

# DOBBELTPREDASJON I ET HETEROGENT LANDSKAP - ER DET FORSKJELLER I RISIKOHABITAT FOR HJORT OG RÅDYR?

DOUBLE PREDATION IN A HETEROGENEOUS LANDSCAPE - DO RISK HABITATS DIFFER FOR RED DEER (*CERVUS ELAPHUS*) AND ROE DEER (*CAPREOLUS CAPREOLUS*)?

KAREN JOHANNE GULSVIK

UNIVERSITETET FOR MILJØ- OG BIOVITENSKAP  
INSTITUTT FOR NATURFORVALTNING  
MASTEROPPGAVE 30 STP. 2013





## Forord

Denne masteroppgaven er skrevet på instituttet for naturforvaltning (INA) ved Universitetet for miljø- og biovitenskap (UMB) og dekker 30 studiepoeng av min mastergrad. Jeg fikk økonomisk støtte av Scandlynx og Atle Mysterud (UiO) under feltarbeidet.

En stor takk til min hovedveileder, Leif Egil Loe (INA), for god hjelp under hele prosessen og for konstruktive tilbakemeldinger. Jeg vil også takke Phd-stipendiat Karen Lone for god hjelp med feltarbeidet, retting av utkast og for alltid ha tid til å svare på spørsmål.

I tillegg ønsker jeg å takke John Odden (NINA), Herbrand Haraldseth, Helga Nässelquist, mamma og pappa for gode tilbakemeldinger under skriveprosessen.



Universitetet for miljø- og biovitenskap  
Ås, 06.05.2013

---

Karen Johanne Gulsvik

## Sammendrag

Uttrykket ”fryktens landskap” ble innført som en visuell modell for å forklare hvordan frykt kunne endre byttedyrs atferd og arealbruk for å redusere risikoen for å bli drept når predatorer er tilstede. Ulike habitater representerer ulike nivåer av risiko. Byttedyrene velger habitat utfra en avveining mellom predasjonsrisiko og næringsbehov. Gaupa (*Lynx lynx*) og jegerne har ulik jaktteknikk, og det forventes dermed at de representerer to ulike fryktlandskap. Dette studiet undersøker hvordan hjortens (*Cervus elaphus*) og rådyrets (*Capreolus capreolus*) predasjonsrisiko fra gaupe og jeger endrer seg med habitatet med fokus på skjul, og om de ulike predatorerne representerer to ulike fryktlandskap. Habitatet på lokaliteter i Hallingdal, Norge, der rådyr og hjort har blitt drept av GPS-merkede gauper eller skutt av jegere, ble sammenlignet med habitater der GPS-merkede rådyr og hjort har oppholdt seg uten å bli drept. Gaupa er kjent for å være en snikpredator og jegerne er kjent for å ha høyest jaktsuksess i åpent terreng. Hypotesen min var derfor at risikoen for å bli drept av gaupe reduseres med økt sikt og risikoen for å bli skutt av jeger øker med økt sikt for begge byttedyrartene. I samsvar med hypotesen fant jeg at den relative risikoen for å bli skutt av jeger øker når sikten øker. For hjort er det en redusert risiko for å bli drept av gaupe når sikten øker, mens for rådyret var det ingen habitatvariable som signifikant påvirket risikoen for å bli drept av gaupe. Dette kan skyldes at gaupa tvinges til å jakte i åpent terreng grunnet lave hjorteviltbestander i Hallingdal og at den er en effektiv rådyrjeger også i åpent habitat. Resultatene kan tyde på at når gaupa skal legge ned en stor hjort er den mer avhengig av å ha godt skjul slik at den kan angripe på kloss hold. Dette ser ikke ut til å være avgjørende for suksessen når den jakter på det mye mindre rådyret. Hjortedyrene i dette studiet er utsatt for dobbeltpredasjon med risiko for å bli drept i både tett og åpent terreng. For begge hjortedyrene ser vi at gaupe og jeger lager ulike fryktlandskap for hjort og rådyr. Hjortedyrene blir tvunget til å velge mellom to ”onder” og må gjøre en avveining mellom næringsøk og predasjonsrisiko, under jakten må de i tillegg gjøre en avveining mellom de to predatorerne.

## Abstract

”The landscape of fear” is a visual model explaining how predators just by being present can cause prey to change behavior and space use in an attempt to reduce the risk of getting killed. Different habitats represent different levels of risk. Prey select habitats based on a trade-off between predation risk and food. The lynx and human hunters differ in hunting strategies, and therefore they are expected to represent two different landscapes of fear. This study compares how the red deer’s and the roe deer’s predation risk from lynx and hunters changes with habitat density, and asks if the different predators represent two different landscapes of fear. Habitats in Hallingdal, Norway, where roe deer and red deer have been killed by GPS-collared lynx or shot by hunters were compared with habitats on sites visited by GPS-collared roe deer and red deer. The lynx is salking predators and hunters are known to achieve highest success in open terrain. I consequently predicted that predation risk from lynx decreased with increased sight distance (less dense habitat) and predation risk from hunters increased with increased sight. Supporting this hypothesis I found increased risk of getting shot by hunters when the line-of-sight distance increased for both roe deer and red deer. The risk of getting killed by lynx decreased when the line-of-sight distance increased for red deer, but not for roe deer. This lack of effect may be due to low deer populations in Hallingdal forcing the lynx to hunt roe deer in open terrain. The results indicate that the lynx are dependent on good cover to be able to kill the large red deer, while this does not seem to affect its hunting success on the much smaller roe deer. The red deer and roe deer in this study are exposed to double predation and face a risk of getting killed in both dense and open habitats. This study shows that lynx and hunters create two differing landscapes of fear for red deer and roe deer. The ungulates are forced to choose between two “evils” and make a trade-off between feeding and predation risk, during hunting season they also have to choose between the two predators.

## Innhold

1. Introduksjon .....	1
2. Metode.....	3
2.1. Studieområdet.....	3
2.1.1. Gaupe .....	3
2.1.2. Hjort .....	3
2.1.3 Rådyr.....	4
2.2 Data.....	6
2.2.1. Drapsdata .....	6
2.2.2. Områdebruk levende dyr.....	7
2.3 Feltarbeidet .....	8
2.4 Statistiske analyser .....	9
2.4.1 Korrelasjon mellom variabler .....	10
2.4.2 Logistisk regresjonsanalyse og modellseleksjon .....	10
3. Resultat.....	12
4. Diskusjon.....	15
4.1. Gaupa dreper rådyr også i åpent terreng.....	15
4.2. Fryktens landskap – økt risiko ved dobbeltpredasjon.....	16
4.3. Konklusjon.....	18
5. Referanser.....	19

## 1. Introduksjon

Store pattedyr, slik som hjortedyrene, og rovdirene som predaterer på dem spiller viktige roller i økosystemdynamikken (Sinclair & Arcese 1995). Dersom predasjonsrisikoen endrer beitestrategien og områdebruken til hjortedyrene kan det potensielt ha stor påvirkning på deres økosystem (Sinclair & Arcese 1995). Det er vist at predasjonsrisiko påvirker flere faktorer ved byttedyrs atferd, blant annet områdebruk, habitatseleksjon, næringsøk og årvåkenhet (Brown 1988, Edwards 1983, Lima 1987, Sih 1980, Watts 1991, Werner et al. 1983).

Uttrykket ”fryktens landskap” ble første gang brukt av Laundré et al. (2001) og Altendorf et al. (2001). Laundré et al. (2001) studerte wapiti (*Cervus elaphus*) og bison (*Bison bison*) etter reintroduksjonen av ulv (*Canis lupus*) i Yellowstone National Park, de forventet en atferdsendring hos wapiti og bison i områdene der ulven ble introdusert. Teorien beskriver dyrs bevissthet rundt risikoen de til enhver tid er utsatt for i ulike deler av landskapet, og uttrykket ”fryktens landskap” ble innført som en visuell modell for å forklare hvordan frykt kunne endre et dyrs arealbruk for å redusere dens sannsynlighet for å bli tatt av en predator (Laundré 2010). Avhengig av predatorenes jaktteknikk kan tett skog, kantsoner og åpne sletter ha helt ulike nivåer av predasjonsrisiko (Laundré et al. 2001). Studier utført av blant annet Werner et al. (1983) og Sih (1980) viser hvordan byttedyr responderer ved å redusere aktivitetsnivået eller skifte til et tryggere habitat når en predator er tilstede. I områder med predatorer vil byttedyr kunne endre atferd og dermed redusere sannsynligheten for å bli oppdaget og tatt av en predator. Dette fører til en avveining mellom gode beiter og risiko for å bli drept (Brown 1992, Lima 1988, Lima 1998). Byttedyrene reduserer ofte tidsbruket eller øker årvåkenheten når de beiter i mer risikofyllt habitat (Brown 1999), noe som kan ha en høy energetisk kostnad.

Forholdet mellom habitatstruktur og predasjonsrisiko er svært ulikt for ulike predatorer avhengig av jaktteknikk. Hundedyr har størst jaktsuksess i åpne områder der de kan slite ut byttedyret før de angriper (Wells & Bekoff 1982). Kattedyr er derimot kjent for å bruke tett vegetasjon for å kunne snike seg innpå og overraske byttet på kloss hold (Elliot et al. 1977, Murray et al. 1995, Sunquist & Sunquist 1989). Murray et al. (1995) fant at den kanadiske gaupa (*Lynx canadensis*) forfulgte byttet over lengre avstander i åpen granskog, mens den brukte skjulteknikk med bakholdsangrep i tett granskog. Gaupa hadde størst suksess når den kunne ta byttet på kloss hold i områder med godt skjul der den ikke måtte jage byttet over

lengre distanser (Kruuk 1986). Den eurasiske gaupa (*Lynx lynx*) er også kjent for å være en effektiv snikjeger (Nilsen et al. 2009). Mange hjorteviltbestander har et høyt jakttrykk. Til forskjell fra gaupa vil jegere ha høyest jaktsuksess i områder med god sikt (Benhaiem et al. 2008, Farmer et al. 2006).

Studier på habitatseleksjon hos hjortedyr tar sjelden hensyn til dobbelpredasjon fra rovvilt og mennesker (Theuerkauf & Rouys 2008). Theuerkauf & Rouys' (2008) studie i Polen viste at hjortedyrtettheten i hovedsak var påvirket av tidligere skogdrift og jakt, mens rovdirene ikke så ut til å ha noen påvirkning. Hjorteviltets habitatvalg og atferdsendringer som følge av predasjonsrisiko varierer mellom områder sannsynligvis som en følge av ulik sammensetting av predatorer, jakttrykk og næringsverdi i tette og åpne habitater (Jedrzejewska et al. 1994, Theuerkauf & Rouys 2008). Flere studier fra Europa i jaktete bestander viser at hjorten prefererer barskog, sannsynligvis grunnet tilstrekkelig mattilgang i disse habitatene, men kanskje først og fremst fordi det utgjør skjul for jegere (Licoppe 2006, Theuerkauf & Rouys 2008). Fordi rovdirene, særlig gaupe, i de samme områdene også prefererer barskog er det lite sannsynlig at hjorten (*Cervus elaphus*) velger disse habitatene for å unngå predasjonsrisiko fra rovdyr (Jedrzejewska et al. 1994, Licoppe 2006). Hjorten beveger seg over store områder sammenlignet med rådyret (*Capreolus capreolus*), det kan derfor være at hjorten unngår predasjon kun ved å være mobil (Kamler et al. 2007, Kamler et al. 2008). I Yellowstone unngår hjorten åpne områder der ulven har sitt jaktområde tross dårligere beite i tettere habitat (Creel et al. 2005, Hernández & Laundré 2005). Anti-predator atferd kan også endres gjennom året. Rådyr viser økt årvåkenhet under jaktsesongen, spesielt når de oppholder seg i åpent landskap (Benhaiem et al. 2008).

Målet med dette studiet er å undersøke om dobbelpredasjon fra gaupe og menneske fører til ulike fryktlandskap hos to byttedyrarter, rådyr og hjort, i Hallingdal, Buskerud, Norge. Spesifikt vil jeg undersøke om den relative risikoen hjort og rådyr har for å bli drept av jeger eller gaupe endrer seg med graden av skjul. For å undersøke dette sammenligner jeg habitatet der hjort og rådyr har blitt drept av gaupe eller jeger med habitatbruken til GPS-merkede rådyr og hjort. Selv ved lave tettheter, som i dette området, er rådyret gaupas primærbytte, mens den mye større hjorten er et viktig sekundært byttedyr (Odden, Linnell & Andersen 2006). Fordi gaupa og jegerne fortrinnsvis holder seg til én karakteristisk jaktteknikk, forventer jeg å finne samme effekt av habitattetthet på predasjonsrisiko hos begge byttedyrartene. Gaupa er en snikjeger, jeg forventer derfor at risikoen for å bli drept av gaupe



øker når sikten blir kortere. Jegere har høyest jaktsuksess i områder med god sikt, det er derfor ventet økt risiko for å bli skutt av jeger med økt sikt.

## **2. Metode**

### **2.1. Studieområdet**

Studieområdet ligger i Hallingdal i Buskerud fylke (Figur 1) og består av kommunene Flå, Nes, Gol, Hemsedal, Ål og Hol (60°21` - 60°52`N; 8°15` - 9°37`Ø). Det totale studieområdet dekker et areal på 5 830 km<sup>2</sup>. Flå ligger nederst i Hallingdal på ca. 150 meter over havet, de høyeste områdene strekker seg til opp mot 2000 meter over havet. Rundt 70 % av arealet ligger >900 meter over havet. Av arealet er 21% produktiv skog og 2% jordbruksareal (Thorsnæs 2009). Gjennomsnittstemperaturen på Nesbyen i januar og juli var for perioden 2006 til 2012 henholdsvis -6,9°C og 17°C. I denne perioden var det 1,5 mm nedbør per døgn i gjennomsnitt. Snødybden i 2006-2011 som inkluderer tidsrommet november til april (hele perioden med snødekke) har et gjennomsnitt på 22 cm snø (NVE 2012).

#### **2.1.1. Gaupe**

Hallingdal tilhører Rovviltregion 2 som inkluderer fylkene Aust-Agder, Buskerud, Telemark og Vestfold. Før jakta 2012 var det registrert 16 familiegrupper i regionen. Gjennomsnittet de siste fem årene er 16,1. Bestandsmålet for region 2 er 12 familiegrupper (Rovdata 2013). I Fennoskandia, i områdene der gauper og rådyr sameksisterer, er rådyr hovedbyttet til gaupa selv i områder med lav rådyrtetthet (Andersen et al. 1998, Birkeland & Myrberget 1980, Odden, Linnell & Andersen 2006). Snø gir en høyere jaktsuksess for gaupa, dette kan ha særlig betydning i områder med dyp snø (Haglund 1966). Schmidt (2008) fant i sin studie i Polen at selv der hjortedyrbestanden (rådyr og hjort) var blitt lav var hjort og særlig rådyr fremdeles den viktigste matkilden for gaupa.

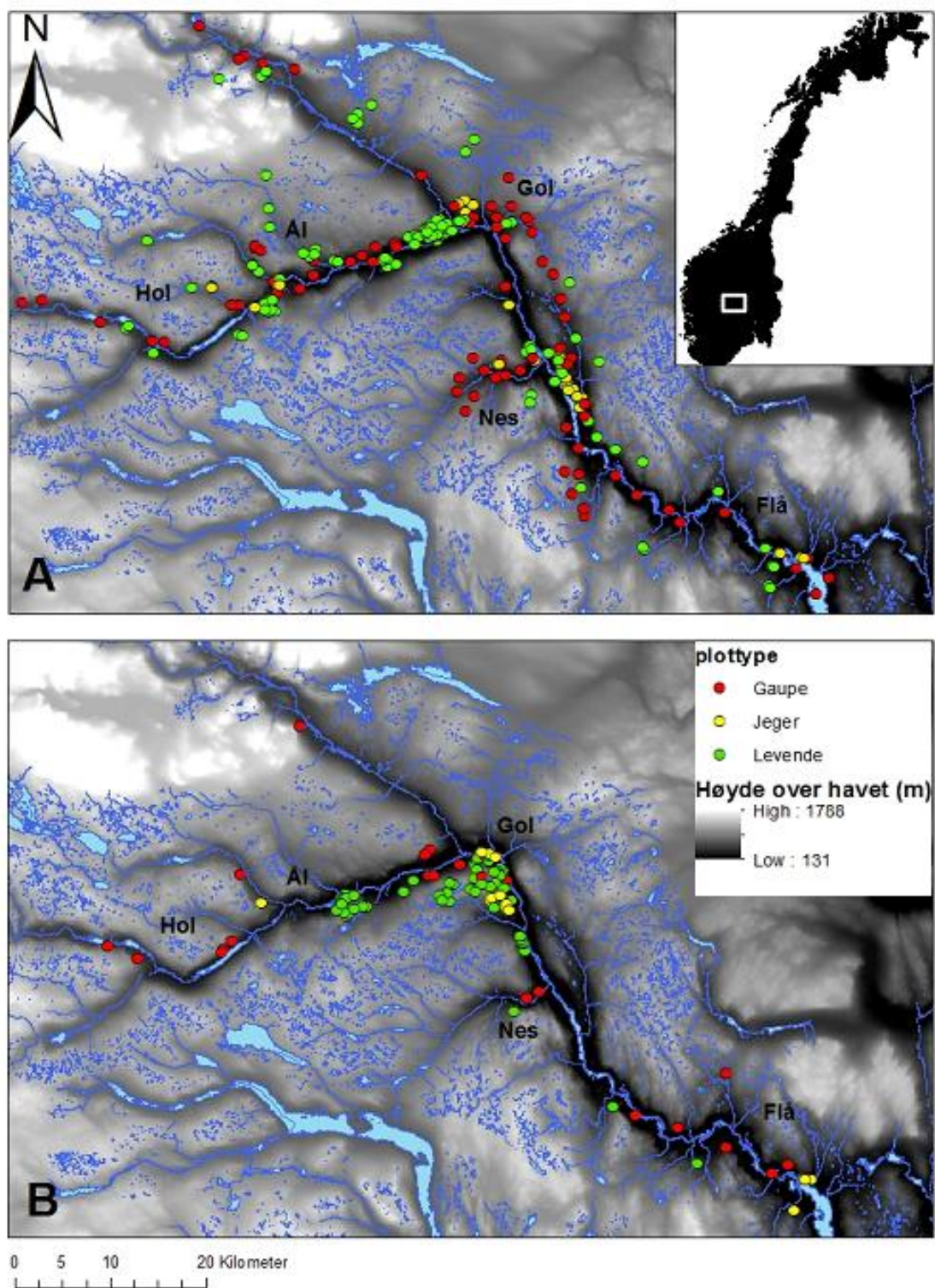
#### **2.1.2. Hjort**

Hjorten har hatt sin utbredelse på Vestlandet, men de siste 20-30 årene har den spredt seg østover der den i hovedsak er å finne i bratte lisider. Beitet til hjorten overlapper i noen grad beitet til rådyret, særlig tidlig på våren og vinterstid (Langvatn & Albon 1986). I den snøfrie delen av året beiter hjorten mye på innmark og på vinteren er blåbærlyng viktig beite (Albon & Langevatn 1992, Mysterud et al. 2001). Hjorten har en lav maksimal reproduksjonsrate sammenlignet med elg og rådyr. Den får kun én kalv og bruker derfor lengre tid på å kolonisere nye områder (Clutton-Brock et al. 1997). Hjorten er stor, en gjennomsnitts hind

veier 80-120 kilo og bukkene 120-150 kilo, virkelig store bukker kan veie opp mot 240 kilo. Den første hjorten i Buskerud ble felt i 1974. Det var først på midten av 1990 tallet at hjortestammen begynte å øke kraftig, fra 66 felte hjort i 1995 til 361 felte hjort i 2011 (Statistisk sentralbyrå 2012). Det tilsvarer i underkant av 0,9 hjort per 10km<sup>2</sup> tellende jaktareal i 2011 (Statistisk sentralbyrå 2011). Jaktformene på hjort i Hallingdal foregår hovedsakelig som drivjakt med hund og posteringsjakt uten drivere. I perioden dataene er hentet fra startet hjortejakta 10. september og sluttet 23. desember. Hjort er ikke den viktigste matkilden til gaupa, men i områder med lav rådyrtetthet tar den likevel en del hjort (Odden, Linnell & Andersen 2006, Okarma et al. 1997, Schmidt 2008). Hjorten er derfor en viktig alternativ matkilde.

### 2.1.3 Rådyr

Rådyrets utbredelsesområde i Norge inkluderer Sør- og Midt-Norge ekskludert Vestlandet mellom 58° og 65 °N (Melis et al. 2010). Rådyrbestanden i Hallingdal er lav, men stabil. I gjennomsnitt er det skutt ca. 30 rådyr i året i Hallingdal i perioden 2008–2012 (Naturdata as 2012). Jaktseasonen i Hallingdal på rådyr er fra 25. september til 23. desember, bukkejakta på gevirbærende bukk starter allerede 10. august. Den dominerende jaktformen for rådyr er posteringsjakt uten drivere. Jaktsuksessen for rådyr i Norge er lav, dette kommer sannsynligvis av en nedgang i populasjonen (Mysterud & Østbye 2006). Rådyr er selektive beitedyr (Tixier & Duncan 1996). De er ikke så avhengige av kvantiteten, men kvaliteten på vegetasjonen er svært viktig (Hjeljord 2008). Rådyret er lite og veier mellom 15-40 kilo. På vinteren er det høy tetthet av rådyr nær menneskelig aktivitet grunnet fôringsstasjoner og fordi det er mindre snø ved lavere høyder (McShea, Underwood & Rappole 1997, Mysterud 1999). I Melis' studie ble det funnet at det er lavere vekstrate hos rådyr i kommunene i Norge med gaupe og hardt klima sammenlignet med kommuner med mildere klima og/eller uten gaupe (Melis et al. 2010). I tillegg til gaupa er rødreven (*Vulpes vulpes*) en viktig predator på rådyrkalver de første seks ukene etter kalving (Linnell et al. 1995, Panzacchi et al. 2007, Panzacchi et al. 2008a, Panzacchi et al. 2008b). I tiden rundt kalvingen kan predasjon fra både gaupe og rødrev føre til en ovenfra og ned effekt der predasjon kontrollerer rådyrbestanden (Gervasi et al. 2011).



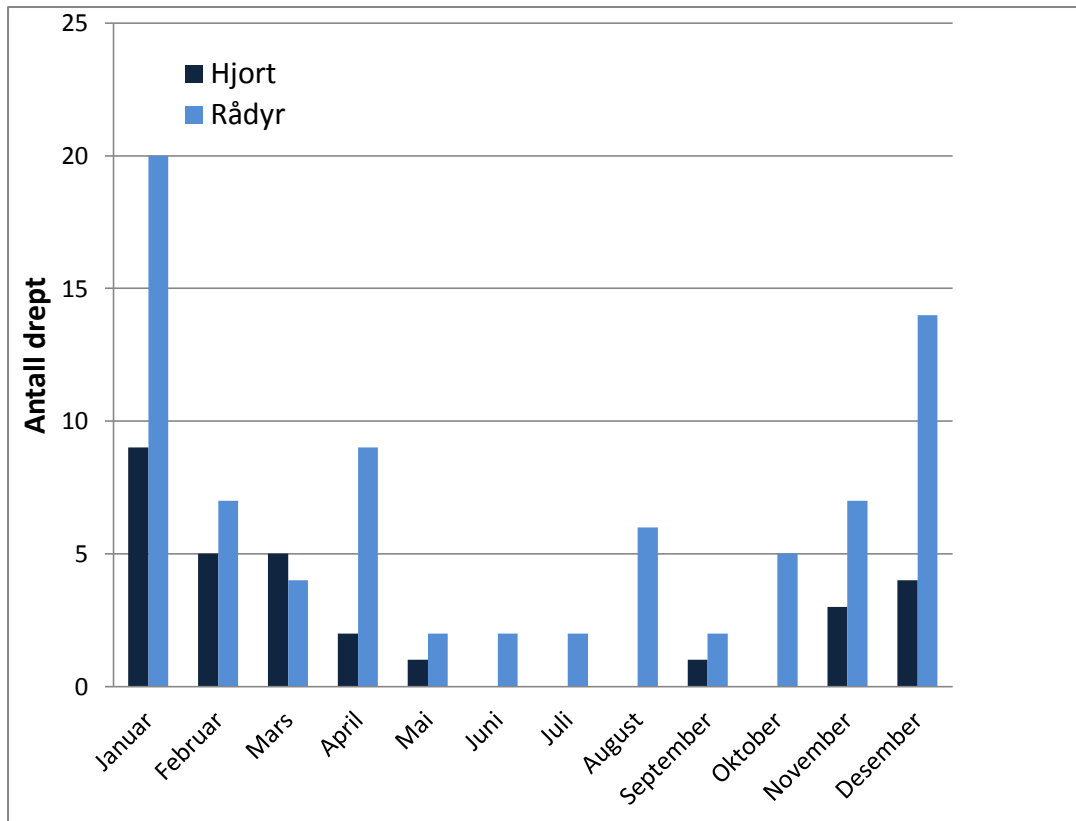
**Figur 1:** Studieområdet Hallingdal med punkter hvor rådyr (A) og hjort (B) har blitt drept av enten jeger eller gaupe og punkter der de er registrert levende.

## 2.2 Data

Fra 2006 har Scandlynx GPS-merket og samlet data på gauper i blant annet Buskerud, som omfatter studieområdet. Gaupene følges ved hjelp av GPS posisjoner som overføres via mobiltelefonnettet. Alle posisjoner der gaupa stopper opp over en lengre periode (kalt et "cluster"; Mattison et al. 2011) blir kontrollert for å finne og registrere kadavre. Feltinnsatsen for å finne clustre er konsentrert til en sommerperiode fra juni til september og en vinterperiode fra november til mars, det er en mindre feltinnsats de resterende månedene. Antall mann og timer i felt er relativt lik de to periodene, men med litt høyere innsats i vintersesongen. I Hallingdal er det samlet data fra åtte ulike gauper som har drept rådyr, sju av disse har også drept hjort. I tillegg til de GPS-merkede gaupene har Scandlynx i samarbeid med Bioforsk og Universitetet i Oslo også GPS-merket 38 rådyr og 20 hjort i Hallingdal. Med disse dataene kan de ulike dyrenes risiko for å bli drept av gaupe identifiseres for forskjellige landskapsfaktorer (Odden et al. 2012).

### 2.2.1. Drapsdata

Sommeren 2011 samlet Jørgen Remmen og Tore Johan Olsen inn data på rådyr. De registrerte 81 punkter fra gaupedrepte rådyr og 34 jegerpunkter fra fire ulike jegere. Ytterligere 19 jegerpunkter på rådyr og 30 jegerpunkter på hjort skutt henholdsvis fra fem og seks ulike lokale jegere samlet jeg inn felldata på sommeren 2012. Det ble i tillegg samlet data fra 26 gaupedrepte hjort og 30 jegerpunkter på hjort i samarbeid med seks lokale jegere. Gauper har drept et varierende antall rådyr og hjort i året i perioden 2006-2010, punktene samlet fra gaupedrepte rådyr og hjort kommer fra fire hunngauper (F189, F218, F228 og F237) og fire hanngauper (M187, M209, M263 og M273). Den månedlige fordelingen av dokumenterte drap på rådyr og hjort utført av gaupe viser at gaupa ikke dreper hjort og rådyr jevnt fordelt gjennom året, men at det tas mest hjortedyr om vinteren (Figur 2). Om sommeren har det ikke blitt registrert noen gaupedrepte hjort. Fordi feltinnsatsen for å finne gaupedrepte kadavre ikke er likt fordelt gjennom året gir den bare en grov indikasjon på sesongmessigheten predasjon.



**Figur 2:** Månedlig fordeling av antall dokumenterte gaupedrap på hjort og rådyr viser at det tas flest dyr om vinteren, og at det ikke er funnet noen gaupedrepte hjort på sommeren.

### 2.2.2. Områdebruk levende dyr

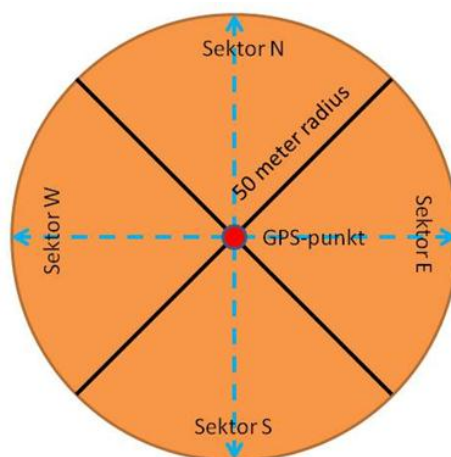
GPS-punktene på rådyr var samlet fra 2009-2011 av 7 rådyrbukker og 9 rådyrgeiter. De fleste rådyrene ble GPS-merket ved en fôringsstasjon nær Gol sentrum, disse rådyrene brukte et begrenset område vinterstid. For å kompensere for dette ble det samlet inn felldata fra feces-punkter som Scandlynx har registrert, og på den måten balansere distribusjonen av rådyrpunktene i landskapet vinterstid. Feces-punktene ble samlet langs et transekt med totallengde på 3,24 km per transekt med plot ved ca. hver 100 meter (Hoel og Hermansen 2008). Totalt ble det samlet felldata fra 182 GPS/feces punkter fra rådyr. Det ble i 2012 samlet data fra 64 GPS-punkter av ti ulike hjort. Alle GPS-merka hjort det er samlet data fra er koller. Det ble GPS-merket to koller i Ål, sju i Gol og en i Hol. Dyreposisjonene er innhentet i tidsrommet 2009-2011.

Det ble gjort et tilfeldig utvalg (stratifisert på sesong og individ) blant GPS-punkter fra merkede rådyr og hjort i ArcGIS 9.3. (ESRI 2009) med tilleggsprogrammet "Hawth's Analysis Tools" (Beyer 2010).



## 2.3 Feltarbeidet

På hvert GPS-punkt, gaupedrapspunkt og jegerpunkt ble skog- og vegetasjonsstruktur registrert. Målet med studiet var å få gode mål på skjul. Punktene ble funnet ved hjelp av håndholdt GPS. Registreringene på hvert punkt ble utført i et område på 50 meter i radius rundt punktet, dette området ble igjen delt inn i fire sektorer; nord, øst, sør og vest. De samme målene ble gjort for alle fire sektorer (figur 3). I analysen ble de fire sektorene slått sammen for å finne gjennomsnittet eller den dominerende variabelen for hvert punkt. For hver sektor ble følgende målinger utført:



**Figur 3:** Registreringene på hvert punkt ble utført i et område med 50 meter radius rundt punktet. Området ble delt inn i fire sektorer i nord, øst, sør og vestlig retning.

### RELASKOP

Ved å bruke relaskop kan man finne et skogbestands grunnflatesum ( $m^2$  per hektar) (Fitje 1989). Registreringene ble utført med utgangspunkt i GPS-punktet. Antall trær av hvert treslag som fylte spaltebredden i brysthøyde (130 cm over bakken) for kategoriene gran, furu, bjørk, ”rogn, osp og selje” (ROS) og ”annet” ble registrert i hver sektor.

### COVER BOARD

For å måle den horisontale dekningsgraden ble det brukt et cover board på 4x20 ruter som tilsvarer forskjellige posisjoner av et rådyr i terrenget (L1; kropp liggende, L2; hode liggende, H1; kropp stående, H2; hode stående) (Mysterud 1996, Nudds 1977). Coverboardet ble plassert i GPS-punktet og det avleses hvor mange ruter som er synlig ved 10, 20, 30, 40 og 50 meter og deretter hvor langt det er fra GPS-punktet til coverboardet forsvinner helt.

## **KRONEDEKKE**

Den vertikale dekningsgraden ble målt med et konkavt densiometer mot hver av de fire himmelretningene. Densiometeret er delt inn i 24 hovedruter, som igjen deles inn i fire slik at det totalt består av 96 målepunkter. Kronedekket ble målt i brysthøyde og antall åpne ruter i densiometeret ble telt (Lemmon 1956, Lemmon 1957). For å finne prosentvis dekke ganges antall åpne ruter med 1,04.

## **HABITAT**

Hver sektor ble kategorisert i en dominerende habitattype. Habitatet ble klassifisert i ti klasser; barskog, løvskog, blandingsskog, fjellbjørkeskog, høy-alpin, mellom-alpin, lav-alpin, myr, innmark og annet. I kategorien innmark ble det spesifisert hvilken type innmark det var, eksempelvis gressåker, kornåker, eng, hage og lignende. Kategorien annet dekket i hovedsak hogstflater.

## **HOGSTKLASSE**

Registreringen av hogstklasse ble gjort ifølge den nasjonale standarden. Den dominerende hogstklassen i hver kvadrant ble registrert. Hogstklassene ble delt inn i følgende kategorier:

I – Hogstflate

II – 0-5 år (nylig plantet)

III – 5-40 år, ung driftsskog (selvkviste stamme opp til 3 m)

IV – 40-90 år (hogstmoden skog)

V – Gammelskog

## **TERRENGVARIABLER**

Det er brukt informasjon fra tre ulike terrengvariabler i analysen. Disse inkluderer høyde, helning og kupering (vector ruggedness measure) i terrenget (Sappington et al. 2007). Terrengmodellen med 100m resolusjon er innhentet fra Norsk Kartverk. Verdiene er hentet for raster cellen som midten av plottet faller i.

## 2.4 Statistiske analyser

All statistisk analyse ble utført i R 2.15.2 (R Development Core Team 2011) for Windows ved å bruke Tinn-R 1.17.2.4 (Tinn-R Team 2011) som tekst-editor. Flere ulike pakker har også blitt benyttet i analysen (spesifisert under).

### 2.4.1 Korrelasjon mellom variabler

Første steg i analysen var å slå sammen målingene fra de fire sektorene (Figur 3) til en dominerende klasse (faktorvariabler) eller gjennomsnittsverdi (kontinuerlige variabler) for hele plottet. Alle verdier over 50 meter registrert for coverboard ble satt til 51 meter grunnet manglende data på verdier over 50 meter fra feltsesongen 2011. Det er problematisk å ta med sterkt korrelerte variable i samme analyse. Derfor måtte prediktorvariablene testes for korrelasjon. Korrelasjonen måler det positive eller negative lineære forholdet mellom to prediktorvariabler (Moore et al. 2009). For å lage en korrelasjonsmatrise benyttet jeg funksjonen ”hetcor” i pakken ”polycor” i R (Fox 2010). Grensen for hvor korrelert to variabler kunne være ble satt til 0,5. Ved høyere korrelasjon ble en av de korrelerte prediktorvariablene utelatt fra analysen. Hvilken av de korrelerte variablene som skulle velges bort ble valgt ut fra å se hvilke som hadde lavest Akaiques Information Criterion (AIC) i separate, univariate modeller.

### 2.4.2 Logistisk regresjonsanalyse og modellseleksjon

Logistisk regresjonsanalyse (Hosmer & Lemeshow 1989) ble benyttet for å finne rådyret og hjortens risiko for å bli drept av gaupe eller jeger i forhold til dyras tidsbruk som en funksjon av ulike habitatvariable. Generaliserte lineære modeller (GLM) ble brukt som modellverktøy (funksjon glm i R). Responsvariablene var ”drept” (1) eller ”ikke drept” (0), der drept består av lokaliteter der rådyr og hjort var drept av enten gaupe eller jeger (avhengig av analysen), og ikke drept var lokaliteter brukt av GPS-merkede rådyr eller hjort eller feces-punkter fra rådyr. I tillegg til habitat- og terrengvariable inngikk sesong som prediktorvariabel, inkludert i annenordensinteraksjoner med habitatvariable. Sesongen ble delt i tre kategorier; sommer (mai-10.september), jakt (10.september-15.november) og vinter (16.november-april). Selv om jakta varer til jul ble jakt sesongen satt til å slutte 15. november fordi få dyr ble skutt etter denne datoen og effekter av vinteren forventes å dominere habitatvalget.

Modellseleksjon ble basert på AIC (Burnham & Anderson 1998). Formålet med AIC er å finne modeller som best forklarer variasjonen i dataene med færrest mulig variable (Burnham



& Anderson 2002). For å bestemme hvilke habitat-, sesong-, og terrengvariabler (inkludert interaksjoner) som skulle inkluderes i modellene ble en automatisert stegvis modellseleksjon brukt (funksjonen stepAIC). Modellen med lavest AIC-verdi er den beste modellen (Anderson et al. 2000). Jeg var spesielt interessert i effekten av horisontalt skjul på risiko for å bli drept. Cover board ble derfor inkludert i alle modellene ved å sette modell med cover board som eneste prediktorvariabel som minimumsmodell. Denne faktoren blir dermed inkludert selv om den ville blitt ekskludert i "fri" modellseleksjon. I de tilfeller der det var flere modeller innenfor en  $\Delta AIC < 2$ , ble modellen med færrest variable valgt (Tveraa et al. 2013). Dette på bakgrunn av prinsippet om parsimoni (Burnham & Anderson 1998). Den endelige modellen ble testet for overdispersjon (om modellen passer dårlig til dataene) ved hjelp av goodness of fit (GOF) test. Dersom p-verdien i en GOF test overstiger 0.05 konkluderer man med at modellen ikke er overdispersert (Agresti 2002). De endelige modellene er grunnlaget for parameterne som blir presentert i tabellen og figurene i oppgaven. Resultatene i figurene presenteres som odds ratio. Odds gir et mål på sannsynligheten for at en gitt hendelse skal inntreffe i forhold til at den ikke skal inntreffe, og forholdet mellom to odds (odds ratio) er et mål på hvor mye mer sannsynlig en hendelse blir ved å endre en faktor som påvirker dette.

### 3. Resultat

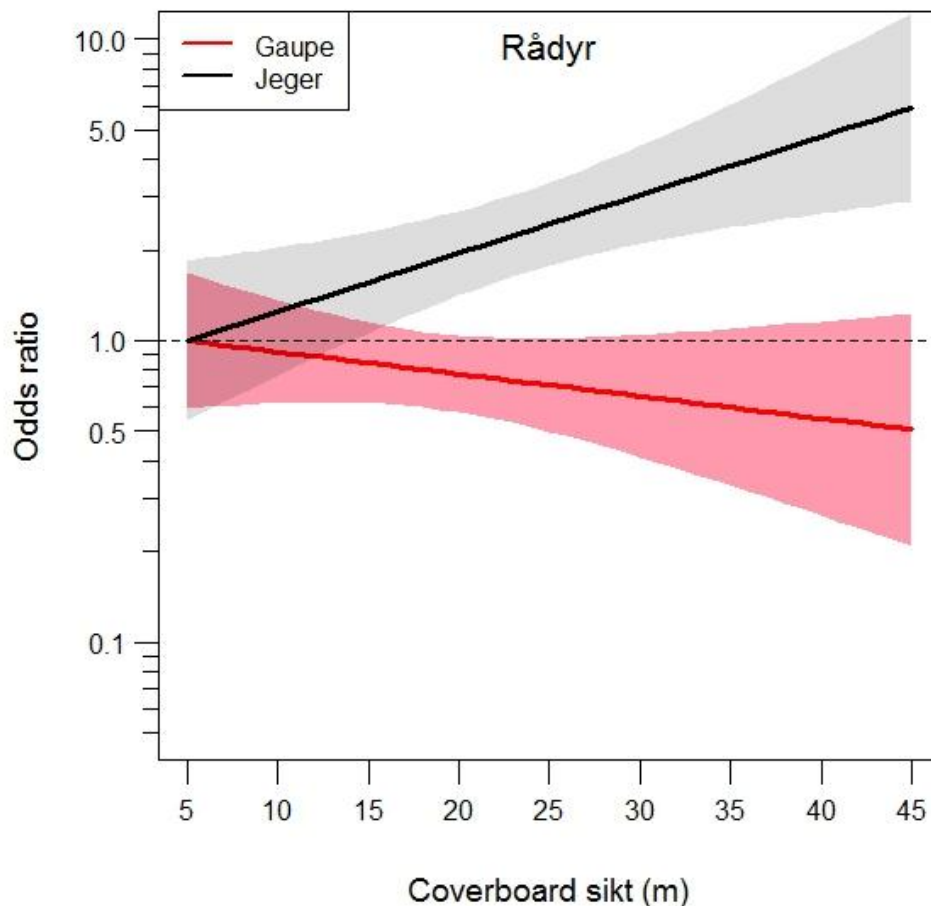
Variablene kronedekke og den totale grunnflatesummen målt med relaskop korrelerte med - 0.7. Kronedekkevariabelen ble fjernet på bakgrunn av høyere AIC enn relaskop i univariate modeller. Prosentvis grunnflatesum for artene gran og furu i relaskopet korrelerte med - 0.6 for dataene på hjort, der ble variabelen for furu fjernet. Jeg testet for interaksjon mellom sesong og habitat, men fant ingen interaksjon. Sesong kom derfor ikke med i de beste modellene. Det var ingen sterk korrelasjon mellom vegetasjon og terrengvariabler, disse ble derfor benyttet i videre analyser.

Regresjonsmodellene ble valgt ved hjelp av stepAIC (de beste modellene vises i grått i tabell 1) for å finne hvilke modeller som best forklarer hvor rådyr og hjort har høyest risiko for å bli drept av enten jeger eller gaupe med fokus på skjul. Hvilken modell som var best varierte for de fire forskjellige kombinasjonene med rådyr, hjort, jeger og gaupe.

**Tabell 1:** Modellsелеksjon ved bruk av Akaike Information Criterion. Den enkleste modellen med  $\Delta AIC < 2$  brukes i figurene for best å kunne forklare så mye av variasjonen som mulig (parsimoniprinsippet). Modellene som er brukt i analysen er uthevet med grått.

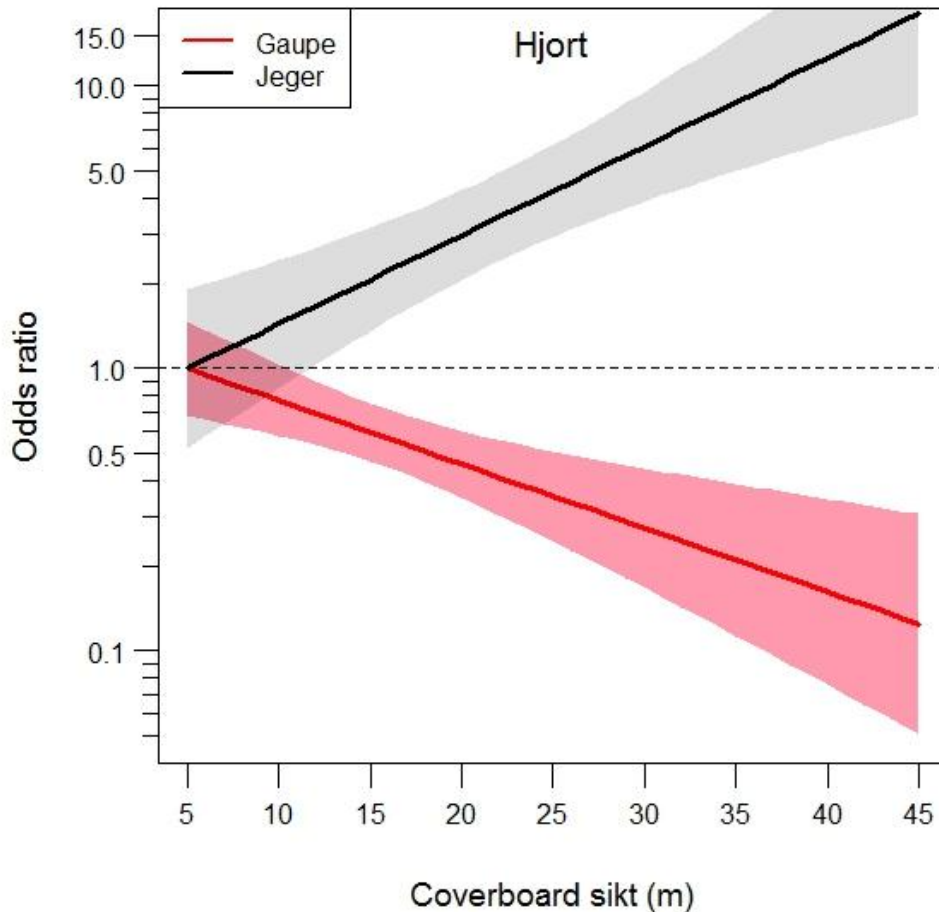
		Rådyr - Jakt	
n variabler	Modell	AIC	$\Delta AIC$
1	coverboard	245,73	6,39
2	coverboard+relaskop furu	240,86	1,52
3	coverboard+relaskop furu+kupering	239,63	0,29
4	coverboard+relaskop furu+kupering+høyde	239,34	0
		Rådyr - Gaupe	
		AIC	$\Delta AIC$
1	coverboard	328,75	34,22
2	coverboard+kupering	309,23	14,7
3	coverboard+kupering+relaskop gran	294,81	0,28
4	coverboard+kupering+relaskop gran+relaskop furu	294,8	0,27
5	coverboard+kupering+relaskop gran+relaskop furu+høyde	294,53	0
		Hjort - Jakt	
		AIC	$\Delta AIC$
1	coverboard	101,94	24,62
2	coverboard+relaskop totalt	84,49	7,17
3	coverboard+relaskop totalt+høyde	78,52	1,2
4	coverboard+relaskop totalt+høyde+relaskop gran	77,32	0
		Hjort - Gaupe	
		AIC	$\Delta AIC$
1	coverboard	108,67	1,57
2	coverboard+relaskop gran	107,1	0
3	coverboard+relaskop gran+helling	107,76	0,66

Odds ratio plottet (figur 4) illustrerer endring i den relative predasjonsrisikoen rådyret møter når den beveger seg langs en gradient der sikten øker. Når den horisontale sikten øker (lite skjul), øker risikoen for at rådyret blir skutt av en jeger (tabell 2). Når rådyret oppholder seg i et område der sikten er 35 meter vil sannsynligheten for å bli skutt av en jeger være 3.5 ganger høyere enn ved å oppholde seg der sikten er 5 meter (referansenivået i figur 4). Resultatet er i samsvar med prediksjonen om at jegere jakter i mer åpent terreng. I tråd med prediksjonen om at gaupa er en snikjeger og mest effektiv i tett habitat, er det en avtagende risiko for å bli drept av gaupe med økende sikt (figur 4), men effekten er ikke signifikant (tabell 2).



**Figur 4:** Oddsrationen for at et rådyr blir drept av gaupe eller jeger som en funksjon av skjul (sikt i meter fra registreringspunktet) relativt til referansen som er ved fem meter sikt. Lengre sikt øker sannsynligheten for å bli skutt av jeger. For gaupa er det ingen signifikant effekt av sannsynligheten for at rådyret blir drept av gaupe som en funksjon av skjul. Illustrert med 95 % konfidensintervall.

Som predikert, og i samsvar med resultatene for rådyr, øker odds ratioen for at hjorten blir skutt av en jeger når sikten øker (figur 5). Når hjorten beveger seg i terreng med 35 meter sikt er sannsynligheten for å bli skutt av en jeger 9 ganger høyere enn i terreng med kun fem meter sikt. Som predikert er det en negativ risiko for gaupedrap som en funksjon av økt sikt (figur 5). I motsetning til resultatet for rådyr er denne effekten signifikant for hjort (tabell 2).



**Figur 5:** Odds ratioen for at en hjort blir drept av gaupe eller jeger som en funksjon av skjul (sikt i meter fra registreringspunktet). Økt sikt øker den relative risikoen for at hjorten blir skutt relativt til referansen ved fem meter sikt. For interaksjonen med gaupe er det signifikant negativ sammenheng mellom sikt og risiko for å bli drept illustrert med konfidensintervall på 95 %.

**Tabell 2:** Vegetasjon- og terrengvariabler (med 95 % konfidensintervall) fra de beste modellene som best beskriver hvor byttedyret de blir drept av henholdsvis gaupe eller jeger i forhold til dets områdebruk. Uthevet skrift indikerer at verdiene er signifikante

	Rådyr - Jakt			Rådyr - Gaupe			Hjort - Jakt			Hjort - Gaupe		
	Estimat	SE	P-verdi	Estimat	SE	p-verdi	Estimat	SE	P-verdi	Estimat	SE	P-verdi
Intercept	<b>-2.175</b>	<b>0.566</b>	<b>0.001</b>	<b>-2.362</b>	<b>0.530</b>	<b>8.04*10<sup>-6</sup></b>	0.293	1.128	0.790	0.663	0.635	0.296
Coverboard	<b>0.047</b>	<b>0.016</b>	<b>0.003</b>	-0.026	0.017	0.133	<b>0.078</b>	<b>0.034</b>	<b>0.021</b>	<b>-0.060</b>	<b>0.029</b>	<b>0.036</b>
Helling	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Høyde	-0.001	0.001	0.139	0.001	0.001	0.131	<b>-0.004</b>	<b>0.002</b>	<b>0.008</b>	-	-	-
Kupering	88.139	46.638	0.059	<b>148.043</b>	<b>40.716</b>	<b>0.0002</b>	-	-	-	-	-	-
Gj.snitt relaskop totalt	-	-	-	-	-	-	<b>-0.568</b>	<b>0.165</b>	<b>0.001</b>	-	-	-
Gj.snitt relaskop gran	-	-	-	<b>1.948</b>	<b>0.515</b>	<b>0.0002</b>	1.383	0.802	0.085	<b>-1.370</b>	<b>0.744</b>	0.066
Gj.snitt relaskop furu	<b>0.966</b>	<b>0.438</b>	<b>0.026</b>	0.853	0.549	0.119	-	-	-	-	-	-

## 4. Diskusjon

I dette studiet viser jeg hvordan rådyret og hjortens relative sannsynlighet for å bli drept av gaupe eller jeger endrer seg med graden av skjul. Risikoen for å bli skutt av en jeger øker for både rådyr og hjort med økt horisontal sikt. Hjortens risiko for å bli drept av gaupe minker med økt sikt i terrenget. Effekten av sikt på risiko for å bli drept av gaupe var ikke signifikant for rådyr, men det var en trend til lavere odds for å bli drept i åpent terreng. Mangelen på signifikans av habitattetthet kan skyldes lave rådyrtettheter som fører til at gaupene i Hallingdal må endre jaktteknikk og ta større sjanser ved å jakte på rådyr i mer åpent terreng. Særlig vintre med snødekke kan øke gaupas jaktsuksess i åpent terreng (Schmidt 2008). Gaupene ser ut til å være mer avhengig av godt skjul for å legge ned en stor hjort enn et lite rådyr. Dette studiet viser at mennesker og gaupe genererer ulike fryktlandskap. I perioder med jakt vil de ikke samtidig kunne optimere anti-predator atferd mot både mennesker og gaupe, noe som vil kunne øke den samlede dødeligheten i hjorteviltbestandene.

### 4.1. Gaupa dreper rådyr også i åpent terreng

Resultatene viser at risikoen for å bli drept av gaupe henger sterkere sammen med vegetasjonstetthet hos hjort enn for rådyr. Gaupa er kjent for å være en snikjeger som er avhengig av godt skjul for å oppnå høy jaktsuksess (Nilsen et al. 2009). For at gaupa skal gjennomføre et vellykket angrep varer jakten på byttedyret sjelden mer enn 20 meter (Bolstad et al. 1998), dette stemmer overens med mine resultater for hjort der jeg ser på effekten av skjul i en radius opp til 50 meter. Mitt studium nyanserer dette bildet ved å vise at gaupa er antagelig mer avhengig av godt skjul og kort angrepsavstand når den skal drepe en stor hjort enn et lite rådyr. Dette kan skyldes at hjorten er såpass stor i forhold til gaupa og dermed

krever en jaktteknikk best mulig tilpasset gaupa for å oppnå suksess, mens de mye mindre rådyrene kan være enklere å legge ned selv om gaupa må jakte i åpent og mindre preferert terreng. Å jakte på et så stort byttedyr som en hjort medfører også en potensiell risiko for den lille gaupa (Ross, Jalkotzy & Daquist 1995), for ikke å bli skadet selv i angrepet vil den være tryggest når den angriper på kloss hold slik at den kommer overraskende på hjorten. En tidligere studie har vist at den kanadiske gaupa skifter jaktteknikk etter hvordan vegetasjonen endrer seg, den jager byttet i åpen skog og bruker skjul og bakholdsangrep i tett skog (Murray et al. 1995). Dette kan forklare mine funn for den eurasiske gaupa som ikke ser ut til å være avhengig av godt skjul for å jakte. I tillegg kan det hende at de lave hjortevilttetthetene i Hallingdal tvinger gaupa til å ta i bruk flere terrengetyper enn optimalt jaktterreng for å dekke energibehovet, selv om fangsteffekten skulle være lavere der.

Gaupedrepte rådyr ble funnet gjennom hele året. Selv om feltinnsatsen for å finne kadavre om vinteren er noe høyere enn som sommeren, er fraværet av hjort drept sommerstid (figur 2) en klar indikasjon på at snø er en fordel for gaupa når den skal ta hjort. Store hjortedyr er enklere å drepe om vinteren når flukten blir hindret av dyp snø. Hjortedyrenes reduserte hastighet grunnet dyp snø er avgjørende for at gaupa skal klare å øke egen jaktsuksess (Nilsen et al. 2009). Studiet til Pedersen et al (1999) viste at gaupa hadde høy jaktsuksess på store byttedyr om vinteren (i dette studiet; reinsdyr) selv når de måtte jage byttet over lengre distanser (opp til 87m). Dette skyldes antagelig at de store, tunge reinsdyrene sank dypere i snøen og dermed beveget seg saktere enn gaupa.

#### **4.2. Fryktens landskap – økt risiko ved dobbeltpredasjon**

Jeg fant at den relative sannsynligheten for at hjort og rådyr blir drept av en jeger kontra gaupe øker når sikten øker, det vil si i mer åpent habitat slik som innmarksområder og hogstflater som muliggjør lengre skuddhold. Dobbeltpredasjon fra gaupe og jeger fører til risiko for hjortedyrene i både åpent og tettere vegetasjon. Dette skaper to kontrasterende fryktlandskap for hjortedyrene. I realiseringen av ”fryktens landskap” forventer jeg at byttedyrene beskytter seg ved å ta i bruk anti-predator atferd (Laundrè et al. 2010, Altendorf et al. 2001). I mitt studie var hjortedyrene utsatt for dobbeltpredasjon fra gaupe og jeger som representerer to ulike fryktlandskap. Dette fremprovoserer en avveiing hos byttedyrene der de må velge mellom to ”onder”.

Gaupa er sett på som en effektiv predator. Den evner å opprettholde en høy drapstakt på rådyr selv ved lave tettheter, noe som gir en sterk ovenfra og ned effekt i populasjonsdynamikken

(Odden et al 2008). Byttedyr har høyere risiko for å bli drept i områder med lav byttedyrtetthet, i slike områder blir predatorene ofte veldig effektive (Brown 1999). Hjortedyrene møter også risiko fra menneskelige jegere hele høsten under jakta frem til og med 23. desember i studieområdet. Hjortedyrene vil antakelig fortsette å være ekstra oppmerksomme lenge etter at jakta er avsluttet (Caro 2005). For enkelt individer kan dette gi tapt beitetid og dårligere kondisjon som igjen gjør de til et enklere bytte for gaupa.

Det er tidligere vist at jaktsuksess hos jegere er høyest i åpne landskap med god sikt (Benhaiem et al. 2008, Farmer et al. 2006), dette støtter mine resultater som tydelig viser økt odds med økt sikt. Theuerkauf & Rouys' (2008) studie i Polen viste at jakt fra mennesker var den viktigste faktoren som styrte distribusjonen av hjortedyr, viktigere enn effekten av ulven som er den naturlige predatoren i området. I studiet i Hallingdal er det en lav gaupetetthet sammenlignet med antall jegere, noe som kanskje fører til at rådyret frykter åpne landskap mer enn områder med godt skjul der gaupa representerer størst risiko. I Hwange nasjonalpark i Zimbabwe studerte Crosmar et al. (2012) hvordan jakt fra mennesker endret døgnvanene til tre klovviltarter i nasjonalparken. I området som ikke var utsatt for menneskelig jakt unngikk klovdyrene vannhullene om natten da risikoen fra naturlige predatorer er høyest. I områdene der de var utsatt for jakt i tillegg til de naturlige predatorene viste det seg at de i større grad benyttet vannhullene om natten. Dette kan tyde på at dyrene ser på mennesker som en større trussel enn de naturlige predatorene og at de i jaktseasonen i større grad benytter risikohabitat der deres naturlige predatorer holder til. Trusselen fra dobbeltpredasjon fører til en avveining mellom tidsbruken på næringssøk og å finne trygge habitat.

Rådyret er avhengig av god mattilgang og beskyttelse mot kulde på vinteren og kan derfor måtte oppholde seg i mer risikofyllt habitat. Hvert enkelt rådyr forventes å møte gaupe bare en sjelden gang, mens behovet for skjul og mat er konstant og vil virke begrensende for habitatvalget. I tråd med dette endret ikke rådyret habitatbruk etter gaupa ble rekolonisert i Skandinavia (Ratikainen et al. 2007) noe som kan være med å forklare den høye drapstakten på rådyr. Dette er interessant å sammenstille med min oppgave, fordi jeg her har vist at det er reell forskjell i risiko mellom habitatene, og fraværet av en respons i habitat seleksjon er på ett vis uventet i konteksten av fryktens landskap. Likevel er dette et scenario som er et reelt alternativ for en teori som favner vidt: det kan finnes tilfeller der en faktor (predasjonsrisiko, næringssøk eller annet), er så viktig at den generelt vil overskygge de andre.

### 4.3. Konklusjon

Mine resultater viser at jeger og gaupe representerer to ulike fryktlandskap hos rådyr og hjort. Den relative risikoen for å bli skutt av en jeger øker med økt sikt for både rådyr og hjort. Hjortens risiko for å bli drept av gaupe reduseres med økt sikt. Risikoen for rådyr viser ingen signifikant effekt, men trenden viser at det er lavere risiko for å bli drept med økt sikt. Jegerens og gaupas forskjellige jaktteknikk påfører hjortedyrene ulike fryktlandskap. Om høsten lever hjortedyrene med risiko for å bli drept i både tett og åpent terreng og må gjøre en avveining mellom predasjonsrisiko og beiting.



## 5. Referanser

- Agresti, A. (2002). *Categorical data analysis*. 2nd ed. Wiley series in probability and statistics. Hoboken, N.J.: Wiley-Interscience. xv, 710 p. pp.
- Albon, S.D. & Langvatn, R. (1992). Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. *Oikos*, 65: 502-513.
- Altendorf, K. B., Landré, J. W., López González, C. A. & Brown J. S. (2001). Assessing effects of predation risk on the foraging behavior of mule deer. *J. Mammal.*, 82: 430-439.
- Andersen, R., Linnell, J.D.C., Odden, J., Gangas, L., Ness, E., Karlsen, J., Wannag, A. & Rena, J.T. (1998). Sosial organisering, spredning, reproduksjon og predasjonsatferd hos gaupe i Hedmark: framdriftsrapport 1995/97. *NINA Oppdragsmelding*, 519: 1-25.
- Anderson, D. R., Burnham, K. P. & Thompson, W. L. (2000). Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. *J. Wildlife Management*, 64: 912-923.
- Benhaiem, S., Delon, M., Lourtet, B., Cargnelutti, B., Aulagnier, S., Hewison, A. J. M., Morellet, N. & Verheyden, H. (2008). Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Anim. Behav.*, 76: 611-618.
- Beyer, H.L. (2010). Hawth's analysis tools for ArcGIS. Tilgjengelig på:  
<http://www.spatialecology.com/htools>
- Birkeland, K. H. & Myrberget, S. (1980). The diet of the lynx (*Lynx lynx*) in Norway. *Fauna Norv. Ser. A* 1: 24-28.
- Bolstad, J. P., Stener, S. Ø., Kvam, T. & Overskaug, K. (1998). Gaupas habitatbruk i forhold til potensielle byttedyr. *Nina temahefte*, 8: 156-167.
- Brown, J. S. (1988). Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behav. Ecol. and Sociobiol.*, 22: 37-47.
- Brown, J. S. (1992). Patch use under predation risk: I. Models and predictions. *Ann. Zool. Fenn.*, 29: 301-309.
- Brown, J. S. (1999). Vigilance, patch use, and habitat selection: foraging under predation risk. *Evol. Ecol. Res.*, 1: 49-71

- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (1998). Model selection and multimodel inference. *New York: Springer*, 488.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2002). Model selection and multimodel inference : a practical information-theoretic approach. *New York: Springer*. xxvi, 488 s., ill. pp.
- Caro, T.M. (2005). Antipredator Defenses in Birds and Mammals. *The University of Chicago Press*, Chicago, Illinois.
- Clutton-Brock, T. H. Illius, A. W., Wilson, K., Grenfell, B. T., MacColl, A. D. C. & Albon, S. D. (1997). Stability and instability in ungulate populations: an empirical analysis. *The Am. Nat.*, 149: 195-219.
- Creel, S., Winnie Jr., J., Maxwell, B., Hamlin, K., & Creel, M. (2005). Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology*, 86: 3387–3397.
- Crosmary, W. G., Valeix, M., Fritz, H., Madzikanda, H. & Côté, S. D. (2012). African ungulates and their drinking problems: hunting and predation risks constrain access to water. *Anim. Behav.*, 83 (1): 145-153.
- Edwards, J. (1983). Diet shifts in moose due to predator avoidance. *Oecologia*, 60: 185–189.
- Elliott, J. P., Cowan, I. M. & Holling, C. S. (1977). Prey capture by the African lion. *Can. J. Zoolog.*, 55: 1811-1828.
- ESRI (2009). *ArcMap 9.2*. Redlands, California: ESRI (Environmental Systems Resource Institute).
- Farmer, C. J., Person, D. K. & Bowyer, R. T. (2006). Risk factors and mortality of Black-tailed deer in a managed forest landscape. *J. Wildlife Manage.*, 70: 1403-1415.
- Fitje, A. (1989). Tremåling. *Landbruksforlaget*.
- Fox, J. (2010). Polychoric and Polyserial Correlations. 0.7-8 ed.
- Gervasi, V., Nilsen, E. B., Sand, H., Pannzacchi, M., Rauset, G. R., Pedersen, H. C., Kindberg, J., Wabakken, P., Zimmermann, B., Odden, J., Liberg, O., Swenson, J. E. & Linnell, J. D. (2011). Predicting the potential demographic impact of predators on

- their prey: a comparative analysis of two carnivore–ungulate systems in Scandinavia. *J. Anim. Ecol.*, 81:443-54.
- Haglund, B. (1966). Winter habits of the lynx and wolverine as revealed by tracking snow. *Swedish Wildlife*, 4: 81–299.
- Hernández, L. & Laundré, J. W. (2005). Foraging in the ‘landscape of fear’ and its implications for habitat use and diet quality of elk *Cervus elaphus* and bison (*Bison bison*). *Wildlife Biol.*, 11 (3): 215-220.
- Hjeljord, O. (2008). Viltet, biologi og forvaltning. *Tun forlag*.
- Hoel, P. A. & Hermansen, R. (2008). Studies in herbivore winter distribution and lamb loss in Hallingdalen, south-east Norway. *Bø: Forfatterne*. 49 pp.
- Hosmer, D. W. & Lemeshow, S. (1989). Applied logistic regression. *New York: Wiley*. XIII, 307 s., ill. pp.
- Jedrzejewska, B., Okarma, H., Jedrzejewski, W., Miłkowski, L., (1994). Effects of exploitation and protection on forest structure, ungulate density and wolf predation in Białowież´ a Primeval Forest, Poland. *J. Appl. Ecol.*, 31: 664–676.
- Kamler, J.F., Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W. (2007). Factors affecting daily ranges of red deer *Cervus elaphus* in Białowież´ a Primeval Forest, Poland. *Acta Theriol.*, 52: 113–118.
- Kamler, J.F., Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B. (2008). Home ranges of red deer in a European old-growth forest. *Am. Midl. Nat.*, 159: 75–82.
- Kruuk, H. (1986). Interactions between Felidae and their prey species: a review. - In: Miller, S. O. and Everett, D. D. (eds), *Cats of the world: ecology, conservation and management. Nat. Wil. F.*. 353-374
- Langvatn, R. & Albon, S. D. (1986). Geographic clines in body weight of Norwegian red deer: a novel explanation of Bergmann’s rule? *Holarctic Ecol.*, 9: 285-293.
- Laundré, J. W., Hernández, L. & Altendorf, K. B. (2001). Wolves, elk, and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, U.S.A. *Can. J. Zoolog.*, 79: 1401-1409.

- Laundré, J. W. (2010). Behavioral response races, predator-prey shell games, ecology of fear, and patch use of pumas and their ungulate prey. *Ecology*, 91: 2995-3007.
- Lemmon, P. E. (1956). A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Sci.*, 2: 314-320.
- Lemmon, P. E. (1957). A new instrument for measuring forest overstory density. *J. Forest.*, 55: 667-669.
- Licoppe, A.M. (2006). The diurnal habitat used by red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Haute Ardenne. *Eur. J. Wildl. Res.* 52: 164–170.
- Lima, S. L. (1987). Vigilance while feeding and its relation to the risk of predation. *J. Theor. Biol.* 124: 303-316.
- Lima, S.L. (1988). Vigilance and diet selection: The classical diet model reconsidered. *J. Theor. Biol.* 132: 127–143.
- Lima, S. L. (1998). Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *BioScience* 48: 25-34.
- Linnell, J. D. C., Aanes, R. & Andersen, R., (1995). Who killed Bambi? The role of predation in the neonatal mortality of temperate ungulates. *Wildlife Biol.*, 1: 209–223.
- Mattisson, J., Andrén, H., Persson, J. & Segerström, P. (2011). Influence of intraguild interactions on resource use by wolverines and Eurasian lynx. *J. Mammal.*, 92: 1321-1330.
- McShea, W. J., Underwood, H. B. & Rappole, J.H. (1997). The science of overabundance: deer ecology and population management. *London: Smithsonian Institution Press.*
- Melis, C., Basille, M., Herfindal, I., Linnell, J. D. C., Odden, J., Gaillard, J.-M., Høgda, K.-A. & Andersen, R. (2010). Roe deer population growth and lynx predation along a gradient of environmental productivity and climate in Norway. *Ecoscience*, 17: 166-174.
- Moore, D. S., McCabe, G. P. & Craig, B. A. (2009). Introduction to the practice of statistics. *New York: Freeman.*

- Murray, D. L., Boutin, S., O'Donoghue, M. & Nams, V. O. (1995). Hunting behavior of a sympatric felid and canid in relation to vegetative cover. *Anim. Behav.* 50: 1203-1210.
- Mysterud, A. (1996). Bed-site selection by adult roe deer (*Capreolus capreolus*) in southern Norway during summer. *Wildlife Biol.*, 2: 101-106.
- Mysterud, A. (1999). Seasonal migration pattern and home range of roe deer (*Capreolus capreolus*) in an altitudinal gradient in southern Norway. *J. Zool. (Lond.)*, 247: 479–486
- Mysterud, A., Langvatn, R., Yoccoz, N.G. & Stenseth, N.C. (2001). Plant phenology, migration and geographical variation in body weight of a large herbivore: the effect of a variable topography. *J. Anim. Ecol.*, 70: 915-923.
- Mysterud, A. og Østbye, E., (2006). Effect of climate and density on individual and population growth of roe deer *Capreolus capreolus* at northern latitudes: The Lier valley, Norway. *Wildlife Biol.*, 12: 321-329.
- Naturdata as (2012). Hjorteviltregisteret. Direktoratet for naturforvaltning. Tilgjengelig på: <http://www.hjortevilt.no/> (lest: 04.02.2013).
- Nilsen, E. B., Linnell, J. D. C., Odden, J. & Andersen, R. (2009). Climate, season, and social status modulate the functional response of an efficient stalking predator: the Eurasian lynx. *J. Anim. Ecol.*, 78: 741-751.
- Nudds, T. D. (1977). Quantifying the vegetation structure of wildlife cover. *Wildlife Soc. B.*, 5: 113-117.
- NVE, Metrologisk institutt & Statens Kartverk (2012). seNorge.no. Norges vassdrags- og Energidirektorat (NVE), Meteorologisk institutt, Statens Kartverk, Forskningsrådet. Tilgjengelig på: <http://senorge.no/mapPage.aspx> (lest 01.02.2013).
- Odden, J., Herfindal, I., Linnell, J.D.C. & Andersen, R. (2008). Vulnerability of domestic sheep to lynx depredation in relation to roe deer density. *J. Wildlife Manage.*, 72: 276–282.

- Odden, J., Linnell, J. D. C., & Andersen, R., (2006). Diet of Eurasian lynx, *Lynx lynx*, in the boreal forest of southeastern Norway: The relative importance of livestock and hares at low roe deer density. *Eur. J. Wildlife Res.*, 52: 237–244.
- Odden, J., Mattison, J., Linn, J. D. C., Mysterud, A., Melis, C., Nilsen, E. B., Samelius, G., McNutt, H. L., Andrén, H., Brøseth, H., Teurlings, I., Persson, J., Arnemo, J. M., Sjulstad, K., Ulvhund, K. R., Loe, L. E., Segerström, P., Turtumøygard, T., Strømseth, T. H., Gervasi, V., Bouyer, Y. & Flagstad, Ø. (2012). Framdriftsrapport for Scandlynx Norge 2011. *NINA Rapport* Trondheim: Norsk Institutt for Naturforskning (NINA).
- Okarma H., Jedrzejewski W., Schmidt K., Kowalczyk R., Jedrzejewska B. (1997). Predation of Eurasian lynx on roe deer (*Capreolus capreolus*) and red deer (*Cervus elaphus*) in Bialowieza Primeval Forest Poland. *Acta. Theriol.*, 42: 203–224.
- Panzacchi, M., Linnell, J. D. C., Serrao, G., Eie, S., Odden, M., Odden, J. & Andersen, R., (2007). Evaluation of the importance of roe deer fawns in the spring-summer diet of red foxes in southeastern Norway. *Ecol. Res.*, 23: 889–896.
- Panzacchi, M., Linnell, J.D.C., Odden, J., Odden, M. & Andersen, R. (2008a). When a generalist becomes a specialist: patterns of red fox predation on roe deer fawns under contrasting conditions. *Can. J. Zoolog.*, 86: 116-126.
- Panzacchi, M., Linnell, J.D.C., Serrao, G., Eie, S., Odden, M., Odden, J. & Andersen, R. (2008b). Evaluation of the importance of roe deer fawns in the spring-summer diet of red foxes in southeastern Norway. *Ecol. Res.*, 23: 889-896.
- Pedersen, V. A., Linnell, J. D. C., Andersen, R., Andrén, H., Lindén, M. & Segerström, P. (1999). Winter Lynx lynx predation on semi-domestic reindeer Rangifer tarandus in northern Sweden. *Wildlife Biol.*, 5: 203-211.
- R Development Core Team (2011). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org/>.

- Ratikainen, I. I., Panzacchi, M., Mysterud, A., Odden, J., Linnell, J. D. C. & Andersen, R. (2007). Use of winter habitat by roe deer at a northern latitude where Eurasian lynx are present. *J. Zool.*, 273: 192-199.
- Ross, P. I., Jalkotzy, M. G. & Daquist, P. Y. (1995). Fatal trauma sustained by cougars, *Felis concolor*, while attacking prey in southern Alberta. *Can. Field Nat.*. 109: 261-263.
- Rovdata (2013). Bestandsstatus gaupe: NINA (Norsk Institutt for Naturforskning). Tilgjengelig fra: <http://www.rovdata.no/Gaupe/Bestandsstatus.aspx> (lest 04.02.2013).
- Sappington, J. M., Longshore, K. M. & Thompson, D. B. (2007). Quantifying landscape ruggedness for animal habitat analysis: a case study using bighorn sheep in the Mojave Desert. *J. Wildlife Manage.*, 71:1419-1426.
- Schmidt, K. (2008). Behavioural and spatial adaptation of the Eurasian lynx to a decline in prey availability. *Acta Theriol.*, 53: 1-16.
- Sih, A. (1980). Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? *Science (Washington, D.C.)*, 210: 1041–1043.
- Sinclair, A. R. E. & Arcese, P. (1995). Serengeti in the context of worldwide conservation efforts. A. R. E. Sinclair and P Arcese, eds. Serengeti II: dynamics, conservation and management of an ecosystem. *Univ. Chicago Press*.31-46
- Statistisk sentralbyrå (2011). Antall felte hjorter per 10 km<sup>2</sup> tellende jaktareal. Kommune, 2011. Tilgjengelig på: [http://www.ssb.no/jakt\\_fiske/](http://www.ssb.no/jakt_fiske/) (lest 05.02.2013).
- Statistisk sentralbyrå (2012). Fylkesvis tabelloversikt over felt hjort per år. Tilgjengelig på: [http://statbank.ssb.no/statistikkbanken/Default\\_FR.asp?PXSid=0&nvl=true&PLanguage=0&tilside=selecttable/hovedtabellHjem.asp&KortnavnWeb=hjortejakt](http://statbank.ssb.no/statistikkbanken/Default_FR.asp?PXSid=0&nvl=true&PLanguage=0&tilside=selecttable/hovedtabellHjem.asp&KortnavnWeb=hjortejakt) (lest 05.02.2013).
- Sunquist, M. E., & Sunquist, F. C. (1989). Ecological constraints on predation by large felids. *Carnivore Behavior. Ecology and Evolution*. New York: *Cornell University Press*. 283-301

- Theuerkauf, J. & Rouys, S. (2008). Habitat selection by ungulates in relation to predation risk by wolves and humans in the Białowieża Forest, Poland. *Forest Ecol. Manag.*, 256: 1325-1332.
- Thorsnæs, G. (2009). Hallingdal. Tilgjengelig på: <http://snl.no/Hallingdal> (lest 10.01.2013).
- Tinn-R Team. (2011). *Tinn-R Editor - GUI for R Language and Environment*: Tinn-R Team.
- Tixier, H. & Duncan, P. (1996). Are European roe deer browsers? A review of variations in the composition of their diets. *Rev. Ecol. -Terre Vie*, 51: 3–17.
- Tveraa, T., Stien, A., Bårdsen, B. J. & Fauchald, P. (2013). Population densities, vegetation green-up, and plant productivity: impacts on reproductive success and juvenile body mass in reindeer. *Plos one*, 8: 1-8.
- Watts, B. D. (1991). Effects of predation risk on distribution within and between habitats in Savannah Sparrows. *Ecology*, 72: 1515-1519.
- Wells, M. C. & Bekoff, M. (1982). Predation by wild coyotes - behavioral and ecological analyses. *J. Mammal.*, 63: 118-127.
- Werner, E. E., Gilliam, J. F., Hall, D. J. & Mittelbach, G. G. (1983). An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology*, 64:1540-1548.