



UNIVERSITETET I AGDER

BACHELOROPPGAVE I BIOLOGI 2013

Skrevet av Nina Hille Bringsdal

***Kan ulvens (Canis lupus) opptreden i Agder
forklares ved å sammenstille kunnskap om
artens generelle økologi, spredningsbiologi
og etableringsmønster med regionens
geografi og historiske kilder samt konkrete
eksempler på streifende individer på
Sørlandet?***



Foto: Thomas Holm Strømseth

Universitetet i Agder

Fakultet for Teknologi og Realfag

Økologisk biologi

13. desember 2013

FORORD	2
INNLEDNING	2
1. Den skandinaviske ulvepopulasjonens naturlige utbredelse.	2
2. Fluktuering av ulvebestanden fra 1500- til 1800-tallet.	2
3. Den historiske ulvebestanden i Skandinavia forsvinner.....	3
4. Finsk-russisk innvandring og Vegårsheiulven.	4
5. Den skandinaviske ulvestammens utvikling fra 1980-tallet til i dag.	4
6. Ulvøkologi- og biologi.	6
7. Livsstrategi.....	8
8. Populasjonsdynamikk.	9
9. Flokkstruktur og revir.	10
10. Formering.	11
11. Spredningsbiologi og vandringsatferd.....	11
METODE.....	14
RESULTATER	16
DISKUSJON.....	22
1. Hannulv-trenden i Agder – kjønnsforskjeller eller individforskjeller?.....	22
2. Vandringsmønster i den skandinaviske ulvepopulasjonen – er det svenske ulver som vandrer ned til Agder?	24
3. Reguleringsmekanismer i utvandring forbundet med innavl – har det noe å si for hyppigheten av streifulver i Agder?	24
4. Ulven er en tilpasningsdyktig generalist og r-strateg i forhold til de andre store rovdypene i Norge – har det noe å si for vandringsatferden til streifulver i Agder?	25
5. Sammenstilling av kartfigurer og Fenre-data.	27
6. Agder er attraktivt!	28
KILDER.....	29
LENKER	35

FORORD

Jeg vil rette en stor takk til min eksterne veileder Tor Punsvik, viltforvalter hos Fylkesmannen i Vest-Agder, for fantastisk veiledning, positive tilbakemeldinger gjennom prosessen og for hjelp med innhenting av uvurderlig informasjon. Takknemlig!

Videre vil jeg takke min interne veileder ved Universitetet i Agder, førsteamanuensis Lars Korslund, for konstruktive og svært nødvendige tilbakemeldinger på teknisk oppbygging og disponering av oppgaven.

INNLEDNING

1. Den skandinaviske ulvepopulasjonens naturlige utbredelse.

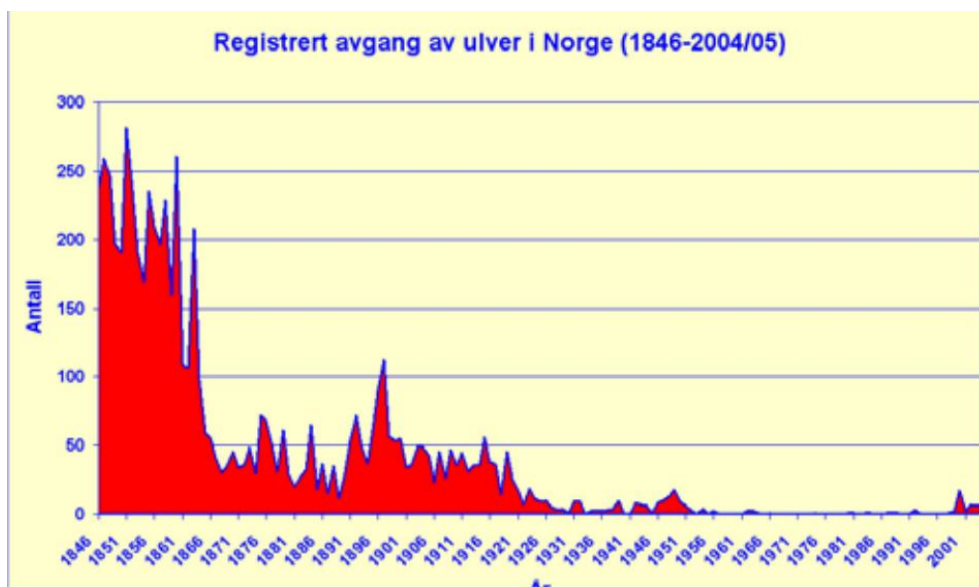
Ulven har sin naturlige utbredelse over hele den nordiske halvkule nord for den 20. breddegrad (Unsgård og Vigerstøl 1998). Ulvens utbredelse omfattet så å si hele den skandinaviske halvøya siden isen trakk seg tilbake etter den siste av de fire store istidene. Byttedyrtilgangen for ulv var og er rik, og potensielle leveområder for ulv i Norge og Sverige er også i dag stor (henholdsvis 89 % og 91 % av totalt landareal i følge Støbet Lande m. fl. 2003). Fennoskandia (Norge, Sverige, Finland og deler av de nåværende Nord-Russiske områdene) har alltid hatt ulv som del av sin fauna (Pedersen m. fl. 2005; Frøstrup og Vigerstøl 1992).

2. Fluktuering av ulvebestanden fra 1500- til 1800-tallet.

Det finnes ikke kunnskap om ulvebestandens variasjon gjennom århundrene før det 16. århundre. I følge blant annet Pedersen m. fl. (2005) viser beskrivelser i bøker og andre kilder at ulvebestanden i Norge har vært vekslende med tre perioder med høye ulvebestander siden 1500-tallet. Den topografiske forfatteren og sagaoversetteren Peder Claussøn Friis (1545-1614) skrev at ulvebestanden var meget stor på slutten av 1500-tallet i sin bok «Norriges oc Omliggende Øers sandfærdige Besschriffuelse» (1632). Bestanden minket imidlertid kraftig på begynnelsen av 1600-tallet, og Pedersen m. fl. (2005) hevder dette var på grunn av sykdom.

Ulvebestanden økte deretter utover 1600-tallet igjen, for så å avta ved slutten av samme århundre. Pedersen m. fl. (2005) henviser til samtidsforfattere som beskrev hvordan ulven forsvant så å si totalt

fra enkelte sørlige landsdeler i Norge, og hvordan bestanden på ny økte fra 1700-tallet og spredte seg over fjellene på Vestlandet og til Sørlandet. Ulven i Skandinavia nådde en bestands-topp midtveis i det 19. århundret (Pedersen m. fl. 2003). Kraftig avskytning og samtidens fagfolks vurderinger om sykdomsutbrudd av valpesyke førte til brå nedgang i Sør-Skandinavias ulvebestand de siste fire tiårene av 1800-tallet (Pedersen m. fl. 2005). Figur 1 gir en grafisk oversikt over den registrerte avgangen av ulv i Norge i perioden 1846-2004/05.



Figur 1: Registrert ulvenedgang i Norge perioden 1846 – 2004/05. Statistikk hentet fra NJFF/NINA «Jakt på Ulv i Norge».

Agder og Telemark var i følge Unsgård og Vigerstøl (1998) blant landets store ulvedistrikter, men etter 1860 ble det kun utbetalt skuddpremie på åtte ulver i perioden frem til århundreskiftet i disse fylkene. Den siste ulven ble skutt i Bykle i 1898, etter mange års intens jakt.

3. Den historiske ulvebestanden i Skandinavia forsvinner.

I 1920-årene var det i følge Sørensen m. fl. (1986) bare faste ulvebestander i reindriftsområdene i Troms og Finnmark, i Jämtland, Västerbotten, Norrbotten, Lappland og Oulus. Ulvebestanden i Fennoskandia var atskilt fra en liten bestand i Sovjet-Karelen, som i følge Unsgård og Vigerstøl (1998) hadde stor betydning for ulven i Norge, Sverige og Finland. Karelen er historisk sett et av Europas store ulveområdet, men bestanden var i sterk tilbakegang frem mot 1940-tallet. Utvandring fra Karelen, særlig på 1950-60-tallet, førte til at ulvebestanden igjen økte i Øst-Finland og på Kolahalvøya. På tross av bølger med økninger i det nordlige Skandinavia medførte den harde bekjempelsen av ulvebestanden at den historiske ulvestammen i Skandinavia døde ut i løpet av 1960-årene da ulven sluttet å yngle i reinbeiteområdene i Nord-Sverige (Wabakken m. fl. 2012). Den siste

bekreftede formeringen fant sted i 1964 (Liberg m. fl. 2010). Ulven var funksjonelt utryddet når den ble fredet i Sverige (1966) og Norge (1972) (Myrberget 1969; Persson og Sand 1998; Wabakken m. fl. 2001; Pedersen m. fl. 2005)

4. Finsk-russisk innvandring og Vegårsheiulven.

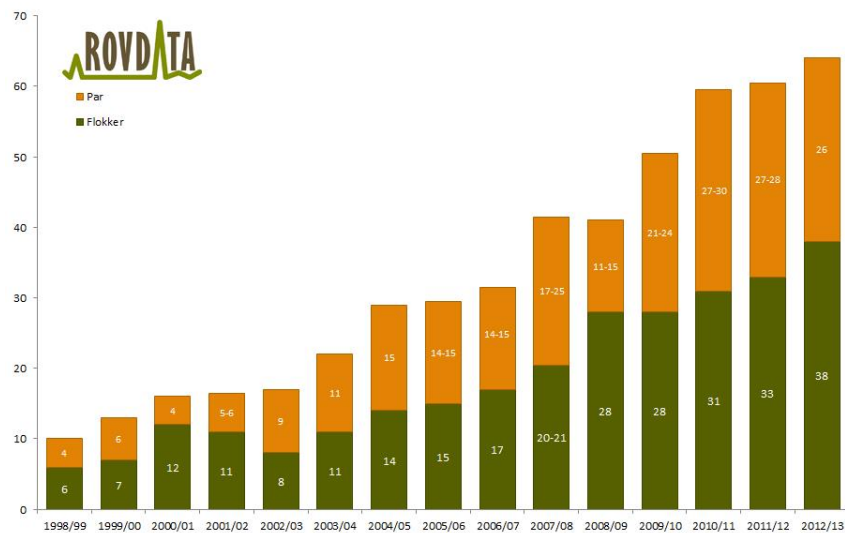
Enkeltindivider av finsk-russisk opprinnelse etablerte seg i Sør-Skandinavia på 1970- og/eller tidlig 1980-tallet. Det norske rovviltprosjektet (1980-1984) rapporterte om en mulig ulveyngling i Trysiltraktene i 1976, sommeren 1978 ble den første sikre ulveynglingen i Skandinavia siden 1964 registrert i Norrbotten og i 1983 ble det bekreftet en yngling i Nord-Värmland – Nyskogaparet - 900 km unna den finsk-russiske populasjonen (Wabakken m. fl. 2013; Pedersen m. fl. 2005; Vilà m. fl. 2003).

35 sauekadavre ble funnet i Vegårshei, Åmli, nedre deler av Nissedal, Gjerstad og Sannidal i 1982 (Frøstrup og Vigerstøl 1992). De spredte observasjonene av ulv tidligere samme år ble bekreftet da Direktoratet for Naturforvaltning ble koblet inn og sporing og urinprøver ga svar på at ei ulvetispe var i området. Frøstrup og Vigerstøl forteller videre hvordan det ble identifisert en vandringsrute fra Vegårshei, gjennom Gjerstad og nabobygdene på Telemark-siden, opp til Felle, så sørover gjennom Katerås-traktene i Åmli og over til Vegårshei igjen. Den 11. januar 1984 var jaktlaget postert ut i traktene øst for Hovdefjell, og jegeren Nils Belland felte ulven. Det viste seg ved DNA-analyser av en knokkel at Vegårsheiulven var en hannulv av finsk-russisk opprinnelse og den første registrerte østlige innvandrer i Norge i nyere tid (Vilà m. fl. 2003; Frøstrup og Vigerstøl 1992).

5. Den skandinaviske ulvestammens utvikling fra 1980-tallet til i dag.

Hele den skandinaviske ulvebestanden kan føres tilbake til kun fem innvandrende ulver fra den finsk-russiske bestanden (Wabakken m. fl. 2013). Tispa i det grunnleggende paret ble drept i 1985, og Vilà m. fl. (2003) har funnet at det fra 1985-1990 ikke kom nye genpar (alleler) inn i populasjonen – som ga en brå nedgang i individuell heterozygositet. Incest-avl fortsatte frem til 1991, da det plutselig dukket opp ti nye alleler over 19 loci funnet i seks hannsøsken. De bar alle med seg en ny Y-kromosomal haplotype (Vilà m. fl. 2003). Ei tispe fra Skandinavia (vandret ut i 1985) hadde paret seg med en immigrant fra øst (Gillovhannen), 250 km nordøst for hennes føderedevir (Liberg m. fl. 2010). Gillovhannen ynglet i årene 1991-1993 (Wabakken m. fl. 2013). Tre individer av finsk-russisk opprinnelse var opphavet til hele den skandinaviske ulvebestanden i 2005 (Wabakken m. fl. 2001; Vilà m. fl. 2003; Liberg m. fl. 2005). Vinteren 2008-2009 vandret fire finsk-russiske hannulver inn i Skandinavia, og to av disse formerte seg i henholdsvis Norge (Kynnahannen) og Sverige

(Galvenhannen) – begge ynglet første gang i 2008 (Wabakken m. fl. 2009, 2013). Vinteren 2012-2013 ble det i følge Wabakken m. fl. (2013) påvist et nyetablert ulvepar fra den finsk-russiske delbestanden i Norrbottens län. Disse ble bedøvet og flyttet sørover til Tiveden i grenseområdet mellom Örebro og Västra Götalands län – hvor de forble stasjonære og etablerte revir. Figur 2 gir en grafisk oversikt over bestandsutviklingen for flokker og revirmarkerende par fra perioden 1. oktober til 28. februar i årene 1998/99 – 2012/13.



Figur 2: Grafisk fremstilling av ulveflokker og revirmarkerende ulv i Skandinavia perioden 1. oktober – 28. februar i årene 1998/89 – 2012/13. Figur og tall hentet fra Rovdata.

Første generasjon avkom, der en av foreldrene er en finsk-russisk innvandrer og den andre en skandinavisk-født ulv er i følge Wabakken m. fl. (2013) kalt F1. Ca. 1/3 (32 %) av valpekullene i 2012 var avkom av finsk-russiske F1 (11 kull) eller en finsk-russisk innvandrer (ett kull). I tillegg ble det også påvist to revirmarkerende par med F1-ulver og to par der en eller begge var finsk-russiske innvandrere (Wabakken m. fl. 2013). Figur 3 viser et fotografi av den genetisk viktige F1-ulven med kallenavnet «Galventispa». Hun ble født i 2008 av en finsk-russisk far i Galven i Sverige og vandret radiomerket over til Hedmark. I Norge skapte hun debatt og kontrovers, med store skader på husdyr og forsøk på translokalisering.



Figur 3: «Galventipsa» etter flytting og merking. Foto av Lars Gangås. Statens Naturoppsyn.

Totalbestanden i Skandinavia vinteren 2012-2013 ble beregnet til 380 +/- 30 dyr, fordelt med ca. 300 på svensk side, ca. 50 i grenseland mellom Norge og Sverige og ca. 30 i Norge (Wabakken m. fl. 2013).

Dagens bestand er etablert i de sentrale og østlige deler av den skandinaviske halvøya, som faller sammen med det geografiske tyngdepunktet for historisk avskyting av ulv (Pedersen m. fl. 2003).

6. Ulvøkologi- og biologi.

Ulven er et høyerestående pattedyr i den systematiske ordenen *Carnivora*. Særegent for slekten er rovtennene, og den deles inn i syv familier. Ulven hører til hundefamilien – eller *Canidae*. Det hører ti slekter til denne familien, med til sammen 35 arter. Ulven hører til *Canis*-slekten med artsnavnet *lupus*.

Felles bygningstrekk for de fleste hundedyr er lang, buskete hale, slank kropp og lange bein. Ulven er en tågjenger og bygd for å løpe raskt. Sammenvokste knokler i mellomfoten og en sperre mot vridning av knoklene i underarmen er tilpasninger til rask løping (Unsgård og Vigerstøl 1998). Kroppslengden kan være opptil 150 cm, med en halelengde på 50 cm. I følge Unsgård og Vigerstøl kan de største eksemplarene nå en skulderhøyde på 90 cm. Wabakken (1990) skriver at finske tisper og hannulver veier i gjennomsnitt henholdsvis 32 og 41 kg. Ulver fra Norge og Sverige skutt i 1980-årene veide mellom 35 og 52 kg, som samsvarer med Stokmos (2013) observasjoner. Ulver kommuniserer med hverandre i en rekke sammenhenger, fra samarbeidende til kompetitive situasjoner (Mech og Boitani 2003). Ulvens atferdsøkologi består av kompliserte intraspesifikke

sosialstrukturer innad i familien og mellom andre familiegrupper. Kommunikasjonsmåtene kan deles inn i tre hovedkategorier: Auditiv (lyd), kjemisk (lukt) og visuell (syn). Uling har eksempelvis mange ulike funksjoner, som i gjenforeninger, i sosialt knyttende situasjoner, mellom avstander og i paring. Luktesansen er svært viktig for ulven, da lukt kan inneholde informasjon om arts- eller individuell identitet, kjønn, brunst-tilstand, sosial status, emosjonell tilstand, alder og til og med diett (Mech og Boitani 2003). Visuelle signaler i ulvekommunikasjon er et omfattende felt, hvor Schenkel (1947) var den første til å lage en systematisk beskrivelse av de visuelle funksjonene og deres tilfallende uttrykk.

Paring skjer i februar til mars – i Sør-Skandinavia som regel i første halvdel av mars. Tispa går drektig i ca. 62 dager og føder normalt 3-7 valper (Mortensen 2008).

Ulven er en generalist og er fleksibel og opportunistisk i sin strategi. Den jakter på et vidt spekter av byttedyr som den hovedsakelig nedlegger selv (Mortensen 2008). Over 95 % av dietten til den skandinaviske ulven består av elg (*Alces alces*), men rådyr (*Capreolus capreolus*) er også et viktig byttedyr i områder hvor disse opptre i større antall. Figur 4 illustrerer elg og rådyr i samme landskap.



Figur 4: Elg er ulvens hovedbyttedyr i Skandinavia, men rådyr inngår også som en viktig del av dietten der disse opptre – som i Agder-fylkene. Foto av Håkon Skarsholt.

Andre byttedyr som inngår i ulvens diett er rein (*Rangifer tarandus*), hjort (*Cervus elaphus*), bever (*Castor fiber*), hare (*Lepus timidus*), rødrev (*Vulpes vulpes*), grevling (*Meles meles*), skogsfugl og smågnagere (Stokmo 2013; Mortensen 2008).

Ulven har et sosialt levesett og er revirhevdende i et vidt spekter av miljøer og klimasoner, fra varmekjær løvskog og halvørken, til barskog og tundra (Unsgård og Vigerstøl 1998). Evolusjonen har gitt opphav til mange spesialiserte underarter og raser med ferdigheter tilpasset de ulike miljøforholdene. En minkende andel uberørt natur kombinert med økende krav om levedyktige bestander av ulv har medført at arten nå også lever i tettbefolkede områder.

Ulven har en skrittlengde på opptil to meter og synker nesten like dypt i snøen som en voksen person, men den er dyktig til å finne minste motstands vei for å spare energi. Ole Knut Steinset forteller i Mortensen (2008) hvordan baklabben ofte plasseres i avtrykket etter framlabben («fot-i-fot»), noe som tydelig forekommer i bildet av sporrekken i figur 5. Ulvens foretrukne fremgangsmåte er trav, og den kan vandre i timevis i en hastighet på 8-9 km/t (Mortensen 2008; Shelton 1966; Mech 1966, 1994b; Burkholder 1959).



Figur 5: Sporrekke etter ulv langs skogsvei i et typisk «fot-i-fot»-mønster, hvor baklabben plasseres i framlabbens avtrykk. Foto av Åke Aronson.

7. Livsstrategi.

I følge Campbell og Reece (2005) vil ressurser minke ved økt populasjonstetthet, og maksimumet av hva et bestemt miljø kan støtte defineres som bærekapasiteten K. Bæreevnen er ikke statisk og kan variere over tid og rom. Campbell og Reece (2005) sier videre at seleksjon ved høye tettheter favoriserer adaptasjon som muliggjør organismens overlevelse og reproduksjon med få ressurser tilgjengelig. Dermed blir kompetitive evner og effektivt bruk av ressurser favorisert i populasjoner som ligger nær sin bæreevne og er utsatt for høyt seleksjonspress. Disse egenskapene assosieres

med iteroparitet, som beskrives av Campbell og Reece (2005) som situasjoner hvor gjentatt reproduksjon favoriseres, under stabile forhold og hvor konkurranse om ressurser er intens. Under slike forhold vil relativt få, velutrusta avkom ha en større sjanse for å overleve til reproduktiv alder. Semelparitet («big-bang»-reproduksjon) favoriseres når overlevelseshraten er liten, som i veldig ustabile, uforutsigbar og variable miljøer.

Livshistorieegenskaper som er sensitive for populasjonstetthet er kjent som K-seleksjon, eller tetthetsavhengig seleksjon. Livshistorieegenskaper som maksimerer reproduktiv suksess i umettede miljøer kalles r-seleksjon, eller tetthetsuavhengig seleksjon.

Ulvetispa har i forhold til de andre store rovdyrene i Skandinavia høy fertilitet og evne til å produsere mange valper i løpet av sitt liv (Pedersen m. fl. 2003). Samtidig utviser ulveflokkene og bestanden tetthetsavhengige populasjonsfaktorer, som revirheving og intraspesifikk konkurranse, som begrenser ulvens bestandsvekst både sosialt og ved romlig fordeling. Normalt er det kun avlspar som yngler, og slik blir antall ynglinger bestemt av antall revirhevdende par og flokker i bestanden. Den geografiske utstrekningen av bestandens leveområde setter dessuten et effektivt tak på antall revirhevdende flokker (Pedersen m. fl. 2005).

8. Populasjonsdynamikk.

Avstanden mellom den skandinaviske ulvepopulasjonen og nærmeste populasjon i østlige Finland er ca. 800 km (Liberg m. fl. 2010). 500 km areal for tamreindrift ligger langs denne ruten, samt Østersjøen. Små populasjoner, som den skandinaviske, vil være mer sårbare for utryddelse som følge av demografisk stokastisitet, høyere dødelighet på utvandrere og randeffekter (Akçakaya m. fl. 2007). Siden den skandinaviske delpopulasjonen er umettet og ekspanderende er den i dag en kildepopulasjon med netto utkom av individer. Under minkende perioder har bestanden vært en sluk – eller «sink»-populasjon – som defineres av Akçakaya m. fl. (2007) ved at dødsfall overskrider fødsler og hvor utryddelse kun forhindres ved at immigranter overskrider emigranter.

I følge Akçakaya m. fl. (2007) sin definisjon er den finsk-russiske bestanden og den skandinaviske bestanden metapopulasjoner. Miljøpåvirkninger av metapopulasjoner som er studert på regionalt nivå inkluderer veier og andre spredningsbarrierer som minsker tilkoblingen mellom populasjoner og habitatfragmentering som deler homogene populasjoner i mange små. Effekter av slike faktorer på den totale overlevelsen av arten involverer interaksjoner mellom populasjoner (f. eks. spredning og rekolonisering, Akçakaya m. fl. 2007).

Habitatkorridorer er i følge Akçakaya m. fl. mer eller mindre lineære habitatstriper (tilfeldige eller konstruerte), som har den funksjonen at den øker spredning mellom populasjoner. Korridorene kan være kontinuerlige strekninger eller usammenhengende flekker som virker som springbrett eller «stepping stones» mellom populasjoner. Habitatkorridorer kan fungere på forskjellige måter. Madsen m. fl. (2000) hevder at for noen arter vil en gitt korridor virke som en barriere eller et filter på artens spredning. For andre arter vil korridoren fungere som en kilde til ressurser eller som et fullgodt habitat. En korridor har også biotiske og abiotiske effekter på det omkringliggende landskapet. Madsen m. fl. (2000) sier videre at korridoren kan fungere som en spredningskorridor eller ferdselsåre for individer. Ulver velger som regel minste motstands vei når de er på vandring. Det vil si de mest energisparende rutene, eksempelvis i dalsøkk, langs elveløp og mindre trafikkerte skogsveier.

9. Flokkstruktur og revir.

En ulveflokk er en tett, sammensatt og territorial sosial gruppe. Den grunnleggende sosiale enheten i en ulvepopulasjon er avsparet – tidligere kalt alfaparet (Mech og Boitani 2003).

Reviret – eller territoriet – forsvares av ulveflokken og brukes til næringssøk, hvile og til oppfostring av avkom. Vanligvis vandrer flokken i en lang rekke, en strategi som er svært energisparende i dyp snø (Mech og Boitani 2003). Flokken vandrer i eget revir for å finne mat og for å vedlikeholde territoriumsgrenser. De velger ruter langs gamle dyretråkk, i dalsøkk, langs skogsbilveier og bredder, over grusbarer og islagte vann, over rabber og i terreng som gir energisparende passasjer, som fra tre til tre, hvor snømengden er mindre (Mortensen 2008; Mech og Boitani 2003). I følge Unsgård og Vigerstøl (1998) er tettheten av byttedyr blant de faktorene som virker inn på revirenes størrelse, og den tettheten er igjen avhengig av klimaet og landskapet. Topografien er en faktor som kan bestemme revirets utstrekning, ettersom grensene ofte kan gå langs elveløp og innsjøer. Det er luktmarkeringer, hovedsakelig gjennom urin, som avgrenser reviret. Gjennomsnittlig revirstørrelse for ulv på den skandinaviske halvøya har variert fra 311-1990 km² med et gjennomsnitt på 1166 km², og hvor et nytt ulverevir etableres er til en viss grad tilfeldig – spesielt for en bestand i etableringsfasen (Pedersen m. fl. 2005). De skandinaviske revirene er større enn dem som er funnet i Nord-Amerika på tilsvarende breddegrad og byttedyrtetthet. Pedersen m. fl. (2005) fant også ut at, i motsetning til funn i Nord-Amerika, er revirene i Norge og Sverige ikke omvendt proporsjonale med tilgangen på byttedyr.

Ulver kan leve i flokker opp til 22-23 dyr, men dette er unntak og de fleste flokker inneholder i følge Pedersen m. fl. (2005) fra 4 til 8 dyr. Gjennomsnittlig flokkstørrelse for vinterbestanden i Skandinavia har siden reetableringen vært $6 \pm 1,6$ dyr (har i følge Pedersen m. fl. (2005) variert mellom 3 og 11).

Ulven i Skandinavia føder valper i slutten av april og i mai måned og valpene forlater vanligvis familien fra rundt ettårs-alderen på våren og forsommeren, på en tid hvor snøen som oftest har smeltet bort (Kjørstad i Rovdata 2013).

10. Formering.

Tidligere ideer basert på synet om at enkeltindivider i en ulvepopulasjon oppgir formeringsmuligheten sin «til fordel for arten» (Rabb m. fl. 1967; Woolpy 1968; Mech 1970; Van Ballenberghe m. fl. 1975; Haber 1977) er nå erstattet med kunnskapen om at alle ulver er potensielle avlsindivider og vil prøve å formere seg. Manglende paringssuksess for yngre ulver kan ses på som et naturlig resultat av klassisk formeringskonkurranse (Mech og Boitani 2003). I følge Rothman og Mech (1979) må individuelle ulver finne en make og et revir med tilstrekkelige ressurser for å kunne få til en vellykket reproduksjon, og innavls oppstår ikke der utavl er mulig (Smith m. fl. 1997).

I mettede populasjoner er spredning hovedsakelig pulsering av flokkmedlemmer frem og tilbake. De lange makesøkene til ukjent terreng er vanligere for umettede, koloniserende populasjoner.

11. Spredningsbiologi og vandringsatferd.

Spredning påvirker populasjonsregulering, rekolonisering, sosial organisering, romlig fordeling, genflyt og overlevelsesalder (Wabakken m. fl. 2007).

Den skandinaviske ulvepopulasjonen er umettet, rekoloniserende og ekspanderende, og langdistansevandring er et fenomen som opptrer hyppigere i et umettet område. Dette gir opphav til streifulver. Ulike spredningsmønstre gjør at ulvens utbredelse maksimeres i områdene den lever, og de eneste effektive stoppere for ekspansjon er menneskepåvirket bestandsregulering og habitatfragmentering, naturkatastrofer, åpenbare naturlige utbredelseshindre (som for eksempel kystlinjer) samt tetthetsavhengige populasjonsfaktorer som revirhevdning, intraspesifikk konkurranse og konkurranse om ressurser.

Forhold utenfor reviret kan også være av avgjørende betydning for hvorvidt en ulv vandrer ut eller ikke. Ulv har som alle høyerestående dyr også en individuell atferd som påvirker dens valg. Pedersen m. fl. (2005) hevder at ved høy mattilgang og lav tetthet av ulv vil selvstendige dyr ha et incitament til

å vandre ut, mens flokkavhengige – eller filopatriske - dyr derimot vil ha et incitament til å forbli i flokken.

Ulv av begge kjønn har spredd seg til områder opptil 886 km (Fritts 1983; Ballard m. fl. 1987; Boyd m. fl. 1995) og 1000 km (Pedersen m. fl. 2003) unna føderet slett. Noen har vandret langs store innsjøer og byer (Mech, Fritts og Wagner 1995; Merrill og Mech 2000; Wabakken m. fl. 2001). Enkelte radiomerkede ulver har vandret flere hundre kilometer fra sitt fødested i Midt-Sverige til for eksempel Rogaland og Skåne, og andre har vandret nordover fra sine føderet i Sør-Skandinavia til Nord-Norge og Nord-Sverige (Pedersen m. fl. 2005). En nordamerikansk ulv med satellitt-sender vandret 500 km i luftlinje på 3 måneder, men hadde egentlig tilbakelagt 4300 km. Ti ulver ble funnet døde eller skutt i Dakota i USA på 1990-tallet, over 550 km fra nærmeste bestand. I Tyskland er det i perioden 1945-1992 blitt skutt ulver inntil 600 km fra de faste bestandene i Polen og Slovakia (Pedersen m. fl. 2005). Da Bykleulven ble skutt i Setesdalen i 1898 var den sørligste ynglingen på denne tiden i Nord-Trøndelag.

Ulven er en formidabel langdistansevandrer. Pedersen m. fl. (2005) gjenforteller blant annet Sigurd Johnsen sine beskrivelser om et tilfelle på 1890-tallet der en ulv hadde slept seg med en navnermerket revesaks fra Ålen i Sør-Trøndelag hele 200 km til Midt-Sverige, hvor den ble skutt to dager senere.

Siden Norge og Sverige danner en halvøy, er de potensielle spredningsdistansene for ulv begrenset i alle retninger med unntak av nordøstover og inn i Finland. I følge Pedersen m. fl. (2005) vil imidlertid ulvens vandringskapasitet medføre at den uten problemer kan nå alle deler av halvøya. Ulv som har vandret ut fra den skandinaviske bestanden har spredd seg i alle himmelretninger, og Pedersen sier det er sannsynlig at retningene i utgangspunktet velges tilfeldig.

Greenwood (1980) og Waser (1985) sier at dyr legger ut på vandring som en respons på mange faktorer, som konkurranse om mat og formeringsmuligheter, miljømessige forstyrrelser, sosial aggresjon og habitattilgjengelighet. Hos sosiale dyr, som ulv, er utvandring en viktig mekanisme for populasjonsregulering (Lidicker 1975), genetisk utveksling (Forbes og Boyd 1996; Smith m. fl. 1997), sosial organisering (Hamilton 1964; Greenwood 1980; Zimen 1982) og kolonisering (Fritts og Mech 1981; Gese og Mech 1991; Boyd m. fl. 1995). I umettede ulvepopulasjoner, med en disjunkt flokkdistribusjon som i Montana, USA (Boyd m. fl. 1995) og Skandinavia (Wabakken m. fl. 2007) indikeres det at den ultimate faktoren for langdistansespredning er sosial (for eksempel et makesøk). 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 (Pedersen m. fl. 2005). Potensielle fordeler ved utvandring inkluderer økt reproduktiv suksess, minsket sannsynlighet for innavl, fritak fra intraspesifikk

ressurskonkurranse og utbredelsesekspansjon. Potensielle kostnader ved utvandring inkluderer økt dødelighet i ukjent habitat, utavlsdepresjon og økte energikrav (Shields 1987).

Langdistansevandring er en opportunistisk og risikabel formeringsstrategi, og er blant annet beskrevet av Mech og Frenzel (1971) og Mech (1987) som «directional dispersal», eller retningsbestemt spredning. Et individ vandrer i høyt tempo i en spesifikk retning inntil det finner et kjerneområde. Denne type vandring har likheter med atferden translokaliserte ulver viser når de vandrer tilbake til eget revir (Weise m. fl. 1979; Fritts m. fl. 1984). De fleste langdistansevandringene foretas av enkeltindivider, men også ulvepar og familiegrupper kan av og til forlate sine revir og vandre flere hundre kilometer. Det er ikke observert andre utvandringene enn fra enkeltindivid i Skandinavia.

Langdistansespredning hos ulv har sjeldent blitt studert i detalj av finansielle og teknologiske grunner (Merrill og Mech 2000; Frame m. fl. 2004). Publiserte spredningsdistanser for rovdyr over lengre avstander er ofte antatt ved sammenlikning opp mot kortdistansespredninger (Linnell m. fl. 2005). Ny og forbedret Global Positioning System (GPS)-teknologi har nå gjort slike studier mulige (Merrill m. fl. 1998, Zimmermann m. fl. 2001; Kojola m. fl. 2006).

Wydeven m. fl. (1995) har funnet at jo yngre det utvandrende individet er, jo lengre vandrer det. Ulver vandrer hovedsakelig ut når de når puberteten (Howard 1960), men i umettede populasjoner kan umodne valper vandre ut selv med rikelig tilgang på mat i føderet (Fritts og Mech 1981). De yngste utvandrende ulvene drar ut allerede vinteren før de fyllet ett år, men de fleste forlater flokken i sitt andre leveår. Noen forblir i flokken enda noen år, mens et fåtall dyr aldri forlater den (Pedersen m. fl. 2005). I følge Pedersen m. fl. (2003) er alderen for utvandring i Skandinavia henholdsvis 1.3 år for tisper og 1.1 år for hannvalper. Valper som vandrer ut i sitt første leveår, drar som regel ut mellom januar og mai med tydelig topp vår og høst (Fuller 1989; Gese og Mech 1991). Om våren er aggresjonen på grunn av paringstid på sitt maksimum (Rabb m. fl. 1967; Zimen 1976). Om høsten begynner valpene å vandre nomadisk med flokken, næringsbehovet øker og matkonkurranse topper seg (Mech 1970). En betydelig større andel av unge ulver vandrer ut under minkende og ekspanderende faser sammenliknet med stabile faser i en populasjon (Mech og Boitani 2003).



Figur 6: Bilde av en hannulv som tydelig markerer revir. Foto av Kjetil Schjølberg. ROVDATA.

I følge Pedersen m. fl. (2005) er den korrekte definisjonen av en utvandingsavstand en strekning fra fødselsområdet til det område der dyret etablerer sitt revir.

En ulv som er i ferd med å skifte status fra streifende til stasjonær vil begynne å markere området med sakte å skifte fra huktissing til markering med løftet fot (Mortensen 2008). Dette er illustrert i figur 6, som viser en ulv som tydelig markerer revir.

Jeg vil forsøke å sammenstille informasjonen i de ulike kildene jeg har funnet om ulvens generelle økologi, spredningsbiologi, etableringsmønster og historikk. Er det mulig å finne en trend som kan benyttes til å tydeliggjøre de konkrete kunnskapene vi har om ulv i Agder og slik forklare ulvens opptreden i distriktet?

METODE

Bakgrunns materialet for oppgaven er stort og strekker seg over et vidt spekter av faglitterære kilder. Innledningsvis bestod arbeidet i å gjennomgå aktuell tematikk i eksisterende litteratur og trekke ut og benytte essensiell kunnskap direkte relevant til oppgavens problemstilling.

ROVBASE 3.0 er et forvaltningsverktøy som ivaretar informasjon om bjørn, ulv, gaupe og kongeørn og oppdateres av fylkesmannen i de respektive fylkene, Statens Naturoppsyn og Norsk Institutt for Naturforskning i henhold til Norges nasjonale overvåkingsprogram for rovvilt. Informasjonen som legges inn i databasen er basert på opplysninger fra lokale kilder, organiserte registreringer, laboratorieanalyser etc. Opplysningene omfatter blant annet undersøkelser av rovdrydrepte husdyr og tamrein, spor og sportegn fra rovvilt som er undersøkt og godkjent av Statens Naturoppsyn og

ekskreanter og hårprøver som er samlet inn av organisert fagpersonale, elgjegere og via forskningsprosjekter. Råmaterialet i form av GPS-posisjoner på skutt ulv i Rogaland, Agderfylkene og Telemark, registrerte DNA-funn etter ulv i Agderfylkene og Telemark samt ulvetatt- eller skadd sau i Agderfylkene og Telemark fant jeg ved å søke i ROVBASE 3.0. og eksportere til Microsoft Excel (2010)-ark.

Rådata på «Fenre» sin vandringsrute fikk jeg direkte fra Norsk Institutt for Naturforskning.

Råmaterialet bestod blant annet av UTM-koordinater (N-Kartdatum og UTM-sone 33V) for hver GPS-posisjon. Jeg benyttet Montana State University and Yellowstone National Park sin online Research Coordination Network “UTM-coordinates to Lat/Long” som konverteringsverktøy. Jeg konverterte alle UTM-koordinater til lengde- og breddegradskoordinater.

GPS-posisjonene i figur 7 (død ulv), figur 8 (DNA-funn) og figur 9 (sauekadaver/skadd sau) er plottet inn som lengde/breddegrader i iTouch Map, som er en kart- og satellittjeneste fra Google. Hver posisjon ble lagret fortløpende. Jeg tok et «screen shot» av ferdig resultat med alle posisjonene markert og lagret bildet i satellitt-format.

Jeg benyttet en tilsvarende karttjeneste i figur 11, som viser alle GPS-posisjonene til «Fenre» i Agderfylkene. Hamstermap er en online karttjeneste som gjør det mulig å konvertere større mengde posisjonsdata på en gang. Jeg benyttet denne tjenesten kun en gang, da den ikke registrerte rekkefølge på posisjonene – og derfor heller ikke kunne brukes når jeg skulle studere Fenres progressive vandringsrute. Jeg tok et «screen shot» av ferdig resultat og lagret bildet i satellitt-format.

Tabell 5 i vedlegg 5 består av sammensatt informasjon framskaffet fra rådata, kart- og satellitttjenesten Google Earth og karttjenesten «Kilden – til arealkunnskap» fra Norsk Institutt for Skog og Landskap. Figur 12 lagde jeg i Excel ved å plote inn koordinatene i tabell 5 i «Kilden» og legge på kartlag under «markslag» for arealtyper (arealressursenes hovedklasser) og treslag (hovedklasser av skogtyper). Jeg noterte meg skogsterreng og arealbenevnelse for hver posisjon og lagde med dette et søylediagram som gir en oversikt over Fenres bruk av terrenget.

Ved å benytte Norgeskart fra Statens Kartverk fant jeg høydemeter over havet for hver av posisjonene i tabell 5, vedlegg 5. Jeg lagde et søylediagram (figur 13) med høydemeter i hver posisjon, hvor hvert fylke er fargekodet for å få frem eventuelle ulikheter/likheter mellom fylkene.

Jeg benyttet Google Earth og «Kilden» til å studere terrenget rundt hver posisjon i tabell 5, vedlegg 5 – og benyttet måleverktøy i Google Earth til å finne omtrentlig avstand fra hver enkelt posisjon til

nærmeste bebyggelse. Jeg lagde et søylediagram (figur 14) som illustrerer det jeg fant. Også her er fylkene representert med fargekode for å få frem eventuelle ulikheter/likheter mellom fylkene.

Alt tabellverk (vedlegg 1-5) er sammensatt og sortert informasjon og lagd i Microsoft Word (2010).

Figur 10 er gjengitt i sin opprinnelighet (Norsk Institutt for Naturforskning).

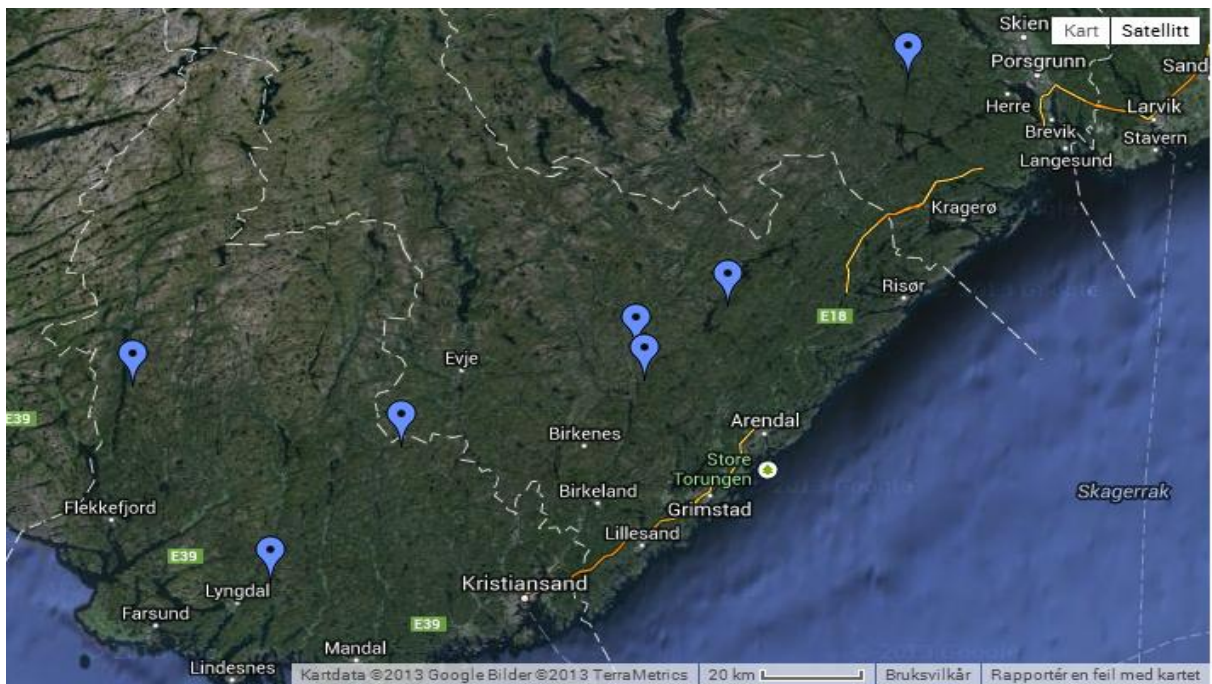
RESULTATER

Et forskningsnotat utgitt i 2007 av Wabakken m. fl. beskriver en langdistansevandrende ulv. Tispe 0301 ble født i Gråfjellreviret i Norge, og 6. desember 2002 ble hun som 7 måneder gammel bedøvet og påført et GPS-halsbånd 8,1 km utenfor sitt fødested. I mellom 26. april og 10. juni 2003 foretok hun tre korte presprednings-ekspedisjoner. Den 14. juni 2003 forlot hun sitt fødrevir for godt, i retning nordøst. 1. mars 2005, 626 dager etter at hun vandret ut, ble hun skutt av en reineier i nordøstlige Finland 10 km fra den russiske grensen.

Det ble registrert flertrinns-spredning i form av skift mellom ikke-retningsbestemte og retningsbestemte vandringsfaser med ulike vandringshastigheter og distanser. Retningsbestemt hastighet gjennom sommeren ble funnet å være signifikant høyere enn ikke-retningsbestemte hastigheter gjennom både sommer og vinter.

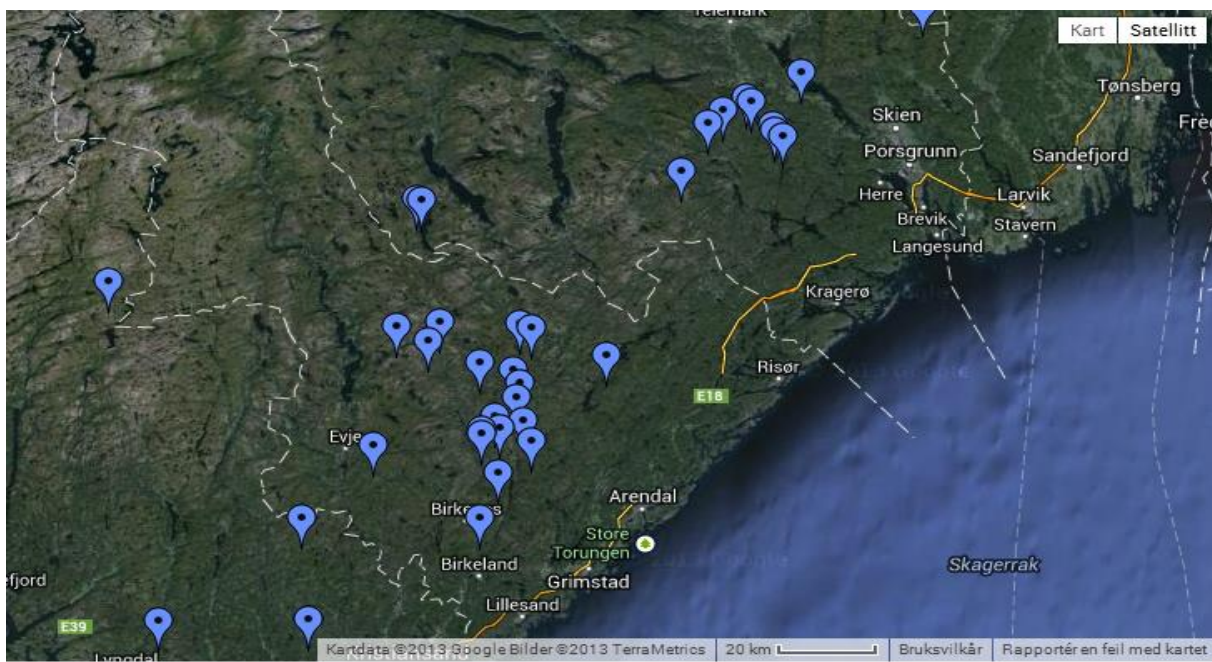
Den rettlinja spredningsavstanden – fra fødrevir til der hun ble skutt – var på 1092 km. Den totale avstanden hun faktisk tilbakela er estimert til 15 557 km, eller konservativt evaluert >10 000 km.

I følge ROVBASE 3.0 er det i perioden 22.02.2003 - 01.02.2013 skutt tilsammen 7 ulver i fylkene Rogaland, Vest-Agder, Aust-Agder og Telemark (se vedlegg 1). 1 ulv er skutt i Rogaland, 2 i Vest-Agder, 3 i Aust-Agder og 1 i Telemark. Alle er registrerte som hanner, bortsett fra ukjent kjønn på ulven skutt i Rogaland. Figur 7 viser GPS-posisjonene på fallstedene til de 7 ulvene i satellittkart.



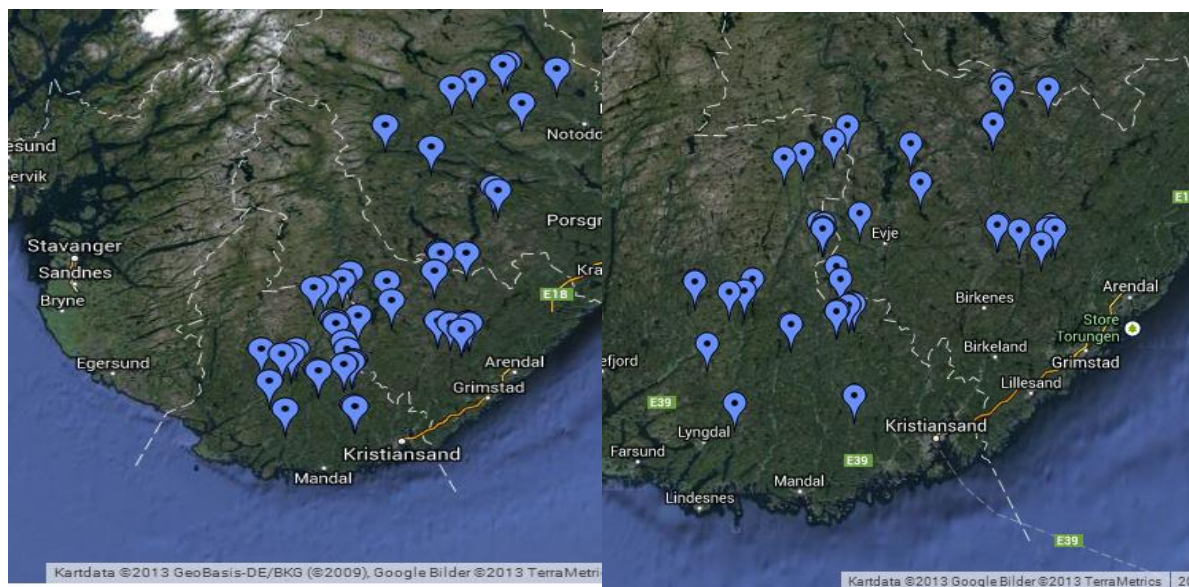
Figur 7: Dokumentert døde ulver i fylkene Rogaland, Vest-Agder, Aust-Agder og Telemark i perioden 22.02.2003 - 01.02.2013. Materiale hentet fra ROVBASE 3.0 og posisjoner plottet inn i iTouch Map.

I perioden 23.10.2010 – 05.03.2013 er det i følge ROVBASE 3.0 registrert 37 DNA-funn av ukjent opprinnelse i de tre fylkene Vest-Agder (5 funn), Aust-Agder (19 funn) og Telemark (13 funn) Se vedlegg 2. Ingen DNA-funn er registrert i Rogaland. Figur 8 viser GPS-posisjonene på de 37 DNA-funnene i satellittkart.



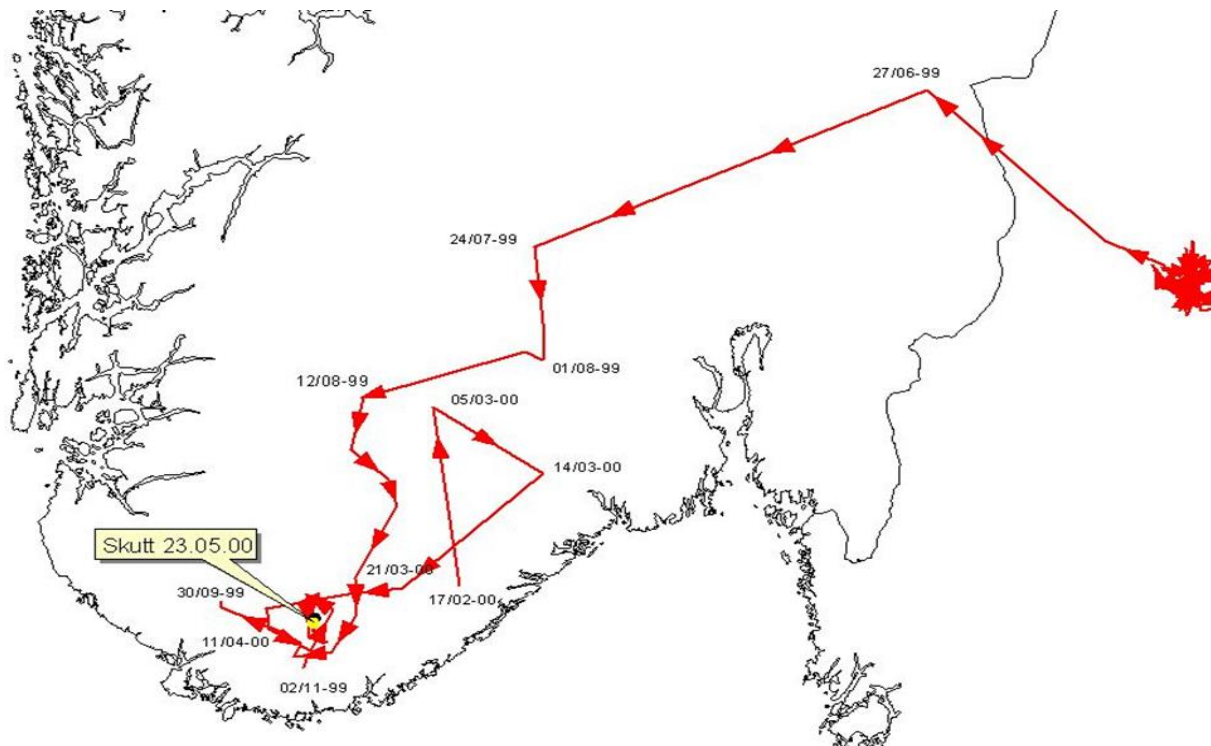
Figur 8: Dokumenterte DNA-funn på ulv i fylkene Vest-Agder, Aust-Agder og Telemark perioden 23.10.2010 - 05.03.2013. Materiale hentet fra ROVBASE 3.0 og posisjoner plottet inn i iTouch Map.

I perioden 17.05.2000 – 28.09.2013 har det i følge ROVBASE 3.0 blitt dokumentert 154 ulvedrept eller ulveskadd sau i fylkene Vest-Agder (90 tilfeller), Aust-Agder (48 tilfeller) og Telemark (16 tilfeller). Se vedlegg 3. Figur 9 viser et kartutsnitt over GPS-posisjonene på skadd og drept sau, med alle tre fylkene representert til venstre i figuren, og med fokus på Agderfylkene i høyre del. ROVBASE 3.0 har ikke registrert ulvedrept- eller skadd sau i Rogaland.

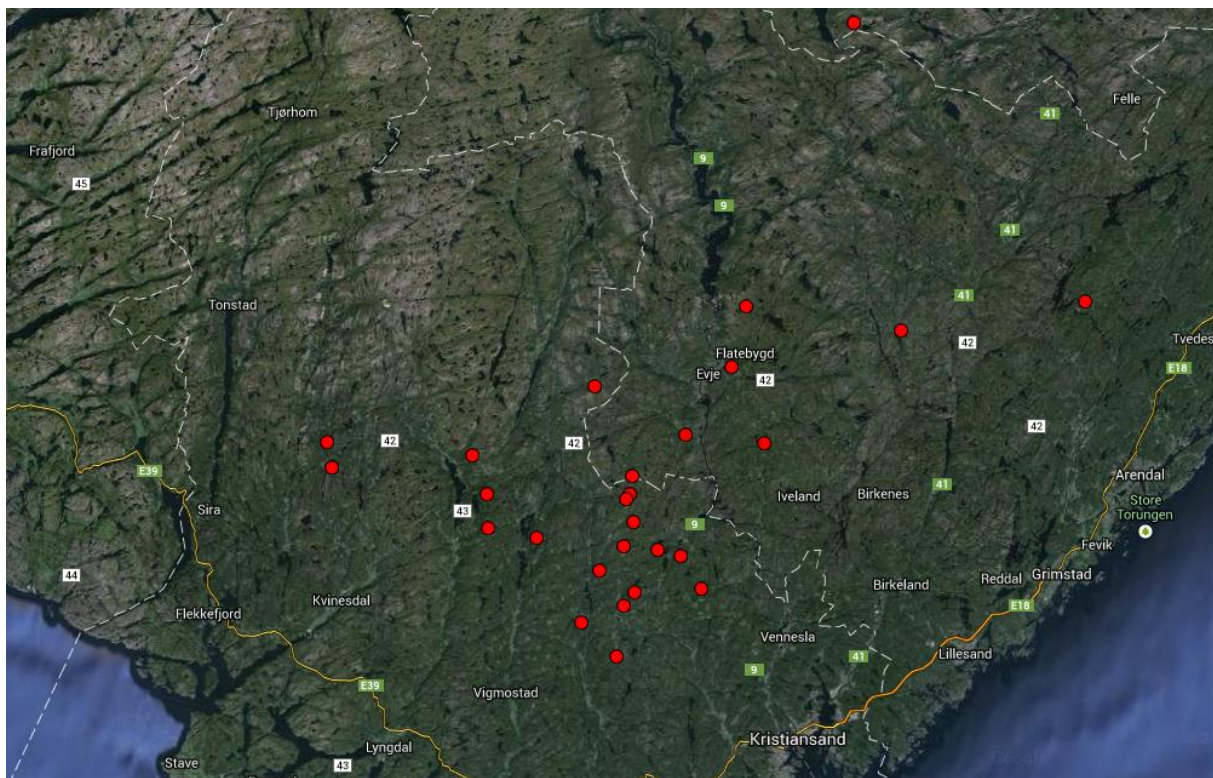


Figur 9: Dokumentert ulvetatt eller skadd sau i fylkene Vest-Agder, Aust-Agder og Telemark i perioden 17.05.2000 - 28.09.2013. Høyre kartutsnitt viser alle posisjoner i de tre fylkene. Venstre kartutsnitt viser utelukkende posisjoner i Agder-fylkene. Materiale hentet fra ROVBASE 3.0 og posisjoner plottet inn i iTouch Map.

Vinteren 1999-2000 oppholdt det seg en radiomerket hannulv i fylkene Vest-Agder, Aust-Agder og Telemark (Aronson m. fl. 2000). Ulven fikk kallenavnet «Fenre». Den ble i følge Aronson m. fl. (2000) merket som årssalp sammen med to brødre den 16. desember 1998 i Hagforsreviret i Østre Värmland. I juni 1999 utvandret ulven i nordøstlige retning gjennom den nordlige delen av Värmland og inn i Norge, for deretter å vandre sørover til sydspissen av Sørlandet. Vandringsruten er dokumentert, fra fødested til fallsted, gjennom registrering av GPS-posisjoner. Figur 10 viser Fenres vandring fra Sverige til Vest-Agder og vedlegg 4 supplerer denne informasjonen. Aronson m. fl. (2000) hevder at den her forble stasjonær innenfor et relativt stort område høst, vinter og vår 1999-2000. «Fenre» ble skutt med fellingstillatelse i Bjelland i Vest-Agder den 23. mai 2000 etter å ha drept 24 sau natt til 17. mai samme år.

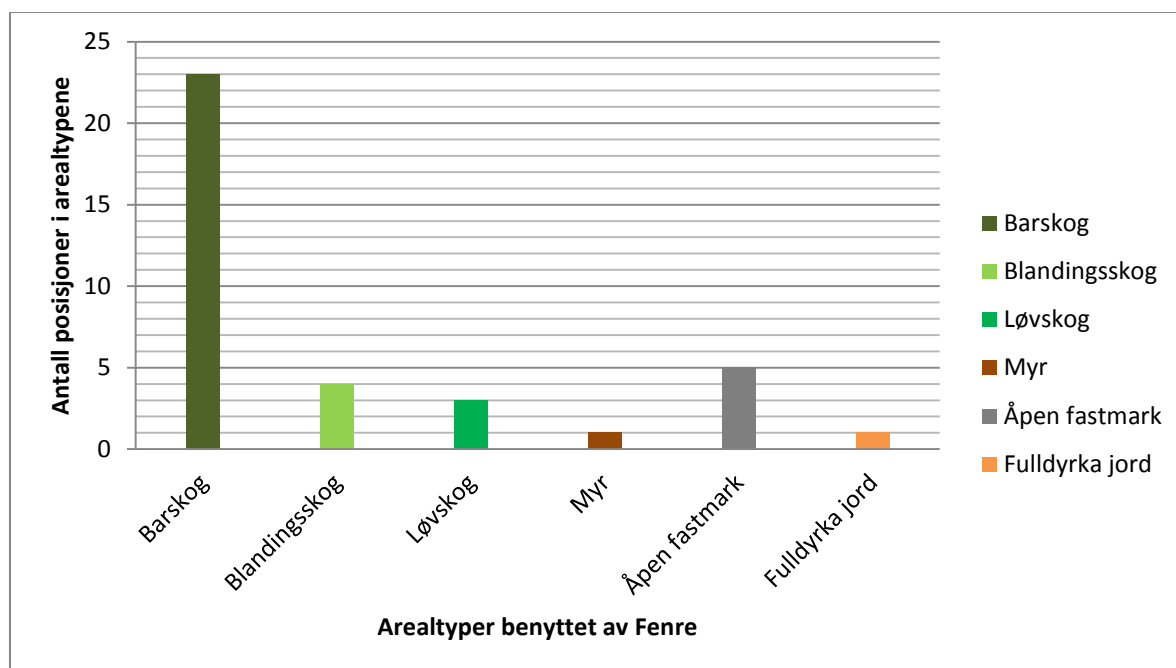


Figur 11 viser alle GPS-posisjonene til Fenre i Agder-fylkene i perioden 20.08.1999 – 23.05.2000 i et satellittkart. Se vedlegg 4 og 5.



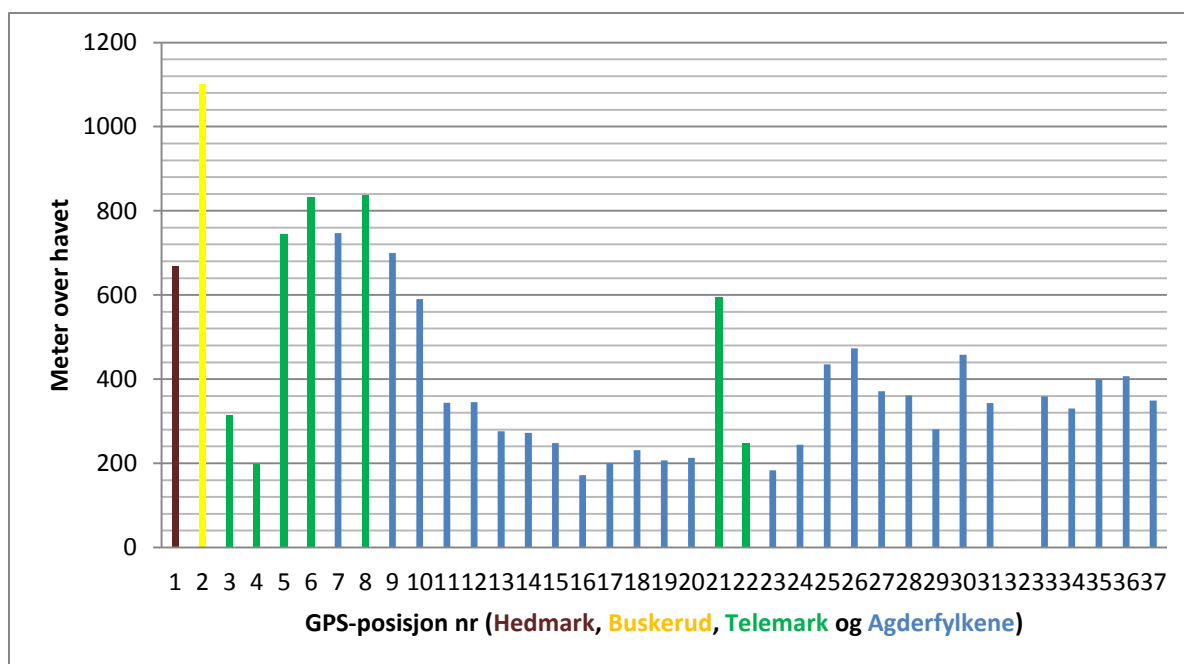
23.05.2000. Antatt stasjonær når skutt i Bjelland i Vest-Agder 23. mai 2000. Posisjoner lokalisert og plottet inn på satellitt-kart ved å benytte data fra NINA ved Hans Christian Pedersen og ved hjelp av hamstermap.com.

Ved å benytte kartverktøy fra Norsk Institutt for Skog og Landskap, samt vedlegg 5, kunne det lages et søylediagram (figur 12) over arealtypene i de gitte GPS-posisjonene til Fenre i tidsrommet 27.06.1999 – 23.05.2000. En posisjon er registrert i Hedmark og en i Buskerud. De resterende posisjonene er registrert i Telemark, Vest-Agder og Aust-Agder.



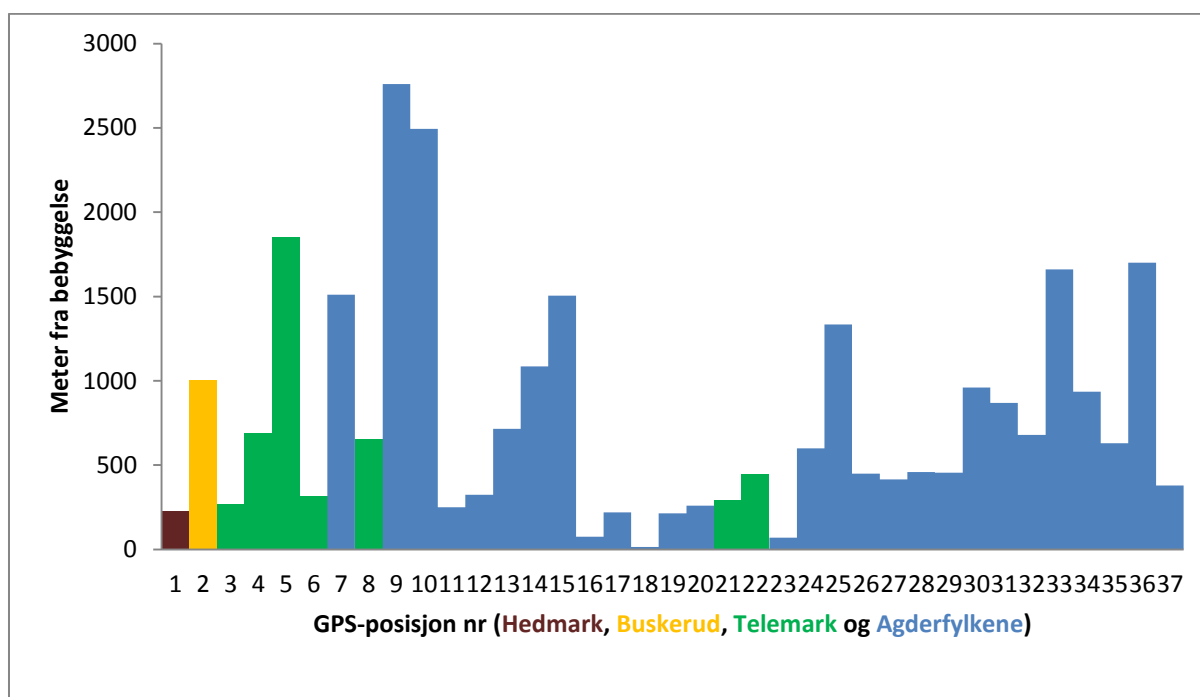
Figur 12: Diagramoversikt over arealtypene i GPS-posisjonene til Fenre. Kartverk til Norsk Institutt for Skog og Landskap er benyttet samt data fra vedlegg 5.

Ved å benytte kartverktøy fra Norsk Institutt for Skog og Landskap, satellittverktøyet Google Earth samt vedlegg 5, kunne det lages et søylediagram (figur 13) som gjengir høydemeter over havet i de gitte GPS-posisjonene til Fenre i tidsrommet 27.06.1999 – 23.05.2000. En posisjon er registrert i Hedmark og en i Buskerud. De resterende posisjonene er registrert i Telemark, Vest-Agder og Aust-Agder.



Figur 13: Diagramoversikt over høydemeter over havet i GPS-posisjonene til Fenre. Kartverk til Norsk Institutt for Skog og Landskap og data i vedlegg 5 er benyttet samt studium av satellittkart i Google Earth. Fylkene representert er Hedmark, Buskerud, Telemark og Agderfylkene.

Ved å benytte kartverktøy fra Norsk Institutt for Skog og Landskap, satellittverktøyet Google Earth samt vedlegg 5, kunne det lages et søylediagram (figur 14) som gjengir avstand til nærmeste bebyggelse i meter i de gitte GPS-posisjonene til Fenre i tidsrommet 27.06.1999 – 23.05.2000. En posisjon er registrert i Hedmark og en i Buskerud. De resterende posisjonene er registrert i Telemark, Vest-Agder og Aust-Agder



Figur 14: Diagramoversikt over avstand i meter fra nærmeste bebyggelse i GPS-posisjonene til Fenre. Kartverk

til Norsk Institutt for Skog og Landskap og data i vedlegg 5 er benyttet samt studium av satellittkart i Google Earth. Fylkene representert er **Hedmark**, **Buskerud**, **Telemark** og **Agderfylkene**.

DISKUSJON

Jeg vil forsøke å argumentere rundt problemstillingen og søke en trend i den sammenstilte informasjonen om ulvens økologi, og ved å drøfte resultatene jeg fant rundt konkrete data på ulv i Agder. Kan ulvens opptreden i distriktet forklares?

1. Hannulv-trenden i Agder – kjønnsforskjeller eller individforskjeller?

Som både figur 7 og tabell 1 (vedlegg 1) viser er alle døde ulver registrert i Agderfylkene i perioden 22.02.2003 - 01.02.2013 hannulver. Også alle DNA-funn i Agderfylkene i perioden 23.10.2010 - 05.03.2013 (se figur 8 og tabell 2 (vedlegg 2)) er analysert som spor etter hannulver. DNA-testing av ulveurin funnet i Aust-Agder i 1983 ble registrert som tisperurin, men prøven ble offisielt tilbakevist med begrunnelsen at analysemetodene var usikre og ikke kunne vektlegges (Unsgård og Vigerstøl 1998).



Figur 15: Døde hannulver i Agder. Foto Fylkesmannen i Aust-Agder.

Pedersen m. fl. (2003) fant forskjell i at ulvetisper vandret lengre strekninger når bestanden var mindre og revirene mer spredt. Etter at bestanden ble større og revirene lå tettere, ble tispenes vandringsavstand vesentlig kortere. For hanner var bildet motsatt, selv om tendensen var svakere. Pedersen m. fl. (2003) hevder videre at det er mye større variasjon i utvandningsavstander mellom ulike individer av samme kjønn enn mellom kjønn. Ulvetisper kan vandre like langt som hanndyr, selv om hannulver står for 75 % av de dokumenterte vandringsavstandene over 300 km i følge Pedersen m. fl. (2005). For øvrig er det et hunndyr som innehar verdensrekorden for langdistansevandring. Tispe 0301 vandret på 626 dager (fra Gråfjell-reviret i Norge til nordøstlige Finland: se resultater) 1092 km i luftlinje, som estimeres til ca. 15 557 km i faktisk tilbakelagt distanse (Wabakken m. fl. 2007).

Pulliainen (1965) beskriver utvandring fra den relativt mettede ulvepopulasjonen i Karelen i Finland i 1959-63. Majoriteten av disse ulvene ble drept og ekspansjonen ble på dette tidspunktet blokkert. Før og under ekspansjonen ble det funnet at de fleste streifulvene var hanner, men etter som populasjonen nærmet seg utbredelsesgrensen minket kjønnsforskjellene. Pulliainen (1980) hevder at samme trend i kjønnsratio – hanner først og siden kjønnsutjevning – ble funnet under ekspansjonen på slutten av 1970-tallet fra daværende Sovjet-Karelen til den finske delen av Nord-Karelen.

Hvis Pulliaainens funn er representative kan de forklare hannulv-trenden i Agder, men funnene motbevises av Pedersen m. fl. (2003, 2005). Pedersen m. fl. sier dessuten at det fra hva som er kjent for andre bestander ikke er ventet å finne nevneverdige kjønnsforskjeller. Blant 11 tisper merket ved 7-9 måneders alder, har 5 vandret ut (45 %), mens andelen utvandrende hanner er 66-78 %. Datamaterialet er likevel for lite til å konkludere med hvorvidt kjønnsforskjellene er signifikante. I Pedersen m. fl. (2005) hevdes det, med unntak for perioden frem til 1990 da nære slektninger fra samme revir paret seg med hverandre og forble i reviret, at utvandrende tisper og hanner går gjennomsnittlig like langt (133 km respektive 143 km). Som beskrevet i innledningen er ulv et høyerestående dyr som har en individuell atferd som kan påvirke dens valg, og Pedersen m. fl. (2005) hevder at selvstendige dyr kan ha et incitament til å vandre ut.

Informasjonen om kjønn og utvandring kan gi en indikasjon på at hannene som har vandret ned i Agder har vært overveiende selvstendige dyr, og at et slikt atferdstrekk har vært mer tungtveiende enn dyrets kjønn. Jeg kan derfor argumentere for at det ganske sikkert vil vandre tisper ned til Agder slik situasjonen i den skandinaviske ulvebestanden er i dag.

2. Vandringsmønster i den skandinaviske ulvepopulasjonen – er det svenske ulver som vandrer ned til Agder?

I følge Morten Kjørstad i Rovdata er alle de 12 dyrene registrert døde i Norge i perioden 01.01 – 23.08.2013 fra helsvenske revir (10 dyr) eller grenserevir (2 dyr). Kjørstad sier videre at det er en gjennomgående trend i den skandinaviske ulvebestanden at ulv født i populasjonens sentrumsområde i øst vandrer til mer glisne områder i vest, og ulver med fødeområde i Norge vandrer inn i Sør-Sverige og mot høyere bestandstetthet. Det kommer frem av mange års bestandsovervåking og forskning på arten. Selv om Kjørstad (2013) og Pedersen m. fl. (2003) hevder at ulv vandrer ut i tilfeldige himmelretninger, viser Rovdatas bestandsovervåking et tydelig hovedmønster med østlig og vestlig orientering.

Ut i fra dette kan jeg argumentere for at ulvene som vandrer ned til Agder hovedsakelig har sin opprinnelse fra sentrumsområdet for ulvebestanden, altså i Sverige.

3. Reguleringsmekanismer i utvandring forbundet med innavl – har det noe å si for hyppigheten av streifulver i Agder?

Det er ventet at en større andel ulv etter hvert vil vandre ut i Norge og Sverige. En høyere andel utvandrere stabiliserer flokkstørrelse og dynamikk innen revir, men så lenge populasjonen er umettet gjelder ikke dette for bestanden som helhet (Pedersen m. fl. 2005). De lange spredningsdistansene på den skandinaviske halvøya kan ha sammenheng med den lave tettheten av ulv. Utvandrende ulv må i mange tilfeller vandre langt og lenge for å finne en mulig make (Pedersen m. fl. 2003). Kjørstad (2013) hevder også at langdistansevandring er en respons på behovet for utavl. Det kan således argumenteres for at ulv på langvandring er en av mekanismene som i små populasjoner fremmer utavl og minsker faren for innavl

Det er også blitt sagt at ved høy innavlskoeffisient vil det kunne være tilfelle at atferdstrekk forsterkes – som for eksempel selvstendige utvandrere i en bestand. Jeg har ikke data som kan bekrefte utsagnet, derfor forblir det kun spekulasjon. En permutasjonstest på alle dyr født etter 1996 viser en overvekt av heterozygoter og impliserer utavl – det vil si unngåelse av å pare seg med nære slekninger (Vilà m. fl. 2003). Mange arter har atferdsmekanismer som forhindrer innavl og de negative konsekvensene det medfører (Keller m. fl. 1994; Pusey og Wolf 1996; Smith m. fl. 1997). I følge Vilà m. fl. (2003) har slike mekanismer trolig bidratt til den lave populasjonsveksten i Skandinavia innen 1991. Det har også blitt foreslått at unngåelse av innavl begrenset ekspansjonen i ulvepopulasjonen på Isle Royale i Lake Superior etter populasjonsnedgang (Wayne m. fl. 1991). Vilà m. fl. (2003) argumenterer ut i fra dette at en slik

unngåelse av innavl i en liten populasjon kan øke risikoen for utryddelse fra miljømessig eller demografisk stokastisitet, men at til og med et lavt nivå av migrasjon kan være fordelaktig for en naturlig populasjon ved at det øker sunnhet og kondisjon.

Siden 1983 har alle, bortsett fra fem foreldrepar i den skandinaviske ulvepopulasjonen, vært beslektet og innavlsnivået er svært høyt. I følge Wabakken m. fl. (2013) måler innavlskoeffisienten andelen identiske gener (alleler) med felles opphav som et individ arver fra sine foreldre. Den varierer mellom 0 og 1 og er høyere jo mer beslektet foreldrene er. Innavlskoeffisienten for avkom etter søsken er for eksempel lik 0.25, mens den er 0.13 for avkom etter fetter og kusine. Wabakken m. fl. (2013) fant at den gjennomsnittlige innavlskoeffisienten blant valpekull født mellom 1996 og 2007 steg fra 0.13 til 0.30. Innavlskoeffisienten har avtatt siden 2008, som skyldes immigrantene i Kynna og Galven, og at mange av deres avkom (F1) også har ynglet. Wabakken m. fl. (2013) fant videre at den gjennomsnittlige innavlskoeffisienten i 2012 for første gang siden 1998 sank under 0.25 til 0.24.

Når det er stor innavlsfare i en bestand kan det altså argumenteres for at bestanden ikke vokser så fort som den kunne ha gjort på grunn av atferdsmekanismer som forhindrer paring mellom nære slektninger. Utvandringsatferd kan forsterkes og selekteres for i populasjonen for å fremme utavl. Nå som innavlskoeffisienten har sunket er den skandinaviske bestanden sunnere og vokser fortere. Kan det være at en seleksjon for utvandrende individer har forsterket frekvensen av slike? Det sikre er at økende populasjonstetthet vil gi et økt antall utvandrere – og vi vil oppleve et større antall streifdyr i Agder-fylkene ved fortsatt populasjonsvekst, og da spesielt ved vekst i kjerneområdet i Sverige.

4. Ulven er en tilpasningsdyktig generalist og r-strateg i forhold til de andre store rovdyrene i Norge – har det noe å si for vandringsatferden til streifulver i Agder?

Den skandinaviske ulvepopulasjonen vil sannsynligvis tendere mot eksponentiell vekst og r-strategiske spredningsmønstre så lenge bestanden befinner seg på et minimum og forblir i koloniseringsfasen. Det er videre sannsynlig at populasjonens vekst vil flate ut og stabilisere seg på et mer K-strategisk punkt om bestanden nærmer seg et metningspunkt. Dette er ikke et realistisk scenario med dagens forvaltning og menneskepåvirket bestandsregulering. Jeg kan derfor argumentere for at så lenge bestanden eksisterer i en koloniserende fase uten mettet revirmosaikk og balansert bestandsdynamikk vil det fortsette å komme streifulver til Agder.

Ulvetispas fekunditet indikerer i følge Pedersen m. fl. (2005) at arten har et høyt potensial for bestandsvekst. Storaas og Punsvik (1996) argumenterer også for at ulv utviser egenskaper som i relativ forstand gjør den til en r-selektert art. Det sammenliknes med bjørn (*Ursus arctos*), som i

denne sammenheng hevdes å være en utpreget K-seleksjonist i forhold til ulv. Fertiliteten hos ulv er meget høy sammenliknet med de andre store rovdypene i Skandinavia. Mens ei bjørnebinne, en hunnjerv og ei hunngaue maksimalt kan produsere 15-20 unger i løpet av sitt liv, kan ei ulvetispe produsere om lag 50-60 (Pedersen m. fl. 2003). Selv når det korrigeres for ulik revirhevdning hevder Pedersen m. fl. (2003) at dette innebærer at ulv har en betydelig høyere potensiell vekstrate enn de andre store rovdypartene. Dette kan legge grunnlag for å argumentere for at ulven i Skandinavia er r-selektert, selv om arten i mettede populasjoner utviser overveiende K-selektert atferdsøkologi i form av tetthetsavhengige populasjonsfaktorer.

Nødvendig å nevne er at selv om den skandinaviske ulvepopulasjonen er umettet, rekoloniserende og ekspanderende – og maksimering av bestanden er en forventet strategi, med mange utvandrende individer – utviser likevel ulv som art tetthetsavhengige populasjonsreguleringer som virker som negative tilbakekoblingsmekanismer i populasjonen. Tetthet av ulver avhenger av tilgang på byttedyr og revirstørrelse, og Pedersen m. fl. (2003) understøtter Mech og Boitani (2003) argument for at ulvens sosiale intraspesifikke struktur er en av hovedårsakene til at arten ikke realiserer hele sin potensielle bestandsvekst. Tetthet av ulv kan variere enormt. Mettede populasjoner i det nordlige Nord-Amerika kan ha mindre enn 5 individer per 1000 km² (Keith 1983; Fuller 1989), mens populasjonen på Isle Royale i Lake Superior hadde opp i mot 92 individer per 1000 km² (Peterson og Page 1988). I følge Pedersen m. fl. (2005) indikerer empiriske data at tettheten av ulv flater ut på 59 +/- 18,6 individer per 1000 km², noe som trolig skyldes sosialt stress. Pimlott (1967) foreslo for ca. 40 år siden at en eller annen form for indre kontroll av antall ulv ville begrense antall ulv i de fleste områder til rundt 40 individer per 1000 km². Mech (1973) sa seg enig i denne vurderingen, men noterte unntak hvor byttedyrtettheten var høy. Med hensyn til Pedersens indikasjon og en gitt minste reproduserende flokkstørrelse på 6 dyr (minst to voksne samt fire valper over vinteren) innebærer dette en minste revirstørrelse på 100 km². Pedersen m. fl. (2005) sier videre at dette samsvarer med de minste ulverevir som er observert både i Nord-Amerika (94 km²) og Europa (80 km²). En mettet bestand med hensyn på romlig fordeling av revir og individtetthet vil altså ikke vokse selv om dens tilgang på byttedyr indikerer større vekst, og det viser seg – i følge Pedersen m. fl. (2005) – at ulv i Norge og Sverige hevder uvanlig store revir i forhold til næringstilgang. Følgelig er det plass til mange dyr i hver flokk.

Tettheten av ulver avhenger altså av tilgang på byttedyr og revirstørrelse, og Pedersen m. fl. (2003) understøtter Mech og Boitani (2003) argument for at ulvens sosiale intraspesifikke struktur er en av hovedårsakene til at arten *ikke* realiserer hele sin potensielle bestandsvekst.

Jeg vil understreke at det i Norge, med hensyn til tilgjengelige byttedyr i dagens forvaltningssone, er det beregnet at det er næring og rom for minst 10 familiegrupper. Dagens forvaltning har en øvre grense på tre årlige ynglinger, så det argumenteres for av Pedersen m. fl. (2005) at det er lite trolig at sosialt stress vil være av betydning for ulvens bestandsdynamikk i den nærmeste fremtiden. Det vil si at veksten i ulvepopulasjonen vil helle mer mot en r-strategi enn en K-strategi.

Avslutningsvis vil jeg vektlegge fortolkningsproblemer ved bruk av r-/K-begrepene. Eksperimenter har vist at ulike populasjoner av samme art kan framvise ulike balanser av K-selekterte og r-selekterte egenskaper (Campbell og Reece 2005). Det hevdes videre at konseptet K- og r-seleksjon er en overforenkling av variasjoner i arters naturlige historie. Arters karakteristikk plasserer dem normalt et sted i mellom ekstremene. Dessuten kan det oppstå fortolkningsproblemer når sammenlikningsfaktorene ikke er etablerte eller forklarte. Jeg benytter begrepene på den skandinaviske ulvebestanden for å få frem at ulvebestanden er ekspanderende og at den i denne fasen vil produsere mange utvandrere som søker mot Agder.

5. Sammenstilling av kartfigurer og Fenre-data.

Ved å sammenlikne posisjonene i kart for henholdsvis døde ulver (figur 7), DNA etter ulv (figur 8), ulvetatt/skadd sau (figur 9) og Fenres posisjoner i Agderfylkene (figur 10) kan jeg argumentere for at ulver som velger å vandre nedover til Sørlandet hovedsakelig bruker tid i områdene langs fylkesgrensen Aust/Vest og i indre strøk av begge fylkene. Det er en tydelig trend å se at ulv velger å legge veien langs vassdrag og langs traktorveier og til og med fylkesveier (figur 8 og 11; vedlegg 2 og 5). Telemark fremkommer av data som et transitt-fylke for streifulvene, og selv om enkelte individer vandrer videre inn i Rogaland tyder det svært tynne datamaterialet fra dette fylket på at det sirkuleres tilbake til Agder-fylkene etter en eventuell rekognosering.

Nærmere studium av informasjonene i GPS-posisjonene til Fenre indikerer en sterk preferanse for barskogsterreng (figur 12), men dette er også den rådende skogtypen i Agderfylkene. Blandingsskog, løvskog og fjellområder er også representert, og to enkelte posisjoner på henholdsvis myr og på fulldyrka jord. Materialet er ikke spesielt stort, men kan gi en pekepinn på ulvers preferanseområder. Fenre valgte etter størst sannsynlighet å bli stasjonær i barskogområdene like syd for fylkesgrensen mellom Vest- og Aust-Agder (se figur 10 og 11, samt vedlegg 5), hvor det i samme periode også gikk tapt et stort antall sau i Roland/Marnardal (se vedlegg 3).

Ved å studere figur 13, som viser høydemeter over havet i hver av de 37 GPS-posisjonene til Fenre jeg valgte å se nærmere på, la jeg merke til at de spredte posisjonene i Telemark befant seg relativt høyt oppe – bortsett fra da Fenre valgte å ta en liten sirkulering i fylket etter at den allerede hadde ankommet Agder (vedlegg 5). Da han var på vei ned hit valgte han sannsynligvis rabb- og vassdrag i fjellområdene i Telemark. Gjennomsnittshøydemeter over havet ble beregnet til 408 m, som understøtter mine argumenter om at ulv velger barskogområder fremfor fjell- og kystområder (med tettere bebyggelse, lavere byttedyrtetthet og/eller høyere menneskelig aktivitet og habitatfragmentering).

Jeg fant videre at Fenre holdt en gjennomsnittlig avstand til bebyggelse på ca. 778 meter (figur 14), med en enkelt posisjon henholdsvis rett på tunet til en gård og på en idrettsplass mellom bilvei og vassdrag (vedlegg 5).

6. Agder er attraktivt!

Streifulver i Agder er ute etter tre ting: make, revir og ressurser. Jeg har ikke fremskaffet data på byttedyrsbestander i Agderfylkene, men jeg antar at tilgangen på både elg, hjort og rådyr er stor for ulv med tanke på tidligere tiders avskyting av hjortevilt og generelt fruktbare områder for disse dyrene. Andre byttedyr kan også antas å forekomme i mengder som peker i ulvens favør. Sluppet sau i begge fylkene er også en potensiell ressurs for ulv, selv om både Rogaland og Telemark har flere sau på beite i forhold til Agderfylkene (Statens Landbruksforvaltning). Det eksisterer ikke ulverevir i Agder-fylkene, og så lenge dette er tilfelle vil streifulver fortsette å vandre ned hit for å utnytte et område som er attraktivt for arten. Relativt milde vintre, tett barskogsareal og lite kupert terreng kan også ha innvirkning på at ulv velger å vandre direkte ned hit og gjennom Telemark. Jeg kan diskutere om Rogaland velges vekk til fordel for Agder fordi Agder-distriktet i utgangspunktet er mer attraktivt.

Svensk-fødte, selvstendige ulver – per dags dato hovedsakelig hanner – vandrer ned til Agderfylkene for å finne seg make og etablere revir (tisper etablerer seg tidligere enn hanner). Ut i fra mine resultater vil jeg konkludere med at Agder etter alt å dømme vil være de første to av fire fylker studert hvor ulver går fra streifende til stasjonær tilstand, og at dette vil skje hvis ikke streifydyrene tas ut i forvaltningsøyemed. Ulver er som sagt tilpasningsdyktige generalister, men Agderfylkene er – og har fra tidligere tider vært – et meget attraktivt distrikt for ulv. Utfordringene for arten her ligger i å unngå å bli skutt og å finne seg en make.

Så lenge den skandinaviske bestanden forvaltes og marginaliseres kan jeg ikke se at vandrende individer med sørlig orientering vil minke i antall. Per dags dato, hvor den skandinaviske

bestanden ekspanderer, vil jeg heller argumentere for at det trolig vil komme flere individer nedover til Agderfylkene

KILDER

Akçakaya, H. R., G. Mills og C. Patrick Doncaster. 2007. *The role of metapopulations in conservation*. Ss. 64-84 i Macdonald, D. og K. Service (red.). *Key Topics in Conservation Biology*. Blackwell Publishing Ltd., Australia.

Aronson, Å., Wabakken, P., Sand, H., Steinset, O. K. og Kojola, I. 2000. *Varg i Skandinavia. Statusrapport för vintern 1999-2000*. Viltskadecenter, Grimsö, Sveriges lantbruksuniversitet, Høgskolen i Hedmark, Evenstad, Norge, Grimsö forskningsstation, Sveriges lantbruksuniversitet, Vilt- och fiskeriforskningen, Oulu, Finland. Oppdragsrapport nr. 2 – 2000. 74 s.

Ballard, W. B., J. S. Whitman og C. L. Gardner. 1987. *Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska*. Wildlife monographs. No. 98. The Wildlife Society, Bethesda, MD. 54 s.

Boyd, D. K., P. C. Paquet, S. Donelon, R. R. Ream, D. H. Pletscher og C. C. White. 1995. *Transboundary movements of a colonizing wolf population in the Rocky Mountains*. S. 135-40 i L. N. Carbyn, S. H.

Burkholder, B. L. 1959. *Movements and behavior of a wolf pack in Alaska*. J. Wildl. Mgmt. 23:1-11.

Campbell, N. A. og J. B. Reece. 2005. *Biology. International Edition*. Seventh edition. Pearson Education, Inc., Benjamin Cummings, San Francisco, CA. 1231 s.

Forbes, S. H. og D. K. Boyd. 1996. *Genetic variation of naturally colonizing wolves in the central Rocky Mountains*. Conservation Biology 10:1082-1090

Frame, P. F., Hik, D. S., Cluff, H. D. og Paquet, P. C. 2004. *Long foraging movements of a denning tundra wolf*. Arctic 57:196-203

Friis, P. C. 1632. *Norriges oc Omliggende Øers sandfærdige Besschriffuelse*

Fritts, S. H., W. J. Paul og L. D. Mech. 1984. *Movements of translocated wolves in Minnesota*. J. Wildl. Mgmt. 48:709-21.

Fritts, S. H. 1983. *Record dispersal by a wolf from Minnesota*. J. Mammal. 64:166-67.

- Fritts, S. H., og L. D. Mech. 1981. *Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota*. Wildlife Monographs, no. 80. The Wildlife Society, Bethesda, MD. 79 s.
- Frøstrup, J. Ch., & Vigerstøl, N. P. 1992. *Veiderliv. Glimt fra Aust-Agders Jakt- og Fiskehistorie*. Tvedestrand Bokstrykkeri. 240 s.
- Fuller, T. K. 1989. *Population dynamics of wolves in north-central Minnesota*. Wildlife Monographs, no. 105. The Wildlife Society, Bethesda, MD. 41 s.
- Gese, E. M. og L. D. Mech. 1991. *Dispersal of wolves (Canis lupus) in northeastern Minnesota 1969-1989*. Can. J. Zool. 69(12)2946-55.
- Greenwood, P. J. 1980. *Mating systems, philopatry, and dispersal in birds and mammals*. Animal Behaviour 28:1140-1162.
- Haber, G. C. 1977. *Socio-ecological dynamics of wolves and prey in a subarctic ecosystem*. Ph.D.-avhandling, University of British Columbia, Vancouver. 824 s.
- Hamilton, W. D. 1964. *The genetical evolution of social behavior I, II*. Journal of Theoretical Biology 7:1-52.
- Howard, W. E. 1960. *Innate and environmental dispersal of individual invertebrates*. Am. Midl. Nat. 63:152-61.
- Keith, L. B. 1983. *Population dynamics of wolves*. Ss 66-77 i L. N. Carbyn (red.). *Wolves in Canada and Alaska: Their status, biology, and management*. Report Series, no. 45. Canadian Wildlife Service, Edmonton, Alberta.
- Keller, L. F., Arcese, P., Smith, J. N. M., Hochachka, W. M. og Stearns, S. C. 1994. *Selection against inbred song sparrows during a natural population bottleneck*. Nature 372, 356-357.
- Kojola, I., Aspi, J., Hakala, A., Heikkinen, S., Ilmoni, C. og Ronkainen, S. 2006. *Dispersal in an expanding wolf population in Finland*. Journal of Mammalogy 87:281-286.
- Liberg, O., Aronsen, Å., Brainerd, S. M., Karlsson, J., Pedersen, H. C., Sand, H., Wabakken, P. 2010. *The recolonizing Scandinavian Wolf Population: Research and Management in Two Countries*. S. 175-205 i Musiani, M., Paquet, P. C. og Boitani, L. 2010. *The World of Wolves: New perspectives on ecology, behaviour, and management*. University of Calgary Press. 398 s

- Liberg, O. 2005. *Genetic aspects of viability in small wolf populations with special emphasis on the Scandinavian wolf population*. Swedish Environmental Protection Agency, Report No. 5436. Swedish Environmental Protection Agency, Stockholm, Sweden.
- Lidicker, W. Z. 1975. *The role of dispersal in the demography of small mammals*. Ss. 103-128 i K. Petrusewicz, E. B. Golley og L. Ryszkowski, (red.). *Small mammals: productivity and dynamics of populations*. Cambridge University Press, London, United Kingdom.
- Linnell, J. D. C., H. Broseth, E. J. Solberg, and S. M. Brainerd. 2005. *The origins of the southern Scandinavian wolf *Canis lupus* population: potential for natural immigration in relationship to dispersal distances, geography and Baltic ice*. *Wildlife Biology* **11**: 383-391.
- Madsen, A. B., Møller, P. G., Holm, P. og Rasmussen, L. 2000. *De store pattedyr og de alt for små landskaber*. Aktører i landskabet. Odense universitetsforlag. Odense. S. 237-246.
- Mech, L. D. og Boitani, L. 2003. *Wolves – Behavior, Ecology, and Conservation*. The University of Chicago Press. 448 s.
- Mech, L. D., S. H. Fritts og D. Wagner. 1995. *Minnesota wolf dispersal to Wisconsin and Michigan*. *Am. Midl. Nat.* 133:368-70.
- Mech, L. D. 1994b. *Travel speeds of arctic wolves*. *J. Mammal.* 75:741-42.
- Mech, L. D. 1987. *Age, season, distance, direction and social aspects of wolf dispersal from a Minnesota pack*. Pp. 55-74 in B. D. Chepko-Sade and Z. Thang Halpin, (red.). *Mammalian dispersal patterns*. University of Chicago Press, Chicago.
- Mech, L.D. 1973. *Wolf numbers in the Superior National Forest of Minnesota*. USDA Forest Service Research Paper NC-97. North Central Forest Experiment Station, St. Paul, MN. 10 s.
- Mech, L. D. & L. D. Frenzel, Jr., eds. 1971. *Ecological studies of the timber wolf in northeastern Minnesota*. USDA Forest Service Research Paper NC-52. North Central Forest Experiment Station, St. Paul, MN. 62 pp.
- Mech, L. D. 1970. *The wolf: The ecology and behavior of an endangered species*. Natural History Press, Garden City, NY.
- Mech, L. D. 1966. *The wolves of Isle Royale*. U. S. National Park Service Fauna Series, no. 7. U. S. Govt. Printing Office. 210 s.

- Merrill, S. B., og L. D. Mech. 2000. *Details of extensive movements by Minnesota wolves*. Am. Midl. Nat. 144:428-33.
- Merrill, S. B., Adams, L. G., Nelson, M. E. og Mech, L. D. 1998. *Testing releasable GPS collars on wolves and white-tailed deer*. Wildlife Society Bulletin 26:830-835.
- Mortensen, Arne J. 2008. *På sporet av de fire store. Spor og tegn – Feltbiologi – Praktisk forvaltning*. Høyskoleforlaget. 328 s.
- Myrberget, S. 1969. *Den norske bestand av ulv Canis lupus (L)*. Meddelelser fra Statens Viltundersøkelser 2:1-17.
- Pedersen, H. C., Wabakken, P., Arnemo, J. M., Brainerd, S. M., Brøseth, H., Gundersen, H., Hjeljord, O., Liberg, O., Sand, H., Solberg, E. J., Storaas, T., Strømseth, T. H., Wam, H. og Zimmermann, B. 2005. *Rovvilt og Samfunn (RoSa)*. Det skandinaviske ulveprosjektet – SKANDULV. Oversikt over gjennomførte aktiviteter i 2000-2004. NINA Rapport 117. 78 s.
- Pedersen, C. H., Brainerd, S. M., Liberg, O., Sand, H. & Wabakken, P. 2003. *Ulv – Bestandsdynamikk, levedyktighet og effekter av uttak*. NINA Fagrapport 61. 89 s.
- Persson, J. og Sand, H. 1998. *Vargen: viltet, ekologin och människan*. Svenska Jägarförbundet, Uppsala. 128 s.
- Peterson, R. O. og Page, R. E. 1988. *The Rise and Fall of Isle Royale wolves, 1975-1986*. J. Mamm. 69:89-99.
- Pimlott, D. H. 1967. *Wolf predation and ungulate populations*. Am. Zool. 7:267-78.
- Pulliainen, E. 1980. *The status, structure and behavior of populations of the wolf (Canis l. lupus L.) along the Fenno-Soviet Border*. Report no. 100 from the Värriö Subarctic Research Station of the University of Helsinki. Dep. of zoology, University of Oulu, Kasarmintie.
- Pulliainen, E. 1965. *Studies on the wolf (Canis lupus L.) in Finland*. Ann. Zool. Fennici 2:215-259.
- Pusey, A. og Wolf, M. 1996. *Inbreeding avoidance in animals*. Trends Ecol. Evol. 11, 201-209.
- Rabb, G. B., J. H. Woolpy og B. E. Ginsburg. 1967. *Sosial relationships in a group of captive wolves*. Am. Zool. 7:305-12
- Rothman, R. J., & L. D. Mech. 1979. *Scent-marking in lone wolves and newly formed pairs*. Anim. Behav. 27:750-60

- Shelton, P. C. 1966. *Ecological studies of beavers, wolves and moose in Isle Royale National Park, Michigan*. Pd.D.-avhandling, Purdue University, Lafayette, IN. 308 s.
- Schenkel, R. 1947. *Ausdrucks-studien an wolfen*. Behaviour 1:81-129.
- Shields, W. M. 1987. *Dispersal and mating systems: investigating their causal connections*. Ss. 3-24 i B. D. Chepko-Sade og Z. T. Halpin, (red.). *Mammalian dispersal patterns: the effects of social structure on population genetics*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Smith, D, T. J. Meier, E. Geffen, L. D. Mech, J. W. Burch, L. G. Adams og R. K. Wayne. 1997. *Is incest common in gray wolf packs?* Behav. Ecol. 8:384-91.
- Storaas, T. & Punsvik, T. 1996. *Viltforvaltning*. Landbruksforlaget. 294 s.
- Støbet Lande, U. S., Linnell, J.D.C., Herfindal, I., Salvatori, V., Brøseth, H., Andersen, A., Odden, J., Andrèn, H., Karlsson, J., Willebrand, T., Persson, J., Landa, A., May, R., Dahle, B. & Swenson, J. 2003. *Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding. Potensielle leveområder for store rovdyr i Skandinavia: GIS-analyser på et økoregionalt nivå*. NINA Fagrapport 064: 31 s.
- Sørensen, O. J., Kvam, T., Wabakken, P. & Landa, A. 1986. *Ulven (Canis lupus L.) i Norge 1948–84*. Viltrapport 33. Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk, Trondheim. 94 s.
- Unsgård, J. & Vigerstøl, N.P. 1998. *Ulv i Norge*. Landbruksforlaget. 224 s.
- Van Ballenberghe, V., & L.D. Mech. 1975. *Weights, growth, and survival of timber wolf pups in Minnesota*. J. Mammal. 56:44-63
- Vilà, C., A.-K. Sundquist, Ø. Flagstad, J. Seddon, S. Björnerfeldt, I. Kojola, A. Casulli, H. Sand, P. Wabakken, and J. Ellegren. 2003. *Rescue of a severely bottlenecked wolf (Canis lupus) population by a single immigrant*. Proceedings Royal Society London, B. Biological Sciences 270:91-97.
- Wabakken, P., Svensson, L., Kojola, I., Maartmann, E., Strømseth, T. H., Flagstad, Ø., Åkesson, M. og Zetterberg, A. 2013. *Ulv i Skandinavia. Sluttrapport for bestandsovervåking av ulv vinteren 2012-2013*. Høgskolen i Hedmark, Viltskadecenter, Grimsö forskningsstation, Rovdata, SKANDULV, Vilt- og fiskeriforskningen Oulu. Høgskolen i Hedmark Oppdragsrapport nr. 5 – 2013. 34 s.
- Wabakke, P., Svensson, L., Kojola, I., Maartmann, E., Strømseth, H. T., Flagstad, Ø., Åkesson, M. og Zetterberg, A. 2012. *Ulv i Skandinavia. Statusrapport for vinteren 2011-2012*. Høgskolen i Hedmark, Viltskadecenter, Grimsö forskningsstation, Rovdata, SKANDULV, Vilt- og fiskeriforskningen Oulu. Høgskolen i Hedmark Oppdragsrapport 5. 46 s.

- Wabakken, P., Aronson, Å., Strømseth, T. H., Sand, H., Maartmann, E. M., Svensson, L. og Kojola, I. 2009. *Ulv i Skandinavia. Statusrapport for vinteren 2008-2009*. Høgskolen i Hedmark, Viltskadecenter, Grimsö forskningsstasjon, Rovdata, SKANDULV, Vilt- og fiskeriforskningen Oulu. Høgskolen i Hedmark Oppdragsrapport 6. 51 s.
- Wabakken, P., Sand, H., Kojola, I., Zimmermann, B., Arnemo, J. M., Liberg, O. 2007. *Multistage, Long-Range Natal Dispersal by a Global Positioning System-Collared Scandinavian Wolf*. Høgskolen i Hedmark, Viltskadecenter, Grimsö forskningsstasjon, Vilt- og fiskeriforskningen Oulu, Norsk Institutt for Naturforskning. *Journal of Wildlife Management* 71(5):1631-1634.
- Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O. & Bjärvall, A. 2001. *The recovery, distribution and population dynamics of wolves on the Scandinavian Peninsula, 1978-98*. *Canadian Journal of Zoology* 79: 710-725.
- Wabakken, Petter. 1990. *Ulven*. I Semb-Johansson, A. og Frislid, R. (red). *Norges Dyr. Pattedyrene*. Cappelen.
- Waser, P. M. 1985. *Does competition drive dispersal?* *Ecology* 66:1170-1175.
- Wayne, R. K. (10 andre). 1991. *Conservation genetics of the endangered Isle Royale gray wolf*. *Conserv. Biol.* 5, 41-51.
- Weise, T. F., W. L. Robinson, R. A. Hook og L. D. Mech. 1979. *An experimental translocation of the eastern timber wolf*. Ss. 346-419 i E. Klinghammer, (red.). *The behavior and ecology of wolves*. Garland STPM Press, New York.
- Woolpy, J. H. 1968. *The social organization of wolves*. *Nat. Hist.* 77:46-55
- Wydeven, A. P., R. N. Schultz og R. P. Thiel. 1995. *Monitoring of a gray wolf (Canis lupus) population in Wisconsin, 1979-1991*. S. 147-56 i L. N. Carbyn, S. H. Fritts og D. R. Seip (red.). *Ecology and conservation of wolves in a changing world*. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Alberta.
- Zimen, E. 1982. *Wolf pack sociogram*. Ss. 282-322 i F. H. Harrington og P. C. Paquet, eds. *Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology, and conservation*. Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey, USA.
- Zimen, E. 1976. *On the regulation of pack size in wolves*. *Z. Tierpsychol.* 40:300-341
- Zimmermann, B., Storaas, T., Wabakken, P., Nicolaysen, K., Steinset, O. K., Dööttere, M., Gundersen, H. og Andreassen, H. P. 2001. *GPS collars with remote download facilities, for studying the economics*

of moose hunting and moose-wolf interactions. S. 33-38 i Sibbald, A. M. og Gordon, I. J. (red.).
Proceedings of Conference on Tracking Animals with GPS, 12.-13. Mars 2001, Aberdeen,
Storbritannia.

LENKER

Fylkesmannen i Aust-Agder: <http://www.fylkesmannen.no/Aust-Agder/>

Fylkesmannen i Vest-Agder: <http://www.fylkesmannen.no/Vest-Agder/>

Google Earth: <http://www.google.com/earth/>

Hamstermap: <http://www.hamstermap.com>

iTouch Map: <http://itouchmap.com/latlong.html>

Kartverket: <http://beta.norgeskart.no/#5/378604/7226208>

Miljødirektoratet: <http://www.miljodirektoratet.no/>

Norsk Institutt for Naturforskning: <http://www.nina.no/>

Norsk Institutt for Skog og Landskap. Kilden – til arealinformasjon: <http://kilden.skogoglandskap.no/>

Research Coordination Network:

<http://www.rcn.montana.edu/resources/tools/coordinates.aspx?nav=11&c=UTM&md=83&mdt=NA D83/WGS84&z=33&e=67988&n=6493843&h=N>

Rovbase 3.0: <http://rovbase30.miljodirektoratet.no/Contentpages/Forsiden.aspx>

Rovdata: <http://www.rovdata.no/>

Statens Landbruksforvaltning: <https://www.slf.dep.no/no/>

Stokmo, Jan Arne (nettred.). (18.10.2013). *Ulv; Biologi*. <http://www.rovdata.no/Ulv/Biologi.aspx>

Statens Naturoppsyn (SNO): <http://www.naturoppsyn.no/>