



Håkan Sand², Karen Marie Mathisen¹, Giorgia Ausilio², Morgane Gicquel², Camilla Wikenros², Johan Månsson², Märtha Wallgren³, Ane Eriksen¹, Petter Wabakken¹, Barbara Zimmermann¹

Kan forekomst av ulv redusere elgbeite- skader og øke tettheten av løvtrær?

Utredning om ulv og elg del 4

1) Høgskolen i Innlandet, Evenstad, Norge

2) Sveriges Lantbruksuniversitet (SLU), Grimsö forskningsstasjon, Ridderhyttan

3) Skogforsk, Uppsala, Sverige

Skriftserien 25 - 2019

Online utgave
Utgivelsessted: Elverum

© Forfatterne/Høgskolen i Innlandet, 2019

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

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

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

ISSN: 2535-5678
ISBN trykt utgave: 978-82-8380-086-9
ISBN digital utgave: 978-82-8380-087-6

Forsidefoto: © Kjell Erik Moseid

Tittel: Kan forekomst av ulv redusere elgbeiteskader og øke tettheten av løvtrær?			
Forfattere: Håkan Sand, Karen Marie Mathisen, Giorgia Ausilio, Morgane Gicquel, Camilla Wikenros, Johan Månsson, Märtha Wallgren, Ane Eriksen, Petter Wabakken og Barbara Zimmermann			
Nummer: 25	År: 2019	Sider: 70	ISBN: 978-82-8380-087-6 ISSN: 2535-5678
Oppdragsgiver: Miljødirektoratet		Oppdragsgivers referanse M-1236 2018	
Emneord: Atferd, ulv, <i>Canis lupus</i> , elg, <i>Alces alces</i> , beite, skogskader, elgbeite, beitepress, kaskadeeffekter, habitatvalg, ROS, furu, tømmerproduksjon			
Sammendrag: Store rovdyr har nylig kommet tilbake til flere områder hvor de tidligere var utryddet, og dette har kastet nytt lys over deres potensielle effekter på biologisk mangfold og økosystemfunksjoner. Særlig effektene på lavere nivå i næringskjeden har fått mye oppmerksomhet. Store rovdyr kan påvirke vekst hos planter og biologisk mangfold, gjennom deres påvirkning på planteeters tetthet og atferd (tri-trofiske kaskadeeffekter). Vi har undersøkt hypotesen om tri-trofiske kaskadeeffekter i det skandinaviske økosystemet, ved å fokusere på ulv, elg og planter som er viktige for elg, nemlig furu, og fire høyt selekterte løvtrær; rogn, osp, selje og eik (ROSE). Vi har belyst denne problemstillingen ved bruk av tre ulike datasett fra Norge og Sverige, hvor tetthet av elgmøkkhauger, beiteskader på furu, og tetthet av ROSE har blitt registrert over 1-13 år. Vi har fokusert på de seks fylkene i Sverige som har jevnlig forekomst av ulverevir, og områdene innenfor og like i nærheten av ulvesonen i Norge. Vi har analysert hvordan forekomst og tetthet av elg, beiteskader og tetthet av ROSE, varierer innenfor/utenfor ulverevir, og med antall år ulverevir har vært etablert i et område, i tillegg til en rekke andre miljøvariabler. Tetthet av elg og beiteskader viste enten ingen sammenheng med ulverevir, eller en svak økning innenfor ulverevir. Tetthet av ROSE viste oftest lavere tetthet innenfor ulverevir, men effekten var svak og varierte mellom datasett. Ulverevir forklarte generelt en veldig liten del av variasjonen i elgtetthet, beiteskader og ROSE. I stedet var hogstklasse, dekningsgrad av furu, bjørk og gran, avstand til eller tetthet av skogsbilveier, forekomst av gammelt elgbeite, høyde over havet og snødybde mye viktigere for å forklare variasjonen i elgtetthet, beite og ROSE. Vi fant heller ingen endring i habitatvalg hos elg, og dermed ingen støtte for en endring i atferd hos elg, avhengig av tilstedeværelse av ulv. Vi konkluderer med at våre resultater ikke gir støtte til hypotesen om at gjenkomst av ulv til Skandinavia fører til tri-trofiske kaskadeeffekter, med redusert beitetrykk på viktige plantearter. Våre resultat støtter ideen om at store rovdyr vil ha lavt potensiale for effekter på andre trofiske nivåer i områder med sterk menneskelig påvirkning, noe som er typisk for de områdene hvor store rovdyr nå kommer tilbake. Grunnen til dette er mest sannsynlig høyt jakttrykk på både rovdyr og byttedyr, og intensivt skogbruk og landbruk som gir grunnlag for høye byttedyrtettheter.			

Titel: Kan förekomst av varg minska betesskador från älg och öka tätheten av lövträd? Utredning om varg och älg del 4.			
Författare: Håkan Sand, Karen Marie Mathisen, Giorgia Ausilio, Morgane Gicquel, Camilla Wikenros, Johan Månsson, Märtha Wallgren, Ane Eriksen, Petter Wabakken og Barbara Zimmermann			
Nummer: 25	År: 2019	Sidor: 70	ISBN: 978-82-8380-087-6 ISSN: 2535-5678
Uppdragsgivare: Miljødirektoratet		Uppdragsgivarens referans M-1236 2018	
Ämnesord: Beteende, varg, <i>Canis lupus</i> , älg, <i>Alces alces</i> , bete, betesskador, betestryck, trofiska kaskader, habitatutnyttjande, RASE, tall, timmerproduktion			
Sammanfattning: Stora rovdjur som varg har nyligen återvänt till flera områden där de tidigare utrotades och detta har kastat nytt ljus över deras potentiella effekter på biologisk mångfald och ekosystemfunktion. Effekterna på den lägre nivån i näringskedjan i synnerhet har fått mycket uppmärksamhet. Stora rovdjur kan under vissa förhållanden påverka tillväxten av växter och biologisk mångfald genom deras inflytande på växtätarnas täthet och beteende (s.k. tri-trofiska kaskad effekter). Vi undersökte hypotesen om trofiska kaskadeffekter i det skandinaviska ekosystemet med fokus på varg, älg och växter som är viktiga för älgens konsumtion, nämligen tall och fyra arter av lövträd; rönn, asp, sälg och ek (RASE). Vi har undersökt frågeställningen med tre olika dataset från Norge och Sverige, där täthet av färska älgspillningshögar, betesskador på tall och tätheten av RASE har registrerats under 1-13 år. Vi har fokuserat på de sex länen i Sverige som regelbundet har förekomst av varg samt i motsvarande områden inom och i anslutning till vargzonen i Norge. Vi undersökte hur förekomsten och tätheten av älg, betesskador av älg på tall och tätheten av RASE varierade inom och utanför vargrevir och med antalet år med fast etablering av varg (revir) i ett område genom att samtidigt kontrollera för ett antal andra miljövariabler. Tätheten av älg och betesskador visade antingen inget samband med förekomsten av vargrevir eller var något högre inom vargreviren. Tätheten av RASE uppvisade oftast lägre täthet inom vargrevir, men effekten var svag och varierade mellan olika dataset. Vargförekomst förklarade i allmänhet en mycket liten del av variationen i älgtäthet, betesskador och RASE. Däremot var typen av skogshabitat, täckningsgrad av tall, björk och gran, avstånd till eller täthet av skogsbilsvägar, förekomst av äldre älgskador, höjd över havet, och snödjup mycket viktigare faktorer för att förklara variationen i älgtäthet, bete på tall och tätheten av RASE. Vi fann heller ingen förändring i habitatvalet hos älg beroende på närvaron av varg. Vi drar slutsatsen att våra resultat inte ger stöd för hypotesen att vargens återkomst till Skandinavien leder till tri-trofiska kaskadeffekter med minskat bete på för älgen viktiga betesväxter. Våra resultat stöder idén om att de stora rovdjuren har låg potential att skapa effekter på andra nivåer i näringskedjan i områden med stark mänsklig inverkan, vilket är typiskt för många av de områden där stora rovdjur nu kommer tillbaka till. Anledningen till detta är sannolikt ett högt jakttryck på både rovdjur och bytesdjur i kombination med ett intensivt skogs- och jordbruk som utgör grunden för hög bytetäthet.			

Title: Can presence of wolves reduce moose browsing damages and increase density of deciduous species?			
Author: Håkan Sand, Karen Marie Mathisen, Giorgia Ausilio, Morgane Gicquel, Camilla Wikenros, Johan Månsson, Märtha Wallgren, Ane Eriksen, Petter Wabakken og Barbara Zimmermann			
Number: 25	Year: 2019	Pages: 70	ISBN: 978-82-8380-087-6 ISSN: 2535-5678
Commissioned by: Norwegian Environment Agency		Commissioner's reference: M-1236 2018	
Keywords: Behaviour, wolf, <i>Canis lupus</i> , moose, <i>Alces alces</i> , browsing, browsing damage, browsing pressure, trophic cascades, habitat use, pine, rowan, aspen, <i>Salix</i> , timber production			
Summary: Along with the recent re-colonization of carnivores, a number of studies have shed new light on the potential importance of top predators for biodiversity and ecosystem functioning. Large carnivores may affect plant growth and biodiversity in forest systems through their effect on herbivores, i.e. the tri-trophic cascade hypothesis. In this study, we tested this hypothesis by focusing on wolves, moose and plant species important to moose such as pine and four preferred deciduous species; rowan, willow, aspen and oak (RAWO). We used data from several different datasets in both Sweden and Norway collected over 1-13 years, where the presence and abundance of moose pellet groups, browsing damage on pine, and the four deciduous species were registered in a large number of sample plots. Data were limited to the six counties in Sweden with regular wolf occurrence and to areas within or adjacent to the wolf zone in Norway. We analysed the relationships among wolf presence (inside or outside wolf territories), duration (number of years with wolves), and presence and abundance of the response variables, in addition to a number of environmental variables known or assumed to be important for the response variables. The presence of wolf territories was either not an important factor or positively related to the presence or abundance of moose and to the presence or level of moose browsing damages on pine. The presence and abundance of deciduous tree species showed contrasting results, but was most often lower within wolf territories. Other factors such as forest management status, cover of pine, birch, and spruce, distance to or density of forest roads, and the presence of old moose browsing, altitude and snow depth were generally much more important indicators of both the abundance of moose, moose browsing damages on pine, and the presence of RAWO. Nor did we find evidence for a wolf-induced behavioural effect of wolves on moose habitat selection. We conclude that our results gave no support to the hypothesis that the return of wolves to Scandinavia has resulted in effects on browsing pressure and density of trees through their effect on moose, i.e. the trophic cascade hypothesis. In contrast, these results support the idea that large carnivores will have a low potential for affecting different trophic levels in areas with large anthropogenic impact, which is likely the norm for most areas available to future colonisation. Likely reasons for this low potential include high rates of human harvest of both large carnivores and their prey, and an intensive forest and agricultural management.			

Innhold

Forord	8
1. Innledning	10
1.1 Trofiske kaskadeeffekter	10
1.2 Ulvens gjenkomst i Skandinava	10
1.3 Effekter av jakttrykk og andre faktorer	11
1.4 Målsettinger	11
2. Metode	13
2.1 Studieområder	13
2.2 Datasett	15
2.3 Riksskogstakseringen – Sverige	15
Fordeling og utvalg av prøveflater	15
Variabler som registreres i Riksskogstakseringen	15
Ulv og andre forklaringsvariabler	16
2.4 Elgbeitetaksering (Äbin) – Sverige	17
Fordeling og utvalg av prøveflater	17
Variabler som registreres i Äbin	17
Ulv og andre forklaringsvariabler	18
2.5 Landsskogtakseringen - Norge	20
Fordeling og utvalg av prøveflater	20
Variabler registrert i Landsskogtakseringen	20
Ulv og andre forklaringsvariabler	21
2.6 Analyser og statistikk	21
Riksskogstakseringen - Sverige	21
Elgbeitetaksering (Äbin) – Sverige	22
Landsskogstakseringen - Norge	23
3. Resultater	25
3.1 Riksskogstakseringen-Sverige (RSK-S)	25
3.1.1 Effekter av ulverevir på elgtetthet (møkk)	25
3.1.2 Effekter av ulverevir på beiteskader i ungskog	26
3.1.3 Effekter av ulverevir på tetthet av ROSE	27
3.2 Elgbeitetaksering (Äbin) - Sverige	32
3.2.1 Effekter av ulverevir på beiteskader i ungskog	32
3.2.2 Effekter av ulverevir på tetthet av ROSE	33
3.4 Landsskogtakseringen – Norge (LSK-N)	37
3.4.1 Sammenligning innenfor/utenfor ulvesonen	37
3.4.2 Effekter av ulverevir på elgtetthet (møkk)	37
3.4.3 Effekter av ulverevir på beitepress på furu	41
3.4.4 Effekter av ulverevir på beiteskader i ungskog	45
3.4.5 Effekter på ulverevir på tetthet av ROS	47
3.4.6 Effekter av ulverevir på beitepress på ROS	51
4. Diskusjon	56
4.1 Elgtetthet innenfor og utenfor ulverevir	56

4.2 Elgadferd innenfor og utenfor ulverevir.....	57
4.3 Lav effekt av predatorer i sterkt menneskepåvirkede landskap	58
4.4 Effekter av ulverevir på beiteskader på furu.....	60
4.5 Effekter av andre variabler på beiteskader på furu	61
4.6 Effekter av ulverevir på arter viktig for biologisk mangfold	62
5. Konklusjoner.....	64
6. Referanser	65

Forord

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

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

Det skandinaviske ulveforskningsprosjektet SKANDULV takker Regjeringen, Stortinget og Miljødirektoratet for interessen av å sette faglige kunnskapshull, med påfølgende økonomisk støtte til å analysere og utarbeide utredningene som nå er levert. Videre takkes de mange svenske og norske institusjoner og organisasjoner som gjennom årene har gjort det mulig å gjennomføre SKANDULV's feltbaserte forskning på ulv i Skandinavia. Disse er Miljødirektoratet, Norges Forskningsråd, Norsk Institutt for Naturforskning, Høgskolen i Innlandet, Fylkesmannen i Hedmark, Borregaard Skoger SA, Glommen Skogeierforening, Norskog, Norges Skogeierforbund, Elverum, Stor-Elvdal, Trysil, Våler, Åmot and Åsnes kommuner, Naturvårdsverket, FORMAS, Svenska Jägarförbundet, WWF Sverige, Sverige Lantbruksuniversitet (SLU), Olle og Signhild Engkvists Stiftelser, Carl Tryggers Stiftelse, og Svenska Rovdjursföreringen, og Stora Enso Skog. Vi takker også lokale kontakter som har bidratt med opplysninger.

Skogsstyrelsen og Svenskt skogsbruk har bidratt med data fra elgbeitetakseringer i Sverige (Äbin), og Sveriges landbruksuniversitet har bidratt med data fra Riksskogstakseringen. Vi takker Christer Kalén (Skogsstyrelsen) og Göran Kempe (SLU) for hjelpen med dette. Takk til Aksel Granhus og Rune Eriksen ved NIBIO for hjelp med å hente ut data fra Landsskogtakseringen i Norge.

I denne rapporten har vi analysert tre store datasett fra Riksskogstakseringen og elgbeitetakseringen (Äbin) i Sverige, og fra Landsskogstakseringen i Norge. Fordelen med dataene i denne rapporten, er at det til sammen er et veldig stort datamateriale og stor romlig variasjon. En begrensning er at i tid, så strekker det over tidsrommet 2003-2017. Vi har derfor veldig godt grunnlag for å sammenligne elgbeite innenfor og utenfor ulverevir i de senere årene, men ikke for å overvåke utviklingen over tid siden etablering av ulv. Dette henger sammen med at for noen variabler, så har vi ikke lange tidsserier, f.eks.

elgtetthet i Landsskogstakseringen har vi kun siden det ble innført i 2015. En annen utfordring er å følge elgforvaltningsområder over tid, dette blir vanskelig når grensene for områdene endrer seg. Det bør også nevnes at de svenske prøveflatene har mye høyere oppløsning enn de norske, og at vi derfor har mye større utvalgsstørrelse fra Riksskogstakseringen i Sverige enn Landsskogstakseringen i Norge. I Sverige har de også et system med elgbeitetaksering innenfor elgforvaltningsområder (Äbin), som utføres hvert år, og gir grunnlag for å justere elgkvotene etter beiteskader for elg. Vi mangler et tilsvarende system for elgbeitetaksering i Norge, da Landsskogstakseringen har prøveflater med for liten oppløsning til å brukes til lokal forvaltning, og elgbeitetakser ofte gjøres lokalt når det er høye beiteskader, men ikke systematisk over tid.

1. Innledning

1.1 Trofiske kaskadeeffekter

En næringskjede beskriver flyt av energi og næring gjennom et økosystem, fra planter som får sin energi fra sollyset (primærprodusenter) til planteetere (primærkonsumenter) og videre til rovdyr (sekundærkonsumenter), til rovdyr som spiser sekundærkonsumenter, og helt til topppredatorer som står øverst i næringskjeden. De ulike trinnene i en næringskjede kalles trofiske nivå. Artene på samme og ulike trofiske nivå påvirker hverandre gjennom blant annet predasjon og konkurranse, og disse gjensidige påvirkningene (interaksjoner), danner grunnlaget for næringsnett i et økosystem. Trofiske kaskadeeffekter oppstår når interaksjoner mellom to trofiske nivåer, for eksempel predator og byttedyr, fører til påvirkning på tetthet, biomasse og produktivitet på ett tredje trofisk nivå i næringsnett [1].

Utryddelse og rekolonisering av store rovdyr (toppredatorer), som har stor påvirkning på lavere trofiske nivåer, kan utløse en serie av endringer i økosystemet [2]. Predatorer kan forårsake trofiske kaskadeeffekter gjennom å påvirke enten tetthet eller atferd hos byttedyr [3]. Direkte (dødelige) effekter av predatorer på andre trofiske nivåer, forekommer når predasjon fører til lavere tetthet av planteetere, som igjen fører til lavere beitemetrykk på vegetasjonen [4-7]. Indirekte effekter (ikke dødelige) oppstår når tilstedeværelsen av en predator påvirker atferden til byttedyret, som kan føre til endret habitatbruk i tid og rom for å unngå habitat med høy predasjonsrisiko, eller økt speiding etter predator og redusert furasjering, og dermed effekter på plantene [4, 6, 7]. Redusert beiting kan igjen føre til økt vekst, reproduksjon eller overlevelse av planter. For eksempel, visse forskere hevder at da ulven ble gjeninnført til Yellowstone Nasjonalpark, førte det til en økning i høydevekst og rekruttering til tresjiktet av amerikaoasp (*Populus tremuloides*), både gjennom redusert tetthet og endret atferd av wapiti (*Cervus canadensis*) [8]. Et eksempel på endret atferd, er at hjorten beitet mindre i habitat hvor det var hindringer for flukt, eller der det var visuelle hindringer som gjorde det vanskelig å oppdage predator [9, 10]. Mekanismene bak trofiske kaskader forårsaket av ulvens gjenkomst i Yellowstone er fortsatt et omdiskutert tema [11].

Økosystemeffekter av toppredatorer avhenger av miljøet de utspiller seg i, og andre faktorer som artssammensetning, produktivitet, landskapsstruktur, landskapsendringer og frykt for mennesket kan også påvirke effekten av store rovdyr, og er viktige å ta i betraktning [12-14]. For eksempel så holder store rovdyr på å komme tilbake til Europa, men dette skjer i et landskap som er sterkt menneskepåvirket, og interaksjonen mellom predator og byttedyr påvirkes av blant annet skogbruk, jordbruk og jakt. Jakt på både predator og byttedyr vil påvirke interaksjonene mellom vilt og mennesker og menneskelige strukturer (hus, veier), og mellom byttedyr og predator. I tillegg er byttedyrbestandene ofte subsidiert gjennom landbruk, skogbruk og fôring [12]. De fleste studier av trofiske kaskadeeffekter av store rovdyr kommer fra nasjonalparker i Nord-Amerika, hvor menneskelig påvirkning er lav. Derfor er det viktig å forske på effekter av rekolonisering av rovdyr i Europa, hvor strukturen i landskapet er annerledes og sterkt menneskepåvirket, og vi vet lite om hvordan mulige økosystemeffekter vil utspille seg [12, 15].

1.2 Ulvens gjenkomst i Skandinava

Ulvens gjenkomst i Skandinavia, gir oss en unik mulighet til å studere effekten av store rovdyr på økosystemet i områder utenfor nasjonalparker, med høy grad av antropogen påvirkning [16, 17]. Selv om befolkningstettheten i Skandinavia er lav i de områdene der ulven nå har etablert seg sammenlignet med lenger sør i Europa [18, 19], så er landskapet sterkt påvirket av både intensivt skogbruk og landbruk, og intensiv jakt på både byttedyr og rovdyr. For eksempel så har en kombinasjon av rettet avskyting og innføring av flatehogst ført til en av verdens største og tetteste elgbestander i

Skandinavia. I år 2000 var den totale vinterbestanden estimert til ca. 370 000 elg, og i noen vinterkonsentrasjonsområder ble det rapportert lokale tettheter så høye som 5-6 elg/km² [20]. I dag ligger elgtettheten mellom 0,5-1,5 elg/km² i store deler av Skandinavia. Elgen er den viktigste jaktbare arten i Sverige og Norge i dag, med ca. 115 000 elg skutt hver høst av rundt 300 000 elgjegere [21, 22].

Ungskog er et viktig habitat for elgen, og den kan utøve et betydelig beitetrykk på mange arter [23]. Den store elgbestanden skaper derfor problemer gjennom at den forårsaker skogskader ved beite på kommersielle arter, spesielt furu (*Pinus sylvestris*). Dette fører til virkesskader, redusert vekst og forlenget omløpstad, og dermed økonomiske tap for skogsindustrien [24-27]. Derfor er det ofte konflikt mellom interessene til skogeiere og jegere om hvor stor elgbestanden bør være [28, 29]. Jegere, og de som har inntekter av jakt, ønsker ofte en elgbestand som er tilstrekkelig stor til å ha en bærekraftig og lønnsom avkastning, mens skogeiere ofte ønsker en mindre elgbestand, for å minimere beiteskader på kommersielt verdifulle treslag [30, 31].

1.3 Effekter av jakttrykk og andre faktorer

Da ulven kom tilbake til det Skandinaviske økosystemet i 1983, endret næringskjeden seg fra tre (vegetasjon, elg og jegere) til fire spillere (vegetasjon, elg, jegere og ulv). Elgen er det viktigste byttedyret for ulven i dette økosystemet, både sommer og vinter [32, 33]. Derfor har ulven blitt en konkurrent til jegerne om elgen som ressurs. Både jakt og predasjon fra ulv kan potensielt endre både atferd og tetthet av elg, som igjen kan påvirke beiting på vegetasjonen. På den annen side, er det ikke gitt at elgtetthet blir redusert i områder med ulv. En studie av Wikenros mfl. [17], fra perioden 1995-2008, viste at jegerne kompenserte for etablering av ulv ved å redusere elgkvotene, og reduserte dermed effekten av ulvens predasjon på elgbestanden [17]. I noen områder ble kvotene redusert så mye at de overkompenserte for ulvens predasjon.

Det finnes få studier på effekten av store rovdyr på lavere trofisk nivå, og resultatene er ofte vanskelige å tolke, på grunn av andre miljøvariabler som korrelerer med tilstedeværelsen av rovdyr. I tillegg er det mange faktorer som kan påvirke forholdet mellom elgtetthet og beitetrykk på furu og andre viktige plantearter. Studier av beitetrykk fra elg på unge trær vinterstid, og påfølgende skogskader [34], har vist at førtilgang [35, 36], diversitet av fôrarter [37], elgbeite fra tidligere år [38], og snødybde [39] er faktorer som også påvirker beitetrykket.

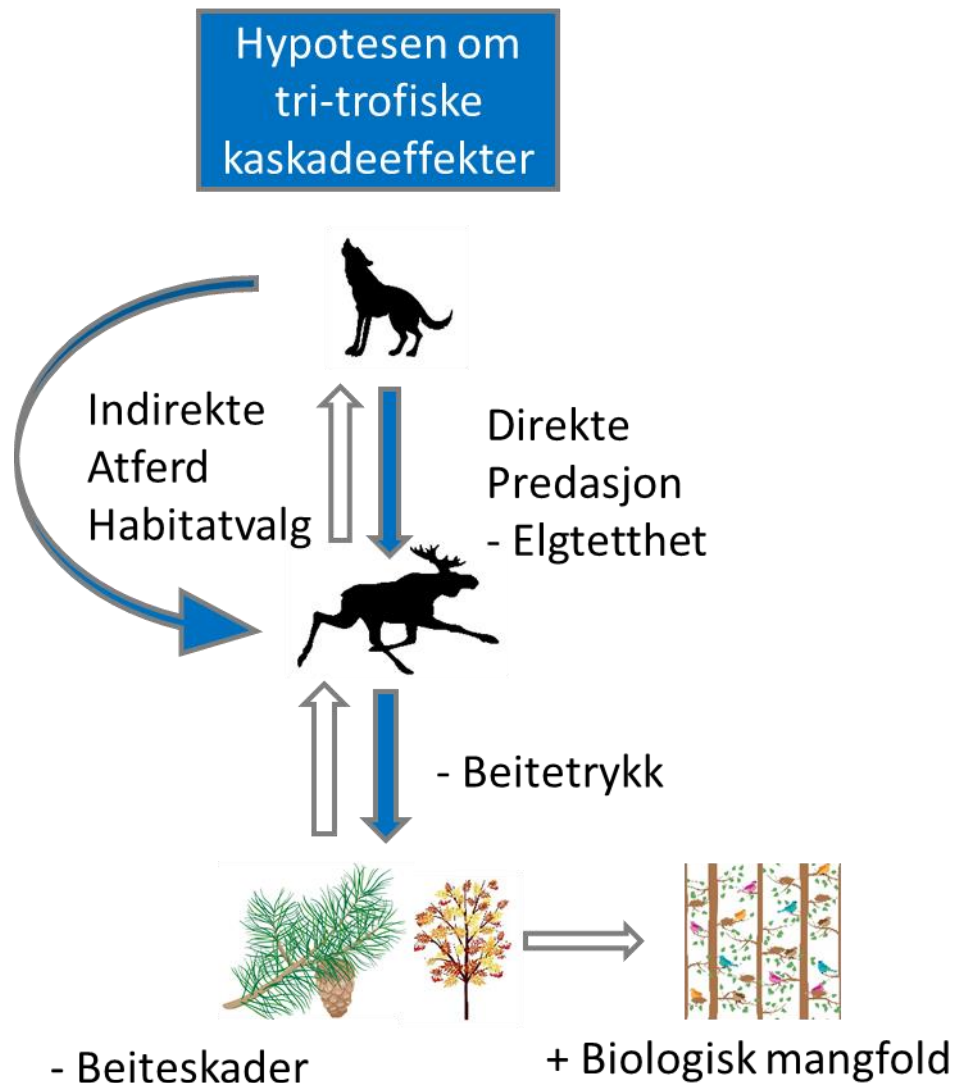
1.4 Målsettinger

I denne rapporten undersøker vi hvordan forekomst i tid og rom av ulverevir og andre miljøvariabler påvirker elgtetthet, beitetrykk, skogskader på furu, og forekomst av fire viktige arter for biologisk mangfold, nemlig rogn (*Sorbus aucuparia*), osp (*Populus tremula*), *Salix* spp. (selje og andre vierarter) og eik (*Quercus robur*). Vi undersøker hypotesen om at gjenkomst av ulv fører til redusert beitetrykk både på kommersielle arter og arter som er viktige for biologisk mangfold, og skogskader på kommersielle arter (Figur 1).

Ifølge tetthetsavhengige trofiske kaskadeeffekter, vil predasjon fra ulv føre til lavere elgtetthet, lavere beitetrykk og skogskader i ungsog, og høyere forekomst av høyt selekterte lauvtreslag i ulverevir. Alternativt kan en endring i atferd hos elg, som respons på høyere predasjonsrisiko fra ulv, også føre til redusert beitetrykk i ungsog, ved at elgen beiter mer i andre habitat, f.eks. eldre tynningsskog (trofiske kaskadeeffekter via atferdsendringer). Tidligere studier har funnet at risiko for predasjon av ulv på elg var høyest i hogstflater og yngre skog [40], og det er også her mesteparten av skogskadene skjer. Vi har derfor undersøkt om fordelingen av elg i ulike habitat typer endrer seg i ulverevir, som respons til høyere predasjonsrisiko. På den annen side, hvis endringer i atferd hos jegere kompenserer for predasjon fra ulv med reduserte kvoter [17], vil vi kanskje ikke forvente noen effekt av etablering

av ulv på skogskader og beitetrykk. Hvis jegerne overkompenserer, vil vi forvente høyere beitetrykk i ulvrevir. Tidligere studier har også vist at når ulven etablerer seg i områder med lav produktivitet, hvor trærne vokser sakte og tettheten av trær er lav, blir beiteskadene større [41]. Vi kan også få høyere beitetrykk i ulvrevir hvis ulven generelt etablerer seg i områder med høy elgtetthet [17, 26].

Vi diskuterer våre resultater i lys av disse mekanismene. Målet er at resultatene fra denne rapporten vil føre til økt forståelse av effekter av reetablering av en toppredator på lavere trofiske nivåer i det Skandinaviske økosystemet.



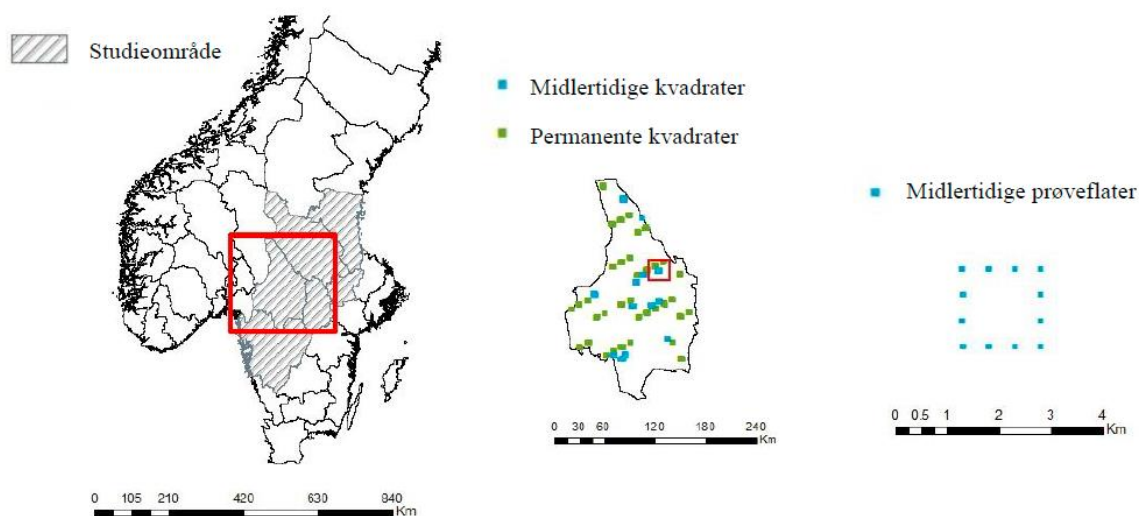
Figur 1 Hypotesen om tri-trofiske kaskadeeffekter i et forenklet Skandinavisk økosystem. Blå piler illustrerer at en trofisk kaskade kan forekomme gjennom effekter av ulvens predasjon på elg, som reduserer elgens tetthet, eller endrer elgens atferd. Begge disse kan potensielt påvirke beiteskader på furu i ungskog, med konsekvenser for skogbruket, og beite og tetthet av rogn, osp, selje og eik (ROSE), arter som er viktige for biologisk mangfold, men som er sjeldne og høyt selektert av elg. Figurene er hentet fra www.colourbox.com [42].

– Illustration of the hypothesis of tri-trophic cascades in a simplified Scandinavian ecosystem. Wolves may affect the density of moose through predation, or their behaviour through the landscape of fear. Both may lead to reduced browsing pressure on Scots pine, an important species important for forestry, and on rowan, aspen, willow and oak – tree species important for biodiversity.

2. Metode

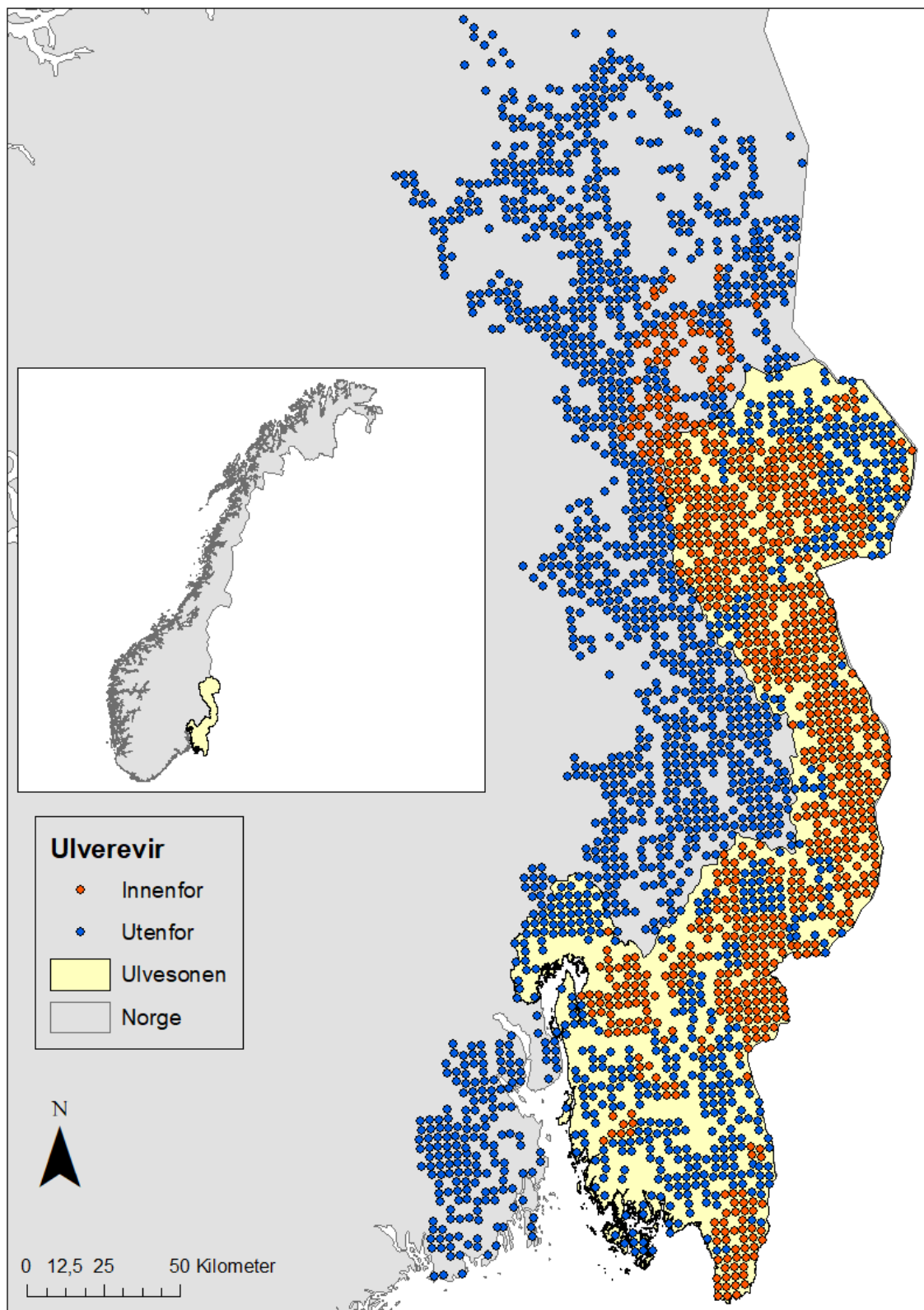
2.1 Studieområder

Denne studien ble utført i hele det geografiske området med etablert ynglende ulv, sør/sentralt i Sverige og sørøst i Norge. Dette omfatter fylkene Dalarna, Gävleborg, Värmland, Västmanland, Västra Götaland og Örebro i Sverige (Figur 2), og Hedmark, Akershus, Oslo, Østfold, Vestfold og Buskerud i Norge (Figur 3). Landskapet er dominert av boreal skog der det drives kommersielt skogbruk. De viktigste treartene er furu, gran (*Picea abies*) og bjørk (*Betula pubescens* og *B. pendula*) [43]. På grunn av intensivt skogbruk med flatehogst, er området dekket av et nettverk av skogsbilveier som øker tilgangen til skogen. Antall dager med snødekke varierer fra 50-200 per år fra sør til nord. Gjennomsnittlig nedbørsmengde varierer mellom 600-900 mm per år [44].



Figur 2 Oversikt over det geografiske studieområdet i Sverige. Til venstre: fylkene Värmland, Västmanland, Dalarna, Gävleborg, Örebro og Västra Götaland hvor elgmøkkteklinger og skogskader var taksert 2003-2016. I midten: Värmland fylke med permanente og midlertidige kvadrater fra Riksskogstakseringen 2010 (permanente kvadrater takseres hvert 5. år, midlertidige kvadrater kun 1 år). Til høyere: innen hvert kvadrat er det plassert 2-12 prøveflater langs periferien [45].

- Location of the study area in south-central Sweden. Left: counties of Värmland, Västmanland, Dalarna, Gävleborg, Örebro and Västra Götaland, where moose pellet groups and browsing damage were surveyed 2003-2016. Center: Värmland county showing the permanent and temporary quadrats sampled in 2010 (permanent quadrats are revisited every 5th year, whereas temporary quadrats are surveyed only once). Right: within each quadrat a number of plots ranging from 2 to 12 are surveyed [45].



Figur 3 Studieområdet i Norge. Det gule området viser forvaltningssonen for ulv. Sirklene viser permanente prøveflater for Landsskogtakseringen som blir taksert hvert 5. år, røde var innenfor ulverevir vinteren før beitetaksering, blå var utenfor ulverevir.

- Location of the study area in Norway. The yellow area is the wolf management zone. The circles are permanent plots from the National Forest Inventory, surveyed every 5 years. Red plots were inside a wolf territory the year of survey; blue plots were outside wolf territories.

2.2 Datasett

Vi har brukt 3 ulike datasett til å belyse problemstillingen om sammenhengen mellom ulv, elg og beite på viktige treslag; 1) Riksskogstakseringen i Sverige, samlet inn i 2003-2016 i seks fylker i Sverige (Figur 2), 2) elgbeitaeksering i Sverige (Äbin), samlet inn i 2015-2017 og 3) Landsskogtakseringen i Norge, fra fylker helt eller delvis i ulvesonen, og tilgrensende fylker, samlet inn 2013-2017 (Figur 3). Nedenfor beskriver vi hvert datasett og hvordan de ble samlet inn og analysert i et underkapittel hver.

2.3 Riksskogstakseringen – Sverige

Fordeling og utvalg av prøveflater

Riksskogstakseringen består av et nettverk av permanente og midlertidige prøveflater, systematisk fordelt over hele landet. Hvert år mellom mai og september takseres 11 000 prøveflater for å overvåke skogtilstanden [46]. Prøveflatene er organisert i kvadrater, med mellom 2-12 prøveflater plassert rundt periferien av kvadratet. Midlertidige kvadrater takseres bare et år, mens permanente kvadrater blir taksert jevnlig, ca. hver 5. år, og gir grunnlag for tidsserier med gjentatte observasjoner av samme prøveflate. Kvadratene varierer i lengde, fra 300-1800 m, avhengig av geografisk plassering. For eksempel er kvadrater i sør nærmere hverandre og er mindre enn i nord [46, 47]. Prøveflatene er vanligvis runde, men kan ha ulik radius [48]. Prøveflater i midlertidige kvadrater har en radius på ca. 7 m, mens prøveflater i permanente kvadrater har en radius på 10 m [46]. I denne rapporten brukte vi data fra begge typer prøveflater, totalt 17 866 permanente og 12 523 midlertidige prøveflater. For ytterligere informasjon om metoder og data, se Ausilio 2018 [45].

Variabler som registreres i Riksskogstakseringen

Skogskader

Beiteskader ble taksert i en mindre sirkel på 3,5 m radius (38 m²) innenfor den større prøveflaten, kun for prøveflater i ungsog. Riksskogstakseringen har brukt samme metode for skogskader som Äbin (Älgbetesinventering) [49] siden 2003, da den ble innført som landsdekkende metode av Skogsstyrelsen. Tre typer stammeskader registreres på furu: 1) toppskuddsbeite, 2) stammebrekk og 3) barkgnag (Figur 5). Andel skadde og uskadde trær registreres per prøveflate. Forekomst av gamle beiteskader registreres også, som f.eks. døde trær, stammebrekk som har ført til en «bajonett», og tap av apikal (toppskudds) dominans på grunn av gammelt beite.

Dekningsgrad av fjôrarter for elg

I alle prøveflater registreres kronedekke (m²) av tilgjengelig fjôr i beitehøyde for elg (0,3-2,5 m høyde) for hele arealet (radius 7 eller 10 m). Kronedekke ble delt på arealet av prøveflaten, for å kunne sammenligne prøveflater av ulik størrelse. Artene som registreres er furu, bjørk, osp, rogn, vier, eik, einer (*Juniper communis*) og ask (*Fraxinus excelsior*). Mellom 1983 og 2003 var vanlig furu og vrifuru (*Pinus sylvestris* og *Pinus contorta*) slått sammen, mens fra 2004 ble hver art registrert separat. For å kunne sammenligne dekning av furu fra 2003 til 2016, og dermed undersøke sammenhengene over tid mellom kronedekke av furu og beite og elgtetthet, ble summen av de to furuartene slått sammen for perioden 2004-2016. Forekomst av vrifuru var veldig lav sammenlignet med vanlig furu i datasettet. Rogn, osp, vier og eik blir vanligvis gruppert (RASE på svensk), ettersom de forekommer sjelden men er høyt selektert av elg, så kronedekket ble summert for artene i denne gruppen.

Elgtetthet – forekomst og tetthet av elgmøkkhauger

I denne studien brukte vi antall elgmøkkhauger per prøveflate fra foregående vinter som en indeks på elgtetthet, for å undersøke hvordan elgtetthet varierte med tilstedeværelsen av ulverevir i tid og rom. Elgmøkkhauger registreres i en mindre sirkel på 3,5 m radius (38m²) innenfor alle prøveflater og i alle

hogstklasser: hogstflate, ungskog, tynningskog og hogstmoden skog. Det må være minimum 20 kuler i en haug for å bli telt som en haug.

Ulv og andre forklaringsvariabler

Forekomst av ulverevir

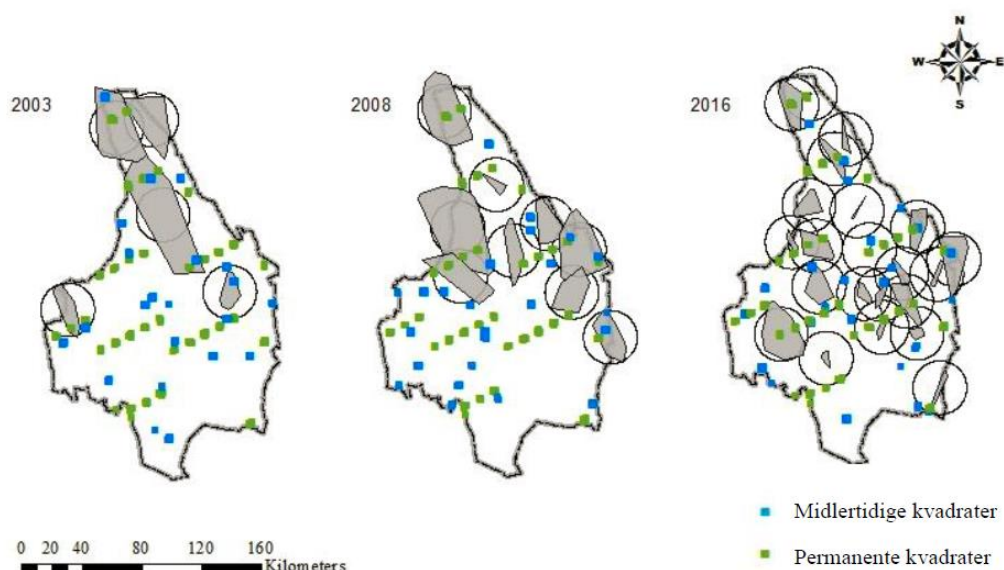
Vi brukte data fra det nasjonale overvåkningsprogrammet for ulv i begge land [50, 51] for hvor ulverevir var etablert de ulike årene. Størrelsen på ulverevir ble estimert ved bruk av 100 % minimum konveks polygon metoden (MCP[52]), som kobler sammen ytterpunktene for alle tilgjengelige posisjoner fra snøsporing, kombinert med VHF og GPS posisjoner av merkede individer hver sesong. Disse refereres til i resten av rapporten som «observert ulverevir», og her er vi sikre på at ulv har vært tilstede. Denne metoden er følsom for utvalgstørrelse, slik at estimert areal for revir med GPS-merkede individer generelt blir større enn revir der man kun har sporet på snø. For å gi en lik representasjon for alle ulverevir lagde vi også en buffer rundt hvert ulverevir, basert på gjennomsnittlig revirstørrelse i Skandinavia (radius = 18 km, areal = 1 017 km², [53], Figur 4). Disse refereres til i resten av rapporten som «gjennomsnittlig ulverevir». Alle prøveflater ble klassifisert til innenfor eller utenfor ulverevir året de ble taksert, etter følgende kriterier; 1) Innenfor revirgrensene til et observert revir fra overvåkningsprogrammet, 2) Innenfor revirgrensene til et gjennomsnittlig revir (men utenfor et observert revir) eller 3) utenfor revir hvis avstanden fra nærmeste revirsenter var større enn 18 km. I tillegg ble prøveflater som var utenfor revir det året de ble taksert, men innenfor et revir enten 1) 70% eller flere av årene siden det første året et ulverevir var etablert over den aktuelle prøveflaten, eller 2) hadde vært innenfor et revir ≥ 5 år sammenhengende før takseringen, også klassifisert som innenfor et ulverevir det året de ble taksert. I tillegg regnet vi ut tid ulverevir hadde vært tilstede, som antall år hver prøveflate var innenfor et observert ulverevir (heretter «ulverevirår»).

Snødybde

Data for snødybde ble hentet fra Sveriges meteorologiske og hydrologiske institutt [44] fra 122 værstasjoner i alle seks fylker. Snødybde ble innhentet for vinterperioden (oktober – april) i årene 2003-2016 for Riksskogstakseringen, og fra 2015-2017 for elgbeitetakseringsdataene (Äbin). Et gjennomsnitt ble regnet ut for alle vintermånedene per år, og snødybde for hver prøveflate var estimert ved hjelp av interpolering med invers avstandsvektning (IDW) metoden i ArcGIS 10.2.2 [54].

Avstand til vei

Vektordata for veier ble innhentet fra Trafikverket [55]. For å analysere sammenhengen mellom elgbeite og ulike typer vei, ble veiene inndelt etter klassifiseringen til Trafikverket i hovedveier (klasse 0-6 som omfatter motorveier, nasjonale og lokale veier) og skogsbilveier (klasse 7-9). Avstanden mellom alle prøveflater og nærmeste hovedvei og skogsbilvei ble beregnet ved bruk av ArcGIS-verktøyet «linjetetthet».



Figur 4 Kvadrater fra Riksskogstakseringen (midlertidige og permanente) i Värmland fylke hvor elgmøkk og beite ble taksert 2003-2016. Grå polygoner viser polygoner fra overvåkningsprogrammet for ulv, sirklene viser radius for et gjennomsnittlig ulverevir [53]. Alle prøveflater innenfor hvert kvadrat ble klassifisert som innenfor/utenfor ulverevir i året for taksering basert på om de var enten 1) innenfor et observert eller 2) innenfor et gjennomsnittlig ulverevir, eller 3) utenfor ulverevir (utenfor både 1 og 2) [45].

- Locations of temporary and permanent quadrats in the county of Värmland where moose browsing and pellet groups were surveyed from 2003-2016. Plots within each quadrat were classified according to a three level wolf occurrence category: (I) inside an observed territory (grey polygons according to monitoring data); (II) inside an average wolf territory (circles [53]); or (III) outside a wolf territory (if not included in categories I and II) [45].

2.4 Elgbeitetaksering (Äbin) – Sverige

Elgbeitetaksering (Äbin) i Sverige utføres hver vår (april-juni) innenfor elgforvaltningsområder. Metoden er utviklet av Skogsstyrelsen, og utføres i samarbeid med skogforvaltningen hvert år siden 2014 [56]. Formålet er å estimere prosentandel furutrær med ferske stammeskader (Figur 5) forårsaket av elgbeite foregående vinter. For ytterligere informasjon om metoder og data, se Gicquel 2018 [57].

Fordeling og utvalg av prøveflater

I denne rapporten har vi brukt data fra totalt 4 086 ruter på 1 x 1 km, tilfeldig fordelt i 6 fylker, og taksert fra 2015-2017. Kun ruter med furu tilstede, og dominert av skog ble inkludert i analysene ($n = 2900$). Innenfor en rute blir alle bestand med en gjennomsnittlig høyde på 1-4 meter og med minst 10 % furu valgt ut. I hvert bestand legges det ut 1-15 prøveflater med en radius på 3,5 m. Antall prøveflater er avhengig av størrelse på bestand, de legges ut tilfeldig fordelt, med en minimum avstand på 80 m mellom prøveflater [49].

Variabler som registreres i Äbin

Skogskader er definert likt i Äbin og Riksskogstakseringen (Figur 5). I hver prøveflate registreres antall skadde og uskadde furustammer, antall stammer av gran og bjørk, forekomst av rogn, osp, vier og eik (RASE), og forekomst av RASE som konkurrerer i høydevekst med furu (løvtré høyere enn gjennomsnittlig høyde av de to høyeste nåletrærne i prøveflaten). Fra de ulike prøveflatene regnes det ut et gjennomsnitt per bestand, og så et gjennomsnitt per 1 x 1 km rute. Andel beita furutrær fra sist

vinter blir estimert per rute [26]. Dekningsgrad av andre trearter ble regnet ut ved å estimere totalt antall trær per art/totalt antall trær av alle arter. Forekomst av RASE ble estimert som andel prøveflater med RASE (antall prøveflater med RASE tilstede/totalt antall prøveflater i ruten). Forekomst av konkurrerende RASE ble estimert på samme måten per rute, heretter kalt konkurrerende RASE.



Figur 5 Stammeskader på furu forårsaket av elgbeite. Fra venstre: 1) Toppskuddsbeite, 2) stammebrekk og 3) barkgnag (hentet fra Äbin manualen [49])

– Browsing damage from moose on Scots pine, registered in the moose browsing survey. From the left 1) top shoot browsing, 2) stem breakage and 3) bark stripping.

Ulv og andre forklaringsvariabler

Elgtetthet fra jaktstatistikk

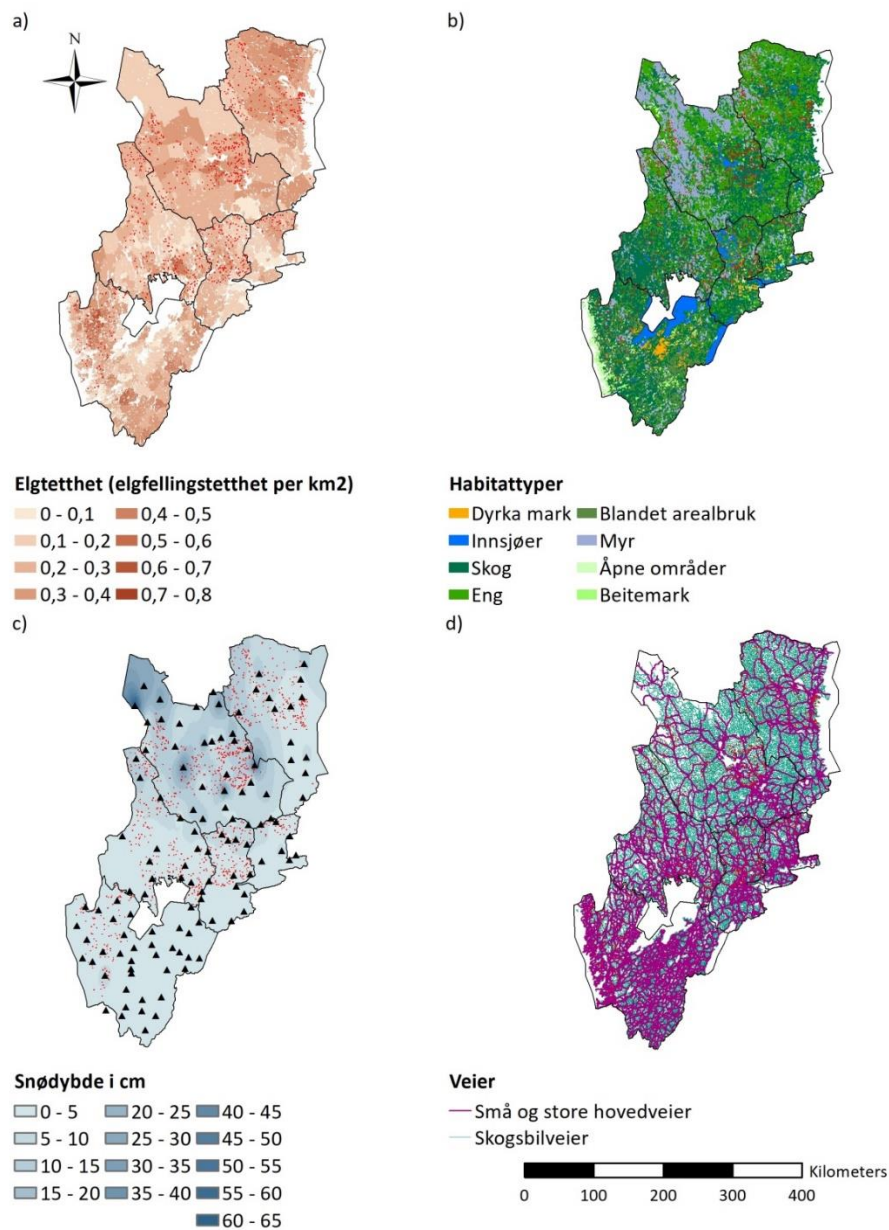
Jaktstatistikk for elg ble innhentet fra den svenske databasen for elgjakt på nettsiden älgdata [22] for hvert elgjaktsområde (ÄJO – älgjaktsområden, tilsvarer vald i Norge). Hvert jaktområde er i gjennomsnitt ca. 93 km² (1 - 3 970 km²). Antall elg skutt per km² (heretter kalt elgfellingstetthet) for høsten før hver elgbeitetaksering ble regnet ut for hvert jaktområde, som en indeks på elgtetthet (Figur 6a).

Ulvrevir, forekomst og areal

Forekomst av ulvrevir og ulvrevirår ble regnet ut for hver 1 x 1 km rute på samme måte som for prøveflater i Riksskogstakseringen, beskrevet ovenfor.

Habitat, snødybde og tetthet av vei

Hver 1 x 1 km rute ble klassifisert til habitattype, basert på den habitattypen som hadde høyest andel dekningsgrad i ruta, identifisert fra Corine Land Cover (CLC) 2012 raster data versjon 18.5.1 [58] (se Figur 6b for definisjon av habitattyper). I analysen av Äbin-dataene, brukte vi tre kategorier av veier definert av Trafikverket [55]: store hovedveier (motorvei og nasjonale veier, klasse 0-2), små hovedveier (klasse 3-6) og skogsbilveier (klasse 7-9) (Figur 6d). For hver av disse tre veikategoriene, regnet vi ut veitetthet per rute ved å summere total lengde vei i km/areal av ruta (km vei/km²). Grunnen til at vi regnet ut veitetthet her, og avstand til vei for Riksskogstakseringen, er at ruta er observasjonsenheten i analysen for Äbin, mens prøveflaten er observasjonsenheten i analysen for Riksskogstakseringen og Landskogstakseringen. Snødybde ble estimert på samme måte som for Riksskogstakseringen (Figur 6c).



Figur 6 Kartene viser a) Elgfellingstetthet (elg skutt per km²), b) habitattyper klassifisert fra Corine Land Cover (CLC) 2012, version 18.5.1 [58], c) snødybde estimert ved interpolering (IDW), trekantene viser 121 værstasjoner, og d) nettverk av veier av ulik størrelse i studieområdet. Data fra a og c er fra vinteren 2016-2017. Røde prikker er rutene hvor elgbeite ble taksert 2017 [57].

- The maps are representing a) moose densities, obtained from hunting data, b) habitat types from Corine Land Cover (CLC) 2012, version 18.5.1 [58], c) snow depth, estimated with interpolation (IDW), the triangles represent the 121 weather stations, and d) road network in the study area. All the data for map a and c were from the winter season 2016-2017. Red dots represent the squares surveyed during the moose browsing survey of 2017 [57].

2.5 Landsskogtakseringen - Norge

Fordeling og utvalg av prøveflater

Landsskogtakseringen i Norge ligner på Riksskogtakseringen i Sverige, og består av et sett med permanente prøveflater spredd ut over hele landet. Dataet egner seg til å analysere trender i det skogkledte landskapet over tid på grov skala (e.g. fylkesvis). Prøveflatene i Landsskogtakseringen er på 250 m², og ligger i hjørnene av et 3 x 3 km rutenett, fordelt i blokker på 45 x 45 km. Hver flate blir registrert kun hvert femte år og 1/5 av rutene registreres hvert år, det vil si at et omløp tar fem år. Hvis en prøveflate går over to eller flere skogtyper, blir prøveflaten delt. For å unngå problemer med prøveflater av ulikt areal, blir tetthet av trær presentert per hektar. Ettersom prøveflater deler seg ved f.eks. avvirkning, er det vanskelig å følge en prøveflate over tid. Vi har derfor fått tilgang til data fra siste omløp, 2013-2017.

Ulvesonen inkluderer ca. halve Hedmark, Oslo, Akershus øst for Oslofjorden og Østfold fylker. For å få et sammenlignbart kontrolldatasett, med tilsvarende bredde/lengdegrad, valgte vi Hedmark vest for ulvesonen, Akershus vest for ulvesonen og Vestfold fylke og de østligste prøveflatene i Buskerud, for å få like mange prøveflater inni og utenfor ulvesonen. Dette gav 1420 prøveflater innenfor ulvesonen og 1420 prøveflater utenfor ulvesonen (Figur 3).

Variabler registrert i Landsskogtakseringen

Skogskader, beitepress og førtilgang

Skogskader fra hjortedyr er registrert siden 2001, men kun i hogstklasse 2 (ungskog ≤ 4 meter høyde). Beiteskader og gnag/feieskader registreres men beiteskade er vanligst. Minimum 5% av fremtidstrærne må være skadd, for at en prøveflate skal registreres som skadet. Skadeomfang registreres også, som prosent av antall fremtidstrær med beiteskade.

Beitetilgang for elg og beitepress er registrert siden 2010 i alle skogtyper. Beitetilgang måles som antall småtrær per hektar per gruppe; furu, bjørk (hengebjørk og dunbjørk slått sammen), ROS (rogn, osp og *Salix* spp., men kun vierarter som kan utvikle seg til å bli trær registreres), gran og andre løvtrær. Disse blir telt i 4 mindre sirkler på 5,3 m² rundt senteret til prøveflaten. Småtrær registreres i 3 klasser: 0,3-1,3 m høyde, > 1,3 m høyde < 25 mm dbh (brysthøydiameter), og 25-49 mm dbh. Ettersom alle disse trærne er innenfor elgens rekkevidde, har vi slått sammen de tre gruppene som en indeks på antall trær i beitehøyde. Ettersom ROS er høyt selektert, og furu og bjørk er middels selektert av elgen, har vi inkludert disse som en indeks på førtilgang for elg i landskapet. Gran og andre lauvtrær (f.eks or) selekteres sjelden av elgen, og vi har derfor ikke inkludert disse artene. Beitepress måles som prosent beita av tilgjengelige årsskudd på de samme gruppene småtrær, et gjennomsnitt per art per prøveflate. Kun beita skudd fra sist vinter er inkludert. Dette er en indeks for hvor mye av årsproduksjonen som utnyttes av hjorteviltet. Ettersom furu er den viktigste kommersielle arten for tømmerproduksjon, og ROS er viktig for biologisk mangfold, har vi inkludert beitepress på furu og ROS i analysene.

Blåbær (*Vaccinium myrtillus*) er også en viktig førtart for elg, og ble derfor inkludert som en indeks på alternativ førtilgang til furu. Dekningsgrad av blåbærlyng registreres i 4 små sirkler på 0,25 m² innenfor hver prøveflate, og gjennomsnittet av prosent dekningsgrad ved full bladutvikling registreres.

Elgtetthet - elgmøkkhauger

Telling av lorthauger fra hjortedyr ble innført fra 2015 som en indeks på tetthet av hjortedyr. Her skiller man på art (elg, hjort), og mellom gammel møkk (vintermøkk) og fersk møkk (sommermøkk). Elgmøkk telles i en prøveflate på 100 m². Det var lite hjort tilstede i studieområdet i forhold til elg. Vi har derfor

fokusert på vintermøkk fra elg, som kan relateres til beitepress og beiteskader fra foregående vinter. Derfor har vi kun data på elgmøkkhauger fra de siste tre årene (2015-2017).

Hogstklasse

Vi hadde tilgang til prøveflater for produktiv og uproduktiv skog, i ulike hogstklasser. Uproduktiv skog kan også være viktig habitat for hjortedyr, og inneholde noe fôr. Disse variablene ble derfor kombinert i en variabel som vi kalte hogstklasse, der 1 = hogstflate, 2 = ungskog, 3 = eldre tynningsskog, 4 = hogstmoden skog, 5 = gammelskog, og uprod = uproduktiv skog. Ettersom det var få hogstflater og gammelskog, ble klasse 1 og 2 slått sammen i analysene for å representere ungskog og klasse 4 og 5 ble slått sammen for å representere gammelskog.

Ulv og andre forklaringsvariabler

Forekomst av ulv

For forekomst av ulverevir i tid og rom, brukte vi samme metode som for Riksskogstakseringen, men vi inkluderte kun gjennomsnittlige ulverevir på grunn av usikkerhet i forhold til forskjellig utvalgsstørrelse for observerte revir. I tillegg har vi telt antall år en prøveflate hadde et gjennomsnittlig ulverevir tilstede. I Norge har vi i tillegg forvaltningssonen for ulv (Figur 3), og vi ønsket å sammenligne beiteskader, beitetrykk, beitetilgang og elgmøkk innenfor og utenfor ulvesonen.

Vei, snødybde og høyde over havet

Norske veier ble innhentet fra N50-kartdata til Statens Kartverk og kategorisert i hovedveier (Europa-, riks-, fylke- og kommuneveier) og skogsbilveier (private veier). Avstand til nærmeste hovedvei og skogsbilvei ble regnet ut på samme måte som for Riksskogstakseringen. Høyde over havet ble innhentet fra en digital høydemodell med 25 m cellestørrelse fra Statens Kartverk. Gjennomsnittlig snødybde for vinteren før taksering ble også regnet ut på samme måte som for Riksskogstakseringen, men med data på snødybde hentet fra samtlige 294 norske værstasjoner [59].

2.6 Analyser og statistikk

Riksskogstakseringen - Sverige

For å analysere sammenhengen mellom forekomst av ulverevir i tid og rom og forekomst og tetthet av elg, brukte vi kun de midlertidige prøveflatene for å unngå gjentatte observasjoner av samme prøveflate. Vi brukte generaliserte lineære kombinerte modeller (GLMM) med en binomisk fordeling for å undersøke forekomst av elgmøkk (tilstede/ikke tilstede i prøveflaten), og med en gammafordeling for å undersøke tetthet av elgmøkk (kun for prøveflater der elgmøkk var tilstede). Forklaringsvariablene som var inkludert i modellen var innenfor/utenfor ulverevir, hogstklasse (hogstflate, ungskog, tynningsskog, hogstmoden skog), andel kronedekke av furu, bjørk og ROSE, snødybde, og avstand til hoved- og skogsbilveier. For å undersøke om elgen har endret atferd og dermed habitatseleksjon i ulveområder sammenlignet med utenfor, inkluderte vi også interaksjonen mellom hogstklasse og forekomst/antall ulverevirår. År takseringen var utført ble inkludert som en tilfeldig effekt i modellen. For de prøveflatene som hadde ulverevir tilstede minst ett år, ble den samme analysen gjennomført, men nå med antall år ulverevir hadde vært etablert i området.

For å undersøke hvordan forekomst og tetthet av elg har utviklet seg over tid, brukte vi data fra de permanente prøveflatene, der vi har gjentatte observasjoner fra samme prøveflate. Fordelen med dette datasettet er at vi kan undersøke om elgtettheten har utviklet seg forskjellig innenfor og utenfor ulverevir over tid, ved å inkludere interaksjonen mellom tidsperiode og forekomst av ulverevir. I tillegg er det større sannsynlighet for å oppdage slike effekter ved gjentatte observasjoner av samme

prøveflate. Ettersom hver prøveflate blir taksert hvert femte år, ble tidsperioden (2003-2016) delt opp i 5 tidsserier. Dette datasettet ble analysert på samme måte som beskrevet over, men i tillegg ble interaksjonen mellom tidsperiode og forekomst av ulverevir inkludert, og prøveflatenummer og år taksert ble inkludert som tilfeldig variabler i modellene.

Sammenhengen mellom forekomst av ulverevir i tid og rom, og forekomst av skogskader på furu, ble analysert på samme måte som elgtetthet beskrevet i første avsnitt, bortsett fra at her ble ikke interaksjonen med hogstklasse inkludert, for skogskader er registrert kun i ungskog. Her inkluderte vi heller ikke endringen over tid innenfor/utenfor ulverevir. Omfanget av beiteskader ble analysert med en betafordeling, hvor alle 0 og 1 ble fjernet fra datasettet. Korrelasjon av forklaringsvariabler ble undersøkt i alle modeller ved hjelp av VIF (variance inflation factor) verdier, og ingen høye verdier ble funnet. I denne analysen inkluderte vi både midlertidige prøveflater, og permanente prøveflater første gang de ble taksert, for å unngå gjentatte observasjoner av samme prøveflate.

Sammenhengen mellom forekomst av ulverevir i tid og rom og forekomst og tetthet av ROSE ble undersøkt kun med de midlertidige prøveflatene. Forekomst av ROSE ble undersøkt med en generalisert lineær kombinert modell med binomialfordeling, og tetthet ble analysert med en gammafordeling, kun for prøveflater med ROSE tilstede. De samme forklaringsvariablene ble inkludert som for elgtetthet. I tillegg var elgmøkkhauger inkludert som forklaringsvariabel. Her ble innenfor/utenfor ulverevir inkludert som kun to klasser. År for taksering var inkludert som en tilfeldig effekt.

Elgbeitetaksering (Äbin) – Sverige

Vi brukte også her generaliserte lineære kombinerte modeller (GLMM) ved bruk av analyseprogrammet R [60]. For å analysere forekomst av beiteskader på furu (tilstede/ikke tilstede) per rute ($n = 2900$), brukte vi en binomisk fordeling for y-variabelen (0/1). For å analysere andel furu med beiteskade ($0 < x < 1$) per rute, brukte vi en modell med en betafordeling, etter å ha fjernet ruter med enten 0 eller 1 ($n = 1\,655$ ruter).

For å analysere forekomst av vanlig og konkurrerende ROSE, brukte vi samme metode som for andel beiteskader på furu, og responsvariabelen var andel prøveflater i ruten med ROSE tilstede. For både vanlig og konkurrerende ROSE brukte vi en betafordeling for responsvariabelen, og fjernet ruter med verdien 0 eller 1 (vanlig ROSE $n = 1382$, konkurrerende ROSE $n = 747$). Forklaringsvariabler i modellen var en av ulvevariablene, elgefellingstetthet, forekomst av ROSE (for konkurrerende ROSE som responsvariabel), tetthet av gran og bjørk, snødybde, og tetthet av små, middels og store veier i ruta.

For analysen av tid ulverevir har vært tilstede, inkluderte vi ikke ruter som var utenfor ulverevir alle år ($n = 1\,436$ for beiteskader på furu, $n = 873$ for omfang av beiteskader, $n = 653$ for forekomst av ROSE og $n = 257$ for forekomst av konkurrerende ROSE). Av 2900 takserte ruter, var 432 innenfor et observert ulverevir, 1000 var innenfor et gjennomsnittlig ulverevir, og 1466 var utenfor både observerte og gjennomsnittlige revir. I alle analysene ble område og år for taksering inkludert som tilfeldige faktorer i modellene, for å korrigere for korrelasjon mellom ruter i tid og rom. Antall prøveflater i hver rute var inkludert som vekting i modellene, for å korrigere for forskjellig utvalgsstørrelse mellom ruter.

For alle modellene for både Riksskogstakseringen og elgbeitetakseringen (Äbin), evaluerte vi den relative effekten av alle forklaringsvariablene ved å regne ut forholdet mellom parameterestimatet (beta) og dets standardfeil (SE). Forholdet (b/se) er presentert i tabellene for hver analyse, og kan tolkes som relativ effektstørrelse for de ulike variablene. Forholdstallet kan sammenlignes med en t-

fordeling, og kan brukes til å estimere p-verdien for hver variabel. Forklaringsvariabler med en t-verdi = 1,96 har en p-verdi på 0,05 for $n > 120$ i en tosidig t-test. Vi brukte estimatene fra de variablene som hadde en effektstørrelse på 1,96 og høyere til å predikere effektene av ulike variabler og fremstille dem i figurer. Effekter av ulv er ble inkludert i tabeller og figurer uansett størrelsen på effekten, fordi vi ønsket å fokusere på disse.

Landsskogstakseringen - Norge

Vi ønsket å sammenligne beiteskader innenfor og utenfor ulveområder, og over tid. Sammenligning av beiteskader over tid var kun mulig fra 2001 for beiteskader og ikke fra ulvens etablering i studieområdet. I tillegg startet ikke innsamling av elgmøkk før i 2015, så før dette hadde vi ikke tilgang til gode data på elgtetthet. Vi har derfor valgt å kun sammenligne områder innenfor/utenfor ulvesonen i en tabell, men gjøre detaljerte analyser for områder innenfor/utenfor ulverevir fra 2015-2017, hvor vi har gode data på elgtetthet. Ulverevir og ulvesonen var sterkt korrelert, ettersom de fleste ulverevir forekommer innenfor ulvesonen. Derfor valgte vi å fokusere på ulverevir, som er mer sammenlignbart med det svenske datasettet.

Elg, forekomst og tetthet

Alle statistiske analyser er gjennomført på samme måte, og så likt som mulig som det svenske datasettet (Riksskogstakseringen). Først analyserte vi hvilke faktorer som viste en sammenheng med forekomst av elgmøkk i prøveflaten (0 = ikke tilstede, 1 = tilstede). Dette ble utført med en generell lineær modell med binomisk responsvariabel (0/1). Forklaringsvariablene var ulverevir (innenfor/utenfor), hogstklasse og interaksjonen ulverevir *hogstklasse, tetthet av furu, bjørk og ROS per ha, dekning av blåbærløng i prosent (%), høyde over havet (m), avstand fra hovedvei og skogsbilvei (m), og år for registrering. Interaksjonen mellom hogstklasse og ulverevir var inkludert for å undersøke hypotesen om at elgen endrer habitatbruk ved tilstedeværelse av ulv.

Vi valgte ut alle prøveflater som hadde minst en elgmøkkhaug, og for disse prøveflatene, undersøkte vi hvilke forklaringsvariabler som forklarte tettheten av elgmøkk. Responsen var antall møkkhauger per prøveflate. Denne ble ln-transformert, for å unngå skjevfordeling, oppnå normalfordeling og for å kunne bruke en lineær modell. Forklaringsvariablene var de samme som for forekomst av elgmøkk.

For å undersøke om elgens habitatvalg var forskjellig i områder hvor det har vært ulv etablert lengst, valgte vi ut alle prøveflater som hadde ulverevir tilstede i minst 1 år, og undersøkte effekten av antall år ulverevir hadde vært tilstede på forekomst og tetthet av elgmøkk. Kovariablene og modellene brukt var de samme som beskrevet ovenfor.

Beitepress furu, forekomst og prosent beita av tilgjengelige årsskudd

Her brukte vi akkurat de samme modellene og metodene som for elgmøkk, men nå inkluderte vi elgmøkk som en forklaringsvariabel. Ettersom det var få prøveflater med beitepress tilstede, og de fleste av disse var i ungskog, inkluderte vi ikke hogstklasse i modellen for omfang av beitepress.

Beiteskader furu, forekomst og prosent skadde framtidstrær

Her brukte vi akkurat samme modeller og variabler som for beitepress furu, men beiteskader er kun registrert i hogstklasse 2 (ungskog), så her var hogstklasse ikke med som forklaringsvariabel, og da heller ikke interaksjonen mellom hogstklasse og ulverevir. For analysen av prosent (%) skadde framtidstrær, var det kun 98 prøveflater med beiteskade tilstede, og av dem hadde kun 49 også data på elgmøkk, og 30 var innenfor ulverevir. På grunn av lav utvalgsstørrelse, kunne vi ikke inkludere alle

variablene i denne analysen. Vi analyserte derfor data uten elgmøkk først, og inkluderte de fire viktigste variablene fra denne første analysen, i analysen for prøveflater med elgmøkk.

ROS forekomst, tetthet og beitepress (% årsskudd beita)

Her brukte vi samme metoder som for beitepress furu, men tetthet ROS var nå responsvariabel i den analysen av forekomst og tetthet, og forklaringsvariabel i analysen av beitepress på ROS. Det var for lite data på tetthet og beite av ROS i uproduktiv skog, innenfor og utenfor ulverevir, til å analysere interaksjonen mellom hogstklasse og ulverevir. Interaksjonen ble derfor bare inkludert for forekomst av ROS.

Modellseleksjon

Vi utførte modellseleksjon ved bruk av AICc (Aikaike informasjonskriterium, korrigert for liten utvalgsstørrelse), og undersøkte alle kombinasjoner av forklaringsvariablene som enkle lineære effekter (og interaksjonen mellom hogstklasse og ulverevir for elgtetthet) beskrevet over, for å se hvilke faktorer kunne forklare variasjon i elgmøkk, beitepress, beiteskade og ROS. Modeller som hadde $\Delta \text{AICc} < 2$ ble ansett som de beste modellene, og ble presentert i tabeller og tolket. Vi brukte estimatene fra disse modellene til å predikere effekter av variablene og lage figurer for de variablene som hadde høyest forklaringsverdi. Vi har også presentert figurer av ulvevariablene, selv om de ofte har lav forklaringsverdi, ettersom fokuset i denne rapporten er effekter av ulv.

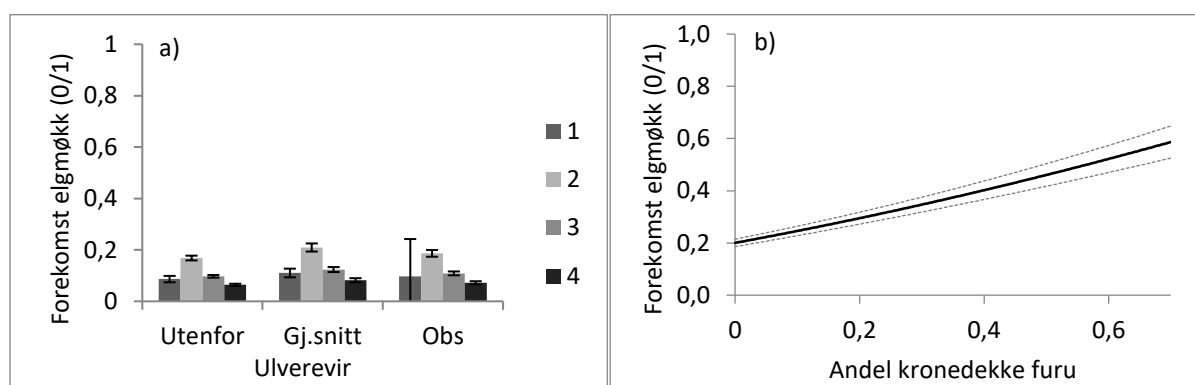
3. Resultater

3.1 Riksskogstakseringen-Sverige (RSK-S)

3.1.1 Effekter av ulverevir på elgtetthet (møkk)

Av totalt 11 248 midlertidige prøveflater inkludert i denne analysen, så var 1 396 innenfor et observert ulverevir, 2 295 var innen et gjennomsnittlig ulverevir og 7 557 var utenfor ulverevir.

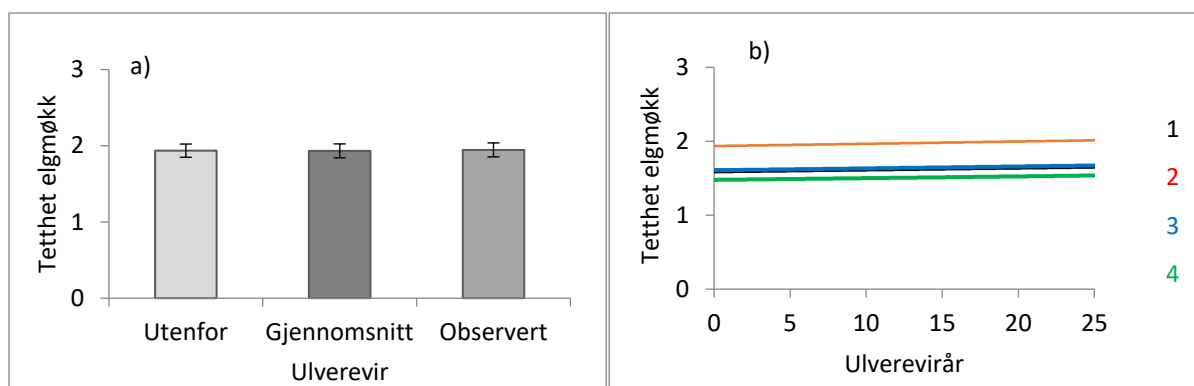
Sannsynligheten for forekomst av elg var høyere innenfor ulverevir (både observert og gjennomsnittlig) sammenlignet med utenfor ulverevir (Figur 7a), mens forekomst av elg viste ingen sammenheng med antall år ulverevir hadde vært tilstede (Tabell 1). Modellene som inkluderte interaksjonen mellom tidsperiode og ulverevir viste heller ingen forskjell mellom innenfor/utenfor ulverevir og endring i forekomst av elg over tid (Tabell 1). Sannsynlighet for forekomsten av elg varierte med hogstklasse, med høyere forekomst av elg i ungskog (Figur 7a), og effekten av hogstklasse var det samme innenfor og utenfor ulverevir (Tabell 1). Sannsynlighet for forekomst av elg økte med økt andel furu og bjørk i prøveflaten, og med økt avstand fra skogsbilveier (Tabell 1), mens forekomsten av elg var mindre sannsynlig med økende andel ROSE (Tabell 1).



Figur 7 RSK-S: Sannsynlighet for forekomst av elgmøkk avhengig av a) hogstklasse (1 = hogstflate, 2 = ungskog, 3 = tynningsskog, 4 = hogstmoden skog) og ulverevir (utenfor, gjennomsnittlig og obs = observert) (gjennomsnitt $\pm$ SE), b) andel furu = kronedekke furu/areal prøveflate (predikert linje $\pm$ SE).

- The probability of moose presence of moose pellet groups in sample plots a) in relation to the presence of wolf territories (Utenfor = outside wolf territories, Gj.snitt = within 18 km from the closest wolf territory center, Obs = within 100% MCP of confirmed wolf tracks) and forest management stage (1 = clearcut, 2 = young forest stand, 3 = thinning stage, 4 = mature forest), and b) in relation to the cover of pine (predicted estimates $\pm$ SE).

Tetthet av elgmøkk i prøveflater der elgmøkk var tilstede viste også en sammenheng med andel furu, var høyere i ungskog, og økte med økende avstand til skogsbilveier (Tabell 1). Elgmøkketetthet viste ingen forskjell mellom innenfor og utenfor ulverevir (Figur 8a), og ingen sammenheng med antall år ulverevir hadde vært tilstede (Tabell 1, Figur 8b). Effekten av hogstklasse var også den samme innenfor/utenfor ulverevir (Tabell 1). Elgmøkketetthet viste heller ingen sammenheng med snødybde, andel RASE eller andel bjørk (Tabell 1).

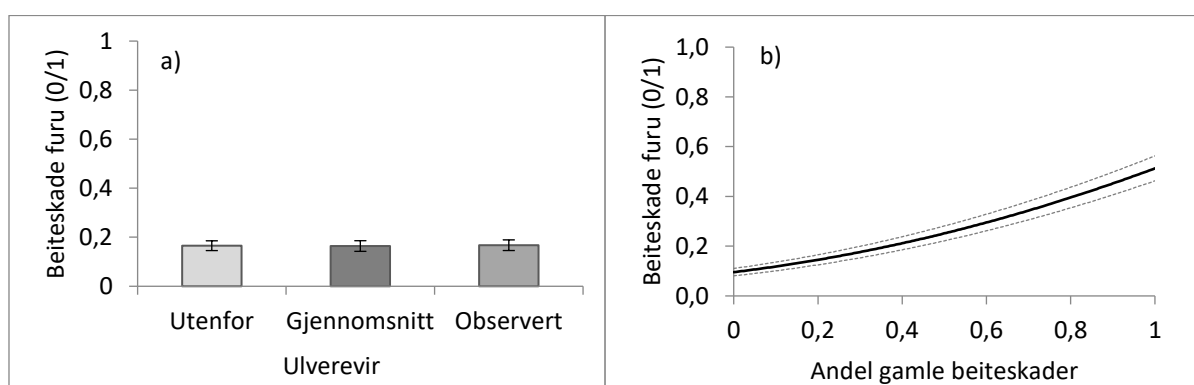


Figur 8 RSK-S: Tetthet av elgmøkkhauger i prøveflater der elg var tilstede, avhengig av a) innenfor/utenfor observert og gjennomsnittlig ulverevir (gjennomsnitt $\pm$ SE), b) antall år ulverevir hadde vært tilstede (SE ikke inkludert for å lettere lese figuren) i de ulike hogstklassene, 1 = hogstflate (svart), 2 = ungsog (rød), 3 = tynningsskog (blå) og 4 = hogstmoden skog (grønn).

- Relationship between the moose pellet group density (mean $\pm$ SE) and a) the presence of wolf territories (Utenfor = outside wolf territories, Gjennomsnitt = within 18 km from the closest wolf territory center, Observert = within 100% MCP of confirmed wolf tracks), and b) in relation to the duration of wolf presence (years) for different forest management stage classes. We excluded SE estimates in figure b in order to increase readability of the results.

3.1.2 Effekter av ulverevir på beiteskader i ungsog

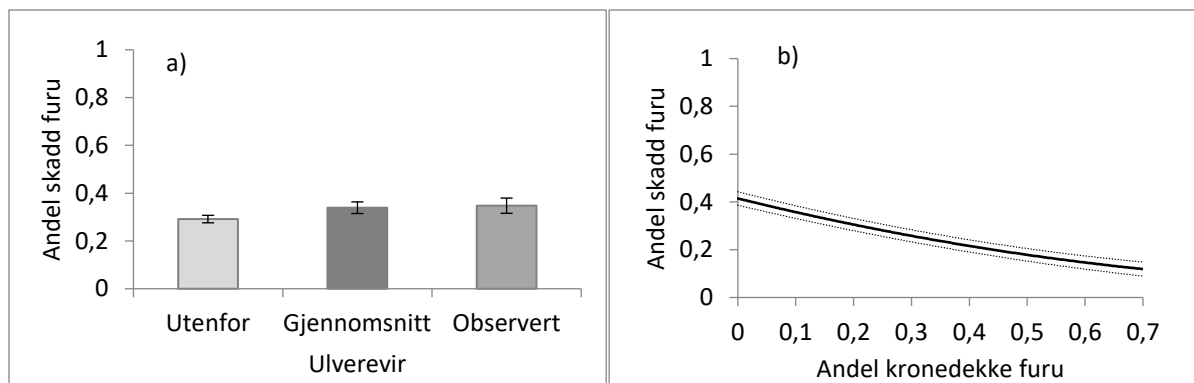
Innenfor/utenfor ulverevir, og tid ulverevir hadde vært tilstede, var ikke viktige forklaringsvariabler for sannsynligheten for forekomst av skogskader på furu (Figur 9a, Tabell 2). Forekomst av skogskader økte med andel gamle beiteskader (Figur 9b), elg(møkk)tetthet og kronedekke av furu (Tabell 2).



Figur 9 RSK-S: Sannsynlighet for forekomst av beiteskader på furu, avhengig av a) innenfor/utenfor ulverevir (observert og gjennomsnittlig) (gjennomsnitt $\pm$ SE), og b) andel trær med gamle beiteskader i prøveflaten (predikert line $\pm$ SE)

- The probability of occurrence of moose browsing damage a) in plots located outside, within an average or within an observed wolf territory (mean $\pm$ SE) (Utenfor = outside wolf territories, Gjennomsnitt = within 18 km from the closest wolf territory center, Observert = within 100% MCP of confirmed wolf tracks), and b) in relation to the fraction of old browsing damage from previous years.

Andel skadd furu viste ingen forskjell mellom innenfor og utenfor observert og gjennomsnittlig ulverevir (Tabell 2, Figur 10a). Andel skadd furu minket med økende andel av furu i prøveflaten (Figur 10b), og økte med andel gamle beiteskader i prøveflaten (Tabell 2).



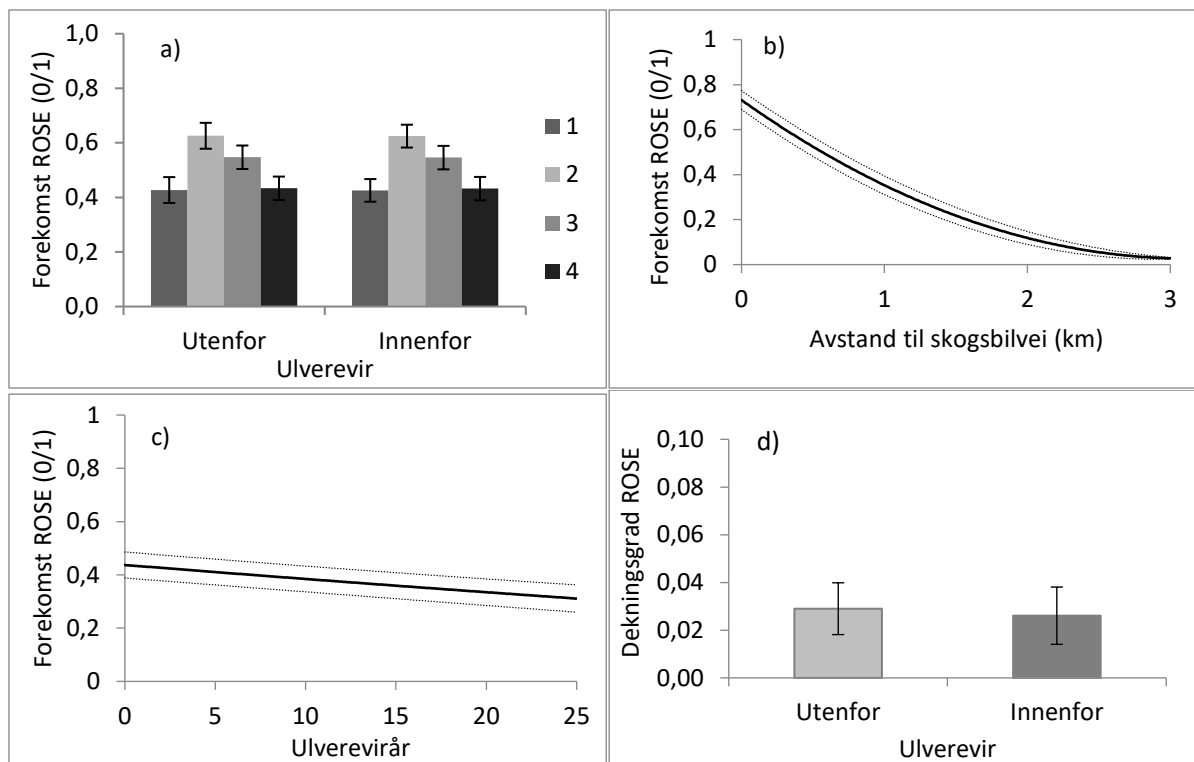
Figur 10 RSK-S: Andel furutrær med beiteskader, avhengig av a) innenfor/utenfor observerte og gjennomsnittlige ulverevir (gjennomsnitt $\pm$ SE) og b) andel furu i prøveflaten (kronedekke/areal, predikert linje $\pm$ SE).

- The level of moose browsing damage on pine a) in plots located outside, within an average or within an observed wolf territory (mean $\pm$ SE) (Utenfor = outside wolf territories, Gjennomsnitt = within 18 km from the closest wolf territory center, Observert = within 100% MCP of confirmed wolf tracks), and b) in relation to the proportion of pine.

3.1.3 Effekter av ulverevir på tetthet av ROSE

Sannsynlighet for forekomst av rogn, osp, vier og eik (ROSE) viste ingen forskjell mellom innenfor og utenfor ulverevir, men var høyere i ungskog enn i andre hogstklaser (Figur 11 a). Forekomst av ROSE minket med økende avstand til både skogsbilveier (Figur 11 b) og hovedveier, og med andel furu i prøveflaten, mens forekomsten økte med andel bjørk (Tabell 3). Sannsynligheten for forekomst av ROSE minket med økende antall år ulverevir hadde vært tilstede i prøveflaten (Figur 11c, Tabell 3).

Dekningsgrad av ROSE (kronedekke) var lavere innenfor ulverevir sammenlignet med utenfor (Figur 11d, Tabell 3). Dekningsgrad av ROSE minket med økende elgtetthet, og avstand til skogsbilvei, og disse variablene forklarte mer av variasjonen enn ulverevir (Tabell 3). Dekningsgraden varierte også med hogstklasse, og var lavere i alle hogstklasser sammenlignet med i hogstflater, økte med andel bjørk, og minket med avstand til hovedvei (Tabell 3). Antall år ulverevir hadde vært tilstede i området var en viktig forklaringsvariabel for dekningsgrad av ROSE, som minket med økende antall år ulv hadde vært tilstede. Men, en økning i ulverevirår fra 1-27 førte bare til en reduksjon fra 3,3 til 2,2 % dekningsgrad av ROSE, så selv om det statistiske effekten var stor, var den biologiske liten.



Figur 11 RSK-S: Sannsynlighet for forekomst av ROSE, avhengig av a) hogstklasse (1 = hogstflate, 2 = ungskog, 3 = tynningsskog og 4 = hogstmoden skog) og innenfor / utenfor observert og gjennomsnittlig ulvrevir sammenslått (gjennomsnitt $\pm$ SE), b) avstand til skogsbilveier (predikert linje $\pm$ SE) og c) antall år ulvrevir hadde vært tilstede (predikert linje $\pm$ SE). Figur d) viser dekningsgrad av ROSE innenfor og utenfor et gjennomsnittlig ulvrevir (gjennomsnitt $\pm$ SE).

- The probability of presence of RAWO (rowan, aspen, willow, oak) a) in relation to wolf territories (Utenfor = outside wolf territories, Gjennomsnitt = within 18 km from the closest wolf territory center, Observert = within 100% MCP of confirmed wolf tracks) and to forest management status (clear-cut, young, thinned, mature), b) in relation to the distance (km) to forest roads, and c) the duration of presence of wolf territories (years). Figure d shows the cover of RAWO in plots outside and inside average wolf territories (mean $\pm$ SE).

Tabell 1 Sammendrag av variabler som forklarer sannsynligheten for forekomst og tetthet av elg (møkk) fra Riksskogstakseringen (2003-2016) i Sverige. Stigningstallet til koeffisienten er oppgitt som + (positiv), - (negativ) eller 0 (ingen sammenheng, kun for ulvevariabler). For hver analyse er effekten av ulvevir presentert øverst, og de andre forklaringsvariablene listes etter synkende effekt, med de viktigste øverst. Effektstørrelsen er definert som forholdet mellom parameterestimatet (β) og standard feil (SE). Dette forholdstallet kan sammenlignes med en t-fordeling, med utvalgsstørrelse $n > 120$, og reflekterer sannsynligheten for en reell sammenheng med responsvariabelen.

- Summary of the factor effects on the probability of moose pellet group presence and abundance from sample plots in the SNFI inventories during 2003-2016 in Sweden. The type of effect of environmental variables are indicated by sign according to + (positive), - (negative) and 0 (no significant effect; only indicated for the wolf variables). For each analysis, the wolf effect variables are listed at the top with the other explanatory variables listed in a decreasing order of importance according to the effect size; the ratio of the parameter estimate (β) and its standard error (SE). This ratio is similar to the t-distribution with a sample size of $n > 120$, equal to the probability that an explanatory variable has a real effect on the response variable.

Metode	Respons variabel	Ulvvariabel	Ulv og signifikante forklaringsvariabler	Effekt retning	Effekt størrelse (β /SE)
Riksskogstakseringen Sverige	Elgmøkk forekomst n = 11 248	Ulvrevir innenfor/utenfor	Gjennomsnittlig ulvrevir ¹	0	1,50
			Observert ulvrevir ¹	+	2,27
			Furu kronedekke	+	10,00
			Ungskog ²		4,41
			Avstand skogsbilvei	+	4,36
			Bjørk kronedekke	+	3,54
			RASE kronedekke	-	-2,17
			Tidsperiode ³ *Ulvrevir	0	<0,8 ⁵
			Ulvrevir*Hogstklasse ²	0	<0,4 ⁵
	Elgmøkk tetthet n = 1 266	Ulvrevirår	Antall ulvrevirår	0	0,10
		Ulvrevir innenfor/utenfor	Gjennomsnittlig ulvrevir ¹	0	0,25
			Observert ulvrevir ¹	0	0,09
			Furu kronedekke	+	5,79
			Avstand skogsbilvei	+	2,86
			Ungskog ²	+	2,38
			Ulvrevir ¹ *Hogstklasse		⁴
		Ulvrevirår	Antall ulvrevirår	0	0,38
			Furu kronedekke	+	5,00
			Bjørk kronedekke	+	2,56
			Ulvrevirår*Hogstklasse	0	<0,65 ⁵

¹kategorisk variabel ulvrevir; gjennomsnittlig og observert ulvrevir er sammenlignet med utenfor ulvrevir

²kategorisk variabel hogstflate; ungskog, tynningsskog og hogstmoden skog er sammenlignet med hogstflate

³kategorisk variabel tidsperiode: fem forskjellige tidsperioder

⁴modellen konvergente ikke, dvs. estimatene er usikre

⁵alle kombinasjonene av de kategoriske variablene ulvrevir og hogstklasse var lavere enn denne t-verdien

Tabell 2 Sammendrag av variabler som forklarer sannsynligheten for forekomst og omfang av beiteskader på furu fra Riksskogstakseringen (2003-2016) i Sverige. Stigningstallet til koeffisienten er oppgitt som + (positiv), - (negativ) eller 0 (ingen sammenheng, kun for ulvevariabler). For hver analyse er effekten av ulverevir presentert øverst, og de andre forklaringsvariablene listes etter synkende effekt, med de viktigste øverst. Effektstørrelsen er definert som forholdet mellom parameterestimatet (β) og standard feil (SE). Dette forholdstallet kan sammenlignes med en t-fordeling, med utvalgsstørrelse $n > 120$, og reflekterer sannsynligheten for en reell sammenheng med responsvariabelen.

- Summary of the factor effects on the probability of occurrence and % browsing damage on pine from sample plots in the SNFI inventories during 2003-2016 in Sweden. The type of effect of environmental variables are indicated by sign according to + (positive), - (negative) and 0 (no significant effect; only indicated for the wolf variables). For each analysis, the wolf effect variables are listed at the top with the other explanatory variables listed in a decreasing order of importance according to the effect size; the ratio of the parameter estimate (β) and its standard error (SE). This ratio is similar to the t-distribution with a sample size of $n > 120$, equal to the probability that an explanatory variable has a real effect on the response variable.

Metode	Respons variabel	Ulvvariabel	Ulv og signifikante forklaringsvariabler	Effekt retning	Effekt størrelse (β /SE)
Riksskogs- takseringen Sverige	Forekomst beiteskade n = 1 401	Ulverevir innenfor/ utenfor	Gjennomsnittlig ulverevir ¹	0	0,19
			Observert ulverevir ¹	0	0,13
			Gamle beiteskader	+	11,50
			Elgmøkketthet	+	5,50
			Furu kronedekke	+	3,00
		Ulverevirår	Ulverevirår	0	0,84
			Gamle beiteskader	+	11,45
			Elgmøkketthet	+	5,50
			Furu kronedekke	+	3,00
	Omfang beiteskade n = 233	Ulverevir innenfor/ utenfor	Gjennomsnittlig ulverevir ¹	0	0,80
			Observert ulverevir ¹	0	0,81
			Furu kronedekke	-	-10,00
			Gamle beiteskader	+	5,35
		Ulverevirår	Ulverevirår	!	!

¹kategorisk variabel ulverevir; gjennomsnittlig og observert ulverevir er sammenlignet med utenfor ulverevir
! ikke analysert på grunn av for lav utvalgsstørrelse

Tabell 3 Sammendrag av variabler som forklarer sannsynligheten for forekomst og kronedekke av rogn, osp, vier og eik (ROSE) og beiteskader fra Riksskogstakseringen (2003-2016) i Sverige. Stigningstallet til koeffisienten er oppgitt som + (positiv), - (negativ) eller 0 (ingen sammenheng, kun for ulvevariabler). For hver analyse er effekten av ulverevir presentert øverst, og de andre forklaringsvariablene listes etter synkende effekt, med de viktigste øverst. Effekttørrelsen er definert som forholdet mellom parameterestimatet (β) og standard feil (SE). Dette forholdstallet kan sammenlignes med en t-fordeling, med utvalgsstørrelse $n > 120$, og reflekterer sannsynligheten for en reell sammenheng med responsvariabelen.

– Summary of the factor effects on the presence and cover of rowan, aspen, willow and oak found in sample plots in the SNFI inventories during 2003-2016 in Sweden. The effect of environmental variables is indicated by signs according to + (positive), - (negative) and 0 (no significant effect; only indicated for the wolf variables). For each analysis, the wolf effect variables are listed at the top with the other explanatory variables listed in decreasing order of importance according to the effect size; the ratio of the parameter estimate (β) and its standard error (SE). This ratio is similar to the t-distribution with a sample size of $n > 120$ and are equal to the probability that an explanatory variable has a real effect on the response variable.

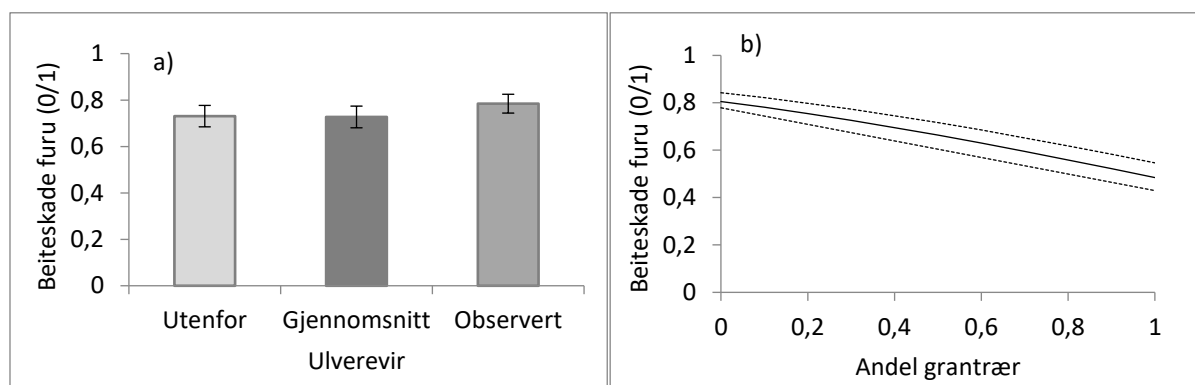
Metode	Respons variabel	Ulvvariabel	Ulv og signifikante forklaringsvariabler	Effekt retning	Effekt størrelse (β /SE)
Riksskogs-takseringen Sverige	Forekomst ROSE (n = 11 246)	Ulvrevir Utenfor/ innenfor	Ulvrevir ¹	0	0,33
			Avstand skogsbilvei	-	14,60
			Bjørk kronedekke	+	8,79
			Tynningsskog	+	8,10
			Hogstmoden skog	+	4,80
			Avstand til hovedvei	-	4,00
			Furu kronedekke	-	3,46
		Ulvrevirår	Ulvrevirår	-	3,00
			Avstand til skogsbilvei	-	14,60
			Bjørk kronedekke	+	8,79
			Ungskog	+	7,36
			Tynningsskog	+	4,80
			Avstand til hovedvei	-	4,00
			Furu kronedekke	-	3,46
	Kronedekke ROSE (n = 5 919)	Ulvrevir Utenfor/ innenfor	Ulvrevir ¹	-	5,00
			Elgmøkkthet	-	11,00
			Avstand til skogsbilvei	-	7,17
			Tynningsskog	-	5,40
			Bjørk kronedekke	+	4,18
			Hogstmoden skog	-	4,00
			Ungskog	-	3,17
			Avstand til hovedvei	-	2,00
		Ulvrevirår	Ulvrevirår	-	20,00
			Elgmøkkthet	-	11,50
			Avstand til skogsbilvei	-	7,17
			Tynningsskog	-	5,40
			Hogstmoden skog	-	4,00
			Bjørk kronedekke	+	3,91
			Ungskog	-	3,17
			Avstand til hovedvei	-	3,00

¹ kategorisk variabel ulvrevir: verdien innenfor et gjennomsnittlig ulvrevir er sammenlignet med utenfor ulvrevir

3.2 Elgbeitetaksering (Äbin) - Sverige

3.2.1 Effekter av ulverevir på beiteskader i ungskog

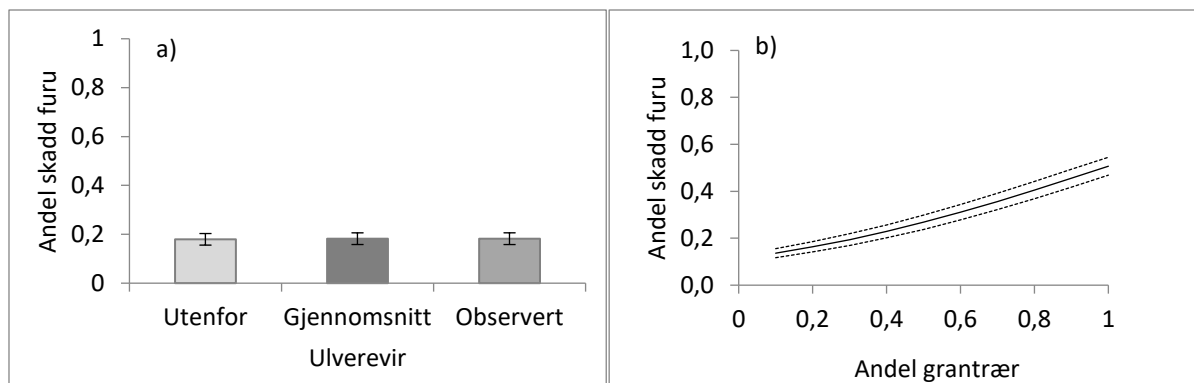
Av 2 900 ruter taksert for skogskader, var det 1 655 med skade på furu fra elgbeite, og andel skader varierte mellom 0,01-1. Forekomst av beiteskader var litt høyere innenfor observerte ulverevir sammenlignet med gjennomsnittlige ulverevir og utenfor ulverevir (Figur 12a). Andel grantrær, tetthet av skogsbilveier og små hovedveier, elgfellingstetthet og snødybde forklarte mer av variasjonen i skogskader enn ulverevir gjorde. Forekomst av beiteskader på furu minket med økende andel gran (Figur 12b), og med økt tetthet av små hovedveier og skogsbilveier, men økte med økende elgfellingstetthet. Sannsynligheten for forekomst av skogskader økte også svakt med antall ulverevirår (Tabell 4).



Figur 12 Äbin-S: Sannsynligheten for forekomst av beiteskader på furu avhengig av a) utenfor eller innenfor et observert eller gjennomsnittlig ulverevir (gjennomsnitt $\pm$ SE), og b) andel grantrær.

- Relationship between the probability of browsing damage on pine and a) the presence of wolves (Utenfor = outside wolf territories, Gjennomsnitt = within 18 km from the closest wolf territory center, Observert = within 100% MCP of confirmed wolf tracks), and b) cover of spruce.

I motsetning til forekomst av beiteskader, så viste ikke omfanget av beiteskader noen forskjell mellom innenfor/utenfor ulverevir (Figur 13a, Tabell 4). Andel skadde furutrær økte med andel kronedekke av gran (Figur 13b) og bjørk, og i mindre grad med fellingstetthet av elg (Tabell 4). I tillegg hadde ruter med mye ROSE, høy tetthet av skogsbilveier og høyere snødybde, lavere andel skadde furustammer (Tabell 4). Omfanget av beiteskader økte noe i ruter hvor ulverevir hadde vært tilstede i mange år (Tabell 4), men fellingstetthet av elg, andel grantrær (Figur 13b) og bjørk viste en mye sterkere positiv sammenheng med beiteskader, enn antall år i ulverevir.

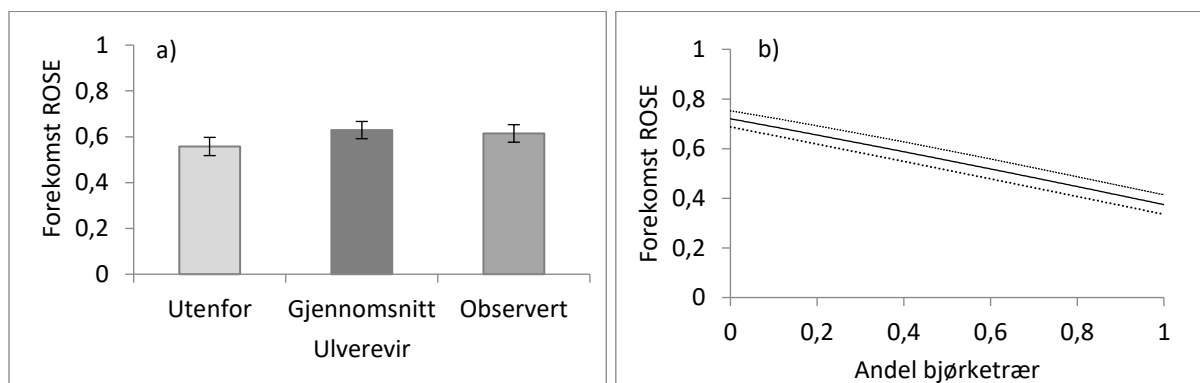


Figur 13 Äbin-S: Andel furutrær med beiteskader per rute, avhengig av a) utenfor eller innenfor et observert eller gjennomsnittlig ulvarevir (gjennomsnitt $\pm$ SE), og b) andel grantrær per rute (predikert linje $\pm$ SE)

- Relationship between the level of browsing damages on pine and a) the presence of wolves (Utenfor = outside wolf territories, Gjennomsnitt = within 18 km from the closest wolf territory center, Observert = within 100% MCP of confirmed wolf tracks), and b) proportion of spruce.

3.2.2 Effekter av ulvarevir på tetthet av ROSE

Forekomst (andel prøveflater per rute) av rogn, osp, vier og eik (ROSE) var høyere innenfor observerte og gjennomsnittlige ulvarevir sammenlignet med utenfor ulvarevir (Figur 14a). Men andel bjørk og furutrær forklarte mer av variasjonen i forekomst av ROSE, enn ulvevariablene (Tabell 5). Jo mer furu og bjørk, jo mindre ROSE (Figur 14b). ROSE minket også med tetthet av alle tre kategorier av veier, men økte med økende snødybde (Tabell 5). Modellen med år i ulvarevir ga omtrent de samme resultatene, og forekomst av ROSE økte med økende antall ulvarevirår.

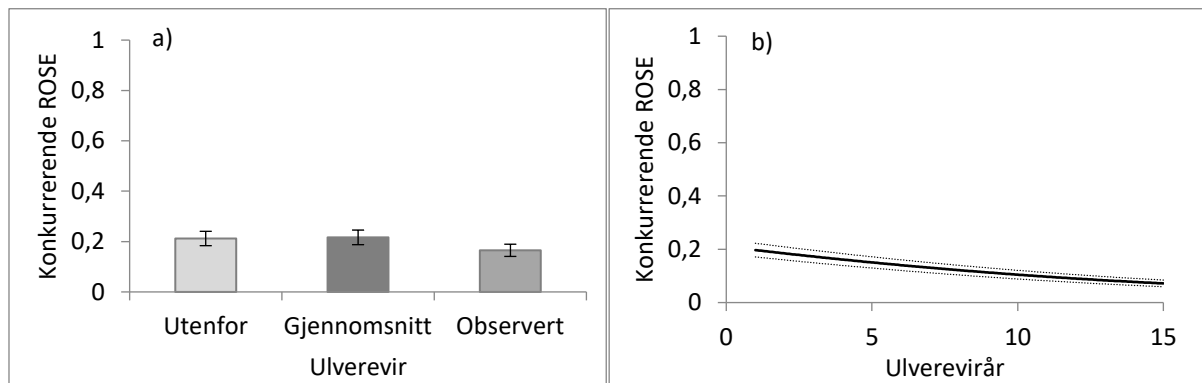


Figur 14 Äbin-S: Sannsynligheten for forekomst (andel prøveflater per rute) av rogn, osp, vier og eik (ROSE) avhengig av a) utenfor eller innenfor et observert eller gjennomsnittlig ulvarevir (gjennomsnitt $\pm$ SE), og b) andel bjørketrær i 1 x 1km ruter (predikert linje $\pm$ SE).

- Relationship between the presence of RAWO (proportion of plots per square, mean $\pm$ SE) and a) the presence of wolves (Utenfor = outside wolf territories, Gjennomsnitt = within 18 km from the closest wolf territory center, Observert = within 100% MCP of confirmed wolf tracks), b) proportion of birch.

Vi undersøkte også andel prøveflater per rute som hadde ROSE som ble klassifisert som konkurrerende til furu. Andel konkurrerende ROSE viste motsatt respons til ulvarevir som forekomst av ROSE, med lavere andel innenfor observerte ulvarevir sammenlignet med utenfor (Figur 15a), og andelen minket med økende periode ulvareviret hadde vært tilstede (Figur 15b). De andre forklaringsvariablene viste samme relasjon til forekomst av konkurrerende ROSE som til forekomst av ROSE generelt i modellen

for innenfor/utenfor ulverevir, men for modellen inkludert ulverevirår, så var antall ulverevirår den viktigste forklaringsvariabelen (Tabell 5).



Figur 15 Äbin – S: Sannsynlighet for forekomst (andel prøveflater i ruten) av konkurrerende ROSE i Äbin rutene avhengig av a) utenfor eller innenfor et observert eller gjennomsnittlig ulverevir (gjennomsnitt $\pm$ SE), og b) antall år ulverevir hadde vært tilstede i området (predikert linje $\pm$ SE).

- The probability of presence (proportion of sample plots per square, mean $\pm$ SE) of competitive RAWO of all sample plots in an Äbin square in relation to a) wolf presence (Utenfor = outside wolf territories, Gjennomsnitt = within 18 km from the closest wolf territory center, Observert = within 100% MCP of confirmed wolf tracks), and b) to wolf duration.

Tabell 4 Sammendrag av variabler som forklarer sannsynligheten for forekomst av beiteskader og andel skadde furutrær per rute i elgbeitetakseringen (Äbin) i Sverige (2015-2017). Stigningstallet til koeffisienten er oppgitt som + (positiv), - (negativ) eller 0 (ingen sammenheng, kun for ulvevariabler). For hver analyse er effekten av ulvevir presentert øverst, og de andre forklaringsvariablene listes etter synkende effekt, med de viktigste øverst. Effektstørrelsen er definert som forholdet mellom parameterestimatet (β) og standard feil (SE). Dette forholdstallet kan sammenlignes med en t-fordeling, med utvalgsstørrelse $n > 120$, og reflekterer sannsynligheten for en reell sammenheng med responsvariabelen.

- Summary of the factor effects on the probability of moose browsing damage and moose browsing intensity from the Äbin inventories during 2015-2017 in Sweden. The effects of environmental variables are indicated by signs according to + (positive), - (negative) and 0 (no significant effect; only indicated for the wolf variables). For each response variable, the wolf effect variables are listed at the top with the other explanatory variables listed in a decreasing order of importance according to the effect size; the ratio of the parameter estimate (β) and its standard error (SE). This ratio is similar to the t-distribution with a sample size of $n > 120$ and equal to the probability that an explanatory variable has a real effect on the response variable.

Metode	Respons variabel	Ulvevariabel	Ulv og signifikante forklaringsvariabler	Effekt retning	Effekt størrelse (β /SE)
Äbin	Forekomst beiteskader	Innenfor/ utenfor ulvevir (n = 2 900)	Gjennomsnittlig ulvevir ¹	0	0,33
			Observert ulvevir ¹	+	4,14
			Andel grantrær	-	13,55
			Tetthet av skogsbilveier	-	10,00
			Snødybde	+	5,56
			Elgfellingstetthet	+	4,89
			Tetthet av små hovedveier	-	4,20
		Ulvevirår (n = 1 436)	Ulvevirår	+	4,00
			Andel grantrær	-	13,60
			Snødybde	+	8,00
			Tetthet av små hovedveier	-	5,00
			Elgfellingstetthet	+	3,82
			Andel ROSE	-	2,27
			Andel bjørketrær	-	2,00
			Tetthet av skogsbilveier	-	2,00
	Andel skadde furutrær	Innenfor/ utenfor ulvevir (n = 1 655)	Gjennomsnittlig ulvevir	+	6,33
			Observert ulvevir	+	9,50
			Andel grantrær	+	46,80
			Andel bjørketrær	+	37,50
			Andel ROSE	-	10,00
			Elgfellingstetthet	+	5,00
			Tetthet av skogsbilveier	-	3,75
			Snødybde	-	2,33
		Ulvevirår (n = 873)	Ulvevirår	+	5,00
			Andel grantrær	+	40,83
			Andel bjørketrær	+	25,00
			Elgfellingstetthet	+	6,05
			Andel ROSE	-	5,75
			Tetthet av skogsbilveier	-	3,00
			Snødybde	-	2,50

¹kategorisk variabel for ulvevir: sammenligner beiteskade for et gjennomsnittlig og et observert ulvevir med utenfor ulvevir

Tabell 5 Sammendrag av variabler som forklarer sannsynligheten for forekomst av rogn, osp, vier og eik (ROSE) og andel prøveflater med ROSE som konkurrerer med furu fra elgbeitetakseringen (Äbin) i Sverige (2015-2017). Stigningstallet til koeffisienten er oppgitt som + (positiv), - (negativ) eller 0 (ingen sammenheng, kun for ulvevariabler). For hver analyse er effekten av ulverevir presentert øverst, og de andre forklaringsvariablene listes etter synkende effekt, med de viktigste øverst. Effekstørrelsen er definert som forholdet mellom parameterestimatet (β) og standard feil (SE). Dette forholdstallet kan sammenlignes med en t-fordeling, med utvalgsstørrelse $n > 120$, og reflekterer sannsynligheten for en reell sammenheng med responsvariabelen.

- Summary of the factor effects on the presence of RAWO in general, and RAWO competing with pine, from the Äbin inventories during 2015-2017 in Sweden. The effect of environmental variables are indicated by signs according to + (positive), - (negative) and 0 (no significant effect; only indicated for the wolf variables). For each analysis, the wolf effect variables are listed at the top with the other explanatory variables listed in a decreasing order of importance according to the effect size; the ratio of the parameter estimate (β) and its standard error (SE). This ratio is similar to the t-distribution with a sample size of $n > 120$ and is equal to the probability that an explanatory variable has a real effect on the response variable.

Metode	Respons variabel	Ulvvariabel i modellen	Ulvvariabler og andre signifikante forklaringsvariabler	Effekt retning	Effekt størrelse (β /SE)
Äbin	Forekomst av ROSE	Innenfor/utenfor ulverevir (n=1382)	Gjennomsnittlig ulverevir ¹	+	11,00
			Observert ulverevir ¹	+	9,00
			Andel bjørketrær	-	40,50
			Andel grantrær	-	35,40
			Tetthet av skogsbilveier	-	16,67
			Tetthet av små hovedveier	-	7,50
			Snødybde	+	5,00
			Tetthet av store hovedveier	-	2,75
			Elgfellingstetthet	-	2,12
		Ulvrevirår (n=653)	Ulvrevirår	+	15,00
			Andel bjørketrær	-	32,60
			Andel grantrær	-	27,00
			Tetthet av store hovedveier	-	9,50
			Tetthet av skogsbilveier	-	7,00
			Elgfellingstetthet	+	2,35
	Konkurrerende ROSE	Innenfor/utenfor ulverevir (n=747)	Gjennomsnittlig ulverevir	0	1,0
			Observert ulverevir	-	8,00
			Tetthet av små hovedveier	+	18,00
			Tetthet av skogsbilveier	+	14,00
			Tetthet av store hovedveier	+	4,75
			Snødybde	-	4,00
			Andel bjørketrær	+	3,67
			Andel grantrær	-	3,14
		Ulvrevirår (n=257)	Ulvrevirår	-	12,86
			Tetthet av små hovedveier	+	8,25
			Tetthet av skogsbilveier	+	7,50

¹kategorisk variabel ulverevir: sammenligner forekomst av ROSE for et gjennomsnittlig og et observert ulverevir med ruter utenfor ulverevir

3.4 Landsskogtakseringen – Norge (LSK-N)

3.4.1 Sammenligning innenfor/utenfor ulvesonen

Det var ingen store forskjeller mellom prøveflater innenfor og utenfor ulvesonen, i elgmøkk, beitepress, beiteskader og fôrtilgang. Vi har derfor framstilt en oversikt over disse i Tabell 6. Det var litt mindre beitepress og elgmøkk, og litt mer furu, produktiv skog og ungskog i ulvesonen, men mindre bjørk og ROS. Beiteskadene var noenlunde likt fordelt.

Tabell 6 Oversikt over elgmøkk, beitepress, fôrtilgang og beiteskader innenfor ulvesonen, sammenlignet med et like stort område utenfor ulvesonen (1420 prøveflater innenfor og utenfor sonen, i områdene nær ulvesonen) fra Landsskogtakseringen. For elgmøkk er det bare data fra 2015-2017, for de andre variablene er det data fra 2013-2017. Gjennomsnitt og 2SE (standardfeil) og antall prøveflater (N) er presentert per variabel, for alle prøveflater som hadde data for den variabelen. Beitepress for furu er kun målt i prøveflater der hvor det er furu tilstede etc., derfor varierer utvalgsstørrelsene.

- Overview of moose pellet group density, forage availability and browsing damage inside the wolf management zone, compared with a similar sample size outside the wolf management zone in Norway from 2013-2017 (for moose pellet groups only 2015-2017), from the National Forest Inventory. Mean, 2SE and N are presented for each variable, for the plots including that variable, e.g. browsing pressure on pine is only measured in plots with pine present.

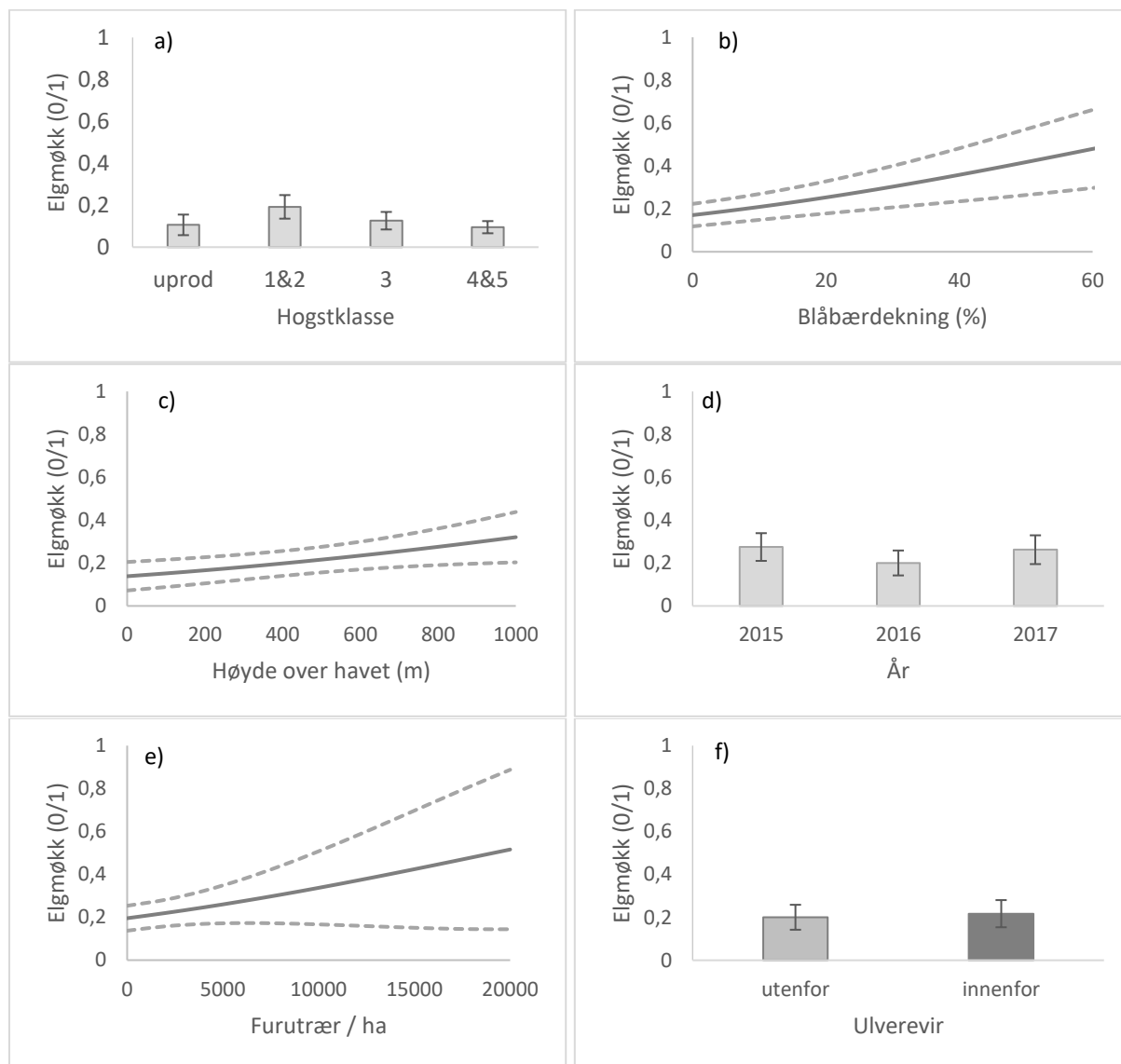
Variabel	Utenfor ulvesone			Innenfor ulvesone		
	Gjennomsnitt	2SE	N	Gjennomsnitt	2SE	N
Elgmøkk / 100m ²	0,30	0,07	852	0,25	0,05	873
% Beitepress furu	10,2	2,85	261	9,0	2,26	328
% Beitepress bjørk	8,7	1,39	657	5,7	1,10	640
% Beitepress ROS	25,5	3,64	330	23,8	3,09	457
Antall furu i beitehøyde / ha	331	68,50	1420	496	82,20	1420
Antall bjørk i beitehøyde / ha	1850	234,30	1420	1743	221,32	1420
Antall ROS i beitehøyde / ha	809	142,49	1420	666	86,98	1420
% kronedekke/volum av furu	35,2	2,13	1398	40,9	2,05	1392
% prøveflater i ungskog (hkl 2)	16,8		1420	18,9		1420
% prøveflater med produktiv skog	83,0		1420	92,3		1420
% prøveflater med beiteskade	3,7		1420	3,8		1420
% fremtidstrær med skade	31,1	6,73	52	30,3	6,22	54

3.4.2 Effekter av ulverevir på elgtetthet (møkk)

Forekomst av elgmøkk

Innenfor/utenfor ulverevir: Interaksjonen mellom hogstklasse og ulverevir ble ikke inkludert i de beste modellene for forekomst av elgmøkk, noe som tyder på at elgen hadde likt habitatvalg innenfor og utenfor ulverevir. Ulverevir alene var derimot inkludert i de beste modellene, men hadde liten forklaringsverdi. Det var litt høyere forekomst av elgmøkk innenfor ulverevir sammenlignet med utenfor (Figur 16f). Hogstklasse, blåbær og høyde over havet, var viktige forklaringsvariabler for forekomst av elgmøkk (Tabell 7). Forekomst av elg var høyere i ungskog enn de andre hogstklassene (Figur 16a). Det var større sannsynlighet for å finne elgmøkk der det var mye blåbær (Figur 16b), høyt over havet (Figur 16c), mye furu (figur 16e), langt fra skogsbilvei, mindre snø, mindre ROS, mindre bjørk, og nærmere hovedvei (Tabell 7). Forekomst av elg gikk ned fra 2015 til 2016, men gikk opp igjen i 2017 (Figur 16d). Ulverevirår: Ulverevirår var ikke inkludert i de beste modellene for forekomst av

elgmøkk (Tabell 7). Tetthet av bjørk og avstand til hovedvei ble ikke inkludert i denne modellen, ellers var effekten av de andre variablene den samme som modellen beskrevet over.



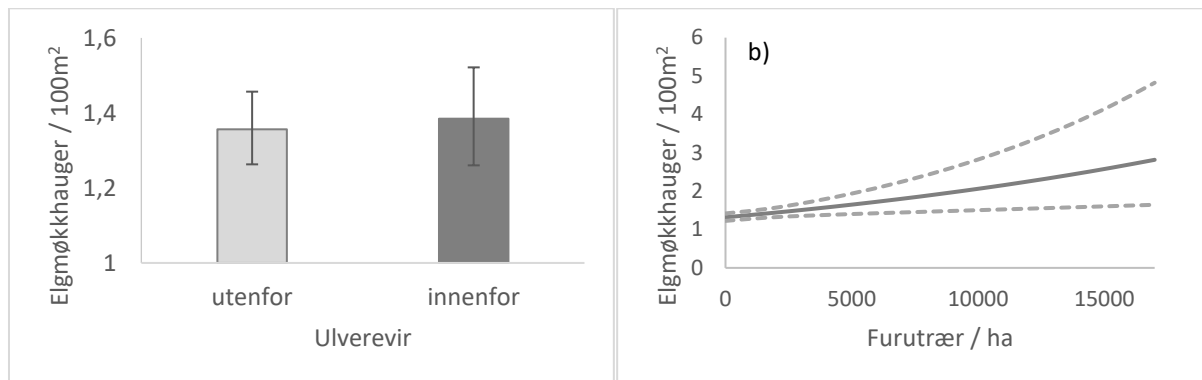
Figur 16 LSK-N: Sannsynlighet for forekomst av elgmøkk (0/1) a) i ulike hogstklasser og uproduktiv skog (1=hogstflate, 2=ungskog, 3=eldre tynningsskog, 4=hogstmoden skog, 5= gammelskog og uprod = uproduktiv skog), b) i forhold til dekning av blåbærlyng (%), c) høyde over havet (m), d) år taksering ble utført, e) antall furutrær i beitehøyde/ha, f), innenfor og utenfor et gjennomsnittlig ulverevir. Figur a, d, og f viser gjennomsnitt $\pm$ 2SE, b, c, og e viser predikert linje og 95% KI.

– Probability of occurrence (0/1) of moose pellet groups in a) different forest management classes (1= clearcut, 2= young, 3 = thinning, 4 = mature, 5 = old-growth, uprod = unproductive), in relation to b) bilberry cover, c) height above sea level, d) year of sampling, e= density of pine trees and f) inside/outside an average wolf territory. Figure a, d and f displays mean $\pm$ 2SE, b, c and e shows the predicted line from the model $\pm$ 95 % CI.

Elgtetthet i områder der elg var tilstede

Innenfor/utenfor ulverevir: Interaksjonen mellom hogstklasse og ulverevir ble ikke inkludert i de beste modellene for tetthet av elgmøkkhauger (Tabell 7), dette tyder også på at elgens habitatvalg ikke skilte seg innenfor og utenfor ulverevir. Ulverevir alene var inkludert i de beste modellene, men i praksis var det liten forskjell i elgmøkketetthet mellom innenfor og utenfor ulverevir (Figur 17a). Tetthet av elgmøkk viste en positiv sammenheng med furutetthet (Figur 17b), avstand til hovedvei og høyde over

havet (Tabell 7). Tetthet av elgmøkk viste en negativ sammenheng med tetthet av bjørk og avstand til skogsbilvei (Tabell 7). Ulverevirår: Antall ulverevirår ble ikke inkludert i de beste modellene for tetthet av elgmøkk (Tabell 7).



Figur 17 LSK-N: Tetthet av elgmøkkhauger per 100m² prøveflate a) innenfor og utenfor ulverevir (gjennomsnitt ± 2SE), b) i forhold til tetthet av furutrær i beitehøyde for elg per hektar (predikert linje med 95% KI).

– Density of moose pellet groups a) inside and outside an average wolf territory (mean ± 2SE) and b) in relation to density of pine trees (predicted line with 95% CI)

Tabell 7 Oversikt over analyser av forekomst og tetthet av elgmøkk i prøveflater fra Landsskogtakseringen 2015-2017 i Norge. Forklaringsvariabler som ble inkludert i de beste modellene (delta AICc < 2) er inkludert, samt retning på koeffisientene (+ er positivt, - er negativt stagnistall, kategoriske variabler år og hogstklasse viser effekten relativ til første kategori, eks 2016 sammenlignet med 2015) og effektstørrelsen (koeffisient beta/SE). Effekten av ulvevariabler er inkludert for alle modeller, men har effekt = 0 om de ikke ble inkludert i de beste modellene. Variablene i hver modell er sortert fra høy til lav forklaringsverdi (AICc relativ variabel vekt).

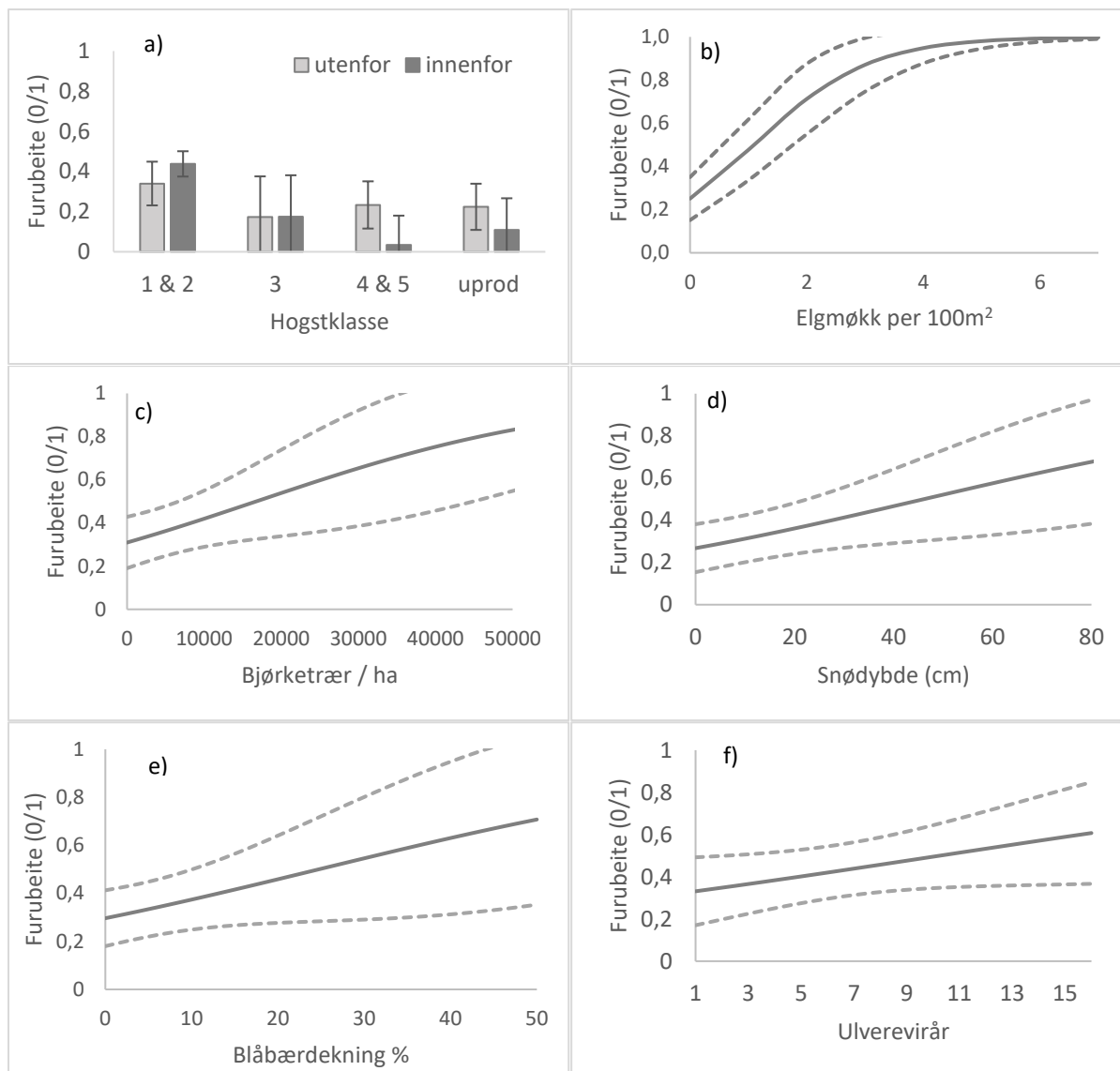
– Overview of results from analysis of moose pellet group occurrence and density from the National Forest Inventory of Norway (2015-2017). Explanatory variables included in the best models (delta AICc<2) are included in the table, with the direction of the effect (+ = positive, - = negative, 0 = not included in the model, only shown for wolf variables). Variables are sorted from high to low AICc relative variable weight (w).

Metode	Respons variabel	Ulvevariabel	Ulv og viktige forklaringsvariabler inkludert i modellen	Effekt retning	Effekt størrelse (β/SE)
Landsskogtakseringen Norge	Forekomst elgmøkk n = 1 725	Ulverevir utenfor / innenfor	Hogstklasse 1&2 vs 3	+	2,62
			Hogstklasse 4&5 vs 3	-	-1,88
			Hogstklasse uprod vs 3	-	-0,70
			Blåbærdekning	+	4,32
			Høyde over havet	+	2,14
			Tetthet furu	+	1,94
			2016 vs 2015	-	-2,11
			2017 vs 2015	-	-0,40
			Avstand skogsbilvei	+	1,57
			Snødybde	-	-1,27
			Tetthet ROS	-	-0,88
			Ulverevir	+	0,57
			Tetthet bjørk	-	-0,66
			Avstand til hovedvei	-	-0,39
	Forekomst elgmøkk n = 902	Ulverevirår (År ≥ 1)	Hogstklasse 1&2 vs 3	+	2,62
			Hogstklasse 4&5 vs 3	-	-1,88
			Hogstklasse uprod vs 3	-	-0,70
			Blåbærdekning	+	4,32
			Høyde over havet	+	2,14
			Tetthet furu	+	1,94
			2016 vs 2015	-	-2,10
			2017 vs 2015	-	-0,39
			Avstand skogsbilvei	+	1,58
			Tetthet ROS	-	-0,88
			Ulverevirår	0	0,38
	Tetthet av elgmøkk (møkk ≥ 1) n = 293	Ulverevir utenfor / innenfor	Tetthet furu	+	2,71
			Tetthet bjørk	-	-1,91
			Avstand skogsbilvei	-	-1,43
			Avstand hovedvei	+	1,00
			Høyde over havet	+	0,74
	Tetthet av elgmøkk (møkk ≥ 1) n = 157	Ulverevirår (År ≥ 1)	Ulverevir	+	0,35
			Tetthet furu	+	4,15
			Avstand hovedvei	-	-1,82
			Avstand skogsbilvei	-	-1,01
			Tetthet bjørk	-	-1,17
			Høyde over havet	+	0,93
			Blåbærdekning	-	-0,73
			Snødybde	+	0,50
			Tetthet ROS	-	-0,38
			Ulverevirår	0	0,35

3.4.3 Effekter av ulverevir på beitepress på furu

Beitepress tilstede/ikke tilstede (0/1) på furu

Innenfor/utenfor ulverevir: De viktigste forklaringsvariablene for forekomst av beitepress på furu var elgmøkk, hogstklasse og snødybde. Sesong og interaksjonen mellom hogstklasse og ulverevir ble inkludert i de beste modellene for beitepress (Tabell 8). Furubeite var vanligst i ungsog, sammenlignet med de andre hogstklassene (Figur 18a). Forekomst av furubeite i ungsog var høyere inni ulverevir enn utenfor, men lavere i eldre skog og uproduktiv skog inni ulverevir sammenlignet med utenfor (Figur 18a). Forekomst av furubeite økte med tetthet av elg (Figur 18b), tetthet av bjørk (Figur 18c), snødybde (Figur 18d), blåbærdekke (figur 18e), tetthet av furu og avstand til skogsbilvei (Tabell 8). Furubeite minket med økende høyde over havet (Tabell 8). År for taksering, tetthet av ROS og avstand til hovedvei ble ikke inkludert i modellen. Ulverevirår: Sannsynligheten for forekomst av furubeite økte med antall år ulverevir hadde vært etablert i området (Figur 18f).

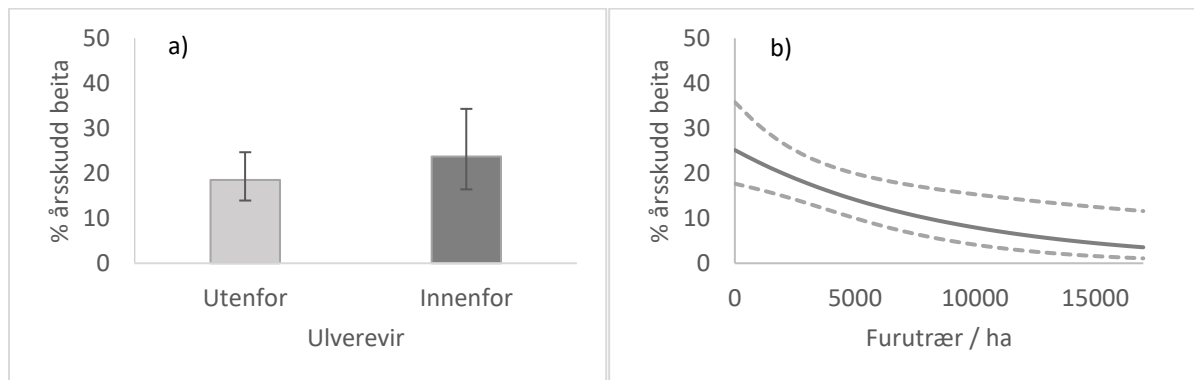


Figur 18 LSK-N: Sannsynlighet for forekomst av beite på furu (tilstede/ikke tilstede) avhengig av a) innenfor og utenfor ulverevir, i de ulike hogstklassene. 1=hogstflate, 2=ungskog, 3=eldre tynningsskog, 4=hogstmoden skog, 5= gammelskog og uprod = uproduktiv skog, b) tetthet av elgmøkkhauger, i prøveflaten, c) tetthet av bjørketrær i beitehøyde for elg, d) gjennomsnittlig snødybde vinteren før beitereregistrering, e) % dekningsgrad av blåbærlyng og f) antall år ulverevir har vært tilstede i prøveflaten. Figur b-e viser beite for ungskog (hogstklasse 1&2), utenfor ulverevir. Figur f viser kun prøveflater med 1 eller mer år i ulverevir. Figur a viser gjennomsnitt $\pm$ 2SSE, figur b-f viser predikert linje med 95% konfidensintervall.

-Probability of occurrence (0/1) of browsing pressure on pine, in relation to a) inside/outside an average wolf territory in different forest management classes (1= clearcut, 2= young, 3 = thinning, 4 = mature, 5 = old-growth, uprod = unproductive), b) density of moose pellet groups, c) density of birch trees in browsing height, d) mean snow depth the winter before survey, e) % cover of bilberry, and f) number of years a wolf territory has been present in the area. Figure a displays mean $\pm$ 2SE, figure b-f shows predicted line and 95% CI.

Omfang av beitepress på furu – (% beita/tilgjengelige årsskudd) – effekter av ulverevir

Innenfor/utenfor ulverevir: Furutetthet var den variabelen som var viktigst for beitepress på furu, jo høyere tetthet av furu per hektar, jo lavere beitepress (Tabell 8, Figur 19b)). Ulverevir var den nest viktigste variabelen, med noe høyere beitepress inni ulverevir (Figur 19a). Ulverevirår: Ulverevirår ble ikke inkludert i de beste modellene, og hadde ingen betydning for % beitepress (Tabell 8).



Figur 19 LSK-N: Prosent beitepress (% beita av tilgjengelige årsskudd) på furu a) innenfor og utenfor ulverevir (gjennomsnitt $\pm$ 2SE), b) avhengig av tetthet av furutrær i beitehøyde for elg, utenfor ulverevir, predikert linje og 95% konfidensintervall fra de beste modellene.

– Browsing pressure (% browsed of available yearly shoots) on pine a) inside and outside an average wolf territory (mean $\pm$ 2SE) and b) in relation to density of pine trees per ha (predicted line with 95% CI).

Tabell 8 Oversikt over analyser av forekomst (0/1) og omfang (% av årsskudd beita) av elgbeitepress på furu i prøveflater i alle skogtyper fra Landsskogtakseringen 2015-2017 i Norge. Forklaringsvariabler som ble inkludert i de beste modellene (delta AICc < 2) er inkludert, samt retning på koeffisienten (+ er positiv, - er negativ koeffisient) og effektstørrelsen (koeffisient beta/SE). Effekten av ulvevariabler er inkludert for alle modeller, men har effekt = 0 om de ikke ble inkludert i de beste modellene. Variablene i hver modell er sortert fra høy til lav forklaringsverdi (AIC relativ variabel vekt). Effekten av kategoriske variabler er vist relativ en av de andre, eks i hogstklasse sammenlignes de andre med hogstklasse 3.

– Overview of results from analyses of occurrence (0/1) and % browsing pressure by moose on pine from the National Forest Inventory in Norway (2015-2017). Explanatory variables included in the best models (delta AICc < 2) are presented, together with the direction of effect (+ = positive, - = negative) and the effect size (beta/SE). The effects of wolf territories are presented for all models. Explanatory variables are sorted according to descending explanatory value (AIC relative variable weight w). For categorical estimates, all categories are compared to one of the others, e.g. all forest management classes are compared to class 3.

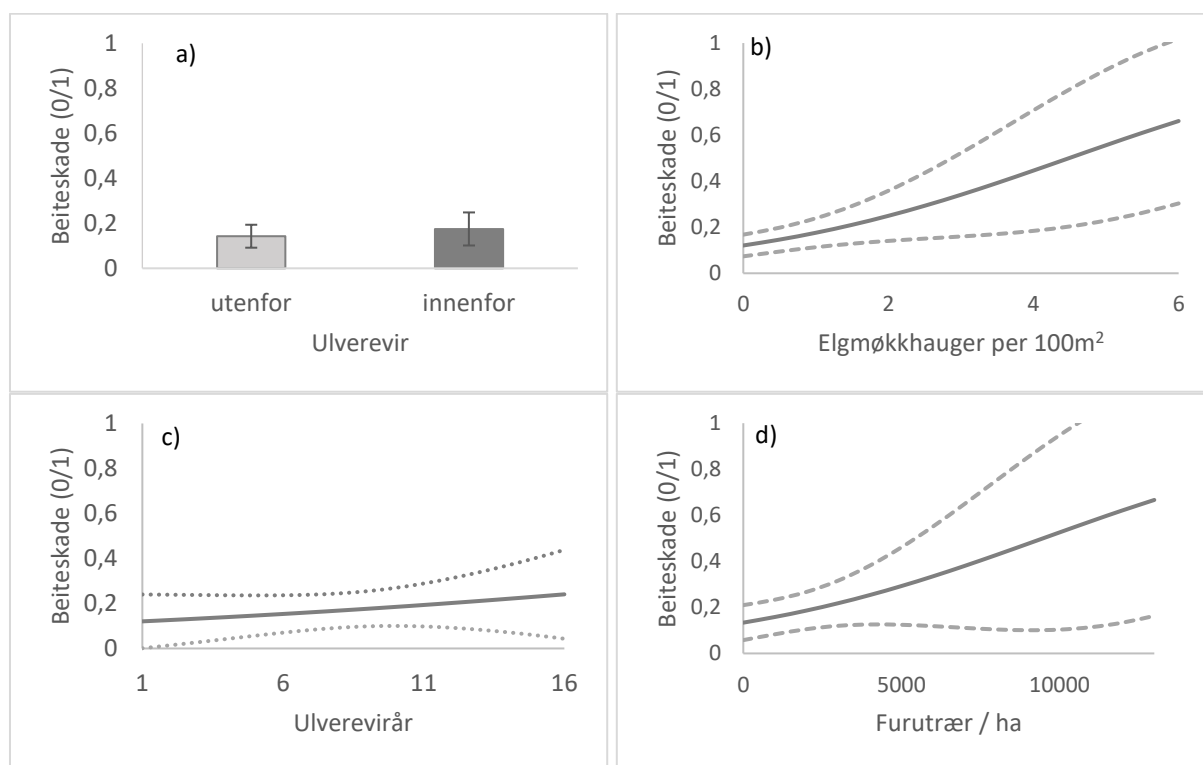
Metode	Respons variabel	Ulvvariabel	Ulv og viktige forklaringsvariabler inkludert i modellen	Effekt retning	Effekt størrelse (β/SE)
Landsskogtakseringen Norge	Forekomst furubeite n = 387	Ulverevir Utenfor / innenfor	Elgmøkk	+	5,32
			Hogstklasse 1&2 vs 3	+	2,02
			Hogstklasse 4&5 vs 3	+	0,41
			Hogstklasse uprod vs 3	+	0,26
			Snødybde	+	2,22
			Tetthet bjørk	+	2,06
			Blåbærdekning	+	1,86
			Ulverevir, hkl 3	-	-0,06
			Høyde over havet	-	-1,20
			Tetthet furu	+	1,41
			Avstand skogsbilvei	+	1,21
			Hogstklasse 1&2: i ulverevir	+	0,54
			Hogstklasse 4&5 i ulverevir	-	-1,77
			Hogstklasse uprod i ulverevir	-	-0,61
	Forekomst furubeite n = 222	Ulverevirår (År ≥ 1)	Elgmøkk	+	4,34
			Hogstklasse 1&2 vs 3	+	3,46
			Hogstklasse 4&5 vs 3	-	-0,44
			Hogstklasse uprod	+	0,02
			Snødybde	+	2,29
			Ulverevirår	+	1,62
			Tetthet bjørk	+	1,16
			Høyde over havet	-	-0,62
	Beitepress furu (% av årsskudd beita, ≥ 1) n = 96	Ulverevir Utenfor / innenfor	Blåbærdekning	-	-0,50
			Avstand hovedvei	-	-0,57
			Tetthet furu	-	-2,77
			Ulverevir	+	1,04
			Elgmøkk	+	1,10
			Tetthet bjørk	-	-0,95
			Avstand hovedvei	+	1,03
			Blåbærdekning	-	-0,59
			Avstand skogsbilvei	+	0,58
			Tetthet furu	-	-2,76
	Beitepress furu (% av årsskudd beita, ≥ 1) n = 53	Ulverevirår (År ≥ 1)	Elgmøkk	+	1,10
			Avstand hovedvei	+	1,03
			Tetthet bjørk	-	-0,95
			Ulverevirår	0	0,02

3.4.4 Effekter av ulverevir på beiteskader i ungskog

Forekomst av beiteskader (0/1)

Innenfor/utenfor ulverevir: Det var liten forskjell i forekomst av beiteskade innenfor og utenfor ulverevir, men snittet var litt høyere inni ulverevir (Figur 20a). Forekomst av beiteskade økte med tetthet av elgmøkk (Figur 20b), økende snødybde, økende tetthet av furu og ROS, og høyde over havet, mens beiteskade minket med økende avstand til hovedvei, avstand til skogsbilvei, og tetthet av bjørk (Tabell 9). Elgmøkk var den viktigste forklaringsvariabelen, mens ulverevir var mindre viktig (Tabell 9). Blåbær og år ble ikke inkludert som forklaringsvariabler i de beste modellene (Tabell 9).

Ulverevirår: I modellen som analyserte forekomst av beiteskader og sammenhengen med år i ulverevir, så var furu en viktigere forklaringsvariabel enn for forekomst innenfor/utenfor ulverevir (Tabell 9, Figur 20d), og forekomst av beiteskader økte også her med tetthet av furu. Antall år ulverevir hadde vært tilstede, var en mindre viktig forklaringsvariabel for forekomst av beiteskader, men forekomst av beiteskader var høyest der hvor ulv hadde vært etablert lengst (Figur 20c). Effekten av hovedvei endret seg i denne modellen, og her økte sannsynligheten for beiteskade med økende avstand til hovedvei (Tabell 9). I tillegg var blåbær inkludert i denne modellen, og forekomst av beiteskader økte med vegetasjonsdekket av blåbær (Tabell 9). År for taksering og avstand til skogsbilvei var ikke inkludert i denne modellen.

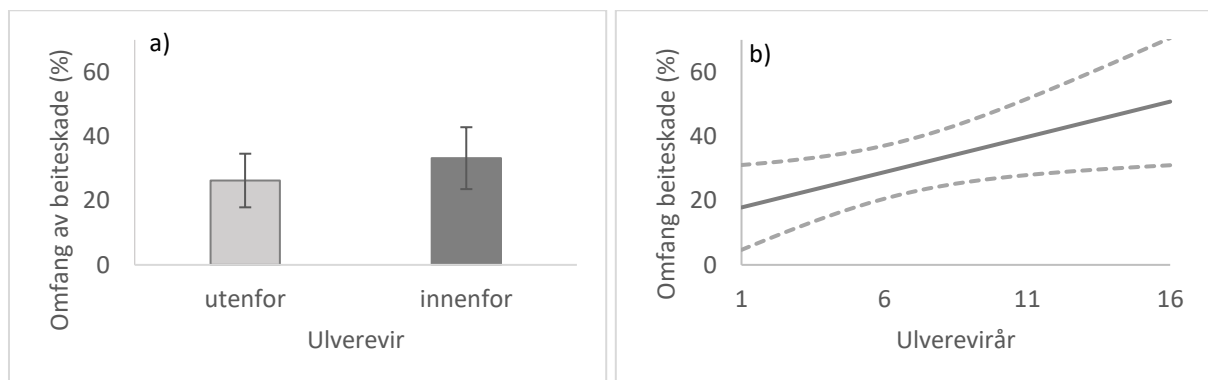


– Probability of occurrence (0/1) of browsing damage from moose in young forest (mean $\pm$ 95% CI). To be defined as damaged, minimum 5% of future timber stems have to be damaged by browsing. A) outside (utenfor) and inside (innenfor) an average wolf territory, b) in relation to density of moose pellet groups, c) in relation to number of years with a wolf territory present, and d) in relation to pine density.

Omfang av beiteskader (prosent skadde produksjonstrær) – effekter av ulverevir

Innenfor/utenfor ulverevir: I denne analysen var kun ulverevir, elgmøkk, blåbærdekning, avstand til hovedvei og høyde over havet inkludert som forklaringsvariabler, på grunn av lav utvalgsstørrelse (Tabell 9). Omfang av beiteskade minket med økende blåbærdekke og avstand til hovedvei, og økte med høyde over havet og elgtetthet (Tabell 9). Omfang av beiteskader var høyere innenfor enn utenfor ulverevir (Figur 21a).

Ulverevirår: Ettersom det var bare 30 prøveflater i denne analysen, inkluderte vi bare blåbær og avstand til hovedvei i modellen. Det som var interessant, er at ulverevirår var den viktigste av de tre variablene (Tabell 9). Jo lenger en prøveflate hadde hatt etablering av ulv, jo høyere var omfang av beiteskadene i prosent skadde fremtidstrær (Figur 21b).



Figur 21 LSK-N: Omfang av beiteskade (% skada framtidstrær) i ungskog, hogstklasse 2 i prøveflater hvor beiteskade var tilstede, a) innenfor og utenfor ulverevir (gjennomsnitt $\pm$ 2SE), b) i forhold til antall år ulverevir hadde vært etablert i området (predikert linje og 95% konfidensintervall).

- % future timber production stems damaged by browsing in young forest (mean $\pm$ 2SE), where browsing damage was present, depending on a) inside or outside and average wolf territory and b) number of years a wolf territory had been present in the area.

Tabell 9 Oversikt over analyser av forekomst og omfang (% av framtidstrær skada) av elgbeiteskader i prøveflater i ungskog (hogstklasse 2) fra Landsskogtakseringen 2015-2017 i Norge. Forklaringsvariabler som ble inkludert i de beste modellene (delta AICc < 2) er presentert, samt retning på koeffisienten (+ er positivt, - er negativt stigningstall) og effektstørrelsen (koeffisient beta/SE). Variablene i hver modell er sortert fra høy til lav forklaringsverdi (AICc relativ variabel vekt).

– Overview of results from the analysis of occurrence and percentage browsing damage on pine in young forest from the National Forest Inventory of Norway (2015-2017). The table presents explanatory variables from the best models (delta AICc < 2), the direction of the effect (+ = positive, - = negative) and the effect size (beta/SE). Variables are sorted in descending order from high to low AIC relative variable weight.

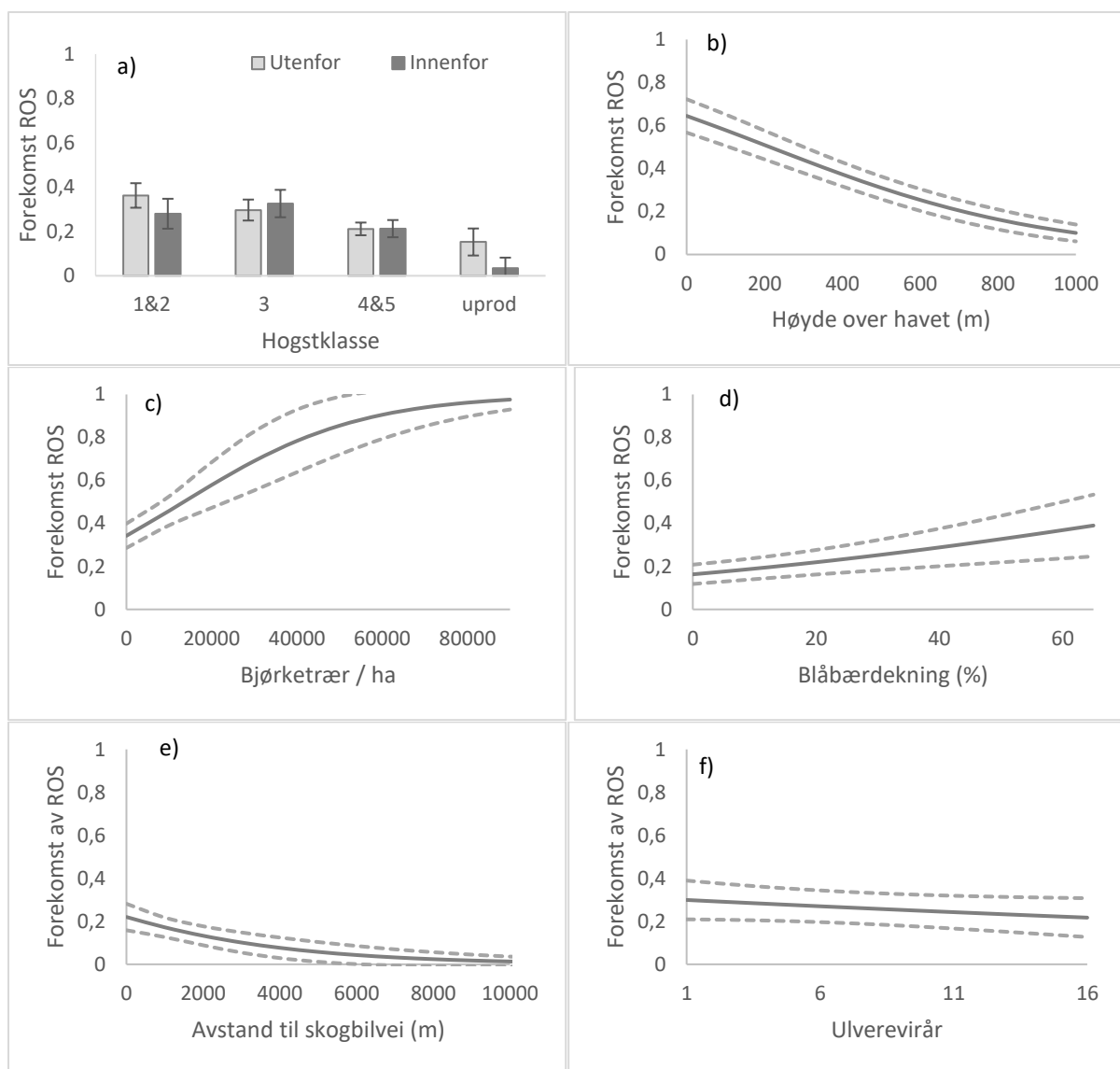
Metode	Respons variabel	Ulvevariabel	Ulv og viktige forklaringsvariabler inkludert i modellen	Effekt retning	Effekt størrelse (β/SE)
Landsskogtakseringen Norge	Forekomst beiteskade i ungskog n = 303	Ulverevir Utenfor / innenfor	Elgmøkk	+	3,13
			Snødybde	+	1,47
			Avstand hovedvei	-	-1,14
			Tetthet furu	+	1,11
			<i>Ulverevir</i>	+	0,74
			Tetthet ROS	+	0,50
			Høyde over havet	+	0,21
			Avstand skogsbilvei	-	-0,30
			Tetthet bjørk	-	-0,22
	Forekomst beiteskade i ungskog n = 110	Ulverevirår (År ≥ 1)	Tetthet furu	+	2,05
			Elgmøkk	+	2,03
			Snødybde	+	1,19
			Høyde over havet	+	1,27
			Avstand hovedvei	+	1,17
			<i>Ulverevirår</i>	+	0,86
			Tetthet bjørk	-	-0,60
			Tetthet ROS	+	0,43
	Omfang beiteskade i ungskog (%) (skade=1) n = 49	Ulverevir Utenfor / innenfor	Blåbærdekning	-	-1,58
			Avstand hovedvei	-	-1,37
			Elgmøkk	+	1,37
			Høyde over havet	+	1,28
	Omfang beiteskade (%) (skade=1) n = 30	Ulverevirår (År ≥ 1)	<i>Ulverevir</i>	+	1,13
			<i>Ulverevirår</i>	+	1,86
			Avstand til hovedvei	-	-1,46
			Blåbærdekning	-	-1,10

3.4.5 Effekter på ulverevir på tetthet av ROS

Forekomst av ROS

Innenfor/utenfor ulverevir: Forekomst av ROS viste en sammenheng med interaksjonen mellom hogstklasse og ulverevir (Figur 22a). Det var mindre ROS i ungskog innenfor ulverevir, og mindre ROS i uproduktiv skog innenfor ulverevir, sammenlignet med utenfor ulverevir. Forekomst av ROS viste også en positiv sammenheng med tetthet av bjørk (Figur 22c), blåbærdekning (Figur 22d) og snødybde (Tabell 10), og en negativ sammenheng med høyde over havet (Figur 22b) og økende avstand til skogs- og hovedveier (Figur 22e). Det var ingen variasjon med år.

Ulverevirår: Jo lenger ulv hadde vært tilstede, jo lavere var sannsynligheten for forekomst av ROS (Tabell 10, figur 22f). Ellers var forholdet med de andre variablene likt som foregående modell.



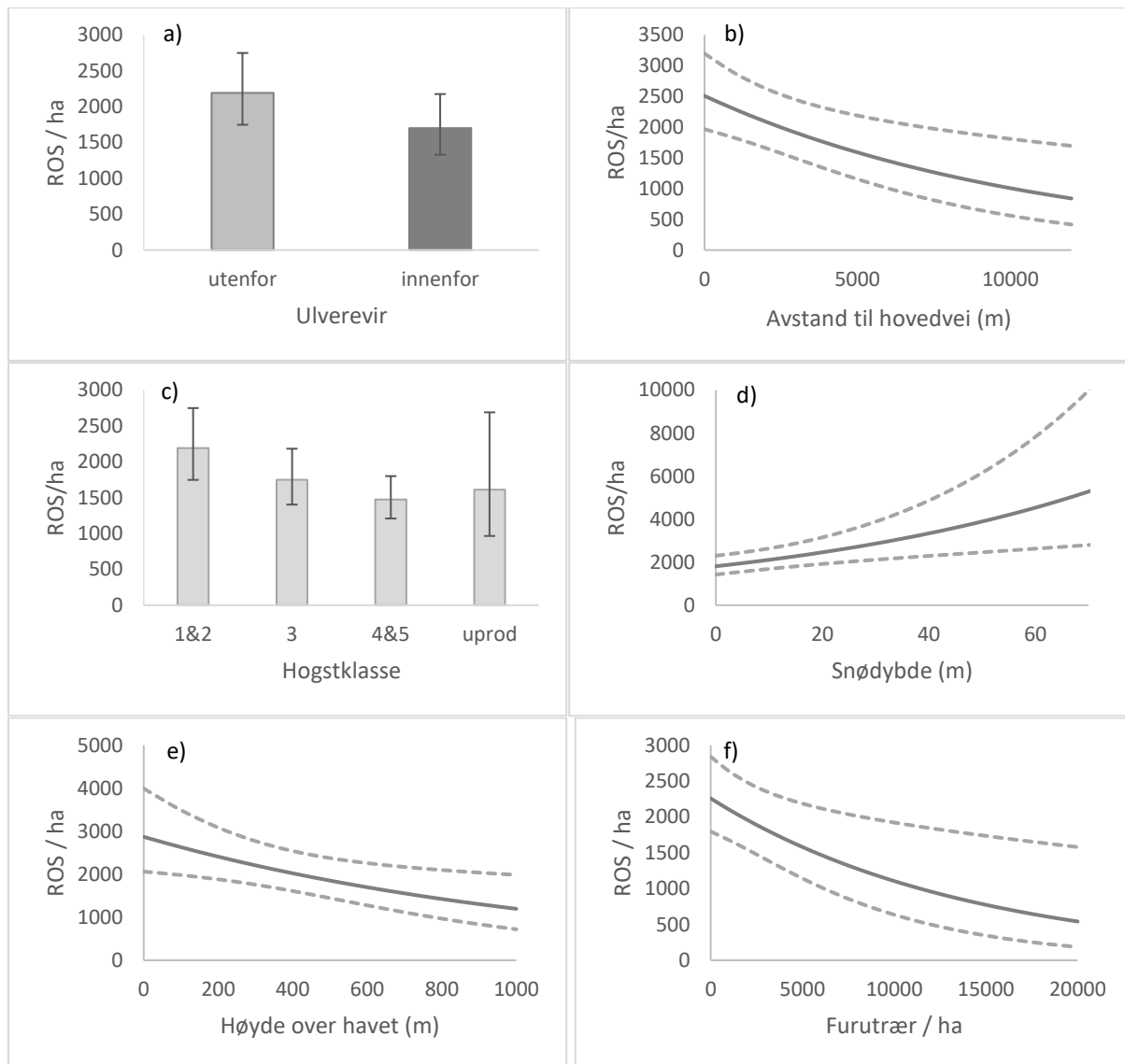
Figur 22 LSK-N: Sannsynlighet for forekomst (0/1) av rogn, osp og *Salix* spp. (ROS) (predikert verdi $\pm$ 2SE) avhengig av a) ulike hogstklasser og uproduktiv skog (1=hogstflate, 2=ungskog, 3=eldre tynningsskog, 4=hogstmoden skog 5= gammelskog og uprod = uproduktiv skog), innenfor og utenfor ulverevir, b) høyde over havet, c) tetthet av bjørketrær i beitehøyde, d) dekning av blåbærlyng (%), e) avstand til skogsbilvei og f) antall år ulverevir har vært tilstede i prøveflaten.

– Probability of occurrence (0/1) of rowan, aspen and *Salix* (grouped) (predicted value $\pm$ 2SE), dependent on a) forest management class and inside/outside an average wolf territory, b) height above sea level, c) density of birch trees in browsing height, d) cover of bilberry, e) distance to forest road and f) number of years a wolf territory was present

Tetthet av ROS

Innenfor/utenfor ulverevir: Tettheten av ROS var høyere utenfor ulverevir enn innenfor (Figur 23a, Tabell 11). Tettheten av ROS minket med økende avstand til hovedvei (Figur 23b), høyde over havet (Figur 23e), tetthet av furu (Figur 23f), blåbærdekning og avstand til skogsbilvei (Tabell 11). Tettheten av ROS økte med økende snødybde (Figur 23d), elgmøkk og tetthet av bjørk (Tabell 11). Tettheten var høyest i ungskog, og lavest i eldre skog (Figur 23c). Tettheten økte svakt fra 2015 til 2016 og 2017 (Tabell 11). I denne modellen var forklaringsverdien av ulverevir høyere enn mange andre modeller, bare avstand til hovedvei, hogstklasse og snødybde hadde høyere forklaringsverdi (Tabell 11).

Ulvrevirår: Antall ulvrevirår ble ikke inkludert som forklaringsvariabel i de beste modellene (Tabell 11). Ulvrevirår var derfor ikke en viktig variabel for å forklare variasjonen i tetthet av ROS.



Figur 23 LSK-N: Tetthet av rogn, osp og Salix spp. (ROS) per hektar (predikert verdi $\pm$ 2SE) avhengig av a) utenfor og innenfor ulvrevir, b) avstand til hovedvei c) i ulike hogstklasser og uproduktiv skog (1=hogstflate, 2=ungskog, 3=eldre tynningsskog, 4=hogstmoden skog 5= gammelskog og uprod = uproduktiv skog), d) gjennomsnittlig snødybde vinteren før registrering, e) høyde over havet og f) tetthet av furu i beitehøyde per hektar.

– Density of rowan, aspen and Salix spp. grouped (predicted value $\pm$ 2SE), in relation to a) inside/outside and average wolf territory, b) distance to main road, c) forest management class, d) snow depth, e) height above sea level and f) density of pine in browsing height.

Tabell 10 Oversikt over analyser av forekomst av rogn, osp og Salix spp. (ROS) fra Landsskogtakseringen 2015-2017 i Norge. Miljøvariabler som ble inkludert i de beste modellene (delta AICc < 2) er inkludert, samt retning på koeffisienten (+ er positivt, - er negativt stigningstall) og effektstørrelsen (koeffisient beta/SE). Variablene i hver modell er sortert fra høy til lav forklaringsverdi (AICc relativ variabel vekt). For kategoriske variabler viser tabellen forskjellen relativ til den første kategorien.

– Overview of results from analysis of occurrence of rowan, aspen and Salix spp. From the National Forest Inventory of Norway 2015-2017. The table presents explanatory variables from the best models (delta AICc < 2), the direction of the effect (+ = positive, - = negative) and the effect size (beta/SE). Variables are sorted in descending order from high to low AIC relative variable weight.

Metode	Respons variabel	Ulvevariabel	Ulv og viktige forklaringsvariabler inkludert i modellen	Effekt retning	Effekt størrelse (β/SE)
Landsskogtakseringen Norge	Forekomst av ROS arter (0/1) n = 1725	Ulverevir Utenfor / innenfor	Høyde over havet Hogstklasse 1&2 vs 3 Hogstklasse 4&5 vs 3 Uproduktiv skog vs 3 Tetthet bjørk Avstand skogsbilvei Dekning blåbærlyng Innenfor ulverevir (hkl 3) Tetthet furu Hogstklasse (1&2) * ulverevir Hogstklasse 4&5 * ulverevir Uproduktiv skog * ulverevir Elgmøkk Snødybde Avstand hovedvei	- + - - + - + + - - - - - + -	-7,97 0,01 -2,74 -2,30 3,88 -3,27 2,38 0,16 -1,16 -0,42 -0,17 -0,04 -0,44 0,25 -0,09
	Forekomst ROS arter (0/1) N = 902	Ulverevirår (År ≥ 1)	Hogstklasse 4&5 vs 3 Hogstklasse uproduktiv skog vs 3 Hogstklasse 1&2 vs 3 Høyde over havet Tetthet bjørk Avstand skogsbilvei Elgmøkkhauger Ulverevirår Tetthet furu Avstand hovedvei Dekning blåbærlyng Snødybde	- - - - + - - - - - + +	-3,05 -3,54 -1,53 -5,21 3,22 2,56 -0,87 -0,78 -0,54 -0,17 0,18 0,06

Tabell 11 Oversikt over analyser tetthet av rogn, osp og Salix spp. (ROS) fra Landsskogtakseringen 2015-2017 i Norge. Miljøvariabler som ble inkludert i de beste modellene (delta AICc < 2) er inkludert, samt retning på koeffisienten (+ er positivt, - er negativt stigningstall) og effektstørrelsen (koeffisient beta/SE). Effekten av ulvevariabler er inkludert for alle modeller, men har effekt = 0 om de ikke ble inkludert i de beste modellene. Variablene i hver modell er sortert fra høy til lav forklaringsverdi (AICc relativ variabel vekt). For kategoriske variabler viser tabellen forskjellen relativ til den første kategorien.

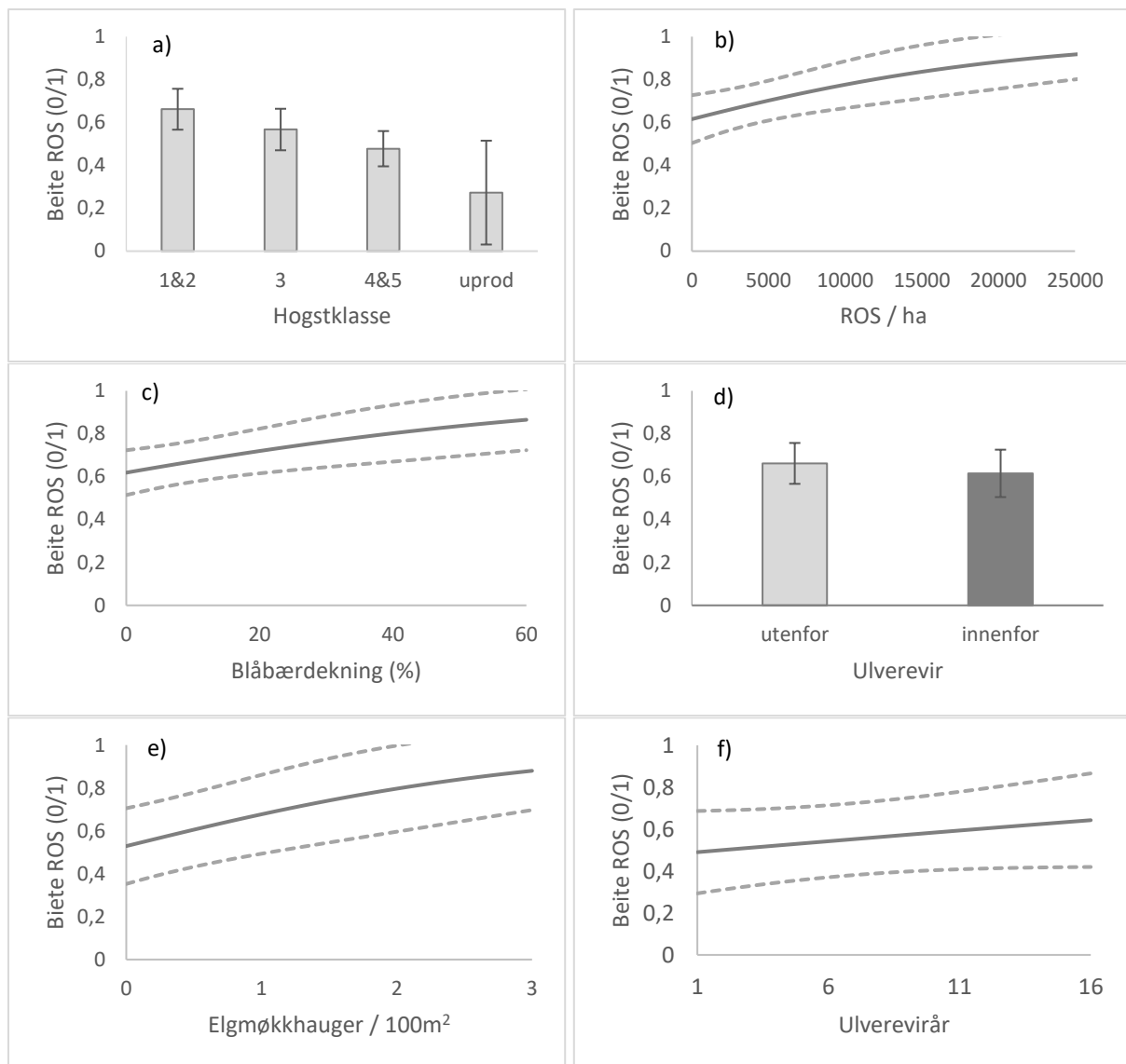
– Overview of results from analysis of density of rowan, aspen and Salix spp. From the National Forest Inventory of Norway 2015-2017. The table presents explanatory variables from the best models (delta AICc < 2), the direction of the effect (+ = positive, - = negative, 0 = not included in the model, only for wolf variables) and the effect size (beta/SE). Variables are sorted in descending order from high to low AIC relative variable weight.

Metode	Respons variabel	Uelvevariabel	Ulv og viktige forklaringsvariabler inkludert i modellen	Effekt retning	Effekt størrelse (β/SE)
Landsskog takseringen Norge	Tetthet av ROS per ha ROS≥1 N=468	Ulvrevir Utenfor / innenfor	Avstand til hovedvei Hogstklasse 4&5 vs 3 Hogstklasse uproduktiv vs 3 Hogstklasse 1&2 vs 3 Snødybde Ulvrevir Høyde over havet Tetthet furu Tetthet bjørk Elgmøkk 2016 vs 2015 2017 vs 2015 Avstand skogsbilvei Dekning blåbærlyng	- - - + + - - - + + + + - -	3,14 -1,68 -0,35 1,93 3,19 -2,70 -2,74 -2,43 1,17 0,85 0,35 0,41 -0,11 -0,14
	Tetthet av ROS per ha ROS≥1 N= 240	Ulvrevirår (År ≥ 1)	Avstand til hovedvei Tetthet bjørk Elgmøkk Tetthet furu Dekning blåbærlyng Snødybde 2016 vs 2015 2017 vs 2015 Høyde over havet Hogstklasse 1&2 vs 3 Hogstklasse 4&5 vs 3 Hogstklasse uprod vs 3 År i ulvrevir	- + + - - + - + + + - + 0	-3,42 3,55 1,44 -0,72 0,71 0,69 -0,31 0,48 0,05 0,05 -0,06 0,08 -0,44

3.4.6 Effekter av ulvrevir på beitepress på ROS

Forekomst av beite på rogn, osp og Salix (ROS)

Innenfor/utenfor ulvrevir: Hogstklasse, tetthet av ROS i beitehøyde, blåbærdekning og elgtetthet var de viktigste forklaringsvariablene for forekomst av elgbeite på ROS, mens ulvrevir var mindre viktig (Tabell 12). Sannsynligheten for forekomst av elgbeite på ROS var høyest i de yngste hogstklassene (Figur 24a), og økte med tetthet av små ROS-trær i beitehøyde (Figur 24b), med dekning av blåbærlyng (Figur 24c), og tetthet av elgmøkk (Figur 24e). Sannsynligheten for beite på ROS var litt lavere innenfor enn utenfor ulvrevir (Figur 24d). Ulvrevirår: Antall ulvrevirår ble inkludert i de beste modellene (Tabell 12), men forekomst av beite viste bare en svak økning med antall år ulvrevir hadde vært etablert i området (Figur 24f).

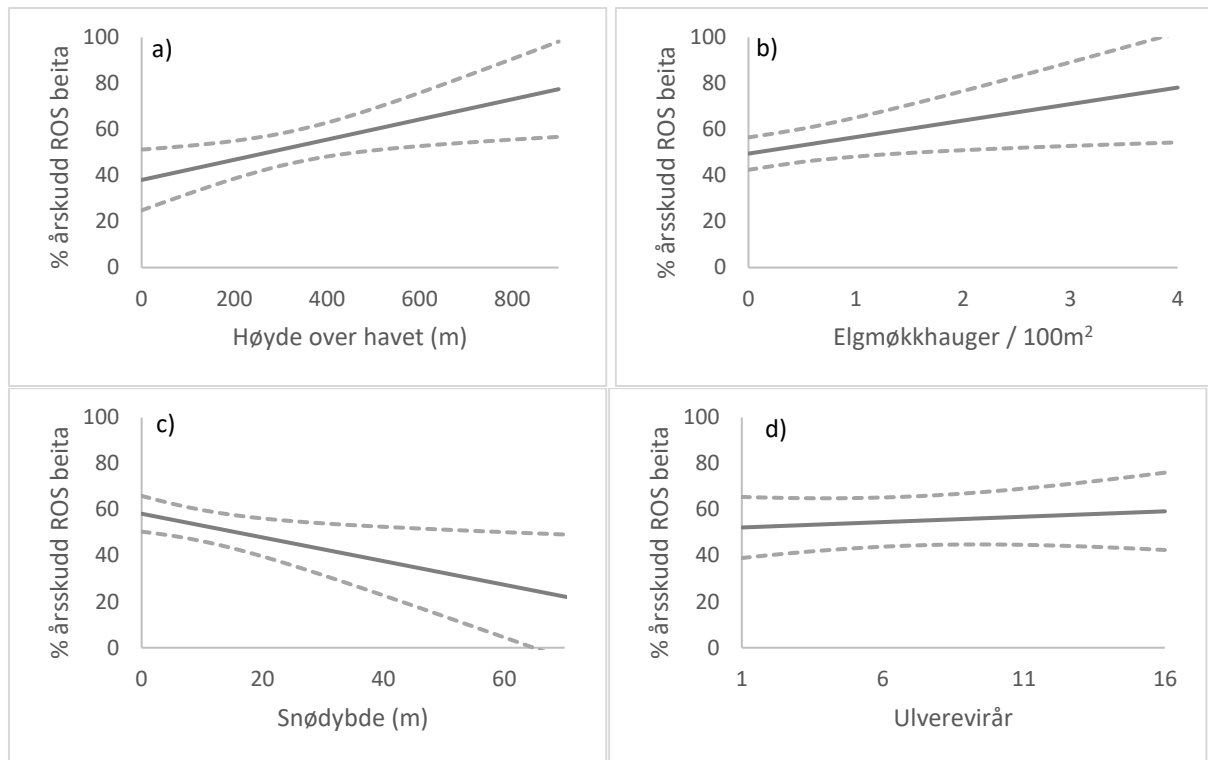


Figur 24 LSK-N: Sannsynligheten for forekomst (0/1) av elgbeite på rogn, osp og Salix-arter (ROS) (predikert verdi $\pm$ 2SE) avhengig av a) hogstklasser og uproduktiv skog (1=hogstflate, 2=ungskog, 3=eldre tynningsskog, 4=hogstmoden skog 5= gammelskog og uprod = uproduktiv skog), b) Tetthet av ROS i beitehøyde for elg per hektar, c) dekning av blåbærlyng (%), d) utenfor og innenfor ulverevir, e) tetthet av elgmøkkhauger, f) antall år ulverevir har vært etablert i prøveflaten

– Probability of occurrence (0/1) of moose browsing on rowan, aspen and Salix spp. grouped (predicted value $\pm$ 2SE), in relation to a) forest management class, b) density of these species in browsing height, c) cover of bilberry, d) inside/outside an average wolf territory, e) density of moose pellet groups and f) number of years a wolf territory was present in the area.

Beitepress (% av årsskudd beita) på rogn, osp og Salix (ROS)

Innenfor/utenfor ulverevir: Høyde over havet, elgtetthet og snødybde var viktige forklaringsvariabler for beitepress (% beita av tilgjengelige årsskudd) på rogn, osp og Salix (ROS), mens ulverevir var lite viktig og ble ikke inkludert i de beste modellene (Tabell 13). Beitepresset på ROS økte med høyde over havet (Figur 25 a), tetthet av elg (Figur 25 b) og minket med økende snødybde (Figur 25 c). Ulverevirår: Antall år ulverevir hadde vært tilstede ble inkludert i de beste modellene, men hadde bare en svak positiv sammenheng med beitepress på ROS (Tabell 13, Figur 25 d).



Figur 25 LSK-N: Beitepress (% beita av tilgjengelige årsskudd, predikert verdi $\pm$ 2SE) på rogn, osp og Salix (ROS) avhengig av a) høyde over havet, b) tetthet av elgmøkk, c) gjennomsnittlig snødybde fra sist vinter i prøveflater der elgbeite var tilstede, og d) Antall år ulverevir har vært etablert i området.

– Browsing pressure (% browsed of available annual shoots, predicted value $\pm$ 2SE) on rowan, aspen and Salix spp. grouped, in relation to a) height above sea level, b) density of moose pellet groups, c) mean snow depth from the previous winter and d) number of years a wolf territory was present.

Tabell 12 Oversikt over analyser av forekomst av elgbeite på rogn, osp og Salix spp. (ROS) fra Landsskogtakseringen 2015-2017 i Norge. Forklaringsvariabler som ble inkludert i de beste modellene (delta AICc < 2) er inkludert, samt retning på koeffisienten (+ er positivt, - er negativt stigningstall) og effektstørrelsen (beta/SE). Variablene i hver modell er sortert fra høy til lav forklaringsverdi (AICc relativ variabel vekt). For kategoriske variabler viser tabellen forskjellen relativ til en kategori, f.eks for hogstklasse er alle klassene sammenlignet med hkl 3.

– Overview of results from analysis of occurrence (0/1) of moose browsing on rowan, aspen and Salix spp. grouped, from the National Forest Inventory of Norway, 2015-2017. The table presents explanatory variables from the best models (delta AICc < 2), the direction of the effect (+ = positive, - = negative) and the effect size (beta/SE). Variables are sorted in descending order from high to low AIC relative variable weight. For categorical variables, the table shows the relative difference to one category, e.g. for forest management class, are all the other classes compared with class 3.

Metode	Respons variabel	Ulvevariabel	Ulv og viktige forklaringsvariabler inkludert i modellen	Effekt retning	Effekt størrelse (β/SE)
Landsskogtakseringen Norge	Forekomst beite på ROS (0/1) N = 468	Ulverevir Utenfor / innenfor	Hogstklasse 1&2 vs 3 Hogstklasse 4&5 vs 3 Hogstklasse uprod vs 3 Tetthet ROS Dekning blåbærlyng Elgmøkk Avstand hovedvei Avstand skogsbilvei <i>Ulverevir</i> Snødybde Høyde over havet	+ - - + + + - + - + +	0,55 -1,61 -1,77 2,48 2,26 1,27 -1,19 0,30 -0,23 0,19 0,11
	Forekomst beite ROS (0/1) N=240	Ulverevirår (År ≥ 1)	Elgmøkk Tetthet ROS Hogstklasse 1&2 vs 3 Hogstklasse 4&5 vs 3 Hogstklasse uprod vs 3 Snødybde <i>Ulverevirår</i> Avstand til hovedvei Tetthet bjørk Høyde over havet Dekning blåbærlyng Avstand til skogsbilvei 2016 vs 2015 2017 vs 2015	+ + + + - + + - + - + + - -	2,23 1,23 0,53 0,03 -0,01 0,26 0,32 -0,12 0,31 -0,18 0,17 0,08 -0,18 -0,02

Tabell 13 Oversikt over analyser av omfang (% årsskudd beita/tilgjengelig) av beite på rogn, osp og Salix spp. (ROS) fra Landsskogtakseringen 2015-2017 i Norge. Forklaringsvariabler som ble inkludert i de beste modellene (delta AICc < 2) er inkludert, samt retning på koeffisienten (+ er positivt, - er negativt stigningstall) og effektstørrelsen (beta/SE). Effekten av ulvevariabler er inkludert for alle modeller, men har effekt = 0 om de ikke ble inkludert i de beste modellene. Variablene i hver modell er sortert fra høy til lav forklaringsverdi (AICc relativ variabel vekt). For kategoriske variabler viser tabellen forskjellen relativ til en kategori, f.eks for år er 2016 og 2017 sammenlignet med 2015.

– Overview of results from analysis of percent browsing pressure on rowan, aspen and Salix spp. grouped, from the National Forest Inventory of Norway, 2015-2017. The table presents explanatory variables from the best models (delta AICc < 2), the direction of the effect (+ = positive, - = negative, 0 = not included in the model, only for wolf variables) and the effect size (beta/SE). Variables are sorted in descending order from high to low AIC relative variable weight. For categorical variables, the table shows the relative difference to one category, e.g. for year, 2016 and 2017 is compared to 2015.

Metode	Respons variabel	Ulvvariabel	Ulv og viktige forklaringsvariabler inkludert i modellen	Effekt retning	Effekt størrelse (β/SE)
Landsskog takseringen Norge	% årsskudd ROS beita, Beite ≥1, N= 245	Ulverevir Utenfor / innenfor	Høyde over havet	+	2,95
			Elgmøkk	+	2,41
			Snødybde	-	2,45
			2016 vs 2015	+	0,54
			2017 vs 2015	-	-0,94
			Dekning blåbærlyng	-	-1,23
			Avstand hovedvei	+	0,40
			Tetthet furu	+	0,21
			Avstand skogsbilvei	+	0,11
			Ulverevir	0	0,03
	% årsskudd ROS beita N=118	Ulverevirår (År ≥ 1)	2016 vs 2015	+	1,71
			2017 vs 2015	-	-1,24
			Avstand skogsbilvei	+	0,53
			Avstand hovedvei	+	0,35
			Ulverevirår	+	0,27
			Elgmøkketetthet	+	0,22
			Tetthet furu	-	-0,11
			Høyde over havet	+	0,11
			Tetthet bjørk	-	-0,11

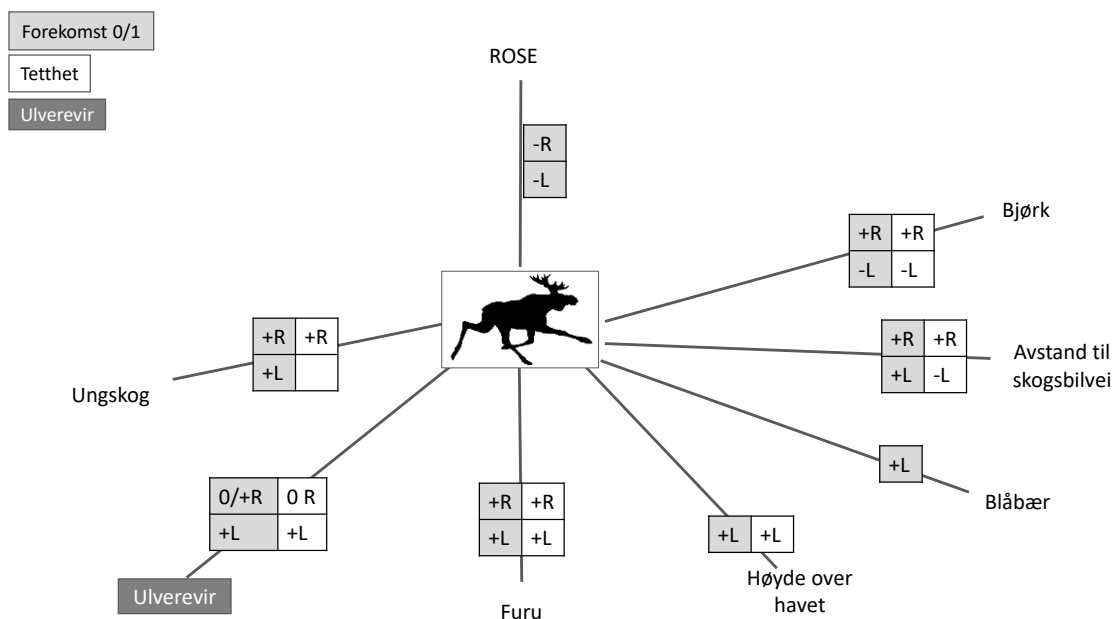
4. Diskusjon

Gjenkomst av store rovdyr i flere områder hvor de tidligere har vært utryddet, har kastet nytt lys på toppredatorenes betydning for biologisk mangfold og dynamikken i økosystemer [7, 61-64]. Spesielt effekter på lavere trofiske nivå (trofiske kaskadeeffekter[65]) har fått mye fokus [64]. Hypotesen om tri-trofiske kaskader sier at store rovdyr kan påvirke vekst av planter og biologisk mangfold i skog gjennom deres effekter på planteetere [8, 61, 66]. I denne rapporten, har vi undersøkt om tri-trofiske effekter forekommer i det skandinaviske økosystemet, ved å fokusere på ulv, elg og viktige beiteplanter for elg som furu og ROSE-arter (rogn, osp, *Salix* spp. og eik). Resultatene i denne rapporten gir ingen støtte for at predasjon fra ulv har redusert tettheten av elg, endret atferd hos elg, redusert elgbeiteskader på furu og økt tetthet av ROSE. Tetthet av elg og beiteskader på furu viste derimot enten ingen forskjell innenfor og utenfor ulverevir, eller var marginalt høyere inni ulverevir, men resultatene varierte noe mellom ulike datasett. Tetthet av ROSE viste også litt ulike resultat, men var oftere lavere innenfor ulveterritorier enn utenfor. Andre forklaringsvariabler, som hogstklasse, tetthet av furu, bjørk og gran, avstand til eller tetthet av veier, og forekomst av gammelt elgbeite, høyde over havet og snødybde var generelt mye viktigere variabler for å forklare variasjonen i tetthet av elg og elgbeiteskader, enn tilstedeværelsen av ulv.

4.1 Elgtetthet innenfor og utenfor ulverevir

Tidligere studier, spesielt fra Nord-Amerika, har vist at store rovdyr kan påvirke lavere trofiske nivå gjennom enten en endring av byttedyrtetthet (redusert tetthet av herbivore på grunn av predasjon), eller en endret atferd av byttedyr (for eksempel endret habitatvalg), eller begge [5, 7, 8, 12, 67]. En effekt av ulv på beitetrykk av elg, forutsetter derfor enten en effekt av ulvens predasjon på elgtetthet, eller en effekt av ulvens predasjon på elgens atferd. Resultatene våre ga ingen støtte for hypotesen om tri-trofiske kaskadeeffekter. Derimot så viste resultatene både fra det norske og det svenske datasettet at forekomst og tetthet av elg enten hadde ingen eller en svak positiv sammenheng med forekomst av ulverevir (Figur 26). Vi fant heller ingen forskjell i endring i elgbestanden over tid mellom innenfor og utenfor ulverevir. Fra et forvaltningsperspektiv, så var elgtetthet i praksis lik innenfor og utenfor ulverevir. Vi har brukt elgmøkk fra foregående vinter som en indeks på elgtetthet i denne studien, og det reflekterer vintertetthet av elg. Tetthet av elgmøkkhauger er en god indikator på tid brukt av elgen i ulike habitat [68]. Sommertetthet av elg kan vise andre mønstre, da elgen endrer habitatvalg mellom vinter og sommer, og tettheten av elg vil også påvirkes av reproduksjon, predasjon på kalver og jakt over sommer og høst.

Selv om vi fant kun en svak økning i elgtetthet innenfor ulverevir, så viser resultat fra to tidligere studier på effekten av ulv i Skandinavia på at ulverevir ble etablert oftere i områder som hadde høyt jaktutbytte av elg, noe som tyder på en høyere elgtetthet, enn områder i nærheten uten ulv [17, 69]. En alternativ forklaring er at atferden til elgjegere og elgforvaltere bidrar til høyere elgtetthet innenfor ulverevir. Et tidligere studier har vist at idet ulven etablerte seg i ulverevir i Sverige, viste jaktutbyttet i det samme området en umiddelbar reduksjon [17]. Dette kan forklares ved at elgforvaltningen ser det nødvendig å redusere kvotene for å kompensere for predasjon for ulv, for å opprettholde et høyt jaktutbytte i fremtiden. Dette kan føre til at vi ikke ser noen effekt av ulvens predasjon på tetthet av elg i ulverevir. Hvis reduksjonen av kvotene overkompenserer for ulvepredasjon, vil elgtettheten faktisk bli høyere innenfor ulverevir, motsatt av forventet. Så både habitatvalg hos ulv, og atferd hos jegere, kan potensielt forklare at vi fant i praksis ingen, eller en svakt positiv tetthet av elg innenfor ulverevir.



Figur 26 Sammenheng mellom ulverevir og andre miljøvariabler på forekomst (grå) og tetthet (hvit) av elgmøkkhauger, en indeks på elgtetthet. De to datasettene som inkluderte elgmøkk er angitt ved R=Riksskogstakseringen (S) og L = Landskogtakseringen (N). + angir en positiv sammenheng, - angir en negativ sammenheng mellom elgtetthet og variabelen.

– Relationships between wolf territories (dark grey) and environmental variables and presence (light grey) and abundance (white) of moose pellet groups in winter. The different datasets are R=Swedish and L= Norwegian national forest inventory. + annotates a positive relationship, - annotates a negative relationship 0 = no relationship

4.2 Elgadferd innenfor og utenfor ulverevir

Store rovdyr kan også påvirke lavere trofiske nivå gjennom en endret atferd hos byttedyr, som for eksempel endret habitatbruk i tid og rom for å unngå predator eller økt tidsbruk på speiding etter predator og redusert tid til furasjering [5, 7, 8, 12, 67]. Vi har derfor også undersøkt om elgens habitatseleksjon endrer seg ved tilstedeværelse av ulverevir, ved å undersøke hvordan interaksjonen mellom tilstedeværelse av ulverevir, og ulike hogstklasser påvirket tetthet av elg, beitetrykk på furu og tetthet av ROSE. En måte for byttedyr å tilpasse seg tilstedeværelse av predator, er å unngå habitat med høy predasjonsrisiko. En tidligere studie fra Skandinavia har vist at predasjonsrisiko for elg fra ulv er høyere i hogstflater og ungskog [40]. Vi ville derfor forventet redusert bruk av disse habitatene innenfor ulverevir, i forhold til andre hogstklasser, sammenlignet med utenfor ulverevir. Vi fant ingen støtte for endret habitatvalg hos elg i hverken det svenske eller norske datasettet. Vi fant at interaksjonen mellom ulverevir og hogstklasse forklarte variasjon i beitetrykk på furu og forekomst av ROS i det norske datasettet, men retningen var motsatt av forventet. Istedenfor lavere bruk av ungskog og hogstflater hvor predasjonsrisikoen er høyere, fant vi høyere beitetrykk på furu i hogstflater og ungskog innenfor ulverevir sammenlignet med utenfor ulverevir, og mindre beitetrykk i eldre skog og uproduktiv skog innenfor ulverevir. Forekomst av ROS var også lavere i ungskog innenfor sammenlignet med utenfor ulverevir, men høyere innenfor ulverevir i eldre skog. Det var også mindre ROS i uproduktiv skog innenfor ulverevir, men dette kan skyldes andre faktorer vi ikke har inkludert i analysen, som f.eks. produktivitet. Våre resultat viser ingen endring i elgens habitatvalg innenfor

ulverevir, med konsekvenser for beitetrykk og ROS-arter, og gir derfor ingen støtte for at elgen tilpasser sitt habitatvalg etter predasjonsrisiko fra ulv. Våre resultat er også i tråd med andre nyere studier, som ikke finner noen endring i habitatvalg hos elg ved rekolonisering av ulv i Skandinavia [41, 70, 71].

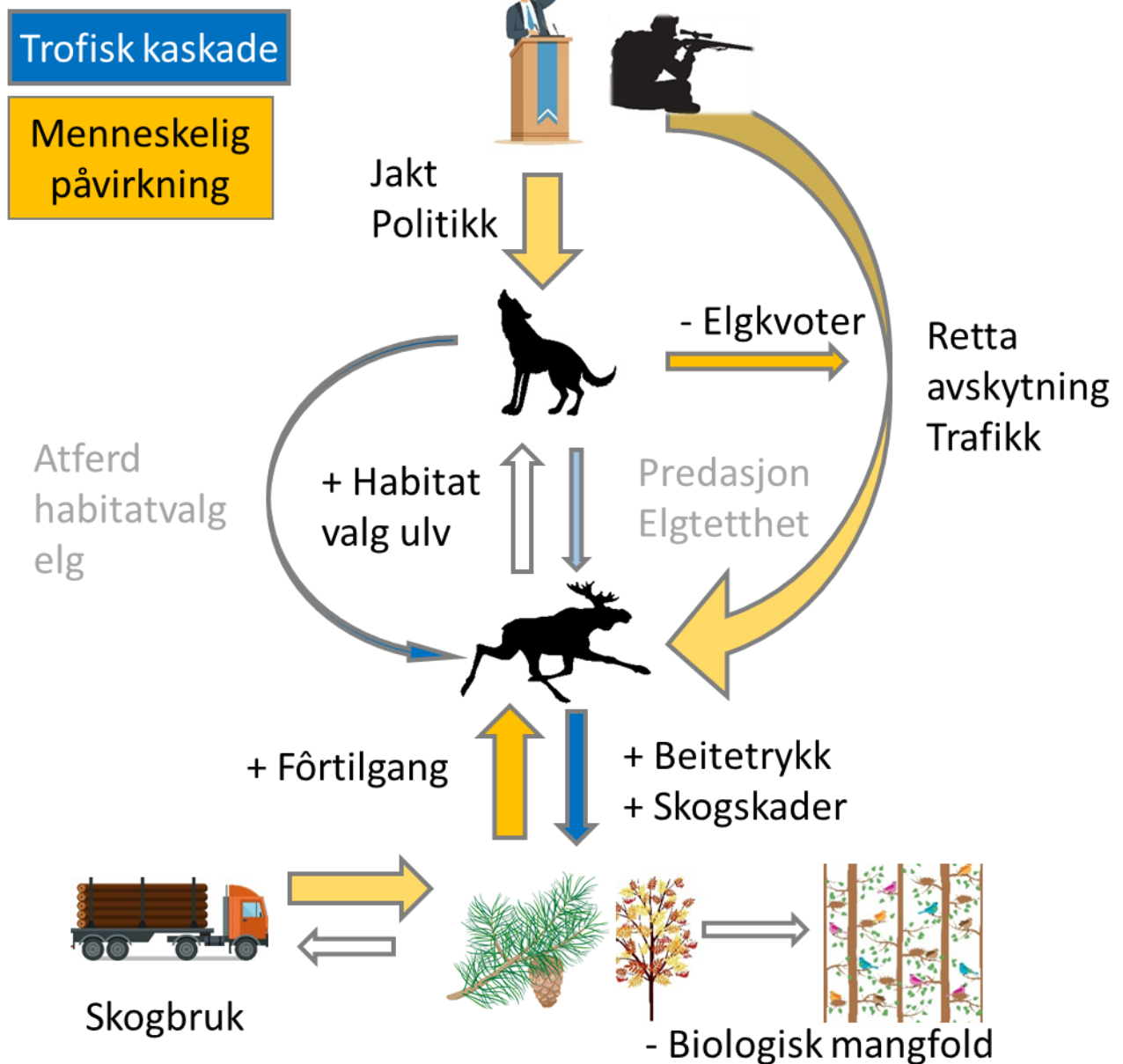
4.3 Lav effekt av predatorer i sterkt menneskepåvirkede landskap

Våre resultater står i motsetning til flere andre studier av store rovdyr, og for ulv spesielt studier fra Nord-Amerika [5, 7, 8, 67]. Et litteraturstudie av trofiske effekter av store rovdyr [12], argumenterer for at i landskap med sterk menneskelig påvirkning, er det lite potensiale for trofiske kaskadeeffekter av store rovdyr gjennom predasjon og redusert tetthet av byttedyr.

Den første årsaken til dette er at store rovdyr ofte er begrenset gjennom jakt, som holder rovdyrbestandene nede på et så lavt nivå, at det begrenser effekter av rovdyrenes predasjon på bestanden av byttedyr. Selv om ulvebestanden i Skandinavia har kommet tilbake og vokst siden 1983, så er bestanden sterkt begrenset både ved lovlig og ulovlig jakt [72, 73]. En analyse av størrelsen på ulverevir i relasjon til bestandsstørrelse og tilgang på byttedyr viste at ulvebestanden i Skandinavia er ikke begrenset av byttedyrtilgang eller plass [53]. Dette tyder på at ulvepopulasjonen begrenses av jakt til et nivå som er langt under den økologiske bæreevnen for ulv i landskapet, og derfor er det heller ikke sannsynlig at predasjon fra ulv foreløpig har en begrensende effekt på tetthet av elg, deres viktigste byttedyr.

Den andre årsaken, er at byttedyrbestandene er sterkt påvirket av jakt, akkurat som rovdyrene. Dødelighet ved jakt er den viktigste regulerende faktoren for elgbestanden i Skandinavia [20, 74], deretter kommer trafikk, rovdyr og sykdom [75, 76]. Dette betyr at avgang ved jakt (ca. 0,2-0,5 elg per km² [17]) er den viktigste dødelighetsårsaken for elg også innenfor ulverevir (ulv dreper ca. 0,1 elg per km² i et gjennomsnittlig ulverevir, der elg er viktigste byttedyr [74])[17, 77]. Det kan derfor være viktigere for elgen å justere sin atferd i forhold til jegere, mer enn til ulv. Jegere og ulv kan også ha forskjellige effekter på aldersfordeling av elgbestanden [77]. Andel kalv skutt under jakt ligger på rundt 30% i Norge og 40-50% i Sverige, mens ulver dreper i snitt ca. 80% kalv i snitt gjennom hele året. Dette gir større effekter av jakt enn predasjon på regulering av elgbestanden, ettersom dødelighet av kalv har mindre å si for populasjonsveksten enn dødelighet av voksne [73].

Den tredje årsaken til lavt potensiale for predasjonseffekter, er at mennesker subsidierer både tilgang og kvalitet på fôr for byttedyrbestandene gjennom intensivt skogbruk, landbruk og tilleggsfôring [78-80]. Intensivt skogbruk har ført til høyere fôrproduksjon for elg gjennom bruk av flatehogst versus plukkhogst, som fører til høy tilgang på kvalitetsfôr i tidlige suksesjonsstadier i konsentrerte områder [81-83]. Hogstflater skaper økt tilgang på lys og næring, som favoriserer bjørk, og ROSE arter, viktige beiteplanter for elg. I tillegg øker skogsgjødsling ved bruk av nitrogen smaklighet, næringsinnhold og vekst hos plantene [84]. Økt produktivitet har økt bæreevnen for elg i landskapet, og har ført til en av de tetteste elgbestandene i verden [20, 79]. Potensialet for tri-trofiske kaskadeeffekter avhenger av produktiviteten i landskapet, og er høyere ved lav enn høy produktivitet [85]. Et studie av rådyr i Europa, viste også støtte for denne hypotesen [86]. Tetthet av rådyr ble påvirket av produktivitet i landskapet, andel skog i landskapet og predasjon fra ulv og gaupe, men effekten av predasjon økte i områder med lav produktivitet og hardere vintre. Intensivt skogbruk kan derfor redusere potensialet for trofiske kaskadeeffekter i Skandinavia, ved å opprettholde høye byttedyrpopulasjoner. Tilsammen kan disse 3-4 faktorene redusere potensialet for tri-trofiske kaskadeeffekter gjennom effekter av rovdyr på byttedyrtetthet i miljø med middels til sterk menneskelig påvirkning slik som i Skandinavia, og kan forklare hvorfor vi ikke finne slike effekter i resultatene i denne rapporten (Figur 27).



Figur 27 Hvordan trofiske kaskader utspiller seg i et forenklet skandinavisk økosystem, som er sterkt menneskepåvirket (gule piler). Mennesker holder nede rovdyrbestandene gjennom lovlig og ulovlig jakt, og regulerer elgbestanden gjennom retta avskytning for høy avkastning. Jakt kan påvirke både tetthet og atferd hos ulv og elg. Skogbruket øker fôrtilgangen for elg, og fører til økt vekst og tetthet av elgbestanden. Høy elgtetthet fører til høyt beitetrykk og skogskader. Dette gjør at effektene av ulvens predasjon på tetthet av elg og habitatvalg hos elg er begrenset, og det er lite potensiale for trofiske kaskadeeffekter (blå piler). Figurene er hentet fra www.colourbox.com [42].

– A simplified Scandinavian ecosystem, with potential trophic cascades as blue arrows, and anthropogenic effects as yellow arrows. Humans limit carnivore populations, through hunting, and limit the effects of predation of wolves on moose, and hence the potential for trophic cascades. Moose populations are managed for maximum sustainable yield. Forestry creates forage for moose populations though clearcutting. High moose densities lead to high browsing pressure on trees (figures from www.colourbox.com).

På den annen side har andre studier fra Europa funnet resultater som tyder på at store rovdyr kan påvirke tettheten av byttedyr også i menneskepåvirkede miljø [87-89]. I Polen, viser ulv en sterk effekt på tettheten av deres viktigste byttedyr, hjort [87], men denne studien var fra Bialowieza nasjonalpark, med mindre menneskelig påvirkning. I Finland ser det ut til at ulven har ført til en reduksjon i bestanden av vill skogsrein, gjennom tilsynelatende konkurranse med et annet viktig byttedyr nemlig elg [88]. Dette kan forklares ved at skogbruket er positivt for mattilgang for elg, men ikke for rein. I Romania, har en høy tetthet av ulv og brunbjørn redusert tettheten av planteetere (hjort og rådyr), selv om effekten av menneskers jakt og arealbruk var mye viktigere [89], men i dette studiet var tettheten av ulv mye høyere enn i Skandinavia. Disse eksemplene viser at effekten av store rovdyr på byttedyrpopulasjoner er kompleks, og avhenger ofte av menneskelig påvirkning, slik som jakt på hjortedyr, forvaltning av skog, og alternative byttedyr.

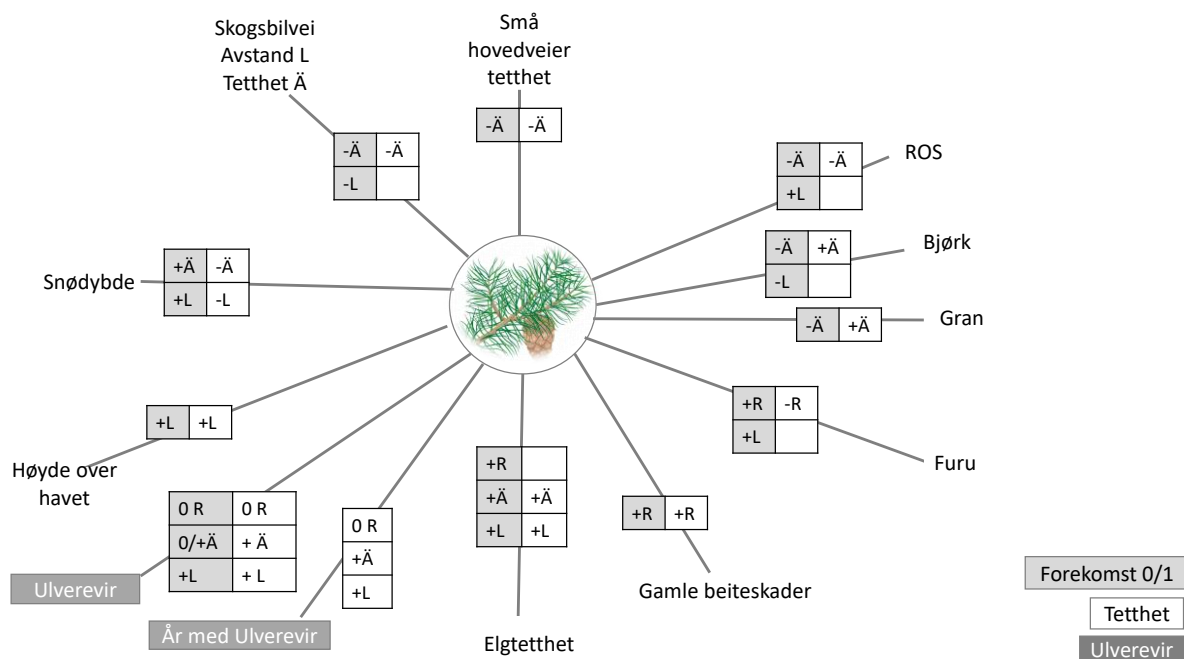
De fleste områder som er tilgjengelig for gjenkomst av store rovdyr i framtiden, er sannsynligvis sterkt menneskelig påvirket. Menneskelig atferd i forhold til store rovdyr vil derfor være en viktig faktor som vil styre hva slags effekter store rovdyr vil ha på deres byttedyr, og dermed potensialet for trofiske kaskadeeffekter. To studier som brukte data fra mange ulike studieområder på tetthet av både planteetere og store rovdyr i et større geografisk perspektiv, kom fram til samme konklusjon [90, 91]. Disse studiene viser at forskjellige predatorarter kan ha variabel effekt på byttedyr, og understreker i tillegg at antall arter av store rovdyr kan være essensielt for hvordan lavere trofiske nivå blir påvirket av predasjon. Et eksempel på dette er at når både ulv, bjørn og jegere forekommer i samme område, så kan det få store effekter på tettheten av hjortevilt [90, 91].

4.4 Effekter av ulverevir på beiteskader på furu

Selv om furu er en middels selektert art i dietten til elg i Skandinavia, så utgjør den en av de viktigste beiteplantene i biomasse om vinteren [35, 92]. Beiteskader på furu anses som et stort problem for skogsindustrien, ettersom skader påvirker virkeskvalitet og biomasseproduksjon og kan føre til store økonomiske tap [24, 78]. Derfor er faktorer som påvirker elgbeite og beiteskader viktige både for elgens økologi og forvaltning av skogøkosystemet, men også for produksjon av tømmer og biomasse. Beiteskader på furu hadde også ingen, eller motsatt effekt av den man vil forvente etter tri-trofisk kaskadehypotesen, for beiteskader var enten like høye eller høyere innenfor ulverevir sammenlignet med utenfor, effekten varierte noe med ulike datasett (Figur 28).

Ettersom vi ikke fant noen effekt av ulverevir på hverken elgtetthet eller elgens habitatvalg, kan jo det forklare hvorfor vi ikke fant lavere beiteskader innenfor ulverevir. Men det gjenstår fortsatt å forklare hvorfor beiteskadene innenfor ulverevir faktisk var høyere enn utenfor. Vi fant en marginalt høyere elgtetthet innenfor ulverevir sammenlignet med utenfor, og mekanismene for dette er diskutert over. Men økningen i beiteskader var mye sterkere og gikk igjen i flere analyser, sammenlignet med effekten på elgtettet. Dette tyder på at det er høyere beitetrykk innenfor ulverevir enn utenfor, som ikke kan forklares med høyere elgtetthet. En hypotese som kan forklare høyere beiteskader innenfor ulverevir, er at elg i ulverevir beveger seg mye mer for å unngå ulv, enn elg utenfor ulverevir. Dette kan potensielt føre til høyere energiforbruk, og høyere beitetrykk. Men det finnes ikke noe data som støtter denne hypotesen. Et tidligere studie undersøkte bevegelse hos elg i forhold til predasjonsrisiko fra ulv, og fant ut at elgens forflytningsrate hadde ingen sammenheng med predasjonsrisiko fra ulv [93]. Dermot var forflytningsraten høyere for enslig ku enn ku med kalv, og høyere om sommeren enn om vinteren. Så hypotesen om økt forflytning hos elg i ulverevir, kan ikke forklare våre resultat.

Et annet studie, som er kanskje mer relevant, undersøkte beitetrykk fra elg i ungsog i Sverige i relasjon til kantsoner, og perioden ulverevir hadde vært tilstede [41]. Deres resultat ligner på våre, de fant også høyre beitetrykk i områder som var mye brukt av ulv, men at tilstedeværelse av ulv ikke var en viktig forklaringsvariabel for beitetrykk. Derimot minket beitetrykk med økende tretetthet og økende høyde på trær. De forklarte det høyere beitetrykket i ulverevir med at ulv foretrekker å etablere seg i områder lengre vekk fra menneskelig aktivitet [94], og disse områdene er ofte mindre produktive områder i landskapet. I områder med lav primærproduksjon, vokser trærne sakte, kompenserer dårligere for beite, og står lenger i beitehøyde [95], og tettheten er ofte lavere. Dette kan føre til mer beiteskade i områder med lav produktivitet [24], men dette er ikke entydig, da andre studier viser at andel beiteskader kan øke med produktivitet [26]. Vi har dessverre ikke kunnet inkludere produktivitet i våre analyser i denne rapporten, men det vil være viktig å undersøke denne hypotesen i framtidige analyser av ulvens effekt på lavere trofiske nivå.



Figur 28 Sammenheng mellom ulverevir og andre miljøvariabler på forekomst (grå) og omfang (hvit) av beiteskader på furu i ungsog. De tre datasettene er angitt ved R=Riksskogstaksering, Å = Äbin, L = Landskogstaksering. + angir en positiv sammenheng, - angir en negativ sammenheng mellom beiteskader på furu og variabelen.

– Relationships between wolf territories (dark grey) and environmental variables and presence (light grey) and proportion (white) of browsing damage on Scots pine in young forest. The different datasets are R=Swedish and L= Norwegian national forest inventory, Å = Swedish moose browsing inventory. + annotates a positive relationship, - annotates a negative relationship 0 = no relationship

4.5 Effekter av andre variabler på beiteskader på furu

Resultatene i denne rapporten viser at mange andre variabler var mye viktigere for å forklare variasjon i beiteskader enn det ulverevir var (Figur 28). Gran og furu er de viktigste kommersielle treartene i Skandinavia [96], og selv om de forekommer sammen i blandede bestand, er tettheten av gran og furu ofte negativt korrelert. Vi fant forskjellige effekter av disse på beiteskader på furu, beiteskader forekom der hvor det var høy tetthet av furu, og lav tetthet av gran, dette kan forklares ved at beiteskader forekommer oftest i furubestand, da gran er lavt selektert av elg [97, 98]. Der beiteskader var tilstede, minket de med økende tetthet av furu og økte med økende tetthet av gran. Dette stemmer

med det som er observert i lignende studier [39, 99], når det er mer furu tilstede, vil det bli flere trær med beiteskader, men lavere andel trær med beiteskader – en fortynningseffekt.

Forekomst av alternativt beite, som f.eks bjørk og ROSE, kan også påvirke beite på furu [26, 39], men sammenhengen er kompleks og varierer med konteksten. Bjørk er en vanlig art i store deler av Skandinavia, og er en viktig fôrart for elg [81, 100]. I dette studiet hadde bjørk samme effekt som gran; forekomst av beiteskader på furu var lavere der hvor det var mye bjørk, men der hvor beiteskader var tilstede var de høyere. En sammenheng mellom forekomst av bjørk og beiteskader på furu er kjent fra andre studier [99]. Den første effekten, kan igjen skyldes at det er mer skader i bestand med mer furu. Den andre kan virke ulogisk, da bjørk er et alternativt fôr til furu, men på vinterstid kan de ha noenlunde lik preferanse [97, 98]. En annen forklaring kan være at hvis bjørk er høyere enn furu, og skygger for denne, kan dette øke smakligheten av furu for elgen [101]. ROSE hadde både positive og negative effekter på forekomst av furubeite, men en negativ sammenheng med andel beiteskader. Dette kan skyldes at disse artene er høyere selektert enn furu av elgen [98, 102], men også at de forekommer i lavere tetthet der det er mye elg og dermed mye beiteskader, som framkommer av resultatene på sammenhengen mellom elgtetthet og ROSE (Figur 27 og 29) og elgtetthet og beiteskader (Figur 28).

Dette studiet bekreftet at gamle beiteskader øker sannsynligheten for nye beiteskader på furu, som stemmer overens med tidligere studier [38, 103]. Dette kan skyldes individuelle genotyper som er mer smaklige, eller planteresponser til tidligere beiting som øker næringsinnhold, reduserer antibeitestoffer og endrer morfologi på planter utsatt for beiting [104, 105]. Det er ikke bare enkelte furutrær, men det kan være hele områder med furutrær i kommersiell skog, som blir gjenstand for gjentatt beite [99], som indikerer at elgen vender tilbake til de samme områdene.

Snødybde viste en sammenheng med høyere forekomst av beiteskader, men lavere andel beiteskader der skader var tilstede. Snødybde kan redusere tilgangen til alternativt fôr i feltsjiktet, som for eksempel blåbærlyng, og føre til at beiteskader forekommer i områder med mer snø. Samtidig kan høye snødybder til en viss grad beskytte små furutrær fra beiting. I tillegg kan snødybde påvirke habitatvalg hos elg, som vist i tidligere studier [39, 106], og dette støttes også av at vi fant en svak negativ sammenheng mellom snødybde og forekomst av elgmøkk. Dette kan forklare at omfanget av skader minket med snødybde, hvis elgen trekker til områder med mindre snø.

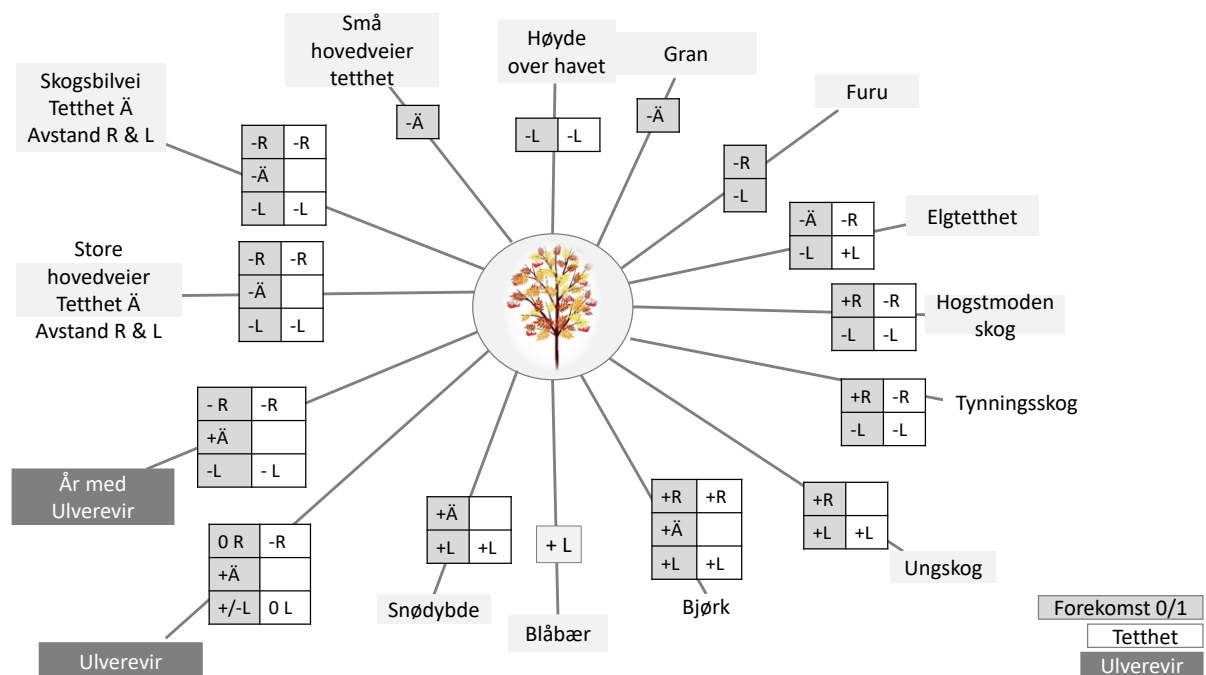
Beiteskader på furu forekom oftere langt fra skogsbilveier, og i områder med lav tetthet av skogsbilveier og små hovedveier. Der hvor det var beite tilstede, var også andel beiteskader lavere ved høy tetthet av skogsbilveier og hovedveier (Figur 28). Dette kan ha sammenheng med elgens habitatvalg, da forekomst av elg var også høyere langt fra skogsbilveier. Tetthet av elg der elg var tilstede viste motsatte effekter mellom Norge og Sverige, med høy tetthet langt unna skogsbilvei i Riksskogstakeringen, og høy tetthet nærme skogsbilveier i Landsskogstakseringen. Hjortedyr kan unngå skogsbilveier for å unngå predasjonsrisiko fra jegere, og det kan føre til mindre beiteskader langs vei [107], samtidig ser vi at det er høy forekomst av ROSE arter nærme vei (Figur 29), som kan gjøre disse områdene attraktive for beite. På den annen side viser tidligere studier at hovedveier ofte har større effekt enn småveier, og at elgen selekterer beite lenger vekk fra hovedveier [108], men når hovedveier blir barrierer for migrasjon, kan ofte beiteskader øke langs hovedveier [109].

4.6 Effekter av ulverevir på arter viktig for biologisk mangfold

I motsetning til furu, som har stor kommersiell verdi, så har høyt selekterte arter i elgens diett, som rogn, osp, vier og eik (ROSE), liten økonomisk verdi for skogsindustrien. De er derimot sjeldne i dagens kommersielle skoglandskap, men er ofte ansett som viktige for biologisk mangfold i boreal skog,

ettersom de er viktig for mange moser, lav, sopp, insekter og fugler [110]. Ettersom store rovdyr kan potensielt påvirke biologisk mangfold gjennom effekter på byttedyr [62], har vi også undersøkt om forekomst og tetthet av ROSE-artene viser en sammenheng med forekomst av ulv.

Vi fant heller ingen støtte for at forekomst av ulverevir fører til økt forekomst og tetthet av arter viktig for biologisk mangfold (ROSE). Forekomst av ROSE var lavere innenfor ulverevir enn utenfor både for Riksskogtakseringen og Landsskogtakseringen, mens den var høyere innenfor ulverevir i Äbin, men tettheten av ROSE var lavere innenfor ulverevir for alle tre datasett (Figur 29). Dette kan kanskje skyldes litt ulike metoder i Äbin versus skogtakseringene. For tetthet av ROSE var også andre variabler enn ulverevir mye viktigere for å forklare variasjonen i datasettet, akkurat som for elgtetthet og beite på furu. Det vil si at andre faktorer som avstand til vei, høyde over havet, snødybde, hogstklasse og tetthet av andre arter er antakelig viktigere styrende faktorer enn ulverevir for forekomst og tetthet av ROSE. Det er interessant at forekomst av ROSE var høyere nærme skogsbilveier (Figur 29), mens elgen forekommer oftere langt fra skogsbilvei (Figur 27). Dette kan tyde på at effektene av vei henger sammen med elgtetthet, men kan også skyldes andre faktorer som mer lys, næringstilgang og muligheter for etablering langs vei [111]. Den positive relasjonen med snødybde (Figur 29), kan også indikere at snøen til en viss grad beskytter ROSE-arter mot beiting.



Figur 29 Sammenheng mellom ulverevir og andre miljøvariabler på forekomst (grå) og tetthet (hvit) av arter viktige for biologisk mangfold (rogn, osp, vier og eik, ROSE). De tre datasettene er angitt ved R=Riksskogtakseringen, Ä = Äbin, L = Landsskogtakseringen. + angir en positiv sammenheng, - angir en negativ sammenheng mellom ROSE og variablene. For Äbin ble det bare målt forekomst av ROSE, ikke tetthet.

– Relationships between wolf territories (dark grey) and environmental variables and presence (light grey) and abundance (white) of rowan, aspen, willow and oak (RAWO). The different datasets are R=Swedish and L=Norwegian national forest inventory, Ä = Swedish moose browsing inventory. + annotates a positive relationship, - annotates a negative relationship 0 = no relationship. For Ä only presence of RAWO was measured, not density.

5. Konklusjoner

I denne rapporten fant vi ingen støtte for hypotesen om tri-trofiske kaskadeeffekter av ulv på elg og elgbeite i det skandinaviske økosystemet. Denne konklusjonen baseres på våre resultat:

- Ingen forskjell i vintertetthet av elg innenfor og utenfor ulverevir
- Ingen forskjell i habitatvalg hos elg innenfor og utenfor ulverevir
- Svakt høyere beitetrykk og beiteskader på furu innenfor ulverevir enn utenfor
- Noe lavere tetthet av ROSE-arter innenfor ulverevir enn utenfor

Våre resultat samsvarer med tidligere studier fra Skandinavia, som heller ikke har funnet noen effekt av ulv på atferd hos elg, og høyere beitetrykk i ulveområder. I dagens Skandinavia er mange andre faktorer viktigere for å forklare geografiske variasjoner i tetthet av elg, beiteskader og tetthet av ROSE, sammenlignet med forekomst av ulv. En kombinasjon av faktorer påvirket av skogbruket (hogstklassefordeling, artssammensetning og skogsbilveier) og landskapets fysiske egenskaper som høyde over havet, klima og produktivitet har stor betydning for fordeling av elg og beitepress på viktige trearter i landskapet.

Selv om det har vist seg at gjenkomsten av store rovdyr kan ha effekter på flere nivåer i næringskjeden, så er disse effektene observert i områder med lav eller ubetydelig menneskelig påvirkning, som for eksempel nasjonalparker. I områder som er sterkt menneskelig påvirket, kan rovdyr ha liten eller begrenset effekt på både byttedyr og vegetasjon. Dette skyldes blant annet begrensning av rovdyr og byttedyr gjennom jakt, samt sterk påvirkning på vegetasjon og miljø gjennom intensivt skog- og jordbruk. En annen viktig faktor, som kan ha stor betydning i denne sammenhengen, er menneskelig atferd i forhold til store rovdyr, for eksempel gjennom redusert jakt i ulverevir, som vil igjen styre hva slags effekter store rovdyr vil ha på økosystemet.

Resultatene fra dette studiet har derfor større relevans for andre områder hvor rovdyr kommer til å komme tilbake i framtiden, enn studier fra områder med lav menneskelig påvirkning. Dette er fordi en stor andel av de områdene som er tilgjengelig for rekolonisering av rovdyr framover også er sterkt påvirket av menneskelig aktivitet. Våre resultat styrker konklusjonen om at effekten av store rovdyrs påvirkning på økosystemet er kompleks, og varierer sterkt med lokale forhold, både det fysiske miljøet, og menneskelig aktivitet og atferd.

6. Referanser

1. Pace ML, Cole JJ, Carpenter SR, Kitchell JF: **Trophic cascades revealed in diverse ecosystems.** *Trends Ecol Evol* 1999, **14**(12):483-488.
2. Strong DR: **Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems.** *Ecology* 1992, **73**(3):747-754.
3. Paine RT: **A note on trophic complexity and community stability.** *The American Naturalist* 1969, **103**(929):91-93.
4. Lima SL, Dill LM: **Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus.** *Can J Zool* 1990, **68**(4):619-640.
5. Creel S, Christianson D: **Relationships between direct predation and risk effects.** *Trends Ecol Evol* 2008, **23**(4):194-201.
6. Schmitz OJ, Beckerman AP, O'Brien KM: **Behaviorally mediated trophic cascades: effects of predation risk on food web interactions.** *Ecology* 1997, **78**(5):1388-1399.
7. Terborgh J, Holt RD, Estes JA, Terborgh J, Estes J: **Trophic cascades: what they are, how they work, and why they matter.** *Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature* 2010, **1**:18.
8. Ripple WJ, Larsen EJ: **Historic aspen recruitment, elk, and wolves in northern Yellowstone National Park, USA.** 2000, **95**(3):361-370.
9. Kuijper DPJ, de Kleine C, Churski M, van Hooft P, Bubnicki J, Jędrzejewska B: **Landscape of fear in Europe: wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland.** *Ecography* 2013, **36**(12):1263-1275.
10. Beschta RL, Painter LE, Ripple WJ: **Trophic cascades at multiple spatial scales shape recovery of young aspen in Yellowstone.** *For Ecol Manage* 2018, **413**:62-69.
11. Kauffman MJ, Brodie JF, Jules ES: **Are wolves saving Yellowstone's aspen? A landscape-level test of a behaviorally mediated trophic cascade.** *Ecology* 2010, **91**(9):2742-2755.
12. Kuijper D, Sahlén E, Elmhagen B, Chamaillé-Jammes S, Sand H, Lone K, Cronsigt J: **Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes.** *Proc R Soc B* 2016, **283**(1841):20161625.
13. Ritchie EG, Elmhagen B, Glen AS, Letnic M, Ludwig G, McDonald RA: **Ecosystem restoration with teeth: what role for predators?** *Trends Ecol Evol* 2012, **27**(5):265-271.
14. Haswell PM, Kusak J, Hayward MW: **Large carnivore impacts are context-dependent.** *Food Webs* 2017, **12**:3-13.
15. Sergio F, Caro T, Brown D, Clucas B, Hunter J, Ketchum J, McHugh K, Hiraldo F: **Top predators as conservation tools: ecological rationale, assumptions, and efficacy.** *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 2008, **39**:1-19.
16. Sand H, Wikenros C, Wabakken P, Liberg O: **Cross-continental differences in patterns of predation: will naive moose in Scandinavia ever learn?** *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 2006, **273**(1592):1421-1427.
17. Wikenros C, Sand Haa, Bergström R, Liberg O, Chapron G: **Response of moose hunters to predation following wolf return in Sweden.** *PLoS ONE* 2015, **10**(4):e0119957.
18. Statistisk sentralbyrå: **Statistisk årbok / Statistical yearbook of Norway.** Oslo: Statistisk sentralbyrå : I kommisjon hos Aschehoug og Universitetsforlaget.; 2013.
19. SCB S: 2017 **Befolkningstäthet (invånare per kvadratkilometer), folkmängd och landareal efter region och kön. År 1991 - 2017** [http://www.statistikdatabasen.scb.se/pxweb/sv/ssd/START_BE_BE0101_BE0101C/BefAr_ealTathetKon/?rxid=59b6721b-6ca1-4d12-9413-c83954148a53]
20. Lavsund S, Nygren T, Solberg EJ: **Status of moose populations and challenges to moose management in Fennoscandia.** *Alces* 2003, **39**:109-130.

21. SSB: 2018 Statistisk sentralbyrå: jakt og fiske [<http://www.ssb.no/jord-skog-jakt-og-fiskeri/statistikker/elgjakt>]
22. 2018 Älgdata [www.algdata.se]
23. Angelstam P, Wikberg P-E, Danilov P, Faber WE, Nygren K: **Effects of moose density on timber quality and biodiversity restoration in Sweden, Finland, and Russian Karelia.** *Alces* 2000:133-146.
24. Lavsund S: **Moose relationships to forestry in Finland, Norway and Sweden.** *Swedish Wildlife Research Suppl* 1987:229-244.
25. Bergqvist G, Bergström R, Edenius L: **Patterns of stem damage by moose (*Alces alces*) in young *Pinus sylvestris* stands in Sweden.** *Scand J For Res* 2001, **16**(4):363-370.
26. Bergqvist G, Bergström R, Wallgren M: **Recent browsing damage by moose on Scots pine, birch and aspen in young commercial forests – effects of forage availability, moose population density and site productivity.** *Silva Fenn* 2014, **48**(1).
27. Heikkilä R, Härkönen S: **Moose (*Alces alces* L.) browsing in young Scots pine stands in relation to the characteristics of their winter habitats.** *Silva Fenn* 1993, **27**(2):127-143.
28. Ezebilo EE, Sandstrom C, Ericsson G: **Browsing damage by moose in Swedish forests: assessments by hunters and foresters.** *Scand J For Res* 2012, **27**(7):659-668.
29. Sandstrom C, DiGasper SW, Ohman K: **Conflict resolution through ecosystem-based management: the case of Swedish moose management.** *International Journal of the Commons* 2013, **7**(2):549-570.
30. Bergman M, Åkerberg S: **Moose hunting, forestry, and wolves in Sweden.** *Alces* 2006, **42**:13-23.
31. Mattsson L, Boman M, Ericsson G: **Jakten i Sverige: ekonomiska värden och attityder jaktåret 200506:** Adaptiv förvaltning av vilt och fisk, Sveriges lantbruksuniversitet; 2008.
32. Sand H, Zimmermann B, Wabakken P, Andr  n H, Pedersen HC: **Using GPS technology and GIS cluster analyses to estimate kill rates in wolf-ungulate ecosystems.** *Wildl Soc Bull* 2005, **33**(3):914-925.
33. Sand H, Wabakken P, Zimmermann B, Johansson   , Pedersen HC, Liberg O: **Summer kill rates and predation pattern in a wolf–moose system: can we rely on winter estimates?** *Oecologia* 2008, **156**(1):53-64.
34. Broman E, Wallin K: **Density dependent effects in moose (*Alces alces*)—an experimental test.** *Environment and moose population dynamics E Broman Doctoral thesis, G  teborg University, Sweden* 2003.
35. Cederlund G, Ljungqvist H, Markgren G, St  lfelt F: **Foods of moose and roe-deer at Grims   in central Sweden - Results of rument content analysis.** *Swed Wildlife Res* 1980, **11**(4):169-247.
36. M  nsson J, Andr  n H, Pehrson A, Bergstr  m R: **Moose browsing and forage availability: a scale-dependent relationship?** *Can J Zool* 2007, **85**(3):372-380.
37. M  nsson J: **Moose management and browsing dynamics in boreal forest**, vol. 2007; 2007.
38. Mathisen KM, Milner JM, Skarpe C: **Moose–tree interactions: rebrowsing is common across tree species.** *BMC Ecol* 2017, **17**(1):12.
39. M  nsson J: **Environmental variation and moose *Alces alces* density as determinants of spatio-temporal heterogeneity in browsing.** *Ecography* 2009, **32**(4):601-612.
40. Gervasi V, Sand H, Zimmermann B, Mattisson J, Wabakken P, Linnell JD: **Decomposing risk: landscape structure and wolf behavior generate different predation patterns in two sympatric ungulates.** *Ecol Appl* 2013, **23**(7):1722-1734.
41. van Beeck Calkoen ST, Kuijper DP, Sand H, Singh NJ, van Wieren SE, Cromsigt JP: **Does wolf presence reduce moose browsing intensity in young forest plantations?** *Ecography* 2018.
42. colourbox [www.colourbox.com]
43. Christiansen L: **Skogsstatistisk   rsbok 2014.** *Skogsstyrelsen* 2014.
44. SMHI: 2017 Sveriges meteorologiska och hydrologiska institut [<https://www.smhi.se/q/Stockholm/2673730>]

45. Ausilio G: **Recolonization of wolves in Sweden-does it affect moose browsing damage on Scots Pine?** *Master thesis*. SLU and Lund university 2018.
46. Fridman J, Holm S, Nilsson M, Nilsson P, Ringvall AH, Ståhl G: **Adapting National Forest Inventories to changing requirements—the case of the Swedish National Forest Inventory at the turn of the 20th century**. *Silva Fenn* 2014, **48**(3):29.
47. Kempe G, Nilsson P, Toet H: **Skogsdata**. In: *Sveriges officiella statistik*. Umeå: Institutionen för skoglig resurshushållning och geomatik, SLU 2004.
48. Tokola T: **Europe**. In: *Forest Inventory*. Edited by Kangas A, Maltamo M. Dordrecht, The Netherlands: Springer; 2006: 295-308.
49. Rolander M, Kalén C, Bergquist J: **Äbin: Skogliga inventeringsmetoder i en kunskapsbaserad älgförvaltning (version 1.0)**. Jönköping, Sweden: Skogsstyrelsen; 2017.
50. Liberg O, Aronson Å, Sand H, Wabakken P, Maartmann E, Svensson L, Åkesson M: **Monitoring of wolves in Scandinavia**. *J Mammal* 2012, **23**(1):29-34.
51. Wabakken P, Aronson Å, Strømseth TH, Sand H, Maartmann E, Svensson L, Åkesson M, Flagstad Ø, Liberg O, Kojola I: **Ulv i Skandinaia: Statusrapport for vinteren 2010-2011**. 2011.
52. Mohr CO: **Table of equivalent populations of North American small mammals**. *The American Midland Naturalist* 1947, **37**(1):223-249.
53. Mattisson J, Sand H, Wabakken P, Gervasi V, Liberg O, Linnell JDC, Rauset GR, Pedersen HC: **Home range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors**. *Oecologia* 2013, **173**(3):813-825.
54. Esri: **ArcGIS Desktop**. In., 10.5 edn. Redlands, CA, USA.: Environmental Systems Research Institute; 2017.
55. Trafikverket: **NVDB – Specifikation av innehåll – Företeelsetyper**. In.: Trafikverket; 2006: 109.
56. Kalén C, Bergquist J, Carlstedt F: **Äbin Fälthinstruktion, Arbete i fält**; 2018.
57. Gicquel M: **Effect of wolf (Canis lupus) establishment on moose (Alces alces) winter damage in young Scots pine plantations**. University of Rennes; 2018.
58. European_Environment_Agency: 2012 **Corine Land Cover 2012 raster data** [<https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/clc-2012-raster>]
59. Norsk-Meteorologisk-Institutt: 2018 **eKlima** [<http://eklima.met.no>]
60. Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S: **Package 'lme4': Linear Mixed-Effects Models using 'Eigen' and S4**. In., 1.1-17 edn; 2018.
61. Hairston NG, Smith FE, Slobodkin LB: **Community structure, population control, and competition**. . *The American Naturalist* 1960, **94**(879):421-425.
62. Ripple WJ, Estes JA, Beschta RL, Wilmers CC, Ritchie EG, Hebblewhite M, Berger J, Elmhagen B, Letnic M, Nelson MP: **Status and ecological effects of the world's largest carnivores**. *Science* 2014, **343**(6167):1241484.
63. Ray JC, Redford KH, Steneck RS, Berger J (eds.): **Large carnivores and the conservation of biodiversity**. Washington D.C: Island Press; 2006.
64. Estes JA, Terborgh J, Brashares JS, Power ME, Berger J, Bond WJ, Carpenter SR, Essington TE, Holt RD, Jackson JB: **Trophic downgrading of planet Earth**. *science* 2011, **333**(6040):301-306.
65. Paine RT: **Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure**. *J Anim Ecol* 1980, **49**(3):667-685.
66. McLaren BE, Peterson RO: **Wolves, Moose, and Tree-Rings on Isle Royale**. *Science* 1994, **266**(5190):1555-1558.
67. Berger J, Stacey PB, Bellis L, Johnson MP: **A mammalian predator-prey imbalance: Grizzly bear and wolf extinction affect avian neotropical migrants**. *Ecol Appl* 2001, **11**(4):947-960.
68. Månsson J, Andrén H, Sand H: **Can pellet counts be used to accurately describe winter habitat selection by moose Alces alces?** *Eur J Wildl Res* 2011, **57**(5):1017-1023.
69. Karlsson J, Brøseth H, Sand H, Andrén H: **Predicting occurrence of wolf territories in Scandinavia**. *J Zool* 2007, **272**(3):276-283.

70. Nicholson KL, Milleret C, Månsson J, Sand H: **Testing the risk of predation hypothesis: the influence of recolonizing wolves on habitat use by moose.** *Oecologia* 2014, **176**(1):69-80.
71. Jamieson M: **Have wolves (Canis lupus) finally scared moose (Alces alces) in Sweden?** Grimsö Wildlife Research Station: Swedish University of Agricultural Sciences; 2018.
72. Liberg O, Chapron G, Wabakken P, Pedersen HC, Hobbs NT, Sand H: **Shoot, shovel and shut up: cryptic poaching slows restoration of a large carnivore in Europe.** *Proc R Soc B* 2012, **279**(1730):910-915.
73. Sand H, Liberg O, Chapron G: **Beräkningar av beskattning av den svenska vargpopulationen 2017.** In: *Rapport till Naturvårdsverket från Skandulv*. Grimsö forskningsstation: Sveriges lantbruksuniversitet; 2016.
74. Zimmermann B: **Predatory behaviour of wolves in Scandinavia.** *PhD thesis*. Elverum, Norway: Hedmark University of Applied Sciences; 2014.
75. Stubsjøen T, Sæther B-E, Solberg EJ, Heim M, Rolandsen CM: **Moose (Alces alces) survival in three populations in northern Norway.** *Can J Zool* 2000, **78**(10):1822-1830.
76. Ericsson G, Wallin K: **Age-specific moose (Alces alces) mortality in a predator-free environment: Evidence for senescence in females.** *Ecoscience* 2001, **8**(2):157-163.
77. Gervasi V, Nilsen EB, Sand H, Panzacchi M, Rauset GR, Pedersen HC, Kindberg J, Wabakken P, Zimmermann B, Odden J: **Predicting the potential demographic impact of predators on their prey: a comparative analysis of two carnivore–ungulate systems in Scandinavia.** *J Anim Ecol* 2012, **81**(2):443-454.
78. Liberg O, Bergström R, Kindberg J, Von Essen H: **Ungulates and their management in Sweden.** In: *European Ungulates and Their Management in the 21st Century*. Edited by Apollonio M, Andersen R, Putman R: Cambridge University Press; 2010: 37-70.
79. Milner JM, van Beest FM, Storaas T: **Boom and bust of a moose population: a call for integrated forest management.** *Eur J For Res* 2013, **132**:959-967.
80. Milner JM, Van Beest FM, Schmidt KT, Brook RK, Storaas T: **To feed or not to feed? Evidence of the intended and unintended effects of feeding wild ungulates.** *The Journal of Wildlife Management* 2014, **78**(8):1322-1334.
81. Bergqvist G, Wallgren M, Jernelid H, Bergström R: **Forage availability and moose winter browsing in forest landscapes.** *For Ecol Manage* 2018, **419**:170-178.
82. Wam HK, Histøl T, Nybakken L, Solberg EJ, Hjeljord O: **Transient nutritional peak in browse foliage after forest clearing advocates cohort management of ungulates.** *Basic Appl Ecol* 2016, **17**(3):252-261.
83. Lavsund S, Sandegren F: **Swedish moose management and harvest during the period 1964-1989.** *Alces* 1989, **25**:58-62.
84. Ball JP, Danell K, Sunesson P: **Response of a herbivore community to increased food quality and quantity: an experiment with nitrogen fertilizer in a boreal forest.** *J Appl Ecol* 2000, **37**(2):247-255.
85. Fretwell SD, Barach AL: **The regulation of plant communities by the food chains exploiting them.** *Perspect Biol Med* 1977, **20**(2):169-185.
86. Melis C, Jędrzejewska B, Apollonio M, Bartoń KA, Jędrzejewski W, Linnell JD, Kojola I, Kusak J, Adamic M, Ciuti S: **Predation has a greater impact in less productive environments: variation in roe deer, Capreolus capreolus, population density across Europe.** *Global Ecol Biogeogr* 2009, **18**(6):724-734.
87. Jędrzejewski W, Schmidt K, Theuerkauf J, Jędrzejewska B, Selva N, Zub K, Szymura L: **Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża Primeval Forest (Poland).** *Ecology* 2002, **83**(5):1341-1356.
88. Kojola I, Tuomivaara J, Heikkinen S, Heikura K, Kilpeläinen K, Keränen J, Paasivaara A, Ruusila V: **European wild forest reindeer and wolves: endangered prey and predators.** In: *Ann Zool Fenn*: 2009. BioOne: 416-422.

89. Dorresteijn I, Schultner J, Nimmo DG, Fischer J, Hanspach J, Kuemmerle T, Kehoe L, Ritchie EG: **Incorporating anthropogenic effects into trophic ecology: predator–prey interactions in a human-dominated landscape.** *Proc R Soc B* 2015, **282**(1814):20151602.
90. Peterson RO, Vucetich JA, Bump JM, Smith DW: **Trophic cascades in a multicausal world: Isle Royale and Yellowstone.** *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 2014, **45**:325-345.
91. Ripple WJ, Beschta RL: **Trophic cascades in Yellowstone: the first 15 years after wolf reintroduction.** *Biol Conserv* 2012, **145**(1):205-213.
92. Bergström R, Hjeljord O: **Moose and vegetation interactions in northwestern Europe and Poland.** *Swed Wildl Res Suppl* 1987, **1**:213-227.
93. Wikenros C, Balogh G, Sand H, Nicholson KL, Månsson J: **Mobility of moose-comparing the effects of wolf predation risk, reproductive status, and seasonality.** *Ecology and Evolution* 2016, **6**(24):8870-8880.
94. Ordiz A, Milleret C, Kindberg J, Månsson J, Wabakken P, Swenson JE, Sand H: **Wolves, people, and brown bears influence the expansion of the recolonizing wolf population in Scandinavia.** *Ecosphere* 2015, **6**(12):284.
95. Persson IL, Bergström R, Danell K: **Browse biomass production and regrowth capacity after biomass loss in deciduous and coniferous trees: responses to moose browsing along a productivity gradient.** *Oikos* 2007, **116**(10):1639-1650.
96. Holmström E, Goude M, Nilsson O, Nordin A, Lundmark T, Nilsson U: **Productivity of Scots pine and Norway spruce in central Sweden and competitive release in mixtures of the two species.** *For Ecol Manage* 2018, **429**:287-293.
97. Shipley LA, Blomquist S, Danell K: **Diet choices made by free-ranging moose in northern Sweden in relation to plant distribution, chemistry, and morphology.** *Can J Zool* 1998, **76**(9):1722-1733.
98. Månsson J, Kalen C, Kjellander P, Andren H, Smith H: **Quantitative estimates of tree species selectivity by moose (*Alces alces*) in a forest landscape.** *Scand J For Res* 2007, **22**(5):407-414.
99. Wallgren M, Bergström R, Bergqvist G, Olsson M: **Spatial distribution of browsing and tree damage by moose in young pine forests, with implications for the forest industry.** *For Ecol Manage* 2013, **305**:229-238.
100. Andren H, Angelstam P: **Moose Browsing on Scots Pine in Relation to Stand Size and Distance to Forest Edge.** *The Journal of Applied Ecology* 1993, **30**(1):133-142.
101. Danell K, Edenius L, Lundberg P: **Herbivory and Tree Stand Composition - Moose Patch Use in Winter.** *Ecology* 1991, **72**(4):1350-1357.
102. Herfindal I, Tremblay J-P, Hester AJ, Lande US, Wam HK: **Associational relationships at multiple spatial scales affect forest damage by moose.** *For Ecol Manage* 2015, **348**:97-107.
103. Bergqvist G, Bergström R, Edenius L: **Effects of moose (*Alces alces*) rebrowsing on damage development in young stands of Scots pine (*Pinus sylvestris*).** *For Ecol Manage* 2003, **176**(1-3):397-403.
104. Bergström R, Skarpe C, Danell K: **Plant responses and herbivory following simulated browsing and stem cutting of *Combretum apiculatum*.** *Journal of Vegetation Science* 2000, **11**(3):409-414.
105. Stolter C: **Intra-individual plant response to moose browsing: Feedback loops and impacts on multiple consumers.** *Ecol Monogr* 2008, **78**(2):167-183.
106. Beest FMv: **Factors affecting the spatiotemporal distribution of moose, with a special emphasis on supplementary feeding.** *PhD Thesis.* Oslo: University of Oslo; 2010.
107. Marie MK, Adam W, Zbigniew B: **Effects of forest roads on oak trees via cervid habitat use and browsing.** *For Ecol Manage* 2018, **424**:378-386.
108. Eldegard K, Lyngved JT, Hjeljord O: **Coping in a human-dominated landscape: trade-off between foraging and keeping away from roads by moose (*Alces alces*).** *Eur J Wildl Res* 2012, **58**(6):969-979.

109. Ball JP, Dahlgren J: **Browsing damage on pine (*Pinus sylvestris* and *P. contorta*) by a migrating moose (*Alces alces*) population in winter: Relation to habitat composition and road barriers.** *Scand J For Res* 2002, **17**(5):427-435.
110. Kouki J, Arnold K, Martikainen P: **Long-term persistence of aspen—a key host for many threatened species—is endangered in old-growth conservation areas in Finland.** *J Nat Conserv* 2004, **12**(1):41-52.
111. Solberg EJ, Myking T, Austrheim G, Bøhler F, Eriksen R, Speed JDM, Astrup RA: **Rogn, osp og selje-Har de en framtid i norsk natur?** *NINA rapport* 2012.

Store rovdyr har nylig kommet tilbake til flere områder hvor de tidligere var utryddet, og dette har kastet nytt lys over deres potensielle effekter på biologisk mangfold og økosystemfunksjoner. Særlig effektene på lavere nivå i næringskjeden har fått mye oppmerksomhet. Store rovdyr kan påvirke vekst hos planter og biologisk mangfold, gjennom deres påvirkning på planteeters tetthet og atferd (tri-trofiske kaskadeeffekter). Vi har undersøkt hypotesen om tri-trofiske kaskadeeffekter i det skandinaviske økosystemet, ved å fokusere på ulv, elg og planter som er viktige for elg, nemlig furu, og fire høyt selekterte løvtrær; rogn, osp, selje og eik (ROSE). Vi har belyst denne problemstillingen ved bruk av tre ulike datasett fra Norge og Sverige, hvor tetthet av elgmøkkhauger, beiteskader på furu, og tetthet av ROSE har blitt registrert over 1-13 år. Vi har fokusert på de seks fylkene i Sverige som har jevnlig forekomst av ulverevir, og områdene innenfor og like i nærheten av ulvesonen i Norge. Vi har analysert hvordan forekomst og tetthet av elg, beiteskader og tetthet av ROSE, varierer innenfor/utenfor ulverevir, og med antall år ulverevir har vært etablert i et område, i tillegg til en rekke andre miljøvariabler. Tetthet av elg og beiteskader viste enten ingen sammenheng med ulverevir, eller en svak økning innenfor ulverevir. Tetthet av ROSE viste oftest lavere tetthet innenfor ulverevir, men effekten var svak og varierte mellom datasett. Ulverevir forklarte generelt en veldig liten del av variasjonen i elgtetthet, beiteskader og ROSE. I stedet var hogstklasse, dekningsgrad av furu, bjørk og gran, avstand til eller tetthet av skogsbilveier, forekomst av gammelt elgbeite, høyde over havet og snødybde mye viktigere for å forklare variasjonen i elgtetthet, beite og ROSE. Vi fant heller ingen endring i habitatvalg hos elg, og dermed ingen støtte for en endring i atferd hos elg, avhengig av tilstedeværelse av ulv. Vi konkluderer med at våre resultater ikke gir støtte til hypotesen om at gjenkomst av ulv til Skandinavia fører til tri-trofiske kaskadeeffekter, med redusert beitetrykk på viktige plantearter. Våre resultat støtter ideen om at store rovdyr vil ha lavt potensiale for effekter på andre trofiske nivåer i områder med sterk menneskelig påvirkning, noe som er typisk for de områdene hvor store rovdyr nå kommer tilbake. Grunnen til dette er mest sannsynlig høyt jakttrykk på både rovdyr og byttedyr, og intensivt skogbruk og landbruk som gir grunnlag for høye byttedyrtettheter.