 | Andre ulver                                 | Hann  | Jan. 1988     | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 6         | Denali | Castle Rocks      | F333, M335               | 4,0             | Andre ulver                                 | Begge | Nov. 1988     | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 7         | Denali | Chulitna          | M231 and unmarked female | 2,0             | Krypskyting (antatt eller bekreftet)        | Begge | mars 1988     | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 8         | Denali | Ewe Creek         | Unmarked                 | 2,0             | Lovlig fangst                               | Tispe | Des. 1988     | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 9         | Denali | Ewe Creek         | M980                     | 10,0            | Krypskyting (antatt eller bekreftet)        | Hann  | mai 1988      | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m. fl. 1998 |
| 10        | Denali | Pirate Creek      | F339                     | 3,0             | Sykdom                                      | Tispe | Nov. 1988     | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 11        | Denali | Clearwater        | F227                     | 9,0             | Andre ulver                                 | Tispe | 1. apr. 1989  | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 12        | Denali | Clearwater        | M363                     | 2,0             | Andre ulver                                 | Begge | Des. 1989     | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 13        | Denali | Clearwater        | M223                     | 8,0             | Andre ulver                                 | Hann  | Jan. 1989     | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 14        | Denali | Swift Fork        | F355, M353               | 7,0             | Tispe Andre ulver, Hannnd naturlig dødsfall | Begge | Febr. 1989    | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 15        | Denali | Foraker           | F321                     | 5,0             | Ukjent                                      | Tispe | juni 1992     | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 16        | Denali | McLeod lake       | F309                     | 9,4             | Sultedød                                    | Tispe | oktober 1990  | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 17        | Denali | Stampede          | M349, F351               | 4,8             | Drept i snøskred                            | Begge | februar 1990  | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 18        | Denali | Birch Creek North | F369                     | 4,0             | Andre ulver                                 | Tispe | mars 1991     | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 19        | Denali | East Fork         | F1080                    | 11,0            | Ukjent dødsfall                             | Tispe | okotber 1991  | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 20        | Denali | East Fork (bud)   | F217                     | 6,0             | Andre ulver                                 | Tispe | february 1991 | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 21        | Denali | Foraker           | F387                     | 3,5             | Andre ulver                                 | Tispe | Des. 1991     | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 22        | Denali | Chilchukabena     | M407                     | 3,8             | Andre ulver                                 | Hann  | mars 1992     | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 23        | Denali | East Fork         | M5051                    | 8,5             | Lovlig fangst                               | Hann  | Nov. 1992     | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 24        | Denali | Slippery Creek    | M441                     | 3,3             | Ukjent                                      | Hann  | Des. 1992     | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 195, Mech m.fl. 1998   |
| 25        | Denali | Stampede 2        | F427                     | 2,0             | Drept i snare                               | Tispe | january 1992  | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 26        | Denali | Foraker           | M385                     | 3,8             | Lovlig fangst                               | Hann  | mars 1993     | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 27        | Denali | Headquarters      | M251                     | 8,5             | Forskningsfangst                            | Hann  | 1. nov. 1993  | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m.fl. 1998  |
| 28        | Denali | Thorofare         | M515, F499               | 3,0             | Snøskred/Ukjent                             | Begge | 1. nov. 1993  | Telemetri & Observasjoner | Meier m.fl. 1995, Mech m. fl. 1998 |

## Appendiks 1 forts.

| Arkiv nr. | Område              | Flokknavn               | Merket individ | Min. alder (år) | Tapskategori                                  | Kjønn | Dato                             | Type data                              | Kilde                                       |
|-----------|---------------------|-------------------------|----------------|-----------------|---|-------|----------------------------------|--|---|
| 29        | Greater Yellowstone | Rose Creek              | 010M           | 2,0             | Skutt   | Hann  | 26. apr. 1995                    | Telemetri, snøsporing                  | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 30        | Greater Yellowstone | Chief Joseph            | 032F           | 2,0             | Drept av bil                                  | Tispe | 25. jun. 1996                    | Telemetri, snøsporing                  | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 31        | Greater Yellowstone | Crystal Creek           | 004M           | 2,0             | Andre ulver                                   | Hann  | 16. mai. 1996                    | Telemetri, snøsporing                  | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 32        | Greater Yellowstone | Lone Star               | 036F           | 2,0             | Forbrent i varmekilde                         | Tispe | 14. apr. 1996                    | Telemetri, snøsporing                  | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 33        | Greater Yellowstone | Chief Joseph            | 017F           | 2,0             | Ulykke  | Tispe | 10. jul. 1997                    | Telemetri, snøsporing                  | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 34        | Greater Yellowstone | Druid Peak              | 038M           | 2,0             | Krypskyting (antatt eller bekreftet)          | Hann  | 14. des. 1997                    | Telemetri, snøsporing                  | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 35        | Greater Yellowstone | Soda Butte              | 013M           | 2,0             | Alderdom                                      | Hann  | 19. mar. 1997                    | Telemetri, snøsporing                  | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 36        | Greater Yellowstone | Washakie (1)            | 015M           | 2,0             | Kontrolltiltak                                | Hann  | 26. okt. 1997                    | Kontrolltiltak                         | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 37        | Greater Yellowstone | Crystal Creek           | 006M           | 2,0             | Drept av wapitihjort                          | Hann  | 22. aug. 1998                    | Telemetri, snøsporing                  | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 38        | Greater Yellowstone | Thorofare               | 035M; 030F     | 2,0             | Andre ulver, Snøskred                         | Begge | 20. jan. 1998                    | Telemetri, snøsporing                  | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 39        | Greater Yellowstone | Washakie                | 026F           | 2,0             | Kontrolltiltak                                | Tispe | 21. jun. 1998                    | Telemetri, snøsporing                  | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 40        | Greater Yellowstone | Rose Creek (078F Group) | 078F           | 2,0             | Uspesifisert dødsfall                         | Tispe | 1. des. 1999                     | Telemetri, snøsporing                  | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 41        | Greater Yellowstone | Sheep Mountain          | 165M           | 2,0             | Kontrolltiltak                                | Hann  | 10. okt. 1999                    | Telemetri, snøsporing                  | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 42        | Greater Yellowstone | Crystal Creek           | 005F           | 2,0             | Spredning                                     | Tispe | 2. nov. 2000                     | Telemetri, snøsporing                  | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 43        | Greater Yellowstone | Druid Peak              | 040F           | 4,0             | Andre ulver                                   | Tispe | 8. mai. 2000                     | Telemetri, snøsporing                  | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 44        | Greater Yellowstone | Gravelly                |                | 2,0             | Kontrolltiltak/flytting                       | Hann  | 1. jun. 2000                     | Kontrolltiltak                         | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 45        | Greater Yellowstone | Rose Creek              | 008M           | 2,0             | Uspesifisert dødsfall                         | Hann  | 27. jun. 2000                    | Telemetri, snøsporing                  | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 46        | Greater Yellowstone | Sheep Mountain          | 016F           | 2,0             | Forskningsfangst                              | Tispe | 18. jul. 2000                    | Telemetri, snøsporing                  | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 47        | Greater Yellowstone | Teton                   | 024F           | 2,0             | Krypskyting (antatt eller bekreftet)          | Tispe | 30. nov. 2000                    | Telemetri, snøsporing                  | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 48        | Greater Yellowstone | Yellowstone Delta       | 014F           | 2,0             | Uspesifisert dødsfall                         | Tispe | 15. apr. 2000                    | Telemetri, snøsporing                  | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 49        | Greater Yellowstone | Chief Joseph            | 033F           | 2,0             | Drept av bil                                  | Tispe | 8. aug. 2001                     | Telemetri, snøsporing                  | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 50        | Greater Yellowstone | Chief Joseph            | 034M           | 2,0             | Andre ulver                                   | Hann  | 27. nov. 2001                    | Telemetri, snøsporing                  | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 51        | Greater Yellowstone | Leopold                 | 007F           | 2,0             | Andre ulver                                   | Tispe | 5. mai. 2002                     | Kontrolltiltak                         | Smith m.fl. (upubl.), se Appendiks 2.       |
| 52        | Greece              | Neohori                 |                | 3,0             | Krypskyting (antatt eller bekreftet)          | Hann  | 15. okt. 1999                    | Telemetri, hyletelling, snow tracking. | Iliopolous m.fl., upubl., se Appendiks 2&4. |
| 53        | Idaho               | Jureano                 |                | 2,0             | Krypskyting (antatt eller bekreftet), Control | Begge | Tispe-sommer/Hann, 15.sept. 1999 | Kontrolltiltak                         | Mack m. fl. upubl., se Appendiks 2          |
| 54        | Idaho               | Stanley Basin           |                | 2,0             | Forflyttet                                    | Hann  | 20. sep. 2000                    | Kontrolltiltak                         | Mack m.fl. upubl., se Appendiks 2           |
| 55        | Idaho               | Twin Peaks              |                | 2,0             | Forflyttet                                    | Begge | mars 2000                        | Kontrolltiltak                         | Mack m.fl. upubl., se Appendiks 2           |
| 56        | Idaho               | White Cloud             |                | 2,0             | Forflyttet/Kontrolltiltak                     | Begge | mars/april 2000                  | Kontrolltiltak                         | Mack m.fl. upubl., se Appendiks 2           |
| 57        | Idaho               | Taylor Peak             |                | 2,0             | Kontrolltiltak                                | Hann  | 12. okt. 2001                    | Kontrolltiltak                         | Mack m.fl. upubl., se Appendiks 2           |
| 58        | Idaho               | Whitehawk               |                | 2,0             | Kontrolltiltak                                | Begge | 6. apr. 2002                     | Kontrolltiltak                         | Mack m.fl. upubl., se Appendiks 2           |

## Appendiks 1 forts.

| Arkiv nr. | Område                  | Flokknavn                 | Merket individ | Min. alder (år) | Tapskategori                            | Kjønn | Dato  | Type data                           | Kilde   |
|-----------|-------------------------|---------------------------|----------------|-----------------|---|-------|---|-------------------------------------|---|
| 59        | Kenai Penin-<br>sula    | Skilak Lake               | 402            | 2,0             | Drept av mennesker                      | Tispe | 28. feb. 1980   | Telemetri,<br>snøsporing            | Peterson m.fl. 1984                             |
| 60        | Kenai Penin-<br>sula    | Skilak Lake               | 424            | 2,0             | Snared                                  | Tispe | 1. mai. 1980  | Telemetri,<br>snøsporing            | Peterson m.fl. 1984                             |
| 61        | Kenai Penin-<br>sula    | Bear Lake                 | F104           | 3,0             | Forskningsfangst                        | Tispe | 13. mar. 1986   | Telemetri                           | Jozwiak & Morton,<br>upubl., se Appendiks<br>2. |
| 62        | Kenai Penin-<br>sula    | Bear Lake                 | M82            | 2,0             | Ukjent                                  | Hann  | Des. 1986   | Telemetri                           | Jozwiak & Morton,<br>upubl., se Appendiks<br>2. |
| 63        | Kenai Penin-<br>sula    | Bear Lake                 | F139           | 5,0             | Krypskyting (antatt<br>eller bekreftet) | Tispe | 29. okt. 1990   | Telemetri                           | Jozwiak & Morton,<br>upubl., se Appendiks<br>2. |
| 64        | Kenai Penin-<br>sula    | Elephant Lake             | F171           | 3,0             | Ukjent, probably Not<br>human caused    | Tispe | 10 May 1995   | Telemetri                           | Jozwiak & Morton,<br>upubl., se Appendiks<br>2. |
| 65        | Kenai Penin-<br>sula    | Skilak (1a)               | M176           | 2,0             | Drept av bil                            | Hann  | 12. jan. 1997   | Telemetri                           | Jozwiak & Morton,<br>upubl., se Appendiks<br>2. |
| 66        | Kenai Penin-<br>sula    | Skilak (1b)               | F175           | 3,0             | Drept av bil                            | Tispe | 25. jun. 1997   | Telemetri                           | Jozwiak & Morton,<br>upubl., se Appendiks<br>2. |
| 67        | Kenai Penin-<br>sula    | Elephant Lake             | F169           | 5,0             | Krypskyting (antatt<br>eller bekreftet) | Tispe | 30. okt. 1998   | Telemetri                           | Jozwiak Morton,<br>upubl., se Appendiks<br>2.   |
| 68        | Minnesota               | Harris Lake               | F1059          | 3,0             | Fangst                                  | Tispe | january 1970  | Telemetri,<br>snøsporing            | Mech 1977a                                      |
| 69        | Minnesota               | Clear River               | 2451           | 2,0             | Skutt                                   | Hann  | 24. jan. 1973   | Telemetri,<br>snøsporing            | Fritts & Mech 1981                              |
| 70        | Minnesota               | Faunce                    | 5051           | 2,0             | Spredning                               | Hann  | april-august<br>1973  | Telemetri,<br>snøsporing            | Fritts & Mech 1981                              |
| 71        | Minnesota               | Harris Lake               | M2499          | 2,0             | Fangst                                  | Hann  | january 1974  | Telemetri,<br>snøsporing            | Mech 1977a                                      |
| 72        | Minnesota               | Winner<br>Pair/Thief Lake |                | 2,0             | Forsvant                                | Hann  | 1. nov. 1975  | Telemetri,<br>snøsporing            | Fritts & Mech 1981                              |
| 73        | Northwestern<br>Montana | Glacier Park              |                | 2,0             | Drept av mennesker                      | Hann  | 18. jun. 1982   | Observasjoner,<br>snøsporing        | Boyd & Jimenez<br>1994                          |
| 74        | Northwestern<br>Montana | Marion                    |                | 2,0             | Krypskyting (antatt<br>eller bekreftet) | Hann  | 1. apr. 1989  | Kontrolltiltak                      | Boyd & Jimenez<br>1994                          |
| 75        | Northwestern<br>Montana | 9-mile (1a)               |                | 3,0             | Krypskyting (antatt<br>eller bekreftet) | Tispe | 1. jun. 1990  | Telemetri                           | Boyd & Jimenez<br>1994                          |
| 76        | Northwestern<br>Montana | 9-mile (1b)               |                | 2,0             | Drept av bil                            | Hann  | 3. sep. 1990  | Telemetri                           | Bangs m.fl., upubl.,<br>se Appendiks 2          |
| 77        | Northwestern<br>Montana | Headwaters                |                | 2,0             | Forgiftet                               | Hann  | 3. mar. 1991  | Observasjoner,<br>snøsporing        | Bangs m. l., upubl.,<br>se Appendiks 2          |
| 78        | Northwestern<br>Montana | Sawtooth (1)              |                | 2,0             | Forsvant, Kontrolltil-<br>tak           | Begge | Hann forsvant<br>på<br>vår/sommer;<br>Tispe fjernet<br>30 aug. 1996 | Kontrolltiltak                      | Bangs m.fl., upubl.,<br>se Appendiks 2          |
| 79        | Northwestern<br>Montana | Boulder                   |                | 2,0             | Kontrolltiltak                          | Hann  | "sommer 1997"   | Kontrolltiltak                      | Bangs m.fl., upubl.,<br>se Appendiks 2          |
| 80        | Northwestern<br>Montana | Browns Mea-<br>dow        |                | 2,0             | Kontrolltiltak                          | Begge | 21. okt. 1997   | Kontrolltiltak                      | Bangs m.fl., upubl.,<br>se Appendiks 2          |
| 81        | Northwestern<br>Montana | Murphy Lake               |                | 2,0             | Kontrolltiltak                          | Hann  | 7. aug. 1997  | Observasjo-<br>ner, snøspo-<br>ring | Bangs m.fl., upubl.,<br>se Appendiks 2          |
| 82        | Northwestern<br>Montana | 9-mile (2)                |                | 2,0             | Kontrolltiltak                          | Hann  | 19. aug. 1998   | Kontrolltiltak                      | Bangs m.fl., upubl.,<br>se Appendiks 2          |
| 83        | Northwestern<br>Montana | Boulder                   |                | 2,0             | Kontrolltiltak                          | Tispe | 28. feb. 1998   | Kontrolltiltak                      | Bangs m. fl., upubl.,<br>se Appendiks 2         |

## Appendiks 1 forts.

| Arkiv nr. | Område               | Flokknavn              | Merket individ | Min. alder (år) | Tapskategori                         | Kjønn | Dato                            | Type data                               | Kilde                                  |
|-----------|----------------------|------------------------|----------------|-----------------|--------------------------------------|-------|---------------------------------|---|--|
| 84        | Northwestern Montana | Pleasant Valley        |                | 2,0             | Forflyttet/Kontrolltiltak            | Begge | Hann: 21 jan.; tisepe 23 april. | Kontrolltiltak                          | Bangs m.fl., upubl., se Appendiks 2    |
| 85        | Northwestern Montana | South Camas            |                | 12,0            | Ukjent natural                       | Tispe | juni 1999                       | Observasjoner, snøsporing               | Bangs m.fl., upubl., se Appendiks 2    |
| 86        | Northwestern Montana | Little Wolf            |                | 2,0             | Kontrolltiltak                       | Hann  | juni 2000                       | Kontrolltiltak                          | Bangs m.fl., upubl., se Appendiks 2    |
| 87        | Northwestern Montana | Apgar                  | F127           | 3,0             | Krypskyting (antatt eller bekreftet) | Tispe | 1. sep. 2001                    | Observasjoner, snøsporing               | Bangs m.fl., upubl., se Appendiks 2    |
| 88        | Northwestern Montana | Fishtrap               | M267           | 3,0             | Drept av byttedyr                    | Hann  | desember 2001                   | Observasjoner, snøsporing               | Bangs m.fl., upubl., se Appendiks 2    |
| 89        | Norway               | Koppang                | D-00-15        | 4,0             | Kontrolltiltak                       | Hann  | 27. aug. 2000                   | snow tracking, DNA?                     | SKANDULV, upubl.                       |
| 90        | Norway               | Atnadalen              | D-01-18        | 5,0             | Kontrolltiltak                       | Hann  | 17. mar. 2001                   | Snøsporing                              | SKANDULV, upubl.                       |
| 91        | Norway               | Moss                   | M-98-08        | 3,0             | Krypskyting (antatt eller bekreftet) | Hann  | 9. nov. 2001                    | snøsporing, Telemetri                   | SKANDULV, upubl.                       |
| 92        | Sweden               | Nyskoga 1              | D-85-01        | 7,0             | Krypskyting (antatt eller bekreftet) | Tispe | 29. jul. 1985                   | snøsporing, Observasjoner               | SKANDULV, upubl.                       |
| 93        | Sweden               | Nyskoga 1              | D-86-01        | 5,0             | Antagelig drept av bil               | Hann  | 21. mar. 1986                   | snøsporing, DNA                         | SKANDULV, upubl.                       |
| 94        | Sweden               | Leksand                | D-93-03        | 2,0             | Drept av tog                         | Tispe | 18. aug. 1993                   | Snøsporing                              | SKANDULV, upubl.                       |
| 95        | Sweden               | Gillhov                | D-94-02        | 2,0             | Krypskyting (antatt eller bekreftet) | Hann  | feb - mars 1994                 | Snøsporing                              | SKANDULV, upubl.                       |
| 96        | Sweden               | Nyskoga 2              |                | 2,0             | Ukjent                               | Hann  | Mellom april & oktober 1995     | Sporing, DNA                            | SKANDULV, upubl.                       |
| 97        | Sweden               | Mittådalen             | D-96-02        | 2,0             | Krypskyting (antatt eller bekreftet) | Hann  | 28. des. 1996                   | Snøsporing, DNA                         | SKANDULV, upubl.                       |
| 98        | Sweden               | Leksand                | D-99-02        | 7,0             | Avliving                             | Hann  | 6. feb. 1999                    | Snøsporing                              | SKANDULV, upubl.                       |
| 99        | Sweden               | Hagfors 2              | M-98-02        | 2,0             | Krypskyting (antatt eller bekreftet) | Hann  | 15. jan. 1999                   | Sporing, Telemetri                      | SKANDULV, upubl.                       |
| 100       | Sweden               | Hagfors 2              | M-98-03        | 2,0             | Krypskyting (antatt eller bekreftet) | Tispe | 16. aug. 1999                   | Telemetri                               | SKANDULV, upubl.                       |
| 101       | Sweden               | Grangärde              | M-00-04        | 5,0             | Krypskyting (antatt eller bekreftet) | Tispe | 16. nov. 2000                   | Telemetri                               | SKANDULV, upubl.                       |
| 102       | Sweden               | Leksand                | M-02-01        | 2,0             | Krypskyting (antatt eller bekreftet) | Hann  | 1. aug. 2002                    | Telemetri                               | SKANDULV, upubl.                       |
| 103       | Sweden               | Kongsvinger-Årjäng     | M00-01         | 7,0             | Krypskyting (antatt eller bekreftet) | Hann  | 1. mai. 2002                    | snøsporing, Telemetri                   | SKANDULV, upubl.                       |
| 104       | Sweden               | Tyngsjö                | M00-06         | 4,0             | Krypskyting (antatt eller bekreftet) | Hann  | 1. jun. 2002                    | snøsporing, Telemetri                   | SKANDULV, upubl.                       |
| 105       | Sweden               | Hasselfors             | M-01-04        | 5,0             | Avliving                             | Tispe | 5. mar. 2002                    | Telemetri                               | SKANDULV, upubl.                       |
| 106       | Sweden               | Ed-Halden              | ?              | 2,0             | Krypskyting (antatt eller bekreftet) | Hann  | mars98-jan02                    | Alder på ny hannulv                     | SKANDULV, upubl.                       |
| 107       | Sweden               | Hagfors 1/Fredriksberg | ?              | 2,0             | Ukjent                               | Tispe | juli 1993-jan 1995              | DNA, Sporing                            | SKANDULV, upubl.                       |
| 108       | Sweden               | Hagfors 1/Fredriksberg |                | 2,0             | Ukjent                               | Hann  | mai 1993-jan 1995               | DNA, Sporing                            | SKANDULV, upubl.                       |
| 109       | Wisconsin            | Bear Lake              | 001F           | 2,0             | Andre ulver                          | Tispe | 8. des. 1981                    | Telemetri, snøsporing, hyletelling      | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2. |
| 110       | Wisconsin            | Stateline Flowage      | 1191F          | 4,0             | Hjertefeil                           | Tispe | 7. des. 1982                    | snøsporing, hyletelling, levende fangst | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2. |
| 111       | Wisconsin            | Bootjack Lake          | 097 F          | 4,0             | Skutt                                | Tispe | 20. nov. 1984                   | Telemetri, snøsporing, hyletelling      | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2. |
| 112       | Wisconsin            | Bootjack Lake          | 157 M          | 2,0             | Skabb                                | Hann  | 24. sep. 1990                   | Telemetri, snøsporing, hyletelling      | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2. |

## Appendiks 1 forts.

| Arkiv nr. | Område    | Flokknavn         | Merket individ | Min. alder (år) | Tapskategori                         | Kjønn | Dato               | Type data                               | Kilde                                   |
|-----------|-----------|-------------------|----------------|-----------------|--------------------------------------|-------|--------------------|---|---|
| 113       | Wisconsin | Empire            | 139 M          | 3,0             | Ukjent                               | Hann  | <24 August 1990    | Telemetri, snøsporing, hyletelling      | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |
| 114       | Wisconsin | Rainbow Lake      | 107 M          | 6,0             | Ukjent                               | Hann  | <22 Aug. '91       | snøsporing, hyletelling, levende fangst | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |
| 115       | Wisconsin | Moose Lake        | 081 F          | 6,0             | Skutt                                | Tispe | <12 May 1991       | snøsporing, hyletelling, levende fangst | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |
| 116       | Wisconsin | Five Corner       | 149 F          | 2,0             | Fangst                               | Tispe | 30. jun. 1992      | Telemetri, snøsporing, hyletelling      | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |
| 117       | Wisconsin | Truck Trail       | 171 F          | 2,0             | Fangst                               | Tispe | 20. feb. 1992      | snøsporing, hyletelling, levende fangst | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |
| 118       | Wisconsin | Five Corner       | 145 F          | 4,0             | Avskyting/fangst                     | Tispe | 30. jul. 1993      | Telemetri, snøsporing, hyletelling      | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |
| 119       | Wisconsin | Truck Trail       | 131 M          | 3,0             | Skabb                                | Hann  | 25. jan. 1993      | snøsporing, hyletelling, levende fangst | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |
| 120       | Wisconsin | Little Rice River |                | 2,0             | Ukjent                               | Tispe | 1. aug. 1993       | Telemetri                               | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |
| 121       | Wisconsin | Empire            | 189M           | 3,0             | Drept av bil                         | Hann  | 2. jul. 1994       | Telemetri, snøsporing, hyletelling      | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |
| 122       | Wisconsin | Little Rice River | 201 M          | 6,0             | Skutt                                | Hann  | 6. mai. 1995       | snøsporing, hyletelling, levende fangst | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |
| 123       | Wisconsin | Riverside         | 195F           | 4,0             | Drept av bil                         | Begge | juli & august 1997 | snøsporing, hyletelling, levende fangst | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |
| 124       | Wisconsin | Tranus Lake       | 255F           | 2,0             | Fødselskomplikasjoner                | Tispe | 28. mai. 1997      | snøsporing, hyletelling, levende fangst | Wydeven m. fl., upubl., se Appendiks 2. |
| 125       | Wisconsin | Miles Lake        |                | 2,0             | Skabb                                | Tispe | desember 1997      | snøsporing, hyletelling, levende fangst | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |
| 126       | Wisconsin | Torch River       | 258 M          | 3,0             | Andre ulver                          | Hann  | 12 Mar. '98        | snøsporing, hyletelling, levende fangst | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |
| 127       | Wisconsin | O'Brien Lake      | 283M           | 2,0             | Forskningsfangst                     | Hann  | 24. jul. 1998      | snøsporing, hyletelling, levende fangst | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |
| 128       | Wisconsin | Moose Lake        | 210 F          | 5,0             | Andre ulver                          | Tispe | 6. nov. 1999       | snøsporing, hyletelling, levende fangst | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |
| 129       | Wisconsin | Wilson Flowage    | 334M           | 2,0             | Skabb                                | Hann  | 28. des. 2000      | snøsporing, hyletelling, levende fangst | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |
| 130       | Wisconsin | Stuntz Brook      | 199 M          | 7,0             | Andre ulver                          | Hann  | 20. jan. 2000      | snøsporing, hyletelling, levende fangst | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |
| 131       | Wisconsin | Bird Sanctuary    | 266 F          | 5,0             | Andre ulver                          | Tispe | 30. des. 2000      | snøsporing, hyletelling, levende fangst | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |
| 132       | Wisconsin | Suk Cerney        |                | 2,0             | Krypskyting (antatt eller bekreftet) | Hann  | 1. nov. 2001       | snøsporing, hyletelling, levende fangst | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |
| 133       | Wisconsin | Little Rice River | 282 F          | 3,0             | Skutt                                | Tispe | 14 Feb. '01        | snøsporing, hyletelling, levende fangst | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |
| 134       | Wisconsin | Frog Creek        | 293F           | 3,0             | Skabb                                | Tispe | 14 Feb. '01        | snøsporing, hyletelling, levende fangst | Wydeven m.fl., upubl., se Appendiks 2.  |

## Appendiks 2

Oversikt over samarbeidspartnere utenfor Skandinavia samt liste over tilhørende publikasjoner fra de ulike forskningsprosjekter anvendt i dette studie. - Overview over cooperators outside Scandinavia with a list of associated publications from the different research projects utilized in this study.

### Wisconsin

#### Cooperators

- Adrian P. Wydeven (main contact), Mammalian Ecologist/ Conservation Biologist, Wisconsin Department of Natural Resources, PO Box 220, 875 S. 4th Street, Park Falls, WI 54552 USA
- Wayne Hall, Wildlife Biologist, Wisconsin Department of Natural Resources, Sandhill Wildlife Area, PO Box 156, Babcock, WI. 54413 USA
- Bruce W. Kohn (retired), Mammalian Ecologist/ Conservation Biologist, Wisconsin Department of Natural Resources, PO Box 220, 875 S. 4th Street, Park Falls, WI 54552 USA
- Ronald N. Schultz, Wildlife Biologist, Endangered Resources, Department of Natural Resources, 8770 Hwy J., Woodruff, Wis. 54568 USA
- Richard P. Thiel, Mammalian Ecologist/ Conservation Biologist, Wisconsin Department of Natural Resources, PO Box 220, 875 S. 4th Street, Park Falls, WI 54552 USA

#### References

- Kohn, B.W., J. L. Frair, D. E. Unger, T. M. Gehring, D. P. Shelly, E. M. Anderson, and P. W. Keenlance. 2000. Impact of the U. S. Highway 53 expansion project on wolves in northwestern Wisconsin. Final Report for Wisconsin Department of Transportation, Wisconsin Department of Natural Resources 49pp + Appendices.
- Schultz, R. N., A. P. Wydeven, and J. M. Stewart. 1999. Acceptance of a gray wolf, *Canis lupus*, pup by it's natal pack after 53 days in captivity. The Canadian Field Naturalist. 113:509-511.

#### Wisconsin Department of Natural Resources Files.

- Wydeven, A. P., R. N. Schultz, and R. P. Thiel. 1995. Monitoring of a recovering gray wolf population in Wisconsin. pp. 147- 156 in L.N. Carbyn, S. H. Fritts, and D. R. Seip (eds.). Ecology and Conservation of Wolves in a Changing World. Canadian Circumpolar Institute, Occasional Publication No. 35, 642pp.
- Wydeven, A.P., Wiedenhoeft, J.E., Schultz, R. N., Thiel, R. P., and Hall, W. H. 2003. Progress report of wolf population monitoring in Wisconsin for the period April-September 2002. Wisconsin Department of Natural Resources Park Falls, WI. 29 pp.

### Rocky Mountain Region

#### Cooperators

- Edward E. Bangs, Wolf recovery coordinator, U.S. Fish and Wildlife Service, 100 N. Park, #320, Helena, MT 59601 USA (main contact).
- Elizabeth Bradley, Graduate Student, Montana State University, Bozeman, Montana USA 59718 USA.
- Joeseeph A. Fontaine, Assistant wolf recovery coordinator, U.S. Fish and Wildlife Service, 100 N. Park, #320, Helena, MT 59601 USA.
- Debra S. Guernsey, Wolf program assistant, Yellowstone Center for Resources, P.O. Box 168, Yellowstone National Park, WY 89120 USA.



- Michael D. Jimenez, Project Leader, Wyoming Wolf Recovery, U.S. Fish and Wildlife Service, 190 N. 1<sup>st</sup> St., Lander, WY 82520 USA.
- Curt M. Mack, Project Leader, Nez Perce Tribe Wolf Recovery, Department of Wildlife Management, 1000 Mission, McCall, ID 83638 USA.
- Thomas J. Meier, U.S. Fish and Wildlife Service, c/o MT Fish, Wildlife and Parks, 490 N. Meridian Rd. Kalispell, MT 59901 USA.
- Kerry S. Murphy, Carnivore Researcher, Yellowstone Center for Resources, P.O. Box 168, Yellowstone National Park, WY 89120 USA.
- Carter C. Niemeyer, Project Leader for Idaho Wolf Recovery, U.S. Fish and Wildlife Service, 1387 S. Vinnel Way, Rm 368, Boise, ID 83709 USA.
- Douglas W. Smith, Project Leader, Yellowstone Wolf Recovery, Yellowstone Center for Resources, P.O. Box 168, Yellowstone National Park, WY 89120 USA.

### References

- Bangs, E. E., S. H. Fritts, D. R. Harms, J. A. Fontaine, M. D. Jimenez, W. G. Brewster, and C. C. Niemeyer. 1995. Control of endangered gray wolves in Montana. Pages 127-34 *in* L. N. Carbyn, S. H. Fritts, and D. R. Seip, editors. Ecology and conservation of wolves in a changing world. Edmonton, Alberta: Canadian Circumpolar Institute.
- Bangs E.E., Fritts, S.H., Fontaine, J.A., Smith, D.W., Murphy, K.M., Mack, C.M., and Niemeier, C.C. 1998. Status of gray wolf restoration in Montana, Idaho, and Wyoming. *Wildl. Soc. Bull.* 26: 785–798.
- Bangs, E., J. Fontaine, M. Jimenez, T. Meier, C. Niemeyer, D. Smith, K. Murphy, D. Guernsey, L. Handegard, M. Collinge, R. Krichke, J. Shivik, C. Mack, I. Babcock, V. Asher, D. Domenici. 2001. Gray wolf restoration in the northwestern United States. *Endangered Species Update* Vol. 18(4): 147-152.
- Boyd, D. K., and M. D. Jimenez. 1994. Successful rearing of young by wild wolves without mates. *J. Mamm.* 75:14-17.
- Mack, C.M. and J. Holyan. 1998. Idaho Wolf Recovery Program: Recovery and Management of Gray Wolves in Idaho. Progress Report 1995-1998. Nez Perce Tribe, Department of Wildlife Management, Lapwai, ID.
- Mack, C.M., I. Babcock, and J. Holyan. 2002. Idaho Wolf Recovery Program: Recovery and Management of Gray Wolves in Idaho. Progress report 1999-2001. Nez Perce Tribe, Department of Wildlife Management, Lapwai, ID. 34 pages.
- Phillips, M.K, and D.W. Smith. 1997. Yellowstone Wolf Project: Biennial Report 1995 and 1996. National Park Service, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Wyoming, YCR-NR-97-4.
- Ream, R. R., M. W. Fairchild, D. K. Boyd, D. H. Pletscher. 1991. Population dynamics and home range changes in a colonizing wolf population. Pages 349-366 *in* R. K. Keiter, and M. S. Boyce, editors. The greater Yellowstone ecosystem: redefining America's wilderness heritage. Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut. 428pp.
- Smith, D.W. 1998. Yellowstone Wolf Project: Annual Report, 1997. National Park Service, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Wyoming, YCR-NR-98-2.
- Smith, D.W., K.M. Murphy, and D.S. Guernsey. 1999. Yellowstone Wolf Project: Annual Report, 1998. National Park Service, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Wyoming, YCR-NR-99-1.
- Smith, D.W., K.M. Murphy, and D.S. Guernsey. 2000. Yellowstone Wolf Project: Annual Report, 1999. National Park Service, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Wyoming, YCR-NR-2000-01.
- Smith, D.W., K.M. Murphy, and D.S. Guernsey. 2001. Yellowstone Wolf Project: Annual Report, 2000. National Park Service, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Wyoming, YCR-NR-2001-02.
- Smith, D.W., and D.S. Guernsey. 2002. Yellowstone Wolf Project: Annual Report, 2001. National Park Service, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Wyoming, YCR-NR-2002-04.

U.S. Fish and Wildlife Service, Nez Perce Tribe, National Park Service, and USDA Wildlife Services. 2000. Rocky Mountain Wolf Recovery 1999 Annual Report. USFWS, Helena, MT. 23 pp. <http://mountain-prairie.fws.gov/wolf/annualrpt99>

U.S. Fish and Wildlife Service, Nez Perce Tribe, National Park Service, and USDA Wildlife Services. 2001. Rocky Mountain Wolf Recovery 2000 Annual Report. USFWS, Helena, MT. 35pp. <http://mountain-prairie.fws.gov/wolf/annualrpt00>

U.S. Fish and Wildlife Service, Nez Perce Tribe, National Park Service, and USDA Wildlife Services. 2002. Rocky Mountain Wolf Recovery 2001 Annual Report. T. Meier, ed. USFWS, Ecological Services, 100 N Park, Suite 320, Helena MT. 43pp. <http://mountain-prairie.fws.gov/wolf/annualrpt01>

### **Alaska (Kenai National Wildlife Refuge and Denali National Park)**

- Elizabeth A. Jozwiak, Wildlife Biologist, Kenai NWR, P.O. Box 2139, Soldotna, AK 99669 USA.
- John Morton, Refuge Manager, Kenai NWR, P.O. Box 2139, Soldotna, AK 99669 USA.
- Tom Meier<sup>1</sup>, U.S. Fish and Wildlife Service, c/o MT Fish, Wildlife and Parks, 490 N. Meridian Rd. Kalispell, MT 59901 USA.

### **References**

- Jozwiak, E. A. 1997. Wolf pack dynamics and movements in response to harvest on the Kenai National Wildlife Refuge, Alaska, 1989-1993. Master's Thesis, Colorado State University, Fort Collins. 71 pp.
- Mech, L. D., L. G. Adams, T. J. Meier, J. W. Burch, and B. W. Dale. 1998. *The wolves of Denali*. Univ. Minn. Press, Minneapolis, Minn. 227pp.
- Meier, T. J., J. W. Burch, L. D. Mech, and L. G. Adams. 1995. Pack structure dynamics and genetic relatedness among wolf packs in a naturally regulated population. Pages 293-302 in L. N. Carbyn, S. H. Fritts, and D. R. Seipk, editors. Ecology and Conservation of Wolves in a Changing World. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Alberta. 620pp.
- Peterson, R. O., J. D. Woolington, and T. N. Bailey. 1984. Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska. Wildl. Monogr. 88. 52 pp.

### **Greece**

#### **Cooperators**

Yorgos Iliopoulos (main contact), P. Menounos, P. Pavlides, S. Tzortzakis  
ARCTUROS - 3, Victor Hugo St., GR-54625-Thessaloniki, Greece\_

#### **References**

- Iliopoulos, Y., Menounos, P., Pavlides, P., Tzortzakis, S., 1999. Depredation on livestock caused by a wolf pack in Central Greece. Project LIFE "Lycos" NAT97-GR04249: Conservation of the wolf (*Canis lupus* L.) and its habitats in Greece. Arcturos, Thessaloniki, Greece, unpublished report (in Greek).
- Iliopoulos, Y. 2000. Conservation of the wolf (*Canis lupus* L.) and its habitats in Central Greece. First results by the project considering the situation of the wolf in Greece and the relevant conservation problems of the species. Notes and comments for the "Final Draft Plan for the Conservation of Wolves in Europe". PROJECT LIFE NAT97 GR / 04249.

<sup>1</sup> Aided extensively in interpretation of data in Meier et al. 1995, Mech et al. 1998 (see literature list).