



Danske ulves (*Canis lupus lupus*) døgnaktivitetsmønster studeret med brug af vildtkameraer

Henriette Thorsen^{1,2}, Kent Olsen², Peter Sunde^{1*}

Pattedyr kan udvise stor fleksibilitet i døgnaktivitetsmønstre i forhold til variation i vejrforhold, fødetilgængelighed og prædationsrisiko (Monterroso *et al.* 2014). Europæisk vildkanin (*Oryctolagus cuniculus*) i Spanien udviser således stor fleksibilitet mellem dag- og nataktiv adfærd afhængig af hvilke dag- og nataktive rovdyr, som findes i forskellige områder (Monterroso *et al.* 2013). Menneskelig aktivitet kan også påvirke vilde dyrs aktivitetsmønstre, idet mennesker er at betragte som en potentiel fjende. Som eksempel på dette kan nævnes kronedyr (*Cervus elaphus*), der i Danmark for en stor dels vedkommende er dagaktive i dyrehaver, hvor der ikke drives åbenlys jagt, mens de på den 'fri vildtbane' er udpræget nataktive og holder sig skjult i skov om dagen (Sunde *et al.* 2009). Rød ræv (*Vulpes vulpes*), er også mere aktive i dagtimerne i områder med lav menneskelig forstyrrelse, sammenlignet med områder

med høj menneskelig aktivitet (Caravaggi *et al.* 2018).

Grå ulves (*Canis lupus lupus*, herefter blot 'ulve') aktivitetsmønstre er både individ-bestemte og varierer fra bestand til bestand som følge af forskelle i grundlæggende livsvilkår (Theuerkauf 2009). Styrende faktorer for ulves døgnrytme synes at være menneskelig aktivitet (som ulve synes at undgå), fourageringshensyn (der ofte syntes at være mest optimale omkring solopgang og solnedgang, når ulvens byttedyr er mest aktive), samt varmestress (medfører inaktivitet i døgnets varmeste timer (Theuerkauf 2009). I Kroatien og Italien var radiomærkede ulve således hovedsageligt nataktive, hvilket forklares som en blandet strategi til at undgå varmestress og aktivitetsoverlap med mennesker (Ciucci *et al.* 1997; Kusak *et al.* 2005). Samme mønster er beskrevet fra Rusland,

hvor sammenfald med elges (*Alces alces*) aktivitetsperioder blev fremhævet som forklaring (Ogurtsov *et al.* 2018). I Białowieża-skovene i Polen udviste radiomærkede ulve den højeste aktivitet omkring solopgang og solnedgang, og de syntes ikke at lade deres døgnrytme påvirke synderligt af menneskelig aktivitet (Theuerkauf *et al.* 2003b). I de polske Karpater var radiomærkede ulve omtrent lige aktive døgnet igennem med et aktivitetsmaksimum ved solopgang. Derimod undgik de veje døgnet rundt, hvilket er en anden strategi til at undgå møder med mennesker (Theuerkauf *et al.* 2007 (endvidere reference til Theuerkauff *et al.* 2003a)). I Skandinavien, udviste GPS-mærkede ulve ikke de store døgnvariationer i aktivitetsniveau, bortset fra en forøget aktivitet omkring solopgang (Eriksen *et al.* 2011).

Siden ulven genindvandrede til Danmark i

Summary

Diel activity patterns of wolves (*Canis lupus lupus*) in Denmark, assessed from wildlife camera survey

Despite that grey wolves (*Canis lupus lupus*) have successfully recolonized cultivated landscapes in Western Europe, information on their activity patterns in such settings, based on systematically collected data, remain scarce. We assessed diel activity patterns of wolves in Denmark during 2013-19, based on 435 time and date stamped recordings from wildlife cameras (50 reported from private citizens, 385 from cameras mounted to survey wolves), mainly in the Ulfborg territory where Denmark's only current wolf pack resides. The proportion of observations from daylight and of high quality was significantly higher in recordings reported from privates than from wolf survey cameras, probably because citizens were relatively less likely to recognise and report information from glossy images recorded at darkness.

For cameras designated to survey wolves, the primary activity period lasted from 20:00 to 08:00 (75% of observations). By com-

parison, wolves were seven times less active in terms of recordings per hour between 10:00 and 18:00 (7% of all observations). The diel hourly distribution of observations was similar for periods of short day length in November-January (duration 7h55m-9h41m) compared to the long days of May-July (14h50m-16h33m), indicating that daily activity patterns more closely followed the clock than actual periods of daylight. There seemed to be one peak in activity before/around midnight and another peak around dawn. Wolves were significantly more active during darkness than by day, but the ratio varied between social groups: 2:1 for a pack with pups, 5:1 for lone wolves and 20:1 for newly established pairs without pups (controlled for March 21 when the duration of daylight and darkness are equal). The observed activity patterns conform to a behavioural strategy that minimizes overlap with human activities, but which may also reflect the activity patterns of their prey.

Keywords: Behaviour, camera traps, day length, nocturnal, wolf

¹ Institut for Bioscience – Faunaøkologi, Aarhus Universitet, Grenåvej 14 Kalø, DK-8410 Rønne

² Naturhistorisk Museum Aarhus, Wilhelm Meyers Allé 10, DK-8000 Aarhus C

* Korrespondance: psu@bios.au.dk



Foto 1. Kilde: Thomas Boesdal, Søren Krabbe, Mads Skamris & NHMA/AU.

Foto 2. Nederst. Kilde: Thomas Boesdal, Søren Krabbe, Mads Skamris & NHMA/AU.



i habitater uden at møde mennesker. Derfor må vi formode, at ulve vil tilpasse deres døgnaktivitet for at undgå menneskelig kontakt. Vi vil derfor som udgangspunkt forvente, at danske ulve hovedsageligt vil være udpræget nataktive, muligvis med en forskydning hen imod de tidligste morgentimer, hvor den menneskelige udendørsaktivitet er lavest og hvor studier fra andre lande viser, at ulves generelle aktivitetsniveau ofte topper.

MATERIALER OG METODER

Datakilder

Da vildtkameraer i den målrettede overvågning er indstillet til at tage både video og flere billeder i serie, kan en begivenhed, hvor ulve fotograferes, bestå af mere end ét billede og/eller videooptagelse, men regnes som én observation; herefter samlet set blot 'billede' for hver ulveobservation. Datamateriale består af 435 billeder optaget mellem 24. februar 2013 og 6. februar 2019, som med sikkerhed eller overvejende sandsynlighed viser ulve. Hovedparten af billederne (385) stammer fra vildtkameraer opsat af Naturhistorisk Museum Aarhus og Aarhus Universitet eller Naturstyrelsen med henblik på at bestandsovervåge ulve i det centrale Jylland (siden september 2015) og i det såkaldte Ulfborgrevir (siden november 2016) (Tabel 1). Ud over at oplysningerne fra billederne understøtter ulveovervågningen, indgår de også i projektet Atlas over Danmarks ulve ('Ulveatlas.dk' herefter) hvis database fungerer som det nationale ulveregister kurateret af Naturhistorisk Museum Aarhus. I tillæg til billeder fra den målrettede overvågning skal lægges i alt 50 billeder indrapporteret fra private vildtkameraer (Tabel 1), som enten er blevet indrapporteret direkte til Ulveatlas.dk eller som har kunne verificeres efter at være blevet offentliggjort i pressen eller på sociale medier.

Kameraopsætning

Placeringen af Ulveatlas.dk's vildtkameraer er foregået med tilladelse fra private lodsejere og Naturstyrelsen. Områderne

2012 (Sunde & Olsen 2018), har arten været genstand for megen politisk debat, hvor bl.a. manglende eller mistet skyhed over for mennesker er blevet fremhævet som et muligt problem. Ind til nu har der ikke foreligget videnskabelige beskrivelser af ulves aktivitetsmønster i Danmark baseret på systematisk indsamlede data. Dette skyldes dels artens sjældenhed, dels at ulvenes skyhed over for mennesker, umuliggør aktivitetsundersøgelser uden brug af moderne overvågningsmetoder som GPS-mærkning eller vildtkameraer.

I denne undersøgelse har vi brugt billeder fra vildtkameraer i Danmark til at beskrive ulvenes døgnaktivitetsmønster for derved at øge den viden vi har om danske ulves biologi. Under den grundantagelse, at

hyppigheden hvormed ulve registreres på vildtkamerabilleder er nogenlunde proportional med deres aktivitetsniveau, ønsker vi på basis af dette materiale at beskrive, hvornår på døgnet ulve i Danmark er mest aktive i løbet af året. I den forbindelse undersøger vi allerførst i hvilken grad identifikations-sikkerheden, udtrykt som fordelingen af sikre, sandsynlige og mulige ulvebilleder, afhænger af lysforhold og datakilde (billeder fra kameraer brugt til bestandsovervågning af ulv versus billeder indsendt fra private). Dernæst undersøger vi, i hvilken grad variation i døgnaktivitet måtte variere mellem et etableret ulvepar/kobbel (Ulfborgreviret) og enlige ulve.

Danmark er et tætbeholdt land, hvilket gør det til en udfordring for ulve af bevæge sig

er valgt på baggrund af bekræftet forekomst eller stærk mistanke om forekomst af ulv i området. Undersøgte områder er domineret af hede og fyrreskov, med en mindre grad af bøgeskov, blandet skov og enge. Vildtkameraerne blev hovedsageligt monteret i 1-1½ m højde ved skovveje, brandbælter og større dyreveksler. Optagvinklen var oftest på skrå af ledelinjen, for at øge sandsynligheden for at en passerende ulv blev fotograferet inden den havde passeret forbi søgefeltet. På arealer med offentlig adgang var vildtkameraer markeret med skilte. Vildtkameraerne blev

flyttet rundt mellem flere placeringer i de overvågede områder, hvor de typisk blev tilset hver tredje uge. Vildtkameraerne var for størstedelen af mærket Bushnell Trophy Cam med infrarød bevægelsesudløser. Alle billeder var forsynet med dato- og tids-tempel.

Billedanalyse

Billederne fra vildtkameraerne blev gennemgået af frivillige under Ulveatlas.dk. Alle sikre, sandsynlige og mulige observationer blev registreret i Ulveatlas.dk database. Alle observationer blev tildelt

en såkaldt SCALP-score (Faktaboks), som angiver sikkerheden for bestemmelsen: C1 angiver en helt sikker ulveobservation, C3a en overvejende sandsynlig og C3b en mulig ulveobservation. Da SCALP-scoren tildeles efter faste dokumentationskriterier (Faktaboks), kan en observation, som ud fra en helhedsvurdering vurderes til at omhandle en ulv om end det ikke kan ses entydigt, rent formelt kun opnå scoren C3b. For god ordens skyld skal det derfor anføres, at alle C3a- og C3b-observationer, som er med i denne analyse, formodes at omhandle ulv selv om billedet ikke lever op til de formel-

Tabel 1. Oversigt over sikre (C1), sandsynlige (C3a) og mulige (C3b) ulveobservationer, registeret mellem 2013 og 6. februar 2019 af Ulveatlas.dk. Oversigten er delt på henholdsvis private vildtkameraer, hvor oplysninger meldes ind til Ulvetatlas.dk, og Ulveatlas.dk permanente overvågning. Observationer er kodet som 'nat' hvis billedet var taget med infrarød blitz i mørke omgivelser og/eller hvis solen på fotograferings-tidspunktet stod under horisonten (enkelte billeder kunne ikke bestemmes til tidspunkt på døgnet).

Number of wolf observations obtained from camera traps registered 2013-6 February 2016, divided between data from private cameras ("Private") and those of the official wolf survey ("Overvågning"), area (central Jutland, Ulfborg and elsewhere in Jutland, the final columns indicating all observations from all three areas combined), SCALP score (classified as confirmed (C1), probable (C3a) and possible (C3b)) and whether observations were registered in daylight ("dag") or at night ("nat").

A) Private:	Centrale Jylland				Ulfborgrevir				Resten af Jylland				Alle områder:				
År	C1	C3a	C3b	sum	C1	C3a	C3b	sum	C1	C3a	C3b	sum	C1	C3a	C3b	sum	%
2013	6	1	1	8	1	.	.	1	7	1	1	9	18
2014	3	.	.	3	2	2	.	4	5	2	0	7	14
2015	1	.	.	1	4	.	.	4	5	0	0	5	10
2016	1	.	1	2	2	1	.	3	1	.	.	1	4	1	1	6	12
2017	8	.	.	8	5	1	.	6	13	1	0	14	28
2018	1	.	.	1	5	2	1	8	6	2	1	9	18
Sum	11	1	2	14	11	1	.	12	18	5	1	24	40	7	3	50	
%	79	7	14		92	8	0		75	21	4		80	14	6		
heraf nat:	3	0	1	4	3	1	0	4	8	4	1	13	14	5	2	21	46
heraf dag:	7	1	1	9	8	0	0	8	7	1	0	8	22	2	1	25	54
B) Overvågning:	Centrale Jylland				Ulfborgrevir				Resten af Jylland				Alle områder:				
År	C1	C3a	C3b	sum	C1	C3a	C3b	sum	C1	C3a	C3b	sum	C1	C3a	C3b	sum	%
2015	1	8	6	15					1	8	6	15	4
2016	4	4	14	22		10	3	13	4	14	17	35	9
2017	63	27	46	136	63	27	46	136	35
2018	.	1	.	1	58	46	66	170	58	47	66	171	44
2019 (jan-feb)	12	6	10	28	12	6	10	28	7
Sum	5	13	20	38	133	89	125	347	138	102	145	385	
%	13	34	53		38	26	36		36	26	38		
heraf nat:	0	9	19	28	70	75	117	262	70	84	136	290	76
heraf dag:	4	4	1	9	63	13	8	84	67	17	9	93	24

le SCALP-kriterier for at kunne betegnes som sikre ulveobservationer (se figurer i Faktaboks for eksempler).

Statistisk analyse

Vi undersøgte først om der var forskel i fordeling af SCALP-score mellem billeder taget i mørke og billeder taget i lys. Desuden undersøgte vi om der var forskel mellem private vildtkameraer og overvågningens vildtkameraer med hensyn til

SCALP-score og tidspunkt på døgnet (dag vs. nat). Da det var tydeligt, at billeder taget i mørke generelt havde lavere SCALP-score end billeder taget ved dagslys, blev det besluttet at inkludere alle SCALP-kategorier (C1, C3a og C3b) i analysen for at undgå en systematisk underrapportering af natobservationer. Da det også var tydeligt, at billeder fra private vildtkameraer generelt havde højere SCALP-score, og oftere var taget i dagslys end billeder fra

overvågningens vildtkameraer, blev analysen efterfølgende indskrænket til kun at omfatte billeder fra overvågningen. Dette begrundes med, at billeder fra private vildtkameraer ikke var repræsentative med hensyn til tidspunkt på døgnet. Efterfølgende analyser blev derefter målrettet 385 overvågningsbilleder fra Ulveatlas.dk' censusområder i det Centrale Jylland og i Ulfborgreviret, hvoraf 379 var tidsstemplet og de resterende seks (hvor tids-funktionen i kameraet havde været defekt) bestemt til at være fra enten den mørke eller lyse del af døgnet ud fra billedet.

Variation i døgnaktivitet blev analyseret vha. logistisk regression som frekvensen af det samlede antal observationer, som blev fundet inden for et givet timeinterval. Vi brugte døgnets 24 timeintervaller som observationsenhed, hvor responsvariablen var antal observationer fra det pågældende timeinterval ('events') divideret med antal billeder, der totalt var taget i den pågældende stikprøve.

Som mulige prædikatorvariable brugte vi ulvenes sociale status (enlig, par, kobbel) samt en årstidsinddeling i tre-måneders perioder efter solhverv (november-januar, februar-april, maj-juli, august-oktober). De fire årstider repræsenterede dermed de tre måneder med de henholdsvis korteste dage (november-januar, daglængde: 7t:55m til 9t:41m) og længste dage (maj-juli, daglængde: 14t:50m-16h33m), samt månederne omkring forårs- og efterårsjævndøgn (februar-april hhv. august-oktober). Ulvenes sociale status blev kategoriseret ud fra data fra den nationale bestandsovervågning. Ud fra disse, blev alle observationer uden for Ulfborgreviret kategoriseret som værende fra enlige ulve, da intet tyder på at der i undersøgelsesperioden har været etableret par andre steder i landet end i Ulfborgreviret. I Ulfborgreviret, blev den sociale status kategoriseret fra november 2016 til og med april 2017 som par, fra maj 2017 (det estimerede fødselstidspunkt for det første kuld ulvehvalpe) til og med april 2018 som kobbel, fra 1. maj til 16.

Model*	-2LL	K**	AIC _c	ΔAIC _c	AIC _c -vægt	R ²
S+D+D ²	339,7	5	349,8	0,0	41 %	20 %
S+DL+D	340,7	5	350,9	1,1	24 %	20 %
S+DL+D+D ²	339,4	6	351,6	1,8	17 %	20 %
S+D+D ² +D ³	339,4	6	351,6	1,8	17 %	20 %
D+D ²	362,0	3	368,0	18,2	0 %	15 %
DL+D+D ²	360,5	4	368,6	18,8	0 %	15 %
D+D ² +D ³	361,6	4	369,7	19,8	0 %	15 %
S+D	364,1	4	372,2	22,4	0 %	14 %
S+DL	367,6	4	375,7	25,9	0 %	13 %
DL+D	371,9	3	378,0	28,1	0 %	12 %
S	381,7	3	387,8	38,0	0 %	10 %
DL	396,1	2	400,1	50,3	0 %	7 %
D	410,3	2	414,3	64,5	0 %	3 %
.	424,6	1	426,6	76,8	0 %	0 %

* S=social status af revir (enlig, par eller kobbel: se tekst for forklaring), D=dag i året (1-365), DL=daglængde (logit-transformeret). Nul-modellen uden andre parametre end en konstant er angivet med "." nederst i tabel.

** K = antal parametre i model

Tabel 2. Forklaringsgrad og parsimoni af forskellige alternative statistiske modeller til at forklare variation i dag- vs. nataktivitet på 385 ulvebilleder fra Ulveatlas.dk' vildtkameraer brugt til bestandsovervågning af ulv.

Explanatory power of different candidate models, listed by parsimony, to explain variation in 379 camera photos of wolves taken during darkness as opposed to daylight. Predictor variable abbreviations: S: social status (lone wolf, pair or pack), D: Julian date, DL: day length.

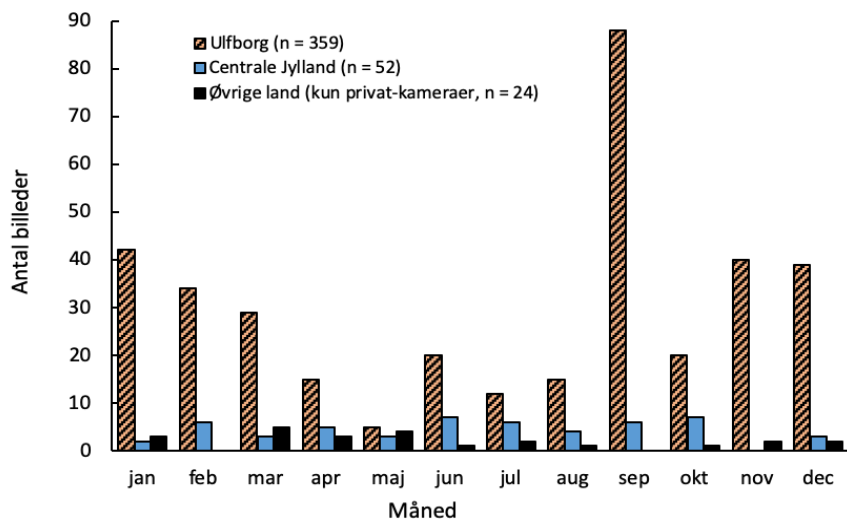
Parameter	B	SE(B)	t ₃₇₈	P	Samlet partiel effekt Combined, partial effect of predictor
Intercept	-4,89	0,781			
Status (kobbel)	0,87	0,300	2,91	0,004	Status: F _{2,378} = 8,51, P = 0,0002
Status (par)	-1,47	0,816	-1,80	0,07	
Status (enlig)	0 (reference)				
Dato	0,038	0,008	4,94	<0,0001	Dato: F _{2,378} = 18,47, P < 0,0001
Dato ²	-0,00009	0,00002	-4,43	<0,0001	

Tabel 3. Parameterestimer for 'bedste' model i Tabel 2.
Parameter estimates for the top-ranked model in Table 2.

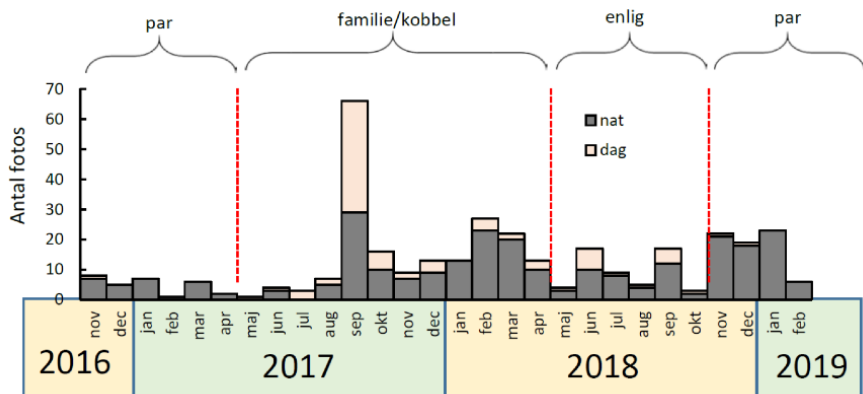
november 2018 som enlig, samt par fra 17. november 2018 til 6. februar 2019 igen som par. Ændringen fra kobbel til enlig begrundes med, at den seneste observation af flere ulve sammen (tre hvalpe) blev gjort den 16. april 2018. Efter denne dato blev der frem til 17. november 2018 kun registreret én ulv på samtlige (30) vildtkamerafotos lige som der kun blev fundet DNA-spor efter ét og samme individ, som var en tævehvalp (GW930f) fra fjorårets kuld. Dette må tages som udtryk for at begge forældre var forsvundet og alle søskende udvandret (Olsen *et al.* 2019). Den 17. november observeredes en ny ulv i reviret, som vha. genetiske spor er blevet identificeret til at være en han (GW1101m), som senest var registreret i Tyskland den 11. november 2018, dvs. 6 dage tidligere. Fra 17. november 2018 til 6. februar 2019 blev de to ulve registreret sammen ved gentagne lejligheder (Olsen *et al.* 2019), og de reproducere de senere samme år.

Datasættets beskaffenhed muliggjorde ikke en analyse som effektivt adskilte variation i døgnaktivitetsmønstre mellem årstider og mellem social status (enlig, par, kobbel). Derfor endte vi med alene at analysere døgnvariation på timebasis i forhold til årstidsinddeling. Til analyserne benyttede vi generaliserede lineære modeller (GLM, PROC GLIMMIX i SAS 9.4 med et logit-link funktion og binomialfordelte residualled) og generelle additive modeller (GAM, PROC GAM i SAS med et logit-link funktion og binomialfordelte residualled) med fire frihedsgrader til at estimere den bedste funktion.

I analyserne for variation i dag- vs. nataktivitet, var det både muligt at inddrage social status (enlig, par, kobbel) og dato (dag 1-365 regnet fra 1. januar) i samme analyse. Desuden blev effekten af dagens længde (logit-transformeret andel af døgnet hvor solen stod over horisonten) på andelen af observationer fra henholdsvis dagslys og mørke testet. Her valgte vi at se, hvilke af i alt 13 kandidatmodeller bestående af kombinationer af de tre prædiktorer (so-



Figur 1. Antal vildtkamerabilleder af ulv registreret af Ulveatlas.dk (C1, C3a og C3b), 24. februar 2013-6. februar 2019, delt på område og måned. *Monthly distribution of wolf observations from wildlife cameras from different parts of Jutland.*



Figur 2. Antal billeder registreret af Ulveatlas.dk' permanente vildtkameraer per måned i Ulfborgreviret. Overvågningen påbegyndtes i november 2016 på foranledning af forlydender om et ulvepar, hvilket efterfølgende blev bekræftet. Parret skiftede status fra par til kobbel i maj 2017, hvor hvalpekuldet blev født. Hvalpene forblev sammen til slutningen af april 2018, hvor familien gik i opløsning og hvor begge forældre må formodes at være døde. En enlig hun fra hvalpekuldet opholdt sig i reviret frem til 17. november 2018, hvor den nye han blev konstateret første gang. *Number of wolf photos registered per month from cameras that were part of the national population survey in the Ulfborg territory. The first cameras were mounted in November 2016 following reports of sightings of a wolf pair in September. The pair gave birth to eight pups in May 2017, of which six survived to independence. All surviving offspring dispersed in April 2018, by which time both parents had disappeared (presumed dead). One female offspring returned to the territory in May 2018 where it established a new pair with an immigrant male in November 2018.*

cial status, dag i året og daglængde), som forklarede mest af variationen i frekvensen af dag- vs. natobservationer. Også til disse analyser benyttede vi GLM- og GAM-modeller.

RESULTATER

Fra 2013 til 6. februar 2019 var der i Ulveatlas.dk' database registreret i alt 50 sikre, sandsynlige eller mulige ulveobservationer fra private vildtkameraer, og 385 fra den målrettede ulveovervågning (Tabel 1).

Langt de fleste af disse billeder (12 fra private og 347 fra overvågningen) stammede fra Ulfborgreviret, hvor det første billede er dateret 22. september 2016. Dernæst følger det centrale Jylland (14 fra private + 38 fra overvågningen), helt overvejende i årene 2015-2016, hvor en enlig han (GW373m) opretholdt revir i dette område (Sunde & Olsen 2018). De 24 billeder fra det øvrige Jylland (alle private) fordeler sig relativt jævnt med en svagt stigende tendens fra 2013 til 2018 (Tabel 1).

FAKTABOKS

Datakrav og verifikationsprocedurer: SCALP-systemet

Alle fund af ulv i Danmark som er registreret af Ulveatlas.dk tildeles en SCALP-score, som er et udtryk for sikkerheden hvormed observationen er dokumenteret. Metoden bygger på SCALP-kriterierne (Status and Conservation of the Alpine Lynx Population) og er oprindeligt udviklet for at standardisere overvågning af europæisk los (Breitenmoser *et al.* 2006), men kriterierne benyttes nu også til at bekræfte fund af ulv og guldsjokol i Tyskland og Polen (Reinhardt *et al.* 2015). I korthed skal dokumentationen vurderes af mindst én erfaren person, der er trænet i at genkende og tolke tegn på tilstedeværelse af ulv, og som allerede har stor erfaring med indsamling af feltdata om ulve. En sådan person skal derfor for nylig have deltaget i relevant feltarbejde inden for rammerne af nationalt eller internationalt anerkendte videnskabelige ulveprojekter eller anden overvågning udført med SCALP-kriterierne. Endvidere skal en sådan person være bekendt med ulvens biologi og dens byttedyr (både vilde dyr og husdyr). For at vedligeholde personens evner til at genkende og klassificere tegn på ulve, skal en sådan person have mulighed for regelmæssigt at se og evaluere tegn på ulv. Derudover er hyppig udveksling af erfaringer med andre personer, der er aktive i overvågningen af ulve, af væsentlig betydning. Alle observationer skal kontrolleres for ægthed (dvs. muligheden for forsætligt bedrag skal udelukkes).

Kriterierne er (bogstavet C står for "Category", mens numrene 1, 2 og 3 angiver niveauet for sikkerheden af en observation, hvor C1 er den mest sikre):

- C1: sikker observation baseret på konkrete beviser, der entydigt bekræfter tilstedeværelsen af en ulv. I praksis vil dette

kræve DNA-materiale eller fotodokumentation. For fotomateriale gælder, at billedet skal tillade en sikker vurdering af dyrets størrelse, farvemarkeringer og proportioner af kroppen, herunder hovedet.

- C2: bekræftet observation baseret på indirekte tegn (fx sporforløb, nedlagt bytte eller ekskrement uden genetisk analyse m.v.) bekræftet af en erfaren person på grundlag af en dokumentation i henhold til protokoller. Benyttes ikke til fotos eller video.
- C3: ubekræftet observation, der på grund af manglende eller utilstrækkelige beviser ikke kan bekræftes: Omfatter bl.a. alle visuelle observationer uden billedokumentation (selv iagttagelser foretaget af erfarne folk) og billeder, der ikke tillader en sikker vurdering af størrelse, farvemarkeringer og proportioner af kroppen, herunder hovedet. Der opereres med følgende underinddelinger:
 - C3a: Observation, der ikke imødekommer kriterierne for C1 eller C2, men som efter alt at dømme er fra ulv.
 - C3b: Observationer som kan være om ulv, men hvor hund eller andet større rovdyr ikke kan udelukkes.
 - C3c: anvendes, når der formentlig er tale om hund eller lignende, men hvor ulv ikke kan udelukkes.

Alle C3a- og C3b-observationer, som er inddraget som data i denne artikel formodes ud fra observationens karakter, samt deres placering i tid og rum, at vise ulve. En C3b-observation fra et område, hvor der vides at være fast forekomst af ulv (fx Ulfborgreviret) vil således med al overvejelse sandsynlighed stamme fra en ulv, hvorimod en C3b-observation fra et område hvor der aldrig har været meldt om ulv tidligere, må formodes oftere at kunne stamme fra andre dyr, såsom hund eller guldsjokol.



Faktaboks figur 1. Fire eksempler på billeder fra vildtkameraer klassificeret som C1 ("sikker ulv"). Kilde: Simon Bomholt, Danny Lund Madsen & NHMA/AU (øverst tv.), Thomas Boesdal, Søren Krabbe, Mads

Skamris & NHMA/AU (nederst tv., øverst th. og nederst th.).
Examples photographs from camera traps classified as C1 ("undoubtedly wolf").



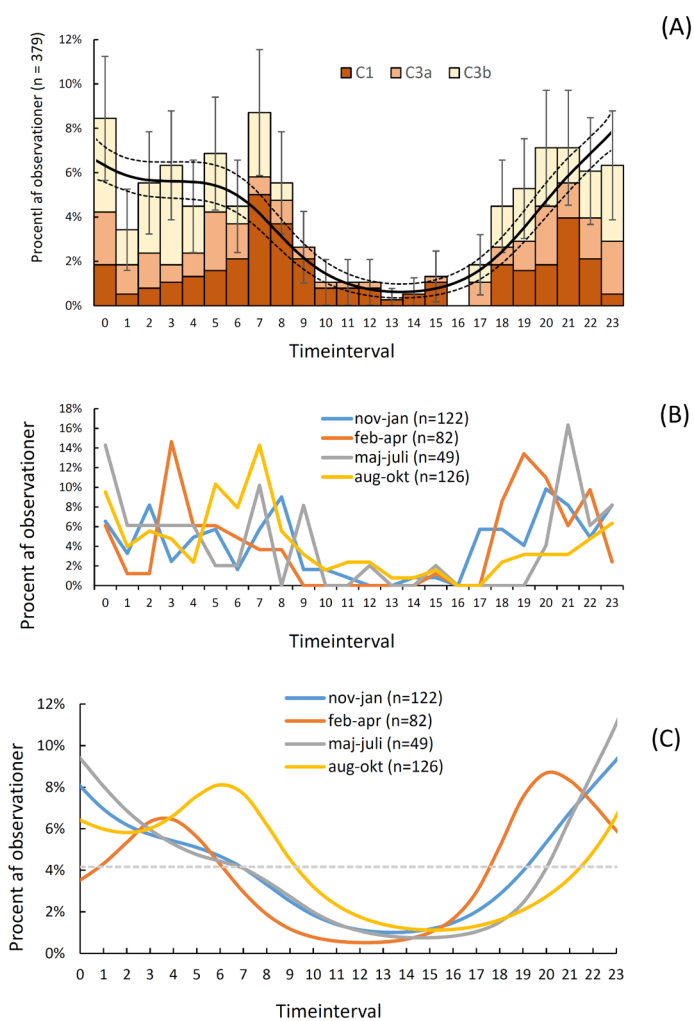
Faktaboks figur 2. Fire eksempler på billeder fra vildtkameraer klassificeret som C3a ("sandsynligvis ulv"). Der er efter alt at dømme tale om ulv i hvert enkelt tilfælde, men fordi eksempelvis dyrets ansigt ikke er tilstrækkeligt synligt, er de formelle krav for at observationerne kan betegnes som en sikre bestemmelser (C1) ikke opfyldt. Kilde: Simon Bomholt, Danny Lund Madsen & NHMA/AU

(øverst tv.), Karl Emil Andersen (nederst tv.), Thomas Boesdal, Søren Krabbe, Mads Skamris & NHMA/AU (øverst th. og nederst th.). *Examples photographs from camera traps classified as C3a ("probably wolf"), which do not fulfill the formal criteria for being classified as C1 ("undoubtedly wolf") because their faces are not visible for assessment.*



Faktaboks figur 3. Fire eksempler på billeder fra vildtkameraer klassificeret som C3b ("muligvis ulv"). Der er efter alt at dømme tale om ulv i hvert enkelt tilfælde, men fordi billederne er af en sådan kvalitet, at der ikke kan foretages en sikker vurdering af enten størrelse, farvemarkeringer, kroppens proportioner eller hovedet, kan eksempelvis hund ikke udelukkes. Kilde: Thomas Boesdal, Søren

Krabbe, Mads Skamris & NHMA/AU. *Examples photographs from camera traps classified as C3b ("possibly wolf") because the photos are so blurred that it is not possible to make a clear judgement of size, fur patterns or proportions to eliminate the possibilities that these are dogs.*



Figur 3. Procentvis fordeling af vildtkamerabilleder af ulv i løbet af døgnets timer i Ulfborgreviret og det centrale Jylland (kun overvågningens permanente vildtkameraer). A: Observationer per time delt på SCALP-score. De vertikale linjer angiver 95 % sikkerhedsintervaller per timeinterval. Den indlagte kurve angiver den statistiske sammenhæng med 95 % konfidenszoner, estimeret vha. en generel additiv model. B: Procentvis fordeling af observationer per døgn, delt på tre-måneders intervaller. C: Udjævnede døgnaktivitetsfordelinger per tre-måneders interval, estimeret vha. generelle additive modeller. Den vandrette, stiplede linje angiver det forventede procentdel billeder per time ($1/24=4,2\%$), hvis ulve er lige aktive døgnet rundt

Percentage distribution of 379 wildlife camera photos of wolves from the national wolf survey's cameras divided into hourly intervals. (A) Combined hours observations from all year round by SCALP scores (95% confidence intervals for hourly intervals and from a smoothed function), (B) divided on 3-month categories, and (C) data from figure B smoothed with general additive models. The horizontal reference line demarcates the expected percentage observation per hour ($1:24=4.2\%$) if wolves were equally active at all hours.

(A)

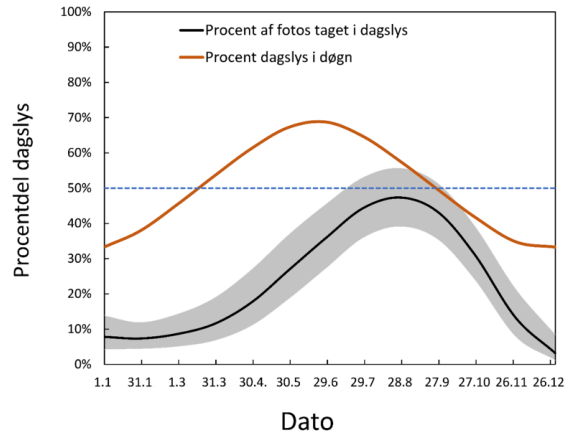
(B)

(C)

Af de 50 private billeder kunne 40 (80 %) kategoriseres som sikre (C1) og 7 (14 %) som sandsynlige (C3a) ulveobservationer. Til sammenligning, kunne kun 36 % af de 385 billeder fra den permanente overvågning C1-klassificeres (Tabel 1, $X^2_2=36,9$, $P < 0,00001$). Tilsvarende var andelen af billeder taget i dagslys signifikant højere for billeder meldt ind fra private (54 %) end hvad der var tilfældet for billeder fra den permanente overvågning (24 %) (Tabel 1, $X^2_1=17,1$, $P < 0,00001$). En logistisk regressionsmodel af den betingede sandsynlighed for at en observation var taget i mørke i forhold til dagslys som en samlet funktion af både SCALP-score og datakilde, viste en særdeles signifikant partiel effekt af SCALP-score ($\chi^2_2=62,1$, $P < 0,00001$), hvorimod den partielle effekt af datakilde (private vs. målrettet overvågning) ikke længere var statistisk signifikant ($\chi^2_1=3,05$, $P = 0,08$).

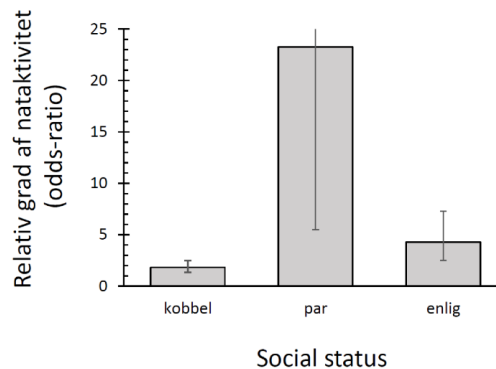
For Ulfborgreviret, varierede antallet af billeder over året, med generelt flere observationer fra vinterhalvåret end fra sommerperioden, og med en sæsonmæssig top i september ($X^2_{11}=177$, $P < 0,0001$, Figur 1). Antal billeder per måned var jævnt fordelt over året for det centrale Jylland ($X^2_{11}=12,1$, $P = 0,35$), såvel som for det øvrige land ($X^2_{11}=13,0$, $P = 0,29$, Figur 1).

For Ulfborgrevirets vedkommende, varierede både antallet og fordelingen af dag- og natobservationer per måned registreret af overvågningens permanente vildtkameraer mellem årstider såvel som mellem tidsperioder med forskellig ynglestatus (Figur 2). Antallet af observationer per kameradøgn per måned var gennemgående lavest i maj-juli 2017, hvor hvalpene var små, og højest i løbet af efteråret 2017, hvor de store hvalpe bevægede sig på egen hånd. Særligt i september 2017 var der stor aktivitet. Dette kunne tilskrives, at vildtkameraerne var placeret ved ulvefamiliens mødesteder ("rendez-vous"-områder) og knudepunkter for ulvenes trafik imellem forskellige skovområder.



Figur 4. Ulves grad af dag- vs. nataktivitet som funktion af kalenderdato, modelleret som logistisk regressionsfunktion (3. ordens polynomium) af andelen af vildtkamerabilleder taget i dagslys mellem 1. januar (dag 1) og 31. december (dag 365). De gråfarvede zoner angiver 95 % konfidens-områder omkring den estimerede regressionslinje. Som referencer er indlagt daglængde (andel af døgn med dagslys, som varierer fra 33 % til 69 % fra vinter til sommertilhverv) for 56°N, samt en 50 %-konstant (angiver når halvdelen af observationerne er fra dagslys). Ved beregningen af regressionsfunktioner, er der ikke taget højde for ulvenes sociale status (enlig, par, kobbel). For at opnå mere præcise estimater ved årets begyndelse og afslutning er data fra januar og december genbrugt og føjet til datasættet på hver side af prædiktionsintervallet fra dag 1-365.

Percentage of wildlife camera observation of wolves registered during daylight by cameras used to survey wolves, modelled as a cubic logistic regression function of date (grey areas indicate 95% confidence zones). The brown reference line indicates relative day length (33-69%) as function of date. The dotted blue line indicates an even distribution of observations between the hours of daylight and darkness.



Figur 5. Relativ grad af nataktivitet ved forskellig social status. Estimerne er angivet som forholdet mellem hvor mange vildtkamera-billede-observationer ved forårsjævndøgn som er taget i mørke i forhold til ved dagslys. Estimerne er forsynet med 95 % sikkerhedsintervaller.

Ratios between the numbers of observations from hours of darkness compared to daylight estimated for March 21st when the duration of daylight and dark is equal. The estimates for the social groups (kobbel=pack, par=pair, enlig=single) are based least square means estimates from the predictive model presented in Table 2.

Fordelingen af billeder viste et tydeligt døgnmønster, hvor 75 % af alle billeder blev taget efter kl. 20 og før kl. 08 om morgenen mod 7 % mellem kl. 10 og kl. 18 og med meget få billeder fra eftermiddagstimerne (Figur 3A). Hyppigheden af billeder per time var således ca. syv gange højere fra kl. 20 til kl. 08 sammenlignet med kl. 10-18 og ca. 10 gange højere omkring midnat sammenlignet med kl. 12-16 (Figur 3A).

Døgnaktivitetsmønsteret var signifikant forskelligt mellem forskellige tidspunkter på året (GLM: samlet interaktion mellem tre-måneders perioder og klokkeslæt, modelleret som 4. ordens-polynomium: $\chi^2_{12} = 46,4$, $P < 0,0001$). Hvis døgnaktivitetsmønsteret blev modelleret for hver periode for sig, syntes der på alle tidspunkter af året at kunne identificeres en inaktiv periode mellem kl. 11 og kl. 16, samt to aktivitetstoppe, henholdsvis først og sidst på natten (Figur 3B, 3C). Det er i den forbindelse værd at notere sig, at døgnaktivitetsfordelingerne i de to perioder med henholdsvis korteste (november-januar) og længste (maj-juli) dage var stort set identiske ($\chi^2_4 = 1,98$, $P = 0,18$, Figur 3C). Aktivitetsfordelingerne i månederne omkring forårs- og efterårsjævndøgn, var derimod indbyrdes forskellige ($\chi^2_4 = 35,7$, $P < 0,0001$) ved at begge aktivitetstoppe lå ca. tre timer senere om efteråret sammenlignet med foråret (Figur 3C).

Tyve procent af variationen i hyppigheden, hvormed ulve blev fotograferet i dagslys i forhold til i mørke, kunne forklares som en funktion af revirets sociale status (enlige, par eller kobbel) og tidspunkt på året (Tabel 2, 3). Revirets sociale status forklarede ca. halvdelen (10 %) af variationen i dag- vs. nataktivitet (Tabel 2), idet andelen af dagobservationer til enhver given dato var signifikant højere for kobbelperioden sammenlignet med perioder med kun enlige individer (Tabel 3).

Daglængden i sig selv forklarede isoleret set ca. 7 % af den samlede variation og

altså godt to tredjedele af den forklarede sæsonvariation i dag/nat-aktivitet. Den ikke specielt tydelige sammenhæng mellem dagens længde og andelen af aktivitet i dagslys ses tydelig, hvis man afbilleder andelen af observationer i dagslys som en funktion af kalenderdato (Figur 4). Her ses det tydeligt, at ulve er mere nataktive i forhold til daglængden om foråret end

om efteråret. Året igennem var ulvene dog mere nat- end dagaktive i forhold til dagens længde (Figur 4). I forhold til nattens længde var andelen af natobservationer sammenlignet med dagobservationer ved forårsjævndøgn overrepræsenteret i forholdet 2:1 for kobler, 4:1 for enlige og ca. 20:1 for par (Figur 5).

DISKUSSION

At dømme ud fra fordelingen af vildtkamerabilleder i løbet af døgnet er revirhævende ulve i Danmark året igennem mest aktive i døgnets mørke timer med en markant inaktiv periode omkring og over middag. Inden for den natlige aktivitetsperiode tegnede der sig endvidere et mønster af en tidlig og sen aktivitetstop. Dette grundlæggende døgnmønster synes ikke i væsentlig grad at være styret af tidspunkterne for solopgang og solnedgang i sommer- og vinterhalvåret. Med forbehold for at hovedparten af observationerne stammer fra det samme revir, og dermed også et begrænset antal individer, tyder resultaterne desuden på en vis variation i graden af dagaktivitet mellem ulve med forskellig social status. Dette udmøntede sig mest markant ved, at der i den periode, hvor der var afhængige unger i reviret, var væsentligt flere observationer fra døgnets lyse timer end i perioder hvor der var et enligt individ eller par uden hvalpe i reviret.

Fejlkilder og forbehold

En afgørende præmis for at benytte vildtkamerabilleder til at studere vilde dyrs døgnaktivitet er at billedfrekvensen på døgnbasis afspejler dyrenes aktivitetsniveau. Dette forudsætter igen at dyrenes eksponeringshyppighed i vildtkameraernes søgefelt er proportional med, hvor meget dyrene bevæger sig, samt at sandsynligheden for at dyr i søgefeltet, i dette tilfælde ulve, bliver registreret af vildtkameraet og kan artsbestemmes uafhængigt af fx lysforhold. Siden vildtkameraer er indstillet til at tage billeder ved bevægelse i søgefeltet, burde det være rimeligt at antage, at den første betingelse (proportionalitet mellem aktivitetsniveau og optagefrekvens) gennemgående er overholdt, hvilket tidligere er vist for prærievulv (*Canis latrans*), virginiahjort (*Odocoileus virginianus*) og ræveegern (*Sciurus niger niger*) (Lashley *et al.* 2018). Derimod må man gennemgående regne med, at både optagefrekvensen og identifikations sandsynligheden er højere i dagslys end i mørke, hvor billedets kvalitet generelt er reduceret især for objekter langt

fra vildtkameraets infrarøde lyskilde. Dette demonstreres også tydeligt i vores materiale, hvor hyppigheden af sikre bestemmelser er langt højere i dagslys end i mørke. Derfor har det beskrevne døgnmønster givetvis en overrepræsentation af dagobservationer i forhold til ulvenes reelle døgnrytme, hvilket betyder at ulvene kan have været endnu mere nataktive end vores døgnmønsteranalyse giver udtryk for.

Overrepræsentationen af observationer fra dagslys gjorde sig i særlig grad gældende for billeder indmeldt fra private vildtkameraer, hvilket var tydeligt ud fra sammenligning med dag-nat-fordelingen såvel som SCALP-fordelingen af fotos fra private kameraer og vores egne overvågningsdata. Den oplagte forklaring på denne forskel, er at sandsynligheden for at et foto fra et privat kamera rapporteres eller deles (og dermed kommer til den nationale overvågnings kendskab) er proportional med dets kvalitet. Dermed bliver nat-observationer uden tvivl underrapporteret fra private vildtkameraer, sammenlignet med de vildtkameraer, som indgår i den målrettede overvågning. Rent metodisk betyder dette, at billeder indmeldt fra private kameraer som udgangspunkt ikke bør benyttes til analyser af døgnaktivitet for ulve.

Generelt døgnaktivitetsmønster og grad af nataktivitet

Overordnet set var ulvenes døgnaktivitet, udtrykt som hyppigheden af billeder overraskende stabil igennem året med en hovedaktivitetsperiode mellem kl. 20 og kl. 08 morgen og en udpræget nataktiv adfærd året igennem. Et gennemgående aktivitetsminimum i dagtimerne, navnlig eftermiddag, er i tråd med hvad man skulle forvente for en art, som vil minimere sit aktivitetsoverlap med mennesker, idet aktiviteten af skovgæster i Danmark synes at være højest mellem kl. 10 og kl. 18 (Skov-Petersen *et al.* 2009).

Vildtkameraundersøgelser i bl.a. Canada (Keim *et al.* 2019) og diverse radiomærkningsstudier (Theuerkauf 2009) har tidlige-

re konkluderet, at ulve søger at minimere deres aktivitetsoverlap med mennesker. Det i Danmark beskrevne døgnmønster med udpræget nataktivitet stemmer i store træk overens med resultater fra Kroatien (Kusak *et al.* 2005) og Italien (Ciucci *et al.* 1997), hvor menneskelig aktivitet også nævnes som en styrende faktor for ulves døgnaktivitet. Udpræget nataktivitet er også rapporteret fra Rusland (Ogurtsov *et al.* 2018). Derimod synes ulve at være mere dagaktive i Polen (Theuerkauf *et al.* 2007; Theuerkauf *et al.* 2003b) og Skandinavien (Eriksen *et al.* 2011), hvilket måske kan forklares ved at ulve i disse områder kan have bedre mulighed for at undgå mennesker i landskabet

Hvad angår de to tilsyneladende aktivitetstoppe henholdsvis først og sidst på natten, stemmer dette også til dels overens med undersøgelser fra en række andre studier fra Europa (Eriksen *et al.* 2011; Kusak *et al.* 2005; Theuerkauf *et al.* 2007; Theuerkauf *et al.* 2003b), som også viser forøget aktivitet i tussmørkeperioderne omkring solopgang og/eller solnedgang. Forøget aktivitet i tussmørkeperioder forklares normalt ved at ulve her har den største jagtsucces (Theuerkauf 2009). Noget kunne dog tyde på, at aktivitetstoppen i Danmark ligger mere forskudt mod midnat end hvad der er observeret i mange andre undersøgelsesområder. I det lys kan de danske døgnaktivitetsmønstre, med forsigtighed, tolkes som en strategi hvor ulvene balancerer deres hovedaktivitetsperioder mellem hvornår der er de bedste jagtmuligheder og den lavest mulige risiko for at støde på mennesker, hvilket så resulterer i aktivitetstoppe, som er moderat forskudt mod midnat i forhold til hvad der er optimalt rent jagtmæssigt. Et døgnmønster tilsvarende vores er fundet i Rusland, hvor ulvenes aktivitet ikke var centreret omkring solnedgang, men lå efter midnat og igen omkring solopgang, hvilket svarede til aktivitetsfordelingen for elge, som var ulvenes hovedføde i dette område (Ogurtsov *et al.* 2018). Det fundne mønster i Danmark kan derfor på tilsvarende vis også afspejle hvor-

tevidtets døgnaktivitet, som også er styret af behovet for at minimere aktivitetsoverlap med mennesker (Sunde *et al.* 2009).

Forskelle i døgnaktivitetsmønstre mellem enlige, par og kobler

Vi fandt en signifikant højere andel dagobservationer i forhold til dagens længde i kobbelperioden sammenlignet med perioder med enlige og par uden hvalpe. Denne forskel var tydeligvis drevet af mange observationer af unger, som var socialt aktive i dagslys på 'rendez-vous'-lokaliteter (Mech & Boitani 2003), hvor vi i særlig grad havde placeret vildtkameraer. Vi kan derimod ikke forslå nogen oplagt adfærdsmæssig forklaring på den højere grad af relativ natakativitet for par sammenlignet med enlige ulve. En mulig forklaring kan være, at begge perioder, hvor der var par uden unger i Ulfborgreviret hovedsageligt stammer fra den tid af året, hvor nætterne er længst. Det er derfor meget muligt, at den statistiske model ikke fuldt ud har kunnet adskille de partielle effekter af social status og kalenderdato.

KONKLUSION OG PERSPEKTIVER

Vores studier indikerer, at danske ulve hovedsageligt er aktive fra kl. 18-20-tiden frem til kl. 08, hvilket betyder, at de året rundt hovedsageligt er aktive i døgnets mørke timer. I det omfang danske ulves døgnrytme adskiller sig fra det som er blevet observeret i andre lande, tenderer danske ulve til at være mere natakative og have mindre døgnmæssigt aktivitetsoverlap med mennesker end hvad der er beskrevet fra en række andre steder. Dette resultat er i overensstemmelse med en adfærdstrategi, hvor ulve forsøger at minimere risikoen for at møde mennesker, omend man ikke dermed kan sige at dette er (hoved)forklaringen. Udpræget natakativitet hos danske ulve kan således også afspejle hjortevildtets døgnaktivitet, som også er styret af behovet for at minimere aktivitetsoverlap med mennesker (Sunde *et al.* 2009).

Da data stammer fra et begrænset antal individer og hovedsageligt fra et og samme revir (Ulfborgreviret) er generaliseringsværdien af dette resultat fortsat beskedent. Dette studie demonstrerer imidlertid, at det er muligt ved hjælp af systematisk vildtkameraovervågning at kvantificere ulves døgnaktivitet. Dermed forligger også et redskab til i fremtiden at monitorere variation og udvikling i ulves døgnaktivitet på tværs af revirer og landskabstyper.

TAK

Forfatterne vil gerne rette varm tak til alle de frivillige, som har tilset og stillet vildtkam-

eraer til rådighed for Ulveatlas.dk. Uden deres vedholdende og ihærdige indsats, havde denne undersøgelse ikke været mulig. Ulveatlas.dk er oprindeligt etableret på baggrund af en bevilling fra 15. Juni Fonden (bevilling: 2015-B-61) og den fortsatte drift er siden 1. november 2017 blevet støttet økonomisk af Miljøstyrelsen, som led i den nationale ulveovervågning, som varetages af Naturhistorisk Museum Aarhus og Aarhus Universitet. Afslutningsvist, takkes to faglige referenter for skarpe og konstruktive kommentarer på manuskriptet.

CITERET LITTERATUR

- Breitenmoser U, Breitenmoser-Würsten C, von Arx M, Zimmermann F, Ryser A, Angst C, Molinari-Jobin A, Molinari P, Linnell J & Siegenthaler A, (2006) Guidelines for the monitoring of lynx. Kora Bericht 33:2005-2009
- Caravaggi A, Gatta M, Valley M-C, Hogg K, Freeman M, Fadaei E, Dick JT, Montgomery WI, Reid N & Tosh DG (2018) Seasonal and predator-prey effects on circadian activity of free-ranging mammals revealed by camera traps. PeerJ 6:e5827
- Ciucci P, Boitani L, Francisci F & Andreoli G (1997) Home range, activity and movements of a wolf pack in central Italy. J Zool 243:803-819
- Eriksen A, Wabakken P, Zimmermann B, Andreassen HP, Arnemo JM & Gundersen H (2011) Activity patterns of predator and prey: a simultaneous study of GPS-collared wolves and moose. Anim. Behav. 81: 423-431.
- Keim JL, Lele SR, DeWitt PD, Fitzpatrick JJ & Jenni NS (2019) Estimating the intensity of use by interacting predators and prey using camera traps. J Anim Ecol (online early, doi: 10.1111/1365-2656.12960)
- Kusak J, Skrbinek AM & Huber D (2005) Home ranges, movements, and activity of wolves (*Canis lupus*) in the Dalmatian part of Dinarids, Croatia. Eur J Wildlife Res 51:254-262.
- Lashley MA, Cove MV, Chitwood MC, Penido G, Gardner B, DePerno CS & Moorman CE (2018) Estimating wildlife activity curves: comparison of methods and sample size. Scientific Reports 8:41-73
- Mech LD & Boitani L (2003) Wolf social ecology. In: Mech LD, Boitani L (eds) Wolves: behavior, ecology and conservation. University of Chicago Press, Chicago IL, pp 1-34
- Monterroso P, Alves PC & Ferreras P (2013) Catch me if you can: diel activity patterns of mammalian prey and predators. Ethology 119:1044-1056.
- Monterroso P, Alves PC & Ferreras P (2014) Plasticity in circadian activity patterns of mesocarnivores in South-western Europe: implications for species coexistence. Behav Ecol Sociobiol 68:1403-1417.
- Ogurtsov SS, Zheltukhin AS & Kotlov IP (2018) Daily activity patterns of large and medium-sized mammal based on camera traps data in the Central Forest Nature Reserve, Valdai Upland, Russia. Nature Conservation Research. 3:68-88
- Olsen K, Sunde P, Hansen MM & Thomsen PF (2019). Statusrapport fra den nationale overvågning af ulv (*Canis lupus*) i Danmark - 1. kvartal 2019. Notat fra DCE - Nationalt Center for Miljø og Energi. pp 20
- Reinhardt I, Kluth G, Pieruzek-Nowak S & Mysłajek RW (2015) Standards for the monitoring of the Central European wolf population in Germany and Poland. BfN Federal Agency for Nature Conservation
- Skov-Petersen H, Snizek B, Kefaloukos P & Olesen CR (2009) Simulering af dyrs og besøgendes adfærd. I: Kanstrup N, Asferg T, Flinterup M, Thorsen BJ, Jensen TS: Vildt & Landskab. Resultater af 6 års intergreret forskning i Danmark 2003-2008. Miljøministeriet, Skov-og Naturstyrelsen, pp 58-61
- Sunde P, Olesen CR, Madsen TL & Haugegaard L (2009) Behavioural responses of GPS-collared female red deer *Cervus elaphus* to driven hunts. Wildlife Biol 15:454-460.
- Sunde P & Olsen K (2018) Ulve (*Canis lupus*) i Danmark 2012-2017: Oversigt og analyse af tilgængelig bestandsinformation. Videnskabelig rapport fra DCE, vol. 258. Aarhus Universitet, DCE - Nationalt Center for Miljø og Energi, Aarhus, pp 52
- Theuerkauf J (2009) What Drives Wolves: Fear or Hunger? Humans, Diet, Climate and Wolf Activity Patterns. Ethology 115:649-657.
- Theuerkauf, Gula R, Pirga B, Tsunoda H, Eggermann J, Brzezowska B, Rouys S & Radler S(2007) Human impact on wolf activity in the Bieszczady Mountains, SE Poland. Ann Zool Fenn 44:225-231
- Theuerkauf J, Jedrzejewski W, Schmidt K & Gula R (2003a) Spatiotemporal segregation of wolves from humans in the Bialowieza Forest (Poland). J Wildlife Manage 67:706-716.
- Theuerkauf J, Jedrzejewski W, Schmidt K, Okarma H, Ruczynski I, Sniezko S & Gula R(2003b) Daily patterns and duration of wolf activity in the Bialowieza Forest, Poland. J Mammal 84:243-253.