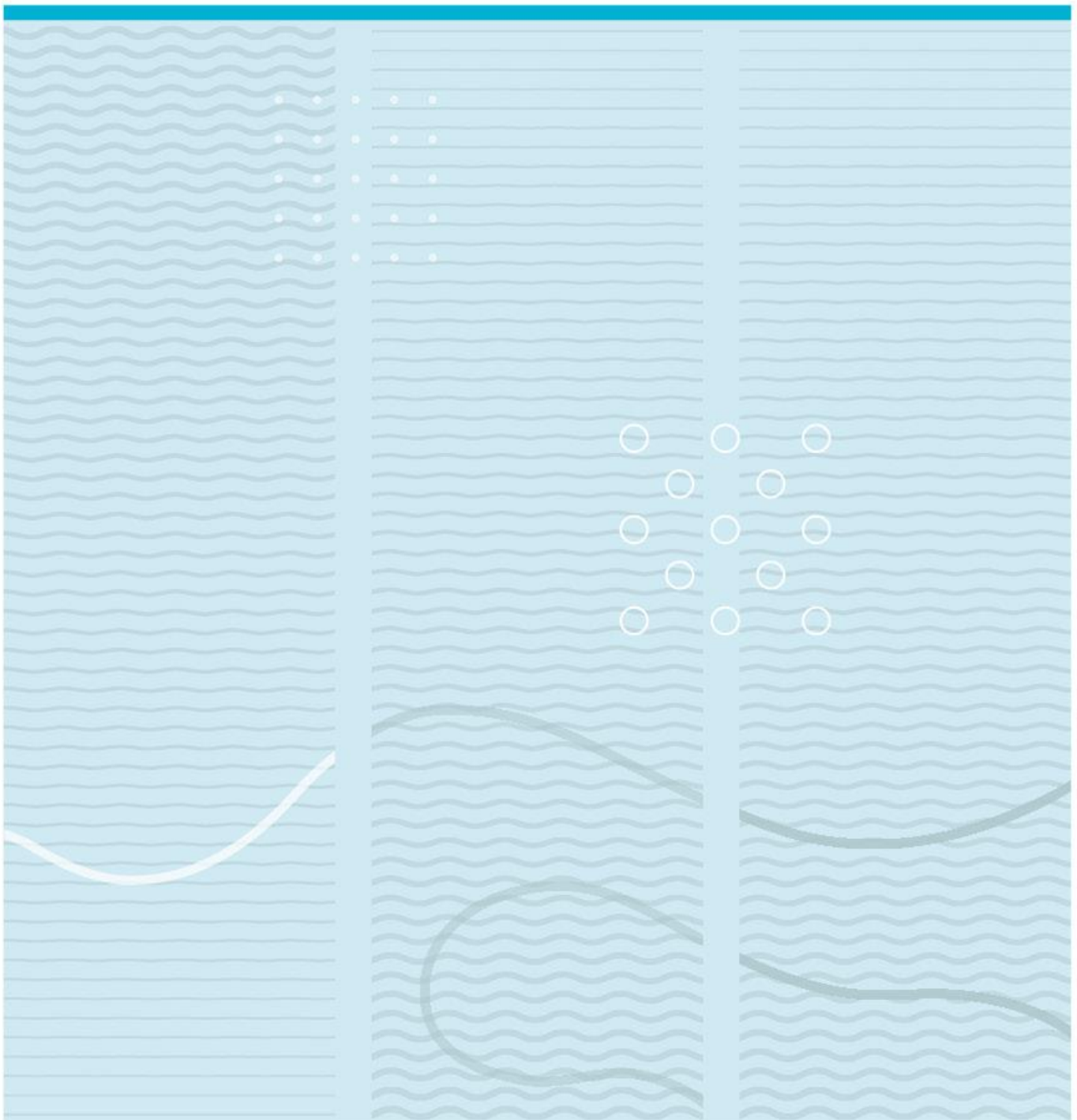


Atle Skjørestad

# Jaktstart trigger endringer i fluktatferd hos hjort

*(Cervus elaphus)*

Masteroppgave



Universitetet i Sørøst-Norge  
Fakultet for teknologi, naturvitenskap og maritime fag  
Institutt for natur, helse og miljø  
Postboks 235  
3603 Kongsberg

<http://www.usn.no>

© 2018 Atle Skjørestad

Denne avhandlingen representerer 60 studiepoeng

## Sammendrag

Antipredatoratferd skal sikre et dyr mot død, men de avveininger og handlinger det utfører for å unngå predasjon påvirker energiforbruk, matsøk og formeringsatferd. Mennesket er viktigste predator på hjort i mange økosystemer hvor store predatorer er fåtallige eller ikke tilstede. Våre jaktreguleringer medfører imidlertid at trusselen varierer med sesongene, der den reelle predasjonsrisikoen bare er tilstede i 4 måneder av året (jakt sesongen). Undersøkelsen viser hvordan jaktstart (før og etter) og gjentatte forstyrrelser (både innen dag og måned) påvirker hjortens fluktatferd når den forstyrres av et menneske og om dette har betydning for hjortens beitetilgang på en kort tidsskala (timer). Ved bruk av GPS/VHF teknologi ble 18 ulike individer oppsøkt og forstyrret på dagleie (kalt støkket) 97 ganger. I etterkant ble fluktavstand og fluktdistanse bestemt ved å analysere posisjonsdata fra GPS halsbåndene. Vegetasjonstetthet (sikt) og vegetasjonssammensetning (beitetilgang) av hjortens opprinnelige liggeplass (dagleie) og stoppested(er) etter flukt ble registrert for å teste om dette ble påvirket etter flukten/gjentatte flukter innen samme dag. Dataene ble analysert med lineære blandede modeller i R, med modellseleksjon basert på AIC. Hjortens fluktavstand var i snitt 34 m (SD  $\pm$  20 m) og økte med 24 % etter jaktstarten. Fluktdistansen var i snitt 1735 m (SD  $\pm$  1504 m), og økte betydelig for begge kjønn etter jaktstarten. Fluktdistansen økte også for begge kjønn etter 2. gangs støkking innen samme dag. Det ble ikke funnet noen sammenheng mellom bruk av skjul og jaktstart (periode) eller gjentatte støkkinger. Hjorten valgte imidlertid steder som gav bedre skjul enn tilfeldig valgte steder i de nære omgivelsene både før og etter støkking. Hjorten i Norge lever i tett interaksjon med mennesker gjennom hele året, men selv om mennesker er den viktigste predatoren utgjør mennesket gjennom jakta en trussel for hjorten i kun deler av året. Mine undersøkelser viser at hjorten påvirkes av denne risikoendringen ved at fluktavstand og fluktdistanse øker etter at jakta har startet, noe som sannsynligvis vil medføre høyere energiforbruk i jaktperioden. Men det er behov for å se etter virkning over i lengre tidsrom for å si noe om hvor stor effekten av atferdsendringen på grunn av jakt er.

## Abstract

The purpose of antipredator behavior is to protect an animal from death, but the trade offs and actions it performs to avoid predation affects energy consumption, foraging habits and reproductive behavior. Humans are the main predator of deer in many ecosystems where large predators are few or not present. However, hunting regulations imply that the human threat varies with the seasons, where the real predation risk is only present for 4 months of the year (hunting season). This thesis investigate how the onset of hunting season (before and after) and repeated disturbances (both within day and month) affect red deer (*Cervus elaphus*) flight behavior when disturbed by a human on foot and how this affects the habitat choice on a short time scale (hours) after the disturbance. With use of GPS / VHF technology were 18 different marked individual red deer located and approached on foot 97 times. Subsequently, the flight initiation distance (FID) and flight distance (FD) were determined by analyzing position data from the GPS collars in GIS. Vegetation density (cover) and vegetation composition (grazing access) of the deer's initial site, second and third site were registered to test whether habitat choice was affected after the flight / repeated approaches within the same day. The data was analyzed by linear mixed models in R, with model selection based on AIC. FID was 34 m (SD  $\pm$  20 m) and increased by 24% after the onset of the hunting season. FD was 1735 m (SD  $\pm$  1504 m) and increased significantly for both sexes in the hunting season. The FD also increased for both sexes after the second approach within the same day, both before and after onset on hunting. There was no connection between the vegetation cover and onset of hunting season or repeated approaches within one day. However, they selected sites that provided better cover than randomly chosen sites in the close surroundings, both before and after the flight. Red deer in Norway lives in close interaction with humans throughout the year in many habitats, but even though humans are its most important predator, humans are a threat to deer in only parts of the year. This study show that red deer is affected by temporal changes in predation risk, because the FID and FD increase at the onset of the hunting season, which is likely to result in higher energy consumption during the hunting season. Further investigation should look for effects over longer periods on behavior to say something about how much the effect of behavioral change due to hunting is.

# Innholdsfortegnelse

<b>Sammendrag .....</b>	<b>3</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>4</b>
<b>Innholdsfortegnelse .....</b>	<b>5</b>
<b>Forord .....</b>	<b>6</b>
<b>1 Innledning .....</b>	<b>7</b>
<b>2 Metoder .....</b>	<b>13</b>
2.1 Studieområde.....	13
2.2 Studiedyr .....	14
2.3 Eksperimentelt design .....	15
2.4 Vegetasjonsregistrering.....	16
2.5 Analyser .....	17
2.5.1 Fluktdistanse og fluktavstand.....	17
2.5.2 Vegetasjonsregistrering for beskrivelse av habitat.....	18
2.5.3 Modellseleksjon .....	19
<b>3 Resultater.....</b>	<b>21</b>
3.1 Fluktavstand .....	21
3.2 Fluktdistanse .....	21
3.3 Habitat karakteristik.....	23
<b>4 Diskusjon.....</b>	<b>25</b>
4.1 Fluktavstand .....	25
4.2 Fluktdistanse .....	26
4.3 Habitat valg .....	29
<b>5 Konklusjon.....</b>	<b>31</b>
<b>Referanser .....</b>	<b>33</b>
<b>Vedlegg .....</b>	<b>38</b>

## **Forord**

Denne masteroppgaven er en del av masterprogrammet til Institutt for natur, helse og miljø ved Universitetet i Sørøst-Norge, Bø i Telemark, Norge. Jeg vil takke veilederne mine Frank Rosell og Erling Meisingset for hjelp og gode råd med skriving og gjennomføring av prosjektet. Jeg vil også takke NIBIO og spesielt Erling Meisingset og Øystein Brekkum for muligheten til å delta på et så spennende prosjekt som å støkke merket hjort. Selv om feltarbeidet ble mer omfattende en forutsett, så var det spennende. Kone og barn fortjener også en stor takk for at jeg har fått bruke mye tid på dette prosjektet, og for oppmuntring underveis.

Lyngdal 15.11.2018

Atle Skjørestad

# 1 Innledning

De aller fleste dyr har en evolusjonært innebygget frykt for predatorer, og dyr har en underliggende frykt for å bli drept (Boissy, 1995). Den direkte effekten av predasjon er byttedyrets død, men interaksjonen mellom byttedyr og predator har mange ikke dødelige, indirekte effekter, som potensielt kan endre byttedyrets vitalitet og formeringsevne (Lima & Dill, 1990). Et byttedyr må hele tiden gjøre avveininger mellom risikoen for å bli drept og behovet for å skaffe ressurser, og på denne måten maksimere sin egen fitness (Lima & Dill, 1990). Ved sin tilstedeværelse vil predatorene kunne påvirke byttedyrenes atferd, som for eksempel tidsbruk og arealbruk ved at byttedyret må unngå predasjon. Dette gir indirekte effekter som endret aktivitetsmønster (Kitchen, Gese, & Schauster, 2000), bruk av habitat med lavere beitekvalitet (Sutherland & Crockford, 1993), forstyrret formeringsatferd (Giese, 1996), eller det kan på andre måter gi en endret livshistorie (Wauters, Somers, & Dhondt, 1997). I ytterste konsekvens kan de indirekte effektene ha større påvirkning på populasjonsdynamikken enn de direkte, dødelige effektene (Creel & Christianson, 2008; Peacor, Peckarsky, Trussell, & Vonesh, 2013).

Et byttedyr kan reagere på ulike måter når det oppdager en predator. Flukt er en vanlig variant av midlertidig antipredatoratferd, men dyret kan også bli værende og stole på egen kamuflasje eller i noen tilfeller angripe predatoren (Lima & Dill, 1990). Dersom flukt velges må denne være lang nok og rask nok til å bringe dyret i sikkerhet. Overdreven og for hyppig flukt vil medføre høy kostnad for dyret, både i form av høyere energiforbruk (Arlettaz m.fl., 2015) og av tapt tid til andre livsnødvendige aktiviteter (Lima & Dill, 1990; Peacor m.fl., 2013).

Den reelle predasjonsrisikoen vil variere i tid og rom (Laundre, Hernández, & Ripple, 2010). Predators utbredelse og tilstedeværelse i habitatet varierer gjennom døgnet og mellom ulike sesonger gjennom året. Lignende variasjoner vil finnes hos byttedyrene, som vil være mest utsatt for predasjon når overlapping av habitatbruk til samme tid er størst (Gude, Garrott, Borkowski, & King, 2006). Byttets respons til varierende risiko er gjerne atferdstilpasninger som endret habitatbruk i tid og rom slik at predasjonsrisikoen blir redusert (Creel & Christianson, 2008; Villepique, Pierce, Bleich, Andic, & Bowyer,

2015). Migrasjon mellom ulike sesongleveområder er for mange populasjoner viktig for å unngå predatorer i sårbare perioder (Fryxell & Sinclair, 1988; Hebblewhite & Merrill, 2009). Innenfor sitt leveområde må byttedyret gjøre avveininger om habitatets beskaffenhet. Områder med mye skjul (f.eks. tett vegetasjon) gjør dyret vanskeligere å oppdage, men det kan også gi en predator mulighet til å snike seg innpå byttet (Camp, Rachlow, Woods, Johnson, & Shipley, 2013). Ulike predatorer har ulike jaktformer og dermed vil det være ulik risiko i ulike områder hvor forskjellige arter av predatorer finnes (Norum m.fl., 2015). Samtidig vil tilgangen på ressurser variere innen habitatet og medfører ytterligere avveininger for byttedyrene (Lone, Loe, Meisingset, Stamnes, & Mysterud, 2015). Den typiske situasjonen for store planteetende pattedyr er at områder med godt skjul gir redusert kvalitet på beiten (Godvik m.fl., 2009; Little m.fl., 2014).

Med ulv (*Canis lupus*) som viktigste predator blir hjortens (*Cervus elaphus*) arealbruk mer dynamisk. Den unngår områder en stund etter ulveangrep slik at beitingen blir mer konsentrert i områder med lav predasjonsrisiko, og det blir mindre beiting i områder med høyere risiko (Gude m.fl., 2006). Predasjonsrisikoen medfører økt bruk av skogshabitater med bedre skjul (Creel, Winnie, Maxwell, Hamlin, & Creel, 2005), og beiting på gressområder nært til skjul som gir en reduksjon i beitekvalitet (Hernández & Laundré, 2005).

Ved å fjerne eller begrense populasjonene av store rovdyr har mennesket overtatt som dominerende predator i mange økosystemer (Palumbi, 2001). Jakt eller fangst kan ha evolusjonære effekter, fordi jakta gjerne kan endre dødelighetsmønsteret blant individene i en populasjon. Selektiv jakt har en lang tradisjon, særlig gjelder dette jakta etter hanndyr med trofeer, eller det å unngå å skyte hunndyr med avkom for å øke vekstraten i populasjonen. Uttak av dyr gjennom jakt påvirker dødeligheten i en populasjon og dermed populasjonsdynamikken. Selektivt uttak av ulike kjønns- og aldersklasser påvirker demografien og dermed også vekstraten i bestanden (Langvatn & Loison, 1999; Solberg, Loison, Sæther, & Strand, 2000).



Menneskelige aktiviteter, som jakt, kan også i seg selv være drivende (såkalt ikke intensjonell seleksjon) i forhold til seleksjon, fordi disse aktivitetene kan påvirke atferden til dyra (Beale & Monaghan, 2004; Frid & Dill, 2002). Menneskelig aktivitet som jakt eller turgåing kan trigge korttids atferds reaksjoner (f.eks. flukt, (Stankowich, 2008)), og den kan føre til at dyra unngår prefererte områder på lengre tidsskala hvis forstyrrelsen er frekvent (Immitzer, Nopp-Mayr, & Zohmann, 2014; Sibbald, Hooper, McLeod, & Gordon, 2011). Mennesker skiller seg fra andre predatorer ved at de store deler av året ikke representerer en reel risiko for hjorten, som dermed favoriseres hvis den kan skille det farlige og det ufarlige mennesket. Likevel vil vår ikke dødelige påvirkning og forstyrrelse medføre at hjortevilt endrer habitatbruk (Proffitt m.fl., 2010), det kan medføre endret aktivitetsmønster (Coppes, Burghardt, Hagen, Suchant, & Braunisch, 2017) eller endret utbredelse.

Hjorten er en de mest utbredte ville hjortedyra både i Europa (Putman, Apollonio, & Andersen, 2011) og i Nord-Amerika (McShea, Underwood, & Rappole, 1997). Hjorten er en viktig art i mange økosystemer og er et viktig jaktobjekt i mange land (Milner m.fl., 2006). I de aller fleste land i Europa er jakt den viktigste måten å forvalte bestandene av hjort på (Milner m.fl., 2006; Putman m.fl., 2011), så også i Norge. Det er i stor grad jakta som bestemmer bestandens vekstrate og demografi. Opptil 90 % av dyra i bestanden som overlever sitt første leveår blir før eller senere skutt i jakta (Langvatn & Loison, 1999).

Jakt har også stor betydning for hjortens atferd med effekter som, bruk av områder med bedre skjul, og mer varsom forflytning under sesongtrekket om høsten (Paton, Ciuti, Quinn, & Boyce, 2017). Jaktrykket fører også til endret atferd gjennom døgnet, ved at dyra er mer aktive og endrer habitatvalget til mer åpne habitat (bedre beitearealer) i den mørke delen av døgnet (Godvik m.fl., 2009). Den unngår også i mindre grad nærområdet til veier når det er mørkt, der den ofte finner gode beitehabitater (Meisingset, Loe, Brekkum, Van Moorter, & Mysterud, 2013). Jakta kan endre hjortens aktivitetsnivå og arealbruk i både kortere og lengre tidsrom etter jakter. Etter drivjakter i Danmark flyktet hjorten 4 km og alle dyra ble borte fra hjemmeområdet i inntil 6 dager. Dagaktivitet ble redusert de påfølgende dagene (Sunde, Olesen, Madsen, & Haugaard, 2009). En svensk undersøkelse viste en fluktdistanse på 2,5 km, men her forlot bare 28% av dyrene

hjemmeområdet (Jarnemo & Wikenros, 2014). Little m.fl. (2016) fant at hvithalehjorten (*Odocoileus virginianus*) fikk et lavere aktivitetsnivå under og etter jakta gjennom reduserte forflytninger og ved å bruke mindre områder mer intensivt. Det er imidlertid ikke undersøkt hvilke effekter en mindre forstyrrelse, som et møte med et menneske, har på hjorten. Ulv som ble støkket av mennesker flyktet til et sted med bedre skjul, viktigste forklaring av fluktavstand var om de hadde stedbundne valper (Wam, Eldegard, & Hjeljord, 2012, 2014). Vegetasjonstetthet var viktig for fluktavstand hos bjørn (*Ursus arctos*), der mange flyktet til steder med bedre skjul etter støkking (Moen, Støen, Sahlén, & Swenson, 2012).

Ved å undersøke endringer i hjortens atferd ved jaktstart kan vi lære om dens evne til å tilpasse seg en sesongmessig endring i predasjonsrisiko, hvor raskt den skjer og hvor sterk denne effekten er. Ved å endre habitatbruk kan hjorten øke sin mulighet for å overleve jakta (Ciuti m.fl., 2012; Lone m.fl., 2015). De kan lære av erfaring og bli bedre til å unngå jegere når de bli eldre. Med stigende alder reduserer kollene forflytningshastighet og tar stadig i bruk områder med bedre skjul, eldre hjort viser også større evne til å tilpasse sin atferd til jakt. De som når ca. 10 års alder blir sjelden skutt (Thurfjell, Ciuti, & Boyce, 2017). Hodyr viser ofte større fluktrespons enn bukker (Stankowich, 2008). Flere undersøkelser har funnet atferdsendringer som kan knyttes til jaktstart. Høsttrekket for mange individer er samtidig som jaktstarten, og jakta er en faktor som bidrar til at trekket initieres for en del individer (Jarnemo & Wikenros, 2014; Rivrud m.fl., 2016). Det er også vist at bukker som overlever jakta responderer på jaktstarten ved å ta i bruk habitat med mer skjul under forflytning mellom beiteområder og dagleier (Lone et al 2015). Kostnader ved atferdsendringene kan være tilgang på beite med lavere kvalitet (Lone m.fl., 2015), høyere bevegelsesrate og økt energiforbruk (Cleveland, Hebblewhite, Thompson, & Henderson, 2012).

Målet med denne oppgaven er å undersøke hvordan menneskelig jaktaktivitet påvirker korttidsatferd og valg av skjul hos hjort i et område av Norge som nylig er kolonisert av arten. Ved å oppsøke hjort på dagleie og framprovosere en fluktatferd (heretter omtalt som støkking) ved en gitt avstand, simuleres menneskets smygjakt. Ingen tidligere studier har sett på effektene av en så liten forstyrrelse (ved smygjakt og ikke drivjakt med eller

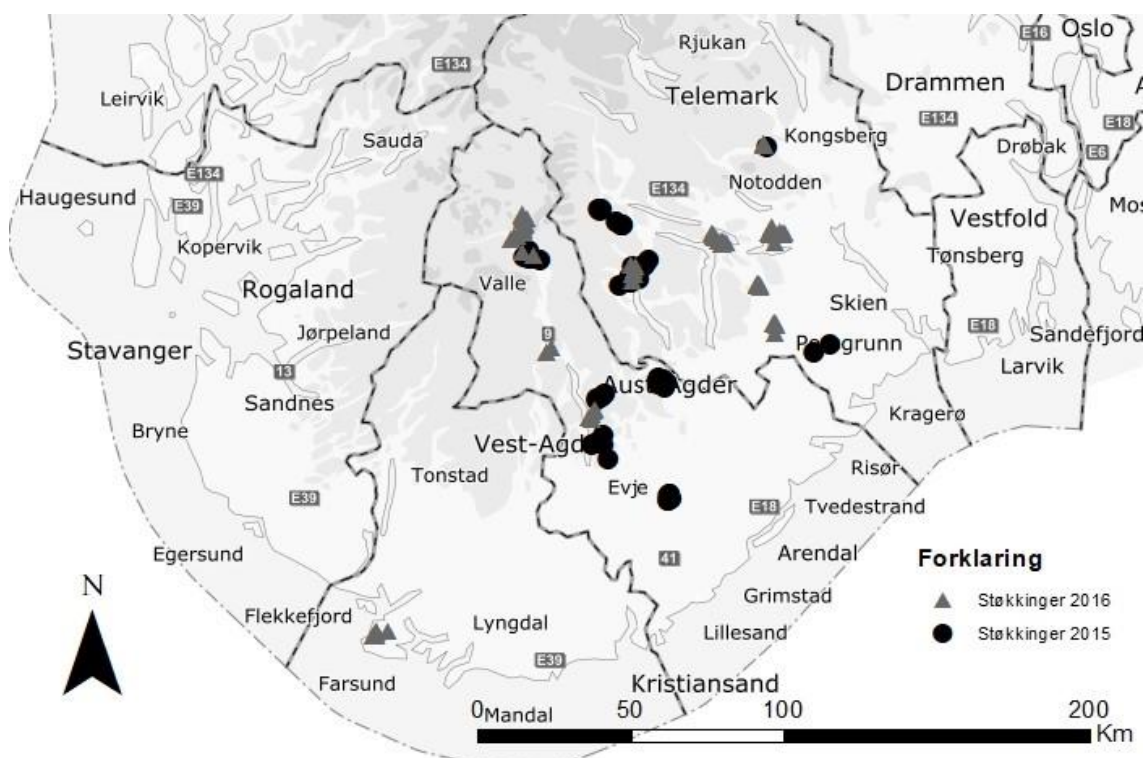
uten hund) og hvordan det påvirker hjortens atferd i et kort tidsrom før og etter støkking. Hypotesen er at hjortens fluktatferd endres ved jaktstart og ved gjentatte forstyrrelser (H1). Jaktstart påvirker hjorten på flere måter og medfører økt respons til menneskelige forstyrrelser. Prediksjon 1 (P1) er derfor at fluktavstanden (avstanden mellom personen og hjorten når dyrets fluktatferd starter) øker ved jaktstart og at repeterende støkking innenfor en dag vil medføre (ytterligere?) økt fluktavstand (P2). Jakt påvirker hjortens atferd (Ciuti m.fl., 2012; Cleveland m.fl., 2012; Sunde m.fl., 2009; Thurfjell m.fl., 2017), prediksjon 3 (P3) er derfor at fluktdistansen (den distansen dyret forflytter seg fra dagleie til det stoppet opp på nytt) vil øke etter at jakta har startet (etter 1. september). Prediksjon 4 (P4) er at fluktdistansen vil øke ved 2. gangs støkking på samme dag, som en følge av forfølgelse. Koller flykter lengre enn bukker (P5) fordi hodyr (med avkom) ofte viser større fluktrespons. For å teste prediksjonene vil hvert individ vil bli oppsøkt og støkket 2 ganger på samme dag før jaktstart (august) og etter at jakta er i gang (september). For å øke datamengden blir hvert individ støkket to ganger i hver periode. Bruk av habitater med bedre skjul gir høyere overlevelse. Prediksjon (P6) er derfor at hjorten ville søke til habitater med bedre skjul etter støkking (Ciuti m.fl., 2012; Lone m.fl., 2015; Moen m.fl., 2012), og prediksjon 7 (P7) at dette vil medføre redusert kvalitet på beitet i form av lavere tilgjengelig andel blåbærlyng. I skogsterreng er blåbærlyng (*Vaccinium myrtillus*) hjortens viktigste beiteplante i tiden rundt jaktstart (Albon & Langvatn, 1992), og kan dermed brukes som en indikator på tilgjengeligheten av preferert beite (beitekvalitet).



## 2 Metoder

### 2.1 Studieområde

Studieområdet strekker seg over tre fylker i Sør-Norge og er ca. 16 000 km<sup>2</sup> (Figur 1). Forsøket (støkkingene) ble gjennomført i Hjartdal, Bø, Seljord, Kviteseid, Drangedal, Fyresdal og Tokke kommuner i Telemark fylke og Bykle, Valle, Bygland, Åmli og Froland i Aust-Agder, samt i Farsund kommune i Vest-Agder. Det er betydelige variasjoner i topografi og klima i studieområdet. Høyden over havet varierer fra 20 til 1300 moh. Lengst sør-vest ligger Farsund der terrenget er småkupert, kystnært og lite snø. Farsund ligger i nemoral sone (Moen, Odland, & Lillethun, 1998). I de midtre områdene i Setesdal omfatter kommunene Bygland, Valle og Bykle finner man lavt ås landskap og fjellområder. Her finnes hjorten i Sørboreal til nordboreal sone og opp mot alpin sone. Videre mot nord og øst i kommunene; Åmli, Fyresdal, Drangedal, Nome, Bø, Seljord og Hjartdal er de indre dal og fjellbygder med markerte dalførere, ofte med bratte dalsider og store felter med svaberg. Her er klimaet preget av innlandsforhold, med kalde vintre og snø. Disse kommunene ligger i sørboreal til nordboreal sone.



Figur 1: Oversikt over området der støkkingene ble gjennomført.

I studieområdet er det Telemark som har hatt den største hjortebestanden. Her ble den første hjorten felt i 1978, men først i 2000 ble det felte 100 hjort i Telemark. Høyeste fellingstall frem til nå var i 2017 med 642. I Agder fylkene har hjortens utvikling vært noe senere. Aust- Agder passerte 100 felte hjort årlig i 2006 og Vest – Agder året etterpå. I 2017 ble det felt henholdsvis 347 og 415 dyr i de to fylkene (Statistisksentralbyrå, 2018). Tettheten av jegere og antall felte hjort tidlig i jakta er svært lav sammenlignet med mer sentrale hjorteområder som Møre og Romsdal og Sogn og Fjordane fylker (Tabell 1).

*Tabell 1. Tetthet av jegere i to områder i Norge det første 10 dagene av jakta i Agder og Telemark sammenlignet med et område på Vestlandet (Møre og Romsdal, og Sogn og Fjordane) der hjorten har vært etablert i lang tid.*

	Studieområdet		Vestlandet	
Areal	31731		33723	
År	Jegerdager	Felte hjort	Jegerdager	Felte hjort
2014	322	18	14466	2510
2015	419	44	14144	2383
2016	1118	86	17941	3399
2017	1594	141	18854	3404
Snitt	863.25	72.25	16351.25	2924
Snitt/areal	0.027	0.002	0.485	0.087

## 2.2 Studiedyr

Undersøkelsene bygger på data fra simulering av jaktsituasjoner av 19 hjorter i periodene 12. august –23. september 2015, og 8. august – 24. september 2016. Av disse var 4 bukker med alder fra 1,5 til 6,5 år, og 15 koller med alder 1,5 til 5,5 år. Dyrene ble fanget og påsatt Halsbånd ved bruk av kjemisk immobilisering etter standard prosedyrer, godkjent av forsøksdyrutvalget i Mattilsynet og av Miljødirektoratet (Sente m.fl., 2014). Fangst og merking ble utført på foringsplasser fra januar til mars i 2015 og 2016. Hjortene var merket med Tellus (Followit, Sverige) eller GPS ProLite (Vectronic, Tyskland) Halsbånd. GPS – Halsbåndene logget dyrets posisjon hver time gjennom hele året. For dyr med GPS ProLite Halsbånd (11 koller og 3 bukker) ble loggingsfrekvens endret underveis i studieperioden. I en 3 timers periode fra en time før støyking til to timer etter støyking registrerte Halsbåndene posisjon hvert minutt. Bukken med Tellus Halsbånd (1 stk) tok

posisjoner hvert 20. min i støykeperioden (24. august – 1. oktober). Koller med Tellus halsbånd (4 stk) registrerte hver hele time i støykeperioden. GPS halsbånd har også en VHF-enhet som gjør at dyra kan oppsøkes/peiles manuelt.

## 2.3 Eksperimentelt design

Det ble gjennomført 108 simulerte jaktsituasjoner 97 av disse var vellykket og ble brukt videre i analysene. Det ble gjennomført 35 støykinger i perioden fra 12. august til 23. september i 2015, og 62 støykinger fra 8. august og 24. september i 2016. Den enkelte simulerte jaktsituasjonen ble gjennomført ved at dyra fysisk ble oppsøkt til fots. Dyret ble lokalisert med GPS posisjon og VHF peiling før en person beveget seg mot dyret. Personen beveget seg mot dyret med en gangfart på 2 km/t til det visuelt, ved lyd eller ved hjelp av peiler (endret frekvens) ble registrert at dyret flyktet. Denne posisjonen ble loggført i felt og brukt som støykers posisjon ved utregning av flukttavstand. Personen oppholdt seg på posisjonen hvor støyking ble registrert til klokken passerte første hele time, for deretter å bevege seg mot dyret en andre gang til dyret flyktet på nytt. Dersom 2. støyking ikke var utført når det gjenstod 15 minutter av perioden med 1 minutt intervall på posisjons oppdateringer eller at dyret ikke kunne lokaliseres for 2. støyking innenfor tidsrammen ble forsøket avbrutt. Støykingene ble gjennomført mellom kl. 08.00 og 22.35. Dette er den tiden mennesker er mest aktive i skogen (ikke minst ift. jakt), og hjorten i stor grad er i dagleie. Videre ble forsøksperioden delt i to, før og etter jaktstart som er 1. september. Målet var å få minimum to dager med støykinger av hvert individ i hver periode, hvor hvert dyr ble støyket i to ganger hver støykedag. Dette gir et maksimum på 8 støykinger og 12 posisjoner pr. individ (Tabell 2). Elgjakta starter 25. september og medfører høy jaktaktivitet i disse kommunene, eksperimentet ble avsluttet før dette for å unngå den påvirkningen det kunne ha gitt på resultatene og for å unngå konflikt med elgjegere.

*Tabell 2. Strukturelt oppsett for forsøket (støkkingene) viser hvordan støkkingene av hvert individ var planlagt. Plass 1 og 2 er steder der støkker har oppsøkt hjorten. Plass 3 er der hjorten stoppet etter 2. støkking. For hvert individ ble dette gjort to ganger i hver periode.*

Individ			
Periode 1 (1. aug. – 29. aug.)		Periode 2 (1. sept – 25. sept.)	
Støkking 1	Støkking 2	Støkking 1	Støkking 2
Plass 1	Plass 1	Plass 1	Plass 1
Plass 2	Plass 2	Plass 2	Plass 2
Plass 3	Plass 3	Plass 3	Plass 3

## 2.4 Vegetasjonsregistrering

Vegetasjonsregistreringene ble utført fra 21. juni og frem til første snøfall den 13. november i 2016. Det ble gjennomført registreringer på hjortens posisjon ved første støkking, posisjon ved andre støkking og på punktet der hjorten stoppet etter andre støkking (Plass 1, 2 og 3, Tabell 2; Figur 2). Dette var de samme posisjonene som ble benyttet til å beregne fluktdistanser og fluktavstand. Hvert av disse punktene ble hentet fra en samling av flere posisjoner fra hjortens GPS halsbånd (gjenkjent i ettertid). Senter (målt som gjennomsnittlig posisjon) av disse samlingene ble brukt i de videre registreringene og analysene, slik at nøyaktigheten ble størst mulig. Når dyr ble observert liggende i forkant av støkkingen ble posisjonen registrert med håndholdt GPS og vegetasjonsregistreringer gjennomført umiddelbart. I felt ble det brukt en Garmin GPS 60CSx til lokalisering av posisjonene. For å teste data knyttet vi et kontrollpunkt til hvert av dyrenes posisjoner. Kontrollpunktet ble funnet i felt ved å gå 100 meter bort fra punktet i tilfeldig retning som var forutbestemt med tilfeldige tall. Det ble registrert habitat karakteristikk på 220 punkter, hvorav halvparten av disse var kontrollpunkter. På den lokaliserte posisjonen og på kontrollpunktet ble det registret siktdistanse, kronedekning, tretetthet, og dekningsgrad av aktuelle beiteplanter. Siktdistanse ble funnet ved å måle hvor langt et dekningsbrett var synlig i alle fire kardinalretningene etter modell fra Lone m.fl. (2015). I denne undersøkelsen ble dekningsbrettet gjort høyere for å bedre illustrere hjortens høyde slik at det tilsvarte omtrent boghøyde på en voksen hjort. Dekningsbrettet var 30 cm breitt og 120 cm høyt med 6 x 20 ruter. Et felt



med 20 ruter tilsvarer dermed størrelsen på et A4 ark. Et konkavt densiometer (med 96 ruter) ble brukt til å registrere kronedekningen (i %) over punktet. Det ble registrert antall åpne ruter (uten vegetasjon) mot nord, sør, øst og vest, og snittet av de fire registreringene ble brukt. Tretettheten ( $m^2/ha$ ) ble målt ved bruk av relaskop og brukt som et mål på skogtettet. Tilgjengelig beiteble registrert i tre felt på 2 x 2 meter, fordelt med 10 meter avstand på en nord-sør akse med den midterste ruten på den aktuelle posisjonen. Plantenes dekningsgrad i % ble registrert for de viktigste beiteplantene for hjorten i august/september. Gruppene av beiteplanter i dette forsøket ble delt inn etter urter, gras (*Poaceae Sp.*) og blåbærlyng hvorav dekningsgraden av de to sistnevnte ble analysert videre (Lone m.fl., 2015).

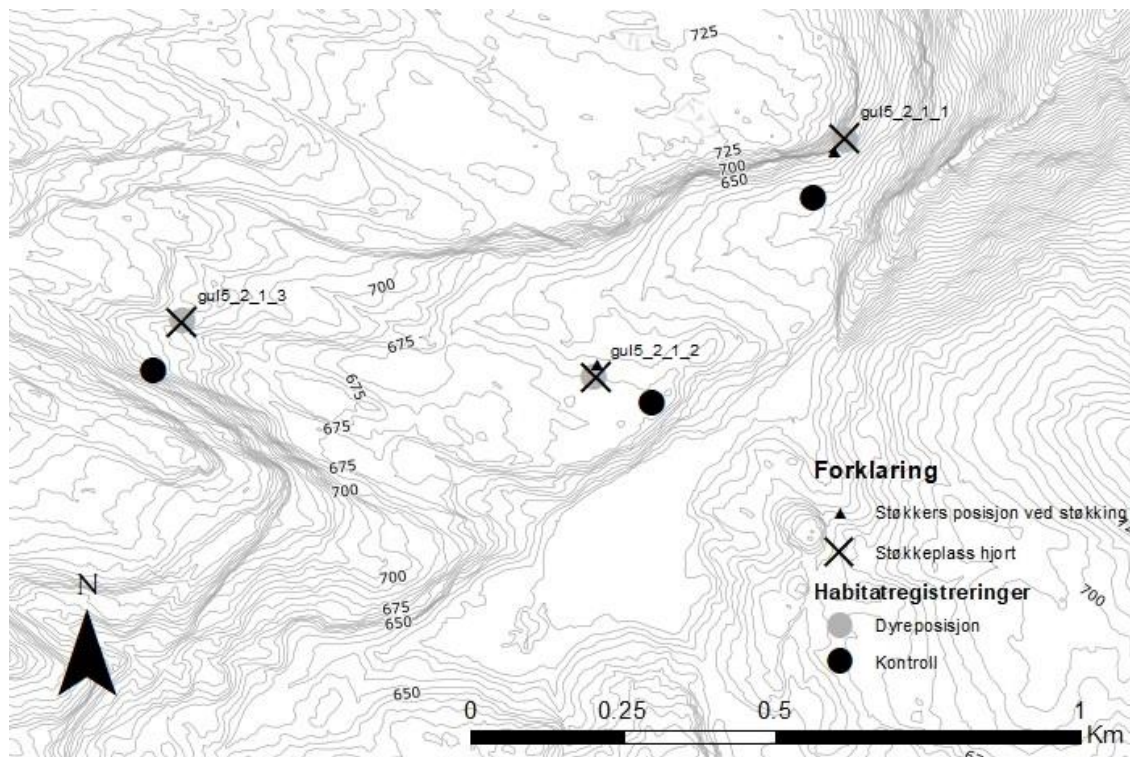
## 2.5 Analyser

### 2.5.1 Fluktdistanse og fluktavstand

Fluktavstand ble definert som avstanden fra posisjonen til støkker når flukten ble registrert i felt til det punktet dyret oppholde seg på (Senter av en samling med punkter). Fluktdistanse ble beregnet som en rett linje fra dyrets posisjon før første støkking til stedet dyret stoppet etter flukten. Avstandene ble beregnet i ArcMap. Modellene for responsvariablene fluktdistanse og fluktavstand etter støkking ble log transformerte for å sikre normalfordeling og testet med lmer funksjon fra lme4 og lmerTest pakkene i statistikk programmet R (Bates, Mächler, Bolker, & Walker, 2015). En mixed effekt modell ble valgt fordi hvert dyr ble støkket flere ganger, og dyrets id (id) ble dermed inkludert som en tilfeldig faktor. Ved hjelp av en likelihood-ratio test ble det testet hvilke tilfeldige faktorer som skulle inkluderes i modellene, ved å sammenligne en nullmodell (ingen faktorer utenom skjæringspunkt) med id og år og en nullmodell med bare id. Effekten av id var markant og ble med videre, mens år ikke ble inkludert i modellene siden den ikke hadde en effekt i modellene.

Full (global) modell for fluktavstand inkluderte faktorene kjønn, periode, støkking og plass, samt de kontinuerlige variablene vegetasjons-t og tretetthet, mens full modell for fluktdistanse inkluderte periode (1=august, 2=september), støkking (1. eller 2. gangs støkking innen periode), plassnummer (1, 2 eller 3 plass innen hver støkking), og kjønn,

samt interaksjonene mellom kjønn og periode, og periode og plass. Disse interaksjonene er inkludert fordi tidligere studier har vist at jaktstart atferdsendring og at denne kan være størst hos bukker.



Figur 2. De ulike punktene knyttet til to støkninger av kolle Gul 5 den første dagen med støkninger etter jaktstart. Dyret flytter seg vestover etter støkking.

## 2.5.2 Vegetasjonsregistrering for beskrivelse av habitat

Habitat karakteristikkene ble testet som responsvariabler på hjortens liggeplass i forhold til kontrollpunktene før støkking (plass 1), stoppested etter første (plass 2) eller andre støkking (plass 3), periode (1=august, 2=september), og interaksjonen mellom disse. Kontrollpunktene gav mulighet til å sammenligne vegetasjon på liggeplassen med nærliggende vegetasjon. Mixed modeller (som ovenfor) ble lagd individuelt for hver av responsvariablene; 1. siktdistanse til dekningsbrett, 2. kronedekning, 3. tretetthet, og tilgjengelig beite målt som prosentvis kumulativ dekning av 4. blåbærlyng og 5. gras. Datagrunnlaget har en overvekt av koller, i tillegg har vi ikke habitatkarakteristikker for alle dyrene, det ble derfor for få bukker med til å skille habitatkarakteristikker på kjønn. Dato for registrering ble også inkludert i modellen for eventuelt å fange opp endringer i vegetasjonen i og med at disse registreringene ble foretatt i løpet av et vidt tidsrom. Alle

verdier ble log transformert for å sikre normalfordeling som kreves ved modellering med lmer funksjon fra lme4 pakken (Bates m.fl., 2015) i R 2.14.1.

### 2.5.3 Modellseleksjon

Beste modell for fluktavstand, fluktdistanse og de ulike habitat karakteristikkene ble funnet med modellseleksjon ved å bruke MuMIn pakka i R (Barton, 2018). Modellene for fluktavstand, fluktdistanse og de ulike habitatkarakteristikkene ble rangert etter Akaike information criterion (AIC) hvor den med laveste verdi ble valgt (Burnham, 2002).



## 3 Resultater

### 3.1 Fluktavstand

Beste modell for fluktavstand inkluderte jaktstart og tretetthet (Tabell 3). Jaktstart har en liten, men sikker virkning på fluktavstanden (Tabell 4) mens betydningen av tretetthet er mindre sikker (Tabell 4). Avstanden fra støkker til dyret økte med 24 % fra 34 meter til 42 meter etter jaktstart. Vegetasjonstetthet, dyret kjønn og gjentatte støkninger pr dag hadde ikke betydning for fluktavstand.

Tabell 3. Modellseleksjon for fluktavstand rangert etter AIC. Beste modell inkluderte periode og tretetthet.

(Int)	Periode	Plass	Kjønn	Støkking	Vegetasjon -tetthet	Tre- tetthet	Frihets- grader	AIC	Delta AIC	Vekt
3.432	+					-0.004022	5	160.6	0.00	0.088
3.346	+						4	160.9	0.33	0.074
3.605	+		+			-0.004148	6	161.1	0.54	0.067
3.505	+		+				5	161.6	1.06	0.052
3.372	+				0.003509	-0.003957	6	162.3	1.78	0.036
3.445	+			+		-0.004000	6	162.5	1.97	0.033
3.340	+	+				-0.004042	6	162.5	1.98	0.033
3.278	+				0.004152		5	162.6	2.02	0.032
3.541	+		+		0.003993	-0.004063	7	162.8	2.24	0.029

Tabell 4. Teststatistikk for fluktdistanse. Beste modell med jaktstart og tretetthet.

	Estimat	Standard feil	Frihetsgrader	T verdi	P
(Skjæringspunkt)	3,432	0,114	34,04	30,094	< 0,001
Jaktstart (periode)	0,319	0,143	75,67	2,232	0,029
Tretetthet	-0,004	0,002	79,00	-1,541	0,127

### 3.2 Fluktdistanse

Beste modell for fluktdistanse inkluderte 1. og 2. støkking pr dag (plass), før eller etter jaktstart (periode) og kjønn, mens støkkedag nummer (1. eller 2. støkking innen periode) og interaksjonene periode: plass, og periode: kjønn ikke ble inkludert (Tabell 5). I

gjennomsnitt for alle støkkingene fluktet hjorten  $1735 \pm 1504$  m med en variasjon fra 89 m til 6960 m. Når støkking ble gjentatt to ganger samme dag ble fluktdistansen lengre den andre gangen (Tabell 6, 7). Fluktdistanse etter første støkking var i snitt 1294 m og og snittet var 2123 m etter andre støkking. Dette er en økning på 64%.

*Tabell 5. Modellseleksjonstabell for fluktdistanse rangert etter AIC. Beste modell inkluderer periode, plass og kjønn som forklarende variabler.*

(Int)	Periode	Plass	Kjønn	Støkking	Periode: plass	Periode: kjønn	Frihets- grader	AIC	Delta AIC	Vekt
6.320	+	+	+				6	273.2	0.00	0.211
6.436	+	+	+			+	7	274.1	0.90	0.134
6.684	+	+					5	274.7	1.57	0.096
6.330	+	+	+		+		7	275.1	1.96	0.079
6.333	+	+	+	+			7	275.1	1.97	0.079
6.455	+	+	+		+	+	8	276.0	2.81	0.052
6.447	+	+	+	+		+	8	276.0	2.88	0.050
6.502	+		+				5	276.4	3.21	0.042
6.703	+	+		+			6	276.7	3.51	0.036

*Tabell 6. Fluktdistanse (m), SD (standardavvik) og N (antall) for grupper i beste modell basert på modellseleksjon med AIC.*

		Bukker		Koller			
		Gjennomsnitt	SD	N	Gjennomsnitt	SD	N
Før jaktstart	1. støkking	874,2	385,1	10	1314,7	1372,9	26
	2. støkking	1190,5	934,6	7	2031,7	1397,8	25
Etter jaktstart	1. støkking	920,9	737,8	5	2066,8	1562,9	19
	2. støkking	2242,9	2085,5	5	3027,6	1854,5	11

Hjortens fluktdistanse hadde en signifikant økning i etter jaktstart (periode 2 i september kontra august; tabell 6 og 7). Etter jaktstarten øker fluktdistansen i snitt med 712 m (53 %). Modellen viser at det er en tydelig tendens til at kollene flykter lengre enn bukkene (Tabell 7). Bukker støkt første gang pr dag hadde den korteste fluktavstanden med  $874 \pm 384$  m i periode 1 og  $920 \pm 737$  m i periode 2. For koller var disse distansene henholdsvis  $1314 \pm 1373$  m og  $2066 \pm 1563$  m. Etter støkking flykter kollene 2110 m, mens bukkene begrenser seg til 1307 m. Dette er en forskjell på 803 meter (61%).

Tabell 7. Test statistikk for fluktdistanse, beste modell med kjønn, periode og plass som forklarende faktorer.

	Estimat	Standard feil	Frihetsgrader	T verdi	P
(Skjæringspunkt)	6,320	0,234	22,54	26,989	< 0,001
Kjønn	0,504	0,248	14,21	2,037	0,061
Jaktstart (periode)	0,496	0,187	95,26	2,648	0,009
Plass	0,436	0,186	84,98	2,343	0,021

### 3.3 Habitat karakteristikk

Beste modell for siktdistanse etter modellseleksjon (tabell 1 i vedlegg 1) inkluderte faktorene dyr/kontroll og en ikke signifikant effekt av periode (Tabell 8). Sikt Brettet var i gjennomsnitt synlig til 17,3 m avstand fra dyrets posisjon, mens det var synlig til 25,5 m ved kontrollpunktet. Det vil si at siktdistansen var 47 % lengre ved kontrollpunktene enn ved stoppunktene, men det var ingen forskjeller mellom periodene (august vs september), og gjentatte støkninger innenfor samme periode og dag. Vertikal dekning (kronedekning i %) var også tettere i hjortens stoppepunkter enn i kontrollpunktene. Beste modell inkluderte stoppeplass vs kontroll som forklarende variabel (Tabell 8). Det er 25 % mindre synlig himmel på de stedene hjorten har stoppet (Snitt 23,8 %) enn på kontrollpunktene (Snitt 31,7 %). Det ikke ble funnet noen effekt for tretetthet (Tabell 8).

Etter støkkingene (plass 2 og 3) stoppet hjorten på steder med 41% mer blåbærlyng (% dekning) enn ved tilfeldige kontrollpunkter (Tabell 8). Grass andelen var 41% høyere i kontroll punktene enn på hjortens posisjon før og etter støkkingene, helt uavhengig av andre faktorer (Tabell 8).

Tabell 8. Test statistikk for beste modell av siktdistanse, kronedekning, tretetthet, deknings av blåbær og dekning av gras med forklarende faktorer inkludert i modellene. Modellseleksjon er basert på AIC.

Modell	Variabel	Estimat	Standard feil	Frihetsgrader	T verdi	P
Siktdistanse						
	(Skjæringspunkt)	2,697	0,063	37,8	42,372	<0,001
	Vegrute vs kontroll	0,373	0,064	203,2	5,826	<0,001
	Periode	0,106	0,066	215,9	1,617	0,107
Kronedekning						
	(Skjæringspunkt)	23,795	2,691	215	8,844	<0,001
	Vegrute vs kontroll	7,932	3,796	215	2,089	0,038
Tretetthet						
	(Skjæringspunkt)	13,353	1,043	215	12,81	<0,001
Dekning blåbær						
	(Skjæringspunkt)	24,186	4,065	51	5,949	<0,001
	Plass (2 vs 1)	11,285	4,639	206,3	2,433	0,016
	Plass (3 vs 1)	7,205	4,668	205,9	1,543	0,124
	Vegrute vs kontroll	2,774	4,489	204,7	0,618	0,537
	Plass (2 vs 1): Vegrute vs kontroll	-11,466	6,527	204,7	-1,757	0,081
	Plass (3 vs 1): Vegrute vs kontroll	-13,604	6,577	204,7	-2,068	0,04
Dekning gras						
	(Skjæringspunkt)	11,249	2,365	22,7	4,757	<0,001
	Vegrute vs kontroll	4,862	2,339	204,5	2,079	0,039



## 4 Diskusjon

I hovedsak støtter resultatene hypotesen(e) om at hjortens atferd endres ved jaktstart og etter gjentatte forstyrrelser. For de to responsvariablene fluktavstand og fluktdistanse er jaktstart den viktigste forklaringsfaktoren, og medfører at hjorten prøver å holde større avstand til mennesker etter jaktstart. Habitat karakteristikene viser ingen sikre endringer ved jaktstart, men resultatene viser at hjorten velger stoppesteder med godt skjul, uten at beitekvaliteten reduseres, i alle stoppepunkter.

### 4.1 Fluktavstand

Fluktavstanden var lengre etter jaktstart enn før, dermed støttes prediksjon 1. Modellen viser ingen sammenheng med andre forklarende faktorer, og gir ikke støtte til prediksjon 2 om at fluktavstand skal øke ved gjentatte støkninger på samme dag. I følge Ydenberg og Dill (1986) bør dyr optimalisere fluktatferd ved å ikke flykte før fordelen med flukt er like stor som kostnaden ved flukten. Siden mennesket er en trussel i bare deler av året vil det være utfordrende å tilpasse atferden til en slik trussel. En dynamisk atferd med raske tilpasninger der hjorten kan endre fluktatferd, redusere energiforbruk og trolig gi økt overlevelsen. En forklaring kan være at dyret blir tvunget på flukt når jegeren (eller støkkeren i dette tilfelle) vet dyrets eksakte posisjon og beveger seg direkte mot dyret i en truende atferd. En raskere og mer direkte oppførsel fra mennesker gjør at dyra flykter på større avstand, samtidig som mennesker som beveger seg utenfor løyper eller veier er mer truende enn de som følger disse (Stankowich, 2008). Ved jaktstart vil mennesker i større grad bevege seg utenfor stier og mot steder de forventer å finne hjort. Dette kan være med på å forsterke hjortens fluktatferd. For ulv var stedbundne unger viktigste faktor for fluktavstand (Wam m.fl., 2014). En litteratursammenstilling av studier på flere kloddyrarter viser at reprodutiv status påvirker fluktatferden, og at hodyr med avkom flykter ved lengre avstand enn hanndyr og hodyr uten avkom (Stankowich, 2008). Amerikanske studier viser at hjorten tilpasser atferden når det er jakt i et område og at den responderer forskjellig på ulike typer jakt (Thurfjell m.fl., 2017), mens man finner sesongmessige forskjeller i fluktavstand hos ekorn (*Sciurus vulgaris*) i Japan (Uchida, Suzuki, Shimamoto, Yanagawa, & Koizumi, 2016). Ulik respons i ekornstudiene forklares med sesongmessige variasjoner i dyras behov. Graden av skjul på hjortens liggeplass er

en faktor som også kan ha betydning. Ved støkninger av bjørn var det en av faktorene som påvirket fluktavstand (Moen m.fl., 2012), sammen med alder og om den var aktiv ved forstyrrelsestidspunktet, en slik interaksjon fantes det derimot ikke for hjortene i denne undersøkelsen.

Ved å tillate at mennesker kommer så nært kan hjorten utnytte ressurser i nærheten av mennesker uten å bruke unødvendig energi på å flykte. En slik trykkende atferd kan gi hjorten mulighet til å la jegere eller andre mennesker passere, for så å fortsette sin naturlige atferd innen kort tid. Slik kan den oppnå mindre energiforbruk og lavere predasjonsrisiko gjennom minst mulig eksponering. For en art som finner mye av sine beiter i områder med menneskelig aktivitet, gjerne på kulturmark, er dette en gunstig egenskap om den ikke øker predasjonsrisikoen. Bruk av habitater der møtene med mennesker er hyppige kan føre til redusert fluktatferd, dette er blant annet funnet for kaniner (*Oryctolagus cuniculus*) (Ziege m.fl., 2016).

Vi vet ikke avstanden til støkker når hjorten først blir klar over trusselen (varslingsavstand) eller startdistansen (når støkker begynte å gå mot dyret). Dette kunne vært interessant ettersom økt startdistanse skal gjøre at fluktavstand og varslingsavstand også øker (Blumstein, 2010). Jeg har heller ikke undersøkt om det er sammenheng mellom fluktavstand og faktorer som andre har funnet at har betydning for denne som, startdistanse (Holmern, Setsaas, Melis, Tufto, & Røskaft, 2016), retning og fart mot byttet (Stankowich, 2008) eller om støkker blir oppdaget ved lukt/lyd (Wam m.fl., 2014).

## 4.2 Fluktdistanse

Jaktstarten den 1. september medfører en tydelig endring i hjortens fluktdistanse. I september øker fluktdistansen og gir dermed støtte for prediksjon 3. Fluktdistansen i denne undersøkelse er kortere enn det andre sammenlignbare studier på hjort finner (etter jaktsituasjoner). Lengst fluktdistanse fant Sunde m.fl. (2009) der hjorten i snitt flyktet 4 km etter drivjakter med hund. Undersøkelsen foregikk i Danmark hvor det er små skogområder omgitt av dyrket mark, mens støkkingene i denne undersøkelsen i stor grad er gjort i sammenhengende skogsområder. I en svensk studie fant man en

fluktdistanse på 2,5 km som ble kortere når det var mer skog i området (Jarnemo & Wikenros, 2014). Trolig påvirker de ulike habitattypene, og avstanden til nye områder med godt skjul fluktdistansen, jamfør optimal flukt teori (Ydenberg & Dill, 1986). Graden av forstyrrelser varierer også i disse undersøkelsene, dels er den ikke kontrollerbar ved at det er bruk hunder uten at man vet om disse har jaget hjorten (Jarnemo & Wikenros, 2014). Det ser ut til at det å bli støkket av en enkelt støkker gir mindre respons hos hjorten en større drivjakter (med hund i Sverige) som er tilfellet i begge undersøkelsene som det er referert til over. En slik atferdsrespons stemmer med resultatene til Gentsch, Kjellander, og Röken (2018) som fant at smygjakt gir lavere cortisol nivå (stresshormon) i dyra enn ved drivjakt med hund hvor dyra forfølges over lengre tidsrom.

Når hjorten tvinges på flukt vil det være vesentlig at den flykter langt nok til at faren for å bli skutt opphører (Lima & Dill, 1990), økt fluktdistanse kan være en tilpasning til dette. I de periodene av året det ikke er jakt vil en lang flukt utelukkende medføre ekstra kostnad, uten å gi noen positiv gevinst. Som viktigste predator på hjort i Norge gjennom et uttak på om lag 20 % av bestanden hvert år (Langvatn & Loison, 1999), utgjør mennesker en potensielt svært viktig seleksjons faktor. Hjort som tilpasser atferden til vår jaktatferd og reduserer dødeligheten ved å unngå mennesker i tid og rom, har mulighet til å øke sin fitness på bekostning av andre individer i bestanden. Thurfjell m.fl. (2017) fant en klar økning i overlevelse med stigende alder hos koller. Fra 10 års alder var de nesten umulige å få skutt under jakt, de konkluderer derfor med at de bruker tidligere erfaringer for å unngå jegere. Andre studier har undersøkt hvilke atferds tilpasninger som gir størst overlevelse for hjorten. De fremhever redusert bevegelse og bruk av habitater med bedre skjul som viktige for overlevelse i situasjoner der menneske er predator (Ciuti m.fl., 2012; Lone m.fl., 2015). Little m.fl. (2016) rapporterer om hvithalehjort som reduserer forflytning og bruker mindre områder mer intensivt under jakten, noe som de konkluderer med at er en strategi for å unngå kontakt med jegere, som dermed kan gi høyere overlevelse. Lengre fluktavstand ser ut til å virke mot sin hensikt ettersom redusert bevegelse gir bedre overlevelse, men tidsperioden er ikke den samme. Jeg har undersøkt en korttidsrespons til en aktuell trussel, Lone m.fl. (2015) og Ciuti m.fl. (2012) har sett på generell atferd for en lengre periode. Menneskelige forstyrrelser kan ha påvirkning i lengre tid enn den første flukten. Drivjakt medførte at hjorten etter flukt

hadde lavere bevegelsesrate den påfølgende dagen (Sunde m.fl., 2009). Også bjørn som ble støkket av en enkelt person, endret sine daglige bevegelsesmønstre i de to påfølgende dagene (Ordiz m.fl., 2013).

Med gjeldende predasjons press vil det være svært fordelaktig for hjort som kan tilpasse atferd til den store variasjonen i risiko som oppstår som en følge av jaktreguleringen. Jaktstart var den viktigst forklarings faktoren for fluktdistanse, og støtter dermed opp om tidligere studier som Lone m.fl. (2015) og Ciuti m.fl. (2012), der de også finner at hjort endrer bruk av skjulhabitat og bevegelsesmønstre ved jaktstart. Bjørn viser en liknende evne til å oppdage jakt og dermed flytte aktivitet til den mørke delen av døgnet (Ordiz m.fl., 2012). Dette er atferds tilpasninger som gjør byttet vanskeligere å oppdage for jegere. Paton m.fl. (2017) fant en forsterkning i hjortens respons på menneskelige forstyrrelser i perioder med jakt, ved at de under migrasjon i jaktseasonen velger bedre skjul, reduserer bevegelse og unngår veier på dagtid i større grad enn resten av året. Jaktstart kan også være er en viktig trigger for start av høsttrekket mot vinterområdene (Rivrud m.fl., 2016). Hjorten tilpasser atferden til en kortvarig endring i trusselen den opplever, og denne endringen skjer i løpet av uker eller dager. Det kan være ett eller flere momenter ved jaktstart som får hjorten til å endre atferd. Men er det selve jaktutøvelsen, eller er det menneskets endrede bruk av hjortens habitat som medfører endringene? Hvithalehjort unngår stiområder med menneskelig aktivitet, men gjenopptar bruken av området i løpet av få dager dersom menneskene forsvinner uten at det drives jakt (Wisdom m.fl., 2018). Mennesker som ikke følger stier og er uforutsigbare gir større fluktespons enn de som følger stier (Stankowich, 2008), i mange områder kan det være akkurat dette som trigger atferdsendringen.

Hjortens evne til å endre atferd ved jaktstart er interessant på flere måter. Undersøkelsene til Lone m.fl. (2015) er basert på data fra Vestlandet der hjortejakta medfører høyest jaktpress. På Sørlandet medfører elgjakta høyest jakttrykk, det felles mer hjort de 10 første dagen av elgjakta enn i hjortejakta fem til 25. sept. Forskjellen i jaktpåvirkning tidlig i jakta (1.9 – 10.9 i 2014- 2017) er betydelig med et snitt på 0,03 jegerdager/km<sup>2</sup> og 0,002 felte dyr/ km<sup>2</sup> på Sørlandet mot 0,5 jegerdager/ km<sup>2</sup> og 0,09 felte dyr/ km<sup>2</sup> på Nordvestlandet, Til tross for forskjellene får vi en klar økning i

fluktdistanse ved jaktstart, også på Sørlandet, som tyder på at jaktpåvirkningen tidlig i september er høy nok til at hjorten registrer risikoendringen og tilpasser atferden ved å øke fluktdistanse.

Når hjorten støkkes to ganger på en dag øker fluktdistansen etter andre støkking. Resultatene støtter dermed opp om prediksjon 4 der jeg antar at hjortens fluktdistanse blir lengre når støkking gjentas innen kort tid den samme dagen. Trolig opplever hjorten at den blir forfulgt og gjør dermed en større innsats for å bli kvitt forfølgeren den andre gangen. Effekten av forfølgelse er trolig noe av grunnen til at jakt med hund fører til større fluktdistanse og høyere stressnivå (Gentsch m.fl., 2018).

Kollene flykter noe lengre enn bukkene etter støkking, men prediksjon 5 støttes kun delvis ettersom dette kun er en ikke-signifikant tendens (men faktoren ble inkludert i modellen). Flere andre undersøkelser på hjort finner at hodyr har større antipredator respons enn bukker (Childress & Lung, 2003; Winnie & Creel, 2007). Stankowich (2008) finner at hodyr med avkom er mest sky. Undersøkelser på elg i Norge viste at okser i større grad blir observert enn kyr i jakta (Solberg m.fl., 2010), mens det ikke var forskjell mellom kyr med og uten kalv (Rolandsen, Solberg, Tufto, Sæther, & Heim, 2003). Forskjellen mellom kjønnene forklares med at oksene beveger seg mere enn kyrne spesielt i brunsten (som overlapper med jakta) (Solberg et al 2010). I mitt materiale så har jeg ikke fullstendig oversikt over hvilke koller som har kalv, så denne eventuelle effekten har jeg ikke kontrollert for. Grunnen for slik atferd kan være at kolla tar med seg kalven utenfor fare ved å flykte langt.

### **4.3 Habitat valg**

Bruk av habitater med godt skjul er en viktig faktor for overlevelse hos hjort i områder der mennesket er dominerende predator (Ciuti m.fl., 2012; Lone m.fl., 2015), derfor kan man forvente at hjorten søker til områder med bedre skjul etter støkking. Lignende forsøk for bjørn og ulv viste at noen bjørner stopper på et sted med bedre skjul enn de opprinnelig var på (Moen m.fl., 2012), mens ulv oppsøker steder med bedre skjul etter å ha blitt støkket (Wam m.fl., 2012). Selv om begge artene er rovdyr er det, som for hjorten, mennesket som er hovedpredator, og derfor vil effektiv antipredator atferd trolig likne.

Det ble ikke funnet støtte for prediksjon 6 om at hjorten stopper på steder med bedre skjul etter støyking. Men hjorten velger plasser som gir bedre skjul, både horisontalt og vertikalt, enn ved tilfeldig steder i nærheten gjennom hele perioden. Hjorten velger dermed å stoppe på eller legge seg på steder som gir bedre skjul enn omgivelsene. Første støyking er på dagleie og vegetasjonen i punktet gir bra skjul til hjorten, samtidig er det ikke sikkert at det finnes mange steder med bedre skjul. Bjørner som ble støkkes endret til liggeplass med bedre skjul dersom de var aktive i forkant av støykingen (Moen m.fl., 2012). Resultatet var at etter støyking var både aktive og passive bjørner på steder med like bra skjul. Passive bjørner hadde dermed et bruk av skjul som ligner hjortens. Flere studier har vist at dyra endrer habitatbruk i forbindelse med jakt. I en studie i Canada brukte hjorten mer tett skog og brattere terreng i områder med jakt (Thurfjell m.fl., 2017). Muligheten for å kunne oppdage en mulig forfølger er størst i åpent terreng, noe som også kan være grunn for å stoppe i et område med tett vegetasjon og bedre sikt utenfor dette. Resultatene tyder på at skjul er så viktig ved valg av stoppesteder at hjorten velger godt skjul i alle situasjoner. Uavhengig av risikofaktorer som jakt sesong og forfølgelse.

Det er ikke grunnlag for å støtte prediksjon 7 om at hjortens beitekvaliteten reduseres for å få bedre skjul. Kvaliteten på beitet endrer seg ikke med flere støykinger, eller ved jaktstart, men det er en tendens til mer blåbær lyng i hjortens stoppesteder enn i kontrollpunktene. Andre undersøkelser finner at det blir en avveining mellom skjul og beitekvalitet (Lone m.fl., 2015), der andelen med blåbærlyng er lavere på steder med mer skjul. I denne undersøkelsen støttes ikke dette, uavhengig av andre faktorer er det mer blåbærlyng i hjortens stoppesteder enn det er i tilhørende kontrollpunkt, men dekning er også bedre der hjorten stoppet enn kontrollpunktene, sammen gir det hjorten gode betingelser de stedene den har stoppet. Om høsten er blåbærlyng en viktig beiteplante for hjorten (Albon & Langvatn, 1992), og man kan anta at den vil stoppe på steder med tilgang på blåbær og dermed høy kvalitet på beite. Etter en støyking, og i enda større grad etter to støykinger innenfor et kort tidsrom er det likevel usikkert hvor avgjørende beitetilgang er for hvor hjorten stopper. I en slik situasjon vil overlevelse på kort sikt være viktig, og dermed vil trolig en kombinasjon av skjul og mulighet til å oppdage en forfølger være viktigere faktorer.

## 5 Konklusjon

Hjorten lever i tett interaksjon med mennesker gjennom hele året, men som viktigste predator er menneskene hovedsakelig en trussel for hjorten i de månedene jakte pågår. Mine resultater viser at hjorten påvirkes av denne risikoendringen ved at fluktavstand og fluktdistanse øker, noe som vil medføre høyere energiforbruk i perioden med jakt. Samtidig som den raskt kan tilpasse seg dette og endre atferd når risikoen øker. Jeg fant imidlertid ingen sammenheng med at hjorten oppsøkte steder med tettere skjul etter støyking, eller at det var en avveining mellom skjul og beitetilgang knyttet til stoppestedene hjorten valgte. Hjortene stoppet både før og etter støyking på steder som gav bedre skjul enn omgivelsene, uten en endring ved jaktstart. Det ser dermed ut til at denne korttidspåvirkningen av dyra er liten på andre faktorer enn selve flukten. Men det er behov for å se etter virkning i en lengre periode etter støykingen for å si noe om hvor stor effekten av atferdsendring ved jaktstart er. Hvis denne kostnaden er stor kan det være en faktor å ta med hensyn til når jakttidene fastsettes. Ved forfølgelse økte fluktavstanden, ettersom forfølgelse her er to støykinger adskilt i tid er det klart at valgt jaktform og hvor ofte det jaktes har stor betydning for belastningen som påføres dyrene.





## Referanser

- Albon, S. D., & Langvatn, R. (1992). Plant Phenology and the Benefits of Migration in a Temperate Ungulate. *Oikos*, *65*(3), 502-513. doi: 10.2307/3545568
- Arlettaz, R., Nusslé, S., Baltic, M., Vogel, P., Palme, R., Jenni-Eiermann, S., . . . Genoud, M. (2015). Disturbance of wildlife by outdoor winter recreation: allostatic stress response and altered activity–energy budgets. *Ecological Applications*, *25*(5), 1197-1212. doi: 10.1890/14-1141.1
- Barton, K. (2018). Package ‘MuMIn’. Model selection and model averaging base on information criteria (Version R package 1.10.4): R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *2015*, *67*(1), 48. doi: 10.18637/jss.v067.i01
- Beale, C. M., & Monaghan, P. (2004). Human disturbance: People as predation-free predators? *Journal of Applied Ecology*, *41*(2), 335-343. doi: 10.1111/j.0021-8901.2004.00900.x
- Blumstein, D. T. (2010). Flush early and avoid the rush: a general rule of antipredator behavior? *Behavioral Ecology*, *21*(3), 440-442. doi: 10.1093/beheco/arq030
- Boissy, A. (1995). Fear and Fearfulness in Animals. *The Quarterly Review of Biology*, *70*(2), 165-191. doi: 10.1086/418981
- Burnham, K. P. (2002). *Model selection and multimodel inference : a practical information-theoretic approach* (2nd ed. utg.). New York: Springer.
- Camp, M. J., Rachlow, J. L., Woods, B. A., Johnson, T. R., & Shipley, L. A. (2013). Examining functional components of cover: the relationship between concealment and visibility in shrub-steppe habitat. *Ecosphere*, *4*(2), art19. doi: doi:10.1890/ES12-00114.1
- Childress, M. J., & Lung, M. A. (2003). Predation risk, gender and the group size effect: does elk vigilance depend upon the behaviour of conspecifics? *Animal Behaviour*, *66*(2), 389-398. doi: 10.1006/anbe.2003.2217
- Ciuti, S., Muhly, T. B., Paton, D. G., McDevitt, A. D., Musiani, M., & Boyce, M. S. (2012). *Human selection of elk behavioural traits in a landscape of fear* (Vol. 279): Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences.
- Cleveland, S. M., Hebblewhite, M., Thompson, M., & Henderson, R. (2012). Linking Elk movement and resource selection to hunting pressure in a heterogeneous landscape. *Wildlife Society Bulletin*, *36*(4), 658-668. doi: doi:10.1002/wsb.182
- Coppes, J., Burghardt, F., Hagen, R., Suchant, R., & Braunisch, V. (2017). Human recreation affects spatio-temporal habitat use patterns in red deer (*Cervus elaphus*). *PLOS ONE*, *12*(5), e0175134. doi: 10.1371/journal.pone.0175134
- Creel, S., & Christianson, D. (2008). Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology & Evolution*, *23*(4), 194-201. doi: 10.1016/j.tree.2007.12.004
- Creel, S., Winnie, J., Maxwell, B., Hamlin, K., & Creel, M. (2005). Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology*, *86*(12), 3387-3397. doi: 10.1890/05-0032
- Frid, A., & Dill, L. M. (2002). Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, *6*(1), 11.

- Fryxell, J. M., & Sinclair, A. R. E. (1988). Causes and consequences of migration by large herbivores. *Trends in Ecology & Evolution*, 3(9), 237-241. doi: 10.1016/0169-5347(88)90166-8
- Gentsch, R. P., Kjellander, P., & Röken, B. O. (2018). Cortisol response of wild ungulates to trauma situations: hunting is not necessarily the worst stressor. [journal article]. *European Journal of Wildlife Research*, 64(1), 11. doi: 10.1007/s10344-018-1171-4
- Giese, M. (1996). Effects of human activity on adelic penguin *Pygoscelis adeliae* breeding success. *Biological Conservation*, 75(2), 157-164. doi: 10.1016/0006-3207(95)00060-7
- Godvik, I. M. R., Loe, L. E., Vik, J. O., Veiberg, V., Langvatn, R., & Mysterud, A. (2009). Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology*, 90(3), 699-710. doi: 10.1890/08-0576.1
- Gude, J. A., Garrott, R. A., Borkowski, J. J., & King, F. (2006). Prey Risk Allocation In A Grazing Ecosystem. *Ecological Applications*, 16(1), 285-298. doi: 10.1890/04-0623
- Hebblewhite, M., & Merrill, E. H. (2009). Trade-offs between predation risk and forage differ between migrant strategies in a migratory ungulate. *Ecology*, 90(12), 3445-3454. doi: 10.1890/08-2090.1
- Hernández, L., & Landré, 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 Biology*, 11(3), 215-220. doi: 10.2981/0909-6396(2005)11[215:FITLOF]2.0.CO;2
- Holmern, T., Setsaas, T. H., Melis, C., Tufto, J., & Røskaft, E. (2016). Effects of experimental human approaches on escape behavior in Thomson's gazelle (*Eudorcas thomsonii*). *Behavioral Ecology*, 27(5), 1432-1440. doi: 10.1093/beheco/arw052
- Immitzer, M., Nopp-Mayr, U., & Zohmann, M. (2014). Effects of habitat quality and hiking trails on the occurrence of Black Grouse (*Tetrao tetrix* L.) at the northern fringe of alpine distribution in Austria. *Journal of Ornithology*, 155(1), 173-181. doi: 10.1007/s10336-013-0999-3
- Jarnemo, A., & Wikenros, C. (2014). Movement pattern of red deer during drive hunts in Sweden. *European Journal of Wildlife Research*, 60(1), 77-84. doi: 10.1007/s10344-013-0753-4
- Kitchen, A. M., Gese, E. M., & Schauster, E. R. (2000). Changes in coyote activity patterns due to reduced exposure to human persecution. *Canadian Journal of Zoology*, 78(5), 853-857. doi: 10.1139/z00-003
- Langvatn, R., & Loison, A. (1999). Consequences of harvesting on age structure, sex ratio and population dynamics of red deer *Cervus elaphus* in central Norway. *Wildlife Biology*, 5(1), 213-223. doi: 10.2981/wlb.1999.026
- Landré, J., Hernández, L., & Ripple, W. (2010). *The Landscape of Fear: Ecological Implications of Being Afraid* (Vol. 3).
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4), 619-640. doi: 10.1139/z90-092
- Little, A. R., Demarais, S., Gee, K. L., Webb, S. L., Riffell, S. K., Gaskamp, J. A., & Belant, J. L. (2014). Does human predation risk affect harvest susceptibility of white-tailed

- deer during hunting season? *Wildlife Society Bulletin*, 38(4), 797-805. doi: 10.1002/wsb.449
- Little, A. R., Webb, S. L., Demarais, S., Gee, K. L., Riffell, S. K., & Gaskamp, J. A. (2016). Hunting intensity alters movement behaviour of white-tailed deer. *Basic and Applied Ecology*, 17(4), 360-369. doi: 10.1016/j.baae.2015.12.003
- Lone, K., Loe, L. E., Meisingset, E. L., Stamnes, I., & Mysterud, A. (2015). An adaptive behavioural response to hunting: Surviving male red deer shift habitat at the onset of the hunting season. *Animal Behaviour*, 102, 127-138. doi: 10.1016/j.anbehav.2015.01.012
- McShea, W. J., Underwood, H. B., & Rappole, J. H. (1997). *The science of overabundance: deer ecology and population management*. Washington, DC.: Smithsonian Institution Press.
- Meisingset, E. L., Loe, L. E., Brekkum, Ø., Van Moorter, B. F. A., & Mysterud, A. (2013). Red deer habitat selection and movements in relation to roads. *Journal of Wildlife Management*, 77(1), 181-191. doi: 10.1002/jwmg.469
- Milner, J. M., Bonenfant, C., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Csányi, S., & Stenseth, N. C. (2006). Temporal and spatial development of red deer harvesting in Europe - biological and cultural factors. *Journal of Applied Ecology*, 43(4), 721-734.
- Moen, A., Odland, A., & Lillethun, A. (1998). *Vegetasjon*. [Hønefoss]: Norges geografiske oppmåling.
- Moen, G. K., Støen, O.-G., Sahlén, V., & Swenson, J. E. (2012). Behaviour of Solitary Adult Scandinavian Brown Bears *Ursus arctos* when Approached by Humans on Foot. *PLoS ONE*, 7(2), e31699. doi: 10.1371/journal.pone.0031699
- Norum, J. K., Lone, K., Linnell, J. D. C., Odden, J., Loe, L. E., & Mysterud, A. (2015). Landscape of risk to roe deer imposed by lynx and different human hunting tactics. *European Journal of Wildlife Research*, 61(6), 831-840. doi: 10.1007/s10344-015-0959-8
- Ordiz, A., Støen, O.-G., Sæbø, S., Kindberg, J., Delibes, M., & Swenson, J. E. (2012). Do bears know they are being hunted? *Biological Conservation*, 152, 21-28. doi: 10.1016/j.biocon.2012.04.006
- Ordiz, A., Støen, O.-G., Sæbø, S., Sahlén, V., Pedersen, B. E., Kindberg, J., & Swenson, J. E. (2013). Lasting behavioural responses of brown bears to experimental encounters with humans. *Journal of Applied Ecology*, 50(2), 306-314. doi: 10.1111/1365-2664.12047
- Palumbi, S. R. (2001). Humans as the World's Greatest Evolutionary Force. *Science*, 293(5536), 1786-1790. doi: 10.1126/science.293.5536.1786
- Paton, D. G., Ciuti, S., Quinn, M., & Boyce, M. S. (2017). Hunting exacerbates the response to human disturbance in large herbivores while migrating through a road network. *Ecosphere*, 8(6), e01841. doi: 10.1002/ecs2.1841
- Peacor, S. D., Peckarsky, B. L., Trussell, G. C., & Vonesh, J. R. (2013). Costs of predator-induced phenotypic plasticity: a graphical model for predicting the contribution of nonconsumptive and consumptive effects of predators on prey. *Oecologia*, 171(1), 1-10. doi: 10.1007/s00442-012-2394-9
- Proffitt, K. M., Grigg, J. L., Garrott, R. A., Hamlin, K. L., Cunningham, J., Gude, J. A., & Jourdonnais, C. (2010). Changes in Elk Resource Selection and Distributions Associated With a Late-Season Elk Hunt. *Journal of Wildlife Management*, 74(2), 210-218. doi: 10.2193/2008-593

- Putman, R., Apollonio, M., & Andersen, R. (2011). *Ungulate management in Europe: problems and practices*: Cambridge University Press.
- Rivrud, I. M., Bischof, R., Meisingset, E. L., Zimmermann, B., Loe, L. E., & Mysterud, A. (2016). Leave before it's too late: Anthropogenic and environmental triggers of autumn migration in a hunted ungulate population. *Ecology*, *97*(4), 1058-1068. doi: 10.1890/15-1191
- Rolandsen, C. M., Solberg, E. J., Tufto, J., Sæther, B.-E., & Heim, M. (2003). Factors affecting detectability of moose *Alces alces* during the hunting season in northern Norway. *Alces*, *39*.
- Sente, C., Meisingset, E. L., Evans, A. L., Wedul, S. J., Zimmermann, B., & Arnemo, J. M. (2014). Reversible Immobilization of Free-ranging Red Deer (*Cervus elaphus*) with Xylazine-Tiletamine-Zolazepam and Atipamezole. *Journal of Wildlife Diseases*, *50*(2), 359-363. doi: 10.7589/2012-10-267
- Sibbald, A., Hooper, R., McLeod, J., & Gordon, I. (2011). Responses of red deer (*Cervus elaphus*) to regular disturbance by hill walkers. *European Journal of Wildlife Research*, *57*(4), 817-825. doi: 10.1007/s10344-011-0493-2
- Solberg, E. J., Loison, A., Sæther, B.-E., & Strand, O. (2000). Age-specific harvest mortality in a Norwegian moose *Alces alces* population. *Wildlife Biology*, *6*(1), 41-52. doi: 10.2981/wlb.2000.036
- Solberg, E. J., Rolandsen, C. M., Heim, M., Linnell, J. D. C., Herfindal, I., & Sæther, B.-E. (2010). Age and sex-specific variation in detectability of moose (*Alces alces*) during the hunting season: implications for population monitoring. *European Journal of Wildlife Research*, *56*(6), 871-881. doi: 10.1007/s10344-010-0385-x
- Stankowich, T. (2008). Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biological Conservation*, *141*(9), 2159-2173. doi: 10.1016/j.biocon.2008.06.026
- Statistisksentralbyrå. (2018). Offisiell jaktstatistikk for Norge. Hentet 07.05, 2018, fra <https://www.ssb.no/jord-skog-jakt-og-fiskeri/statistikker/hjortejakt>
- Sunde, P., Olesen, C. R., Madsen, T. L., & Haugaard, L. (2009). Behavioural Responses of GPS-Collared Female Red Deer *Cervus elaphus* to Driven Hunts. *Wildlife Biology*, *15*(4), 454-460. doi: 10.2981/09-012
- Sutherland, W. J., & Crockford, N. J. (1993). Factors affecting the feeding distribution of red-breasted geese *Branta ruficollis* wintering in Romania. *Biological Conservation*, *63*(1), 61-65. doi: 10.1016/0006-3207(93)90074-B
- Thurfjell, H., Ciuti, S., & Boyce, M. S. (2017). Learning from the mistakes of others: How female elk (*Cervus elaphus*) adjust behaviour with age to avoid hunters. *PLOS ONE*, *12*(6), e0178082. doi: 10.1371/journal.pone.0178082
- Uchida, K., Suzuki, K., Shimamoto, T., Yanagawa, H., & Koizumi, I. (2016). Seasonal variation of flight initiation distance in Eurasian red squirrels in urban versus rural habitat. *Journal of Zoology*, *298*(3), 225-231. doi: doi:10.1111/jzo.12306
- Villepique, J. T., Pierce, B. M., Bleich, V. C., Andic, A., & Bowyer, R. T. (2015). Resource Selection by an Endangered Ungulate: A Test of Predator-Induced Range Abandonment. *Advances in Ecology*, *2015*, 19. doi: 10.1155/2015/357080
- Wam, H. K., Eldegard, K., & Hjeljord, O. (2012). From overlooking to concealed: predator avoidance in an apex carnivore. *European Journal of Wildlife Research*, *58*(6), 1001-1003. doi: 10.1007/s10344-012-0670-y

- Wam, H. K., Eldegard, K., & Hjeljord, O. (2014). Minor habituation to repeated experimental approaches in Scandinavian wolves. *European Journal of Wildlife Research*, 60(5), 839-842. doi: 10.1007/s10344-014-0841-0
- Wauters, L. A., Somers, L., & Dhondt, A. (1997). Settlement behaviour and population dynamics of reintroduced red squirrels *Sciurus vulgaris* in a park in Antwerp, Belgium. *Biological Conservation*, 82(1), 101-107. doi: 10.1016/S0006-3207(97)00007-4
- Winnie, J., & Creel, S. (2007). Sex-specific behavioural responses of elk to spatial and temporal variation in the threat of wolf predation. *Animal Behaviour*, 73(1), 215-225. doi: 10.1016/j.anbehav.2006.07.007
- Wisdom, M. J., Preisler, H. K., Naylor, L. M., Anthony, R. G., Johnson, B. K., & Rowland, M. M. (2018). Elk responses to trail-based recreation on public forests. *Forest Ecology and Management*, 411, 223-233. doi: 10.1016/j.foreco.2018.01.032
- Ydenberg, R. C., & Dill, L. M. (1986). The Economics of Fleeing from Predators. I J. S. Rosenblatt, C. Beer, M.-C. Busnel & P. J. B. Slater (Red.), *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 16, s. 229-249): Academic Press.
- Ziege, M., Babitsch, D., Brix, M., Kriesten, S., Straskraba, S., Wenninger, S., . . . Plath, M. (2016). Extended diurnal activity patterns of European rabbits along a rural-to-urban gradient. *Mammalian Biology*, 81(5), 534-541. doi: 10.1016/j.mambio.2016.07.002

## **Vedlegg**

Vedlegg 1: Oversiktstabell støkket dyr.

Vedlegg 2: Modellseleksjonstabeller for habitatkarakteristikker.