

Effekten av sosiale forstyrrelser på
arealbruk og territoriestabilitet hos en
aktivt forvaltet populasjon av gaupe (*Lynx
lynx*)

Maja Dineh Sørheim

Biologi

Innlevert: august 2013

Hovedveileder: Jonathan Wright, IBI

Medveileder: John Linnell, NINA Trondheim

Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet
Institutt for biologi

Til
155 «Hans»

«Behaviour at the level of the individual cannot be dissociated from demographic considerations at the level of the population.»
(Dunbar 1985)

Forord

Denne masteroppgaven markerer slutten på den femårige prosessen med å bli biolog ved Norges Teknisk-Naturvitenskapelige Universitet (NTNU). Det har vært en ytterst lærerik tid på så mange nivåer, og det er ikke uten vemod jeg herved setter punktum for min tid som student.

En rekke personer har brukt av sin tid (og tålmodighet) for å hjelpe meg i arbeidet med denne oppgaven. Spesielt vil jeg takke mine to veiledere, Jonathan Wright (NTNU) og John Linnell (NINA), for fantastisk innsats. Deres innspill, kommentarer, rettelser og støtte har vært uvurderlige. Takk også til Scandlynx for at jeg fikk bruke resultatene av deres mangeårige arbeid, og til John Odden for innsatsen med å gjøre meg kjent med det massive datasettet og for å lette byrden med å konvertere koordinatene til riktig datum. Jeg vil også takke Jarle Tufto, Ivar Herfindal og Jenny Mattisson for hjelpen med å komme forbi software-hindre i henholdsvis R, ArcGIS og Ranges8 – liten tue kan velte stort lass...

Takk, mamma, for all støtte og utrettelig innsats opp gjennom årene. Tormod, du har vært en kilde til glede, motivasjon og sjelefred, samt verdifull veiledning gjennom statistikkjungelen. Jeg står også i takknemlighetsgjeld til Shatilla og Molly for turene i skogen hvor hjernen fikk koble ut i noen befriende timer.

Forsidebilde: Hunngaupen 224 «Vesla». Foto: John Ivar Larsen.



Sammendrag

Territoriell adferd og sosiale systemer har betydning for hvordan en art fordeler seg i landskapet og responderer på forstyrrelser. For å få innsikt i territorieadferden hos solitære rovdyr har jeg analysert hvordan Euroasiatiske gaupers (*Lynx lynx*) areal- og territoriebruk påvirkes av at én eller flere naboer dør. Jeg belyser også mulige indirekte effekter av gaupejakt som har betydning for forvaltning og bevaring. Det er tatt utgangspunkt i sporingsdata fra 34 radiomerkede gauper i Norge, og analysene er gjort på års- og sesongbasis. Spørsmål som ble søkt besvart var: a) Endres hjemmeområdet når én eller flere naboer dør? b) Endres bruken av opprinnelig hjemmeområde? c) Er det forskjell mellom kjønn og områdekvalitet? For å måle stabilitet og arealbruk ble det for to påfølgende gaupeår av gangen beregnet i) andel overlapp, ii) endring i størrelsen (areal), og iii) distansen mellom aktivitetssentrene.

Naboers død påvirker gaupenes arealbruk innenfor hjemmeområdet; aktivitetssenteret flyttes i gjennomsnitt 6,1 km i tilfeller uten døde naboer, mens distansen er henholdsvis 7,8 km og 23,5 km for tilfeller der én og to nære naboer er skutt. Det ble imidlertid ikke funnet noen systematisk sammenheng mellom forflytning av selve hjemmeområdet (overlapp og arealendring) og forekomsten av døde naboer. Det er dog store, individuelle variasjoner på tvers av kjønnene, og flere av gaupene hadde tydelige forflytninger av sitt hjemmeområde i etterkant av en nabos død. Selv om de statistiske analysene indikerer at en nabos død ikke fører til at gauper flytter hjemmeområdet sitt i større grad enn ellers, gjør imidlertid begrensninger i datasettet at det ikke kan trekkes definitive konklusjoner om sammenhengen mellom naboers død og endret territoriell stabilitet og arealbruk. De oppnådde resultatene bør derfor re-evalueres i lys av mer forskning på temaet.

Abstract

Territorial behaviour and social systems have important consequences for how a population is distributed and how it reacts to perturbations. Aiming to shed some light on a large carnivores' territorial behaviour, I analysed how space use and territory stability of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) are affected by the removal of one or more neighbours. The results are interpreted within the context of the current management regime for lynx in Norway. Both annual and seasonal stability were examined, based on location data from 34 radio and GPS collared lynx. The main research questions were: a) Are there any changes in home range subsequent to at least one neighbour's death? b) Does area use within the original home range change? c) Are there any differences between the sexes and between areas of different quality? Area use and stability were estimated by measuring for two subsequent lynx years i) the degree of overlap of the home range, ii) the degree of change in home range size, and iii) the distance between the activity centres.

The position of the activity centre was affected by the death of at least two close neighbours. Mean distances between activity centres with no known or just one neighbour shot are, respectively, 6.1 km and 7.8 km, whereas having two neighbours killed led to a mean activity centre movement of 23.5 km. No systematic connection between dead neighbours and relocation of the home range was found, but the degree of individual variation was extensive and several home range shifts occurred subsequent to a neighbour's death. However, due to limitations in the data set, definite conclusions about the relationship between territory stability and the removal of neighbour(s) could not be drawn. The results should therefore be re-evaluated in the light of further research on the subject.

Forord	ii
Sammendrag	iii
Abstract	iii
1. Innledning	1
1.1 Sosiale systemer	1
1.2 Gaupe i Norge – biologi og forvaltning.....	2
1.3 Formål og hypoteser	3
2. Metoder.....	5
2.1 Datainnsamling og studieområde	5
2.2 Hjemmeområder og naboer.....	7
2.3 Beregning av endringer	7
2.4 Statistikk og analyse	8
3. Resultater	10
3.1 Responsvariablene	10
3.2 Årlig stabilitet	12
3.3 Sesongstabilitet	15
3.4 Enkeltobservasjoner	15
4. Diskusjon	19
4.1 Areal- og territoriестabilitet hos gauper	19
4.2 Datasetsets begrensninger	21
4.3 Territorieadferd i et forvaltningsperspektiv.....	22
5. Konklusjon	24
Referanser	25
Vedlegg A – Oversikt over de radiomerkede gaupene.....	30
Vedlegg B – Oversikt over kjente døde naboer.....	31

1. Innledning

1.1 Sosiale systemer

Sosiale systemer kan beskrives som måten individer plasserer seg i tid og rom tatt i betraktning andre individer av samme art, samt miljøfaktorer som for eksempel mat (Ferrerias *et al.* 1997; Powell 2012). Denne romlige dynamikken i en populasjon er et resultat av individuelle strategier for å få maksimalt utbytte av begrensede ressurser. Sosiale og solitære rovpattedyr har ulik organisering når det kommer til arealbruk, territorieadferd og respons på forstyrrelser i de sosiale strukturene (Powell 2012). Med solitær adferd menes at artsfrender aldri samarbeider om noe (Sandell 1989), men selv solitære dyr har sosiale relasjoner og må, om enn i en annen form enn sosiale arter, også forholde seg til naboer og andre artsfrender. Dette gjelder spesielt i paringstiden, men også via indirekte kommunikasjon ved territoriehevdning (lukt, lyd) samt tilfeldige møter.

Dyr sanser hvor i landskapet de befinner seg og danner kognitive kart over omkringliggende områder (Derdikman & Moser 2010; Powell 2012). Et dyrs hjemmeområde er vanskelig å definere ettersom vi ikke kan skille de fysiske grensene (der dyret står og går) fra dets kognitive oppfatning av omgivelsene rundt seg. Powell (2012) definerer et hjemmeområde som:

«That part of an animal's cognitive map that the animal chooses to keep up-to-date with the status of resources (including food, potential mates, safe sites, and so forth) and where it is willing to go to meet its requirements».

Burts (1943, i Powell 2000) definisjon inneholder imidlertid et viktig tilleggsmoment:

«Occasional sallies outside the area, perhaps exploratory nature, should not be considered part of the home range».

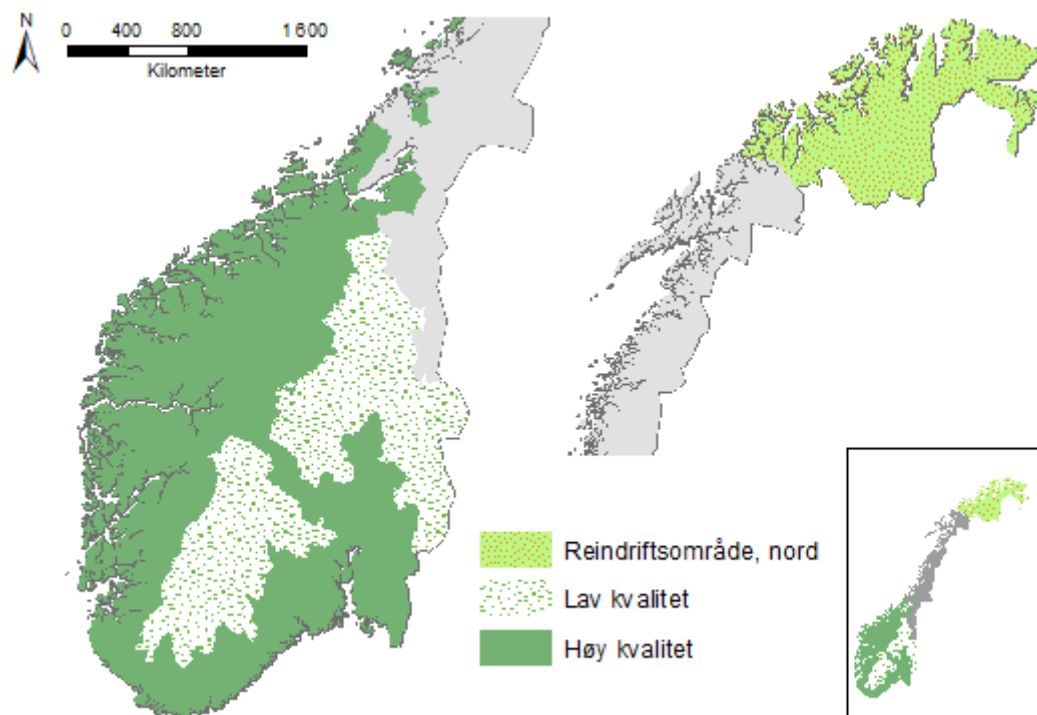
I heterogene omgivelser kan det å ha et hjemmeområde (HR) gjøre dyret i stand til å bli godt kjent med hvor viktige ressurser som mat, vann, skjul, gode soveplasser etc. er å finne. Å forflytte seg er energimessig kostbart, og det å kunne planlegge den videre ferden er en fordel (Powell 2000). Størrelsen på hjemmeområder avgjøres i hovedsak av to faktorer: tilgangen til én eller flere begrensede ressurser (mat, vann, etc.), og populasjonstettheten (Sandell 1989).

Hjemmeområder er ikke det samme som territorier, selv om de for en del arter kan være til forveksling like, men befinner seg innenfor det samme dyrets HR og kan omfatte hele eller bare deler av dette. Et territorium er et område hvor det aktuelle individet oppnår eksklusiv bruksrett til ressurser gjennom å okkupere og forsvare det aktuelle området (Kaufmann 1983). Territoriell adferd oppstår når én eller flere viktige ressurser har begrensende virkning på reprodusiv suksess, og fordelene ved å beskytte disse er større enn kostnadene det å hevde et territorium medfører (Brown 1964; Krebs & Davies 1993). Det antas for solitære rovdyr at det er tilgangen til mat som er begrensende for hunner, mens det for hanner er tilgangen til hunner (og dermed indirekte mattilgangen) som er avgjørende for territoriell størrelse (Herfindal *et al.* 2005a; Odden *et al.* 2000; Powell 2012; Sandell 1989).

1.2 Gaupe i Norge – biologi og forvaltning

Euroasiatisk gaupe (*Lynx lynx*; heretter «gaupe») har en sosial organisering der voksne individer lever solitært med intraseksuell territorieadferd (Ferrerias *et al.* 1997; Odden *et al.* 2000; Schmidt *et al.* 1997). Det er som regel liten grad av overlapp mellom territoriene til individer av samme kjønn, selv om hjemmeområdene kan overlape noe (Breitenmoser *et al.* 1993). Hanngaupers hjemmeområder strekker seg som regel over arealet til flere hunngaupers (Breitenmoser *et al.* 1993; Ferrerias *et al.* 1997; Odden *et al.* 2000; Schmidt *et al.* 1997). Gauper holder generelt store HR, men størrelsen varierer med sesong, tettheten av byttedyr og forekomsten av hunner (Benson *et al.* 2006; Nilsen *et al.* 2005; Schmidt *et al.* 1997). Enkeltindivider kan også gjøre ekskursjoner til områder langt utenfor eget HR (Odden *et al.* 2000; Powell 2000, 2012).

Habitatkvaliteten for gaupe i Norge kan deles inn i fire kategorier basert på byttedyrtettheten, hvorav tre er relevante for denne studien (Figur 1): Lav biomasse (< 8 kg kjøtt skutt/km²), høy biomasse (> 8 kg kjøtt skutt/km²), og reindriftsområder (Gervasi *et al.* 2013). Sistnevnte er preget av større uforutsigbarhet i byttedyrtilgangen enn de øvrige områdene. Det skilles mellom sørlig og nordlig reindriftsområde, men ingen av de merkede gaupene i denne studien har sitt hjemmeområde i sørlig del.



Figur 1: Kart over habitatkvaliteten for gauper i Norge. Basert på Gervasi *et al.* (2013).

I lavkvalitetsområder har voksne hanner HR på gjennomsnittlig 900 km², mens hunnene i snitt holder områder på 600 km². I områder med høyere byttedyrtetthet, er hjemmeområdearealene rundt 300 km² mindre for både hanner og hunner (Andersen *et al.* 2005; Odden *et al.* 2000).

Gaupebestanden er under såkalt «aktiv forvaltning» og gjeldende bestandsmål er 65 årlige ynglinger (Stortinget 2011). Hovedvirkemiddelet for å begrense både populasjonens størrelse og ikke minst utbredelse, er gjennom kvotejakt (Stortinget 2011). Kvoten for hver forvaltningsregion fastsettes av de åtte regionale rovviltnemndene¹. Det kan i tillegg åpnes for lisensfelling på enkeltgauper for å forhindre tap av sau og/eller tamrein. Før kvotejakten i 2013 ble bestanden beregnet til cirka 350 dyr, basert på 59 registrerte familiegrupper (Brøseth & Tøvmø 2013).

Forvaltningspraksis bygger på et politisk ønske om geografisk differensiert forvaltning (Miljøverndepartementet 2009; Rovviltforskriften 2005). Denne forvaltningsmåten, ofte kalt «byrdefordelingsprinsippet», går ut på at de regionale rovviltnemndene i sine forvaltningsplaner skal definere hvilke områder som har mål om yngling for den enkelte art (Figur 2). De fleste rovvilt-nemndene velger da å spre disse ynglesonene slik at det totale ynglemålet på tvers av artene ikke blir svært mye høyere i ett område enn i et annet.

1.3 Formål og hypoteser

I denne studien vil jeg se på hvordan gaupas stabilitet i areal- og territoriebruk påvirkes av at én eller flere naboer av samme kjønn, dør. Territoriell adferd har betydning for hvordan en populasjon fordeler seg i landskapet (Dunbar 1985; Morales *et al.* 2010). Den sosiale organiseringen hos gaupe er imidlertid lite studert, og de adferdsmessige konsekvensene av de sosiale forstyrrelsene dagens forvaltningsregime medfører er ukjente. Innsikt i territoriell adferd hos solitære rovdyr vil gi verdifull kunnskap når det kommer til å utarbeide best mulige forvaltningsmetoder, spesielt med bakgrunn i det høye konfliktnivået som gjerne følger med store rovdyr. Indirekte effekter av gaupejakt vil ha betydning for forvaltning og bevaring (se kapittel 1.2). Å se på hvordan gauper responderer på slik jakt kan fortelle om måten den forvaltes på i dag (herunder jakt basert på geografisk differensiert forvaltning) har ønsket effekt, ingen effekt, eller kanskje helt motsatt effekt.

Gauper naturlige sosiale systemer er generelt stabile med høy individuell overlapp av HR fra år til år (Benson *et al.* 2004; Breitenmoser-Wursten *et al.* 2007). Det er gjort få studier på hvordan gaupers arealbruk påvirkes av sosiale forstyrrelser, men at døde gaupers hjemmeområder blir overtatt av naboer er blitt observert både hos rødgaupe (*Lynx rufus*) (Anderson 1988; Bailey 1974; Benson *et al.* 2004; Litvaitis *et al.* 1987; Lovallo & Anderson 1995), hos iberisk gaupe (*Lynx pardinus*) (Ferrerias *et al.* 1997) og hos *L. lynx* (Breitenmoser *et al.* 1993; Schmidt *et al.* 1997). Også Mattisson *et al.* (2013) observerte overtagelser av HR i sin studie av fysiske møter mellom hanngauper. Tre av fire observerte møter endte med overtagelse av den andres HR, to av disse skjedde i etterkant av den ene hannens død.

¹ Rovviltnemndene består av fem-seks fylkespolitikere, oppnevnt av Miljøverndepartementet etter forslag fra de berørte fylkeskommunene. Regionene 5, 6, 7 og 8 har i tillegg representanter fra Sametinget. Nemndene mottar faglige råd fra sekretariatet, som utgjøres av et fylkesmannsembete innenfor hver region.

Hovedhypotese:

- 1) Gauper som opplever at en nabo dør, vil være mindre stabile enn gauper uten døde naboer.

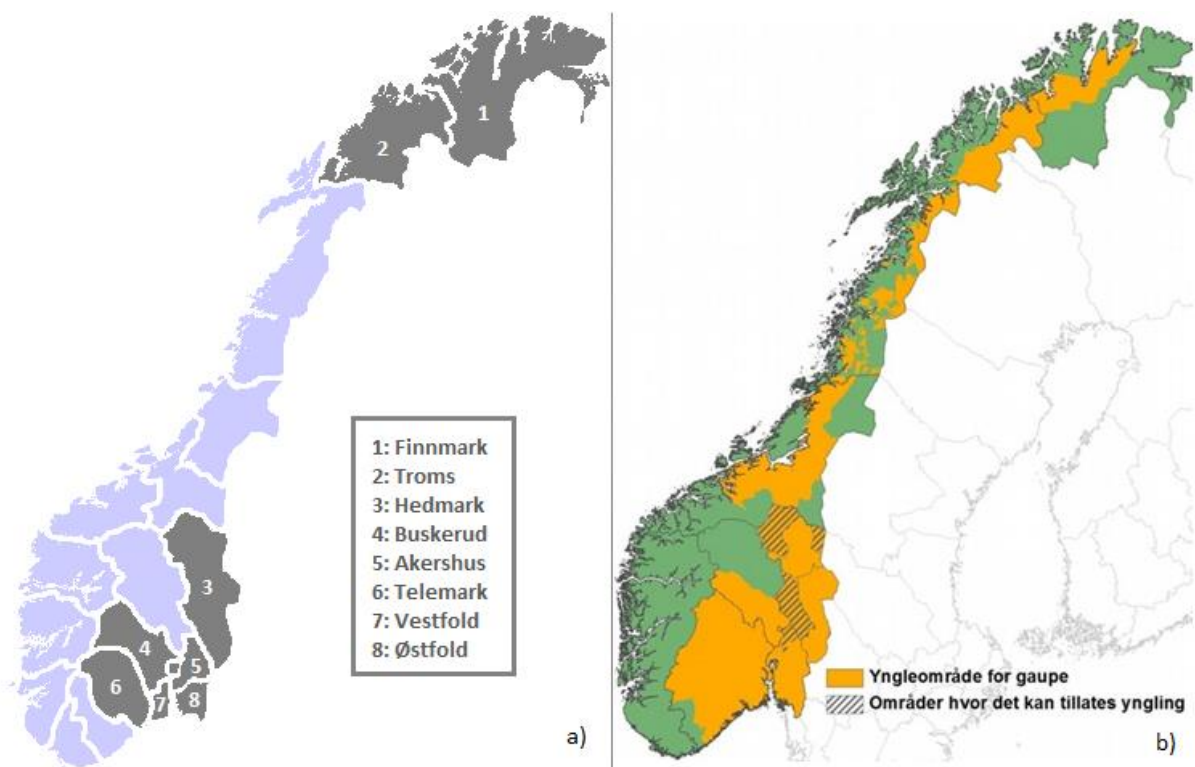
Underhypoteser:

- a) En gaupe som opplever at en nabo dør, vil flytte eller utvide eget hjemmeområde delvis over på det ledige arealet eller ta over det ledige området i sin helhet.
- b) Med bakgrunn i optimal territoriestørrelse og hva som er begrensende faktor, forventes hanner å respondere i form av å flytte og/eller utvide sitt HR i større grad enn hunner. For hunner med unger er flytting/utvidelse ekstra kostbart, og de forventes å respondere i mindre grad enn ikke-reproduserende hunner.
- c) Det vil være forskjell på reaksjonsmønsteret mellom dyr i områder med henholdsvis lav og høy variabilitet i byttedyrforekomst. Her vil det si at det forventes høyere grad av stabilitet i region Sør-Norge enn i region nord (kapittel 1.2).
- d) Innehaveren av et område vil ikke umiddelbart bli oppdatert på endringer; gaupenes hjemmeområder strekker seg over store areal og duftmarkeringer brytes ned over tid. Det forventes derfor å være en terskel eller gradient i form av forsinkelse fra tidspunktet for naboens død til et individ eventuelt endrer sin arealbruk. Nære naboer forventes å ha større effekt på stabilitet og arealbruk enn fjerne naboer (kapittel 2.2).

2. Metoder

2.1 Datainnsamling og studieområde

Dataene er samlet inn av det skandinaviske gaupeprosjektet Scandlynx, fra radiomerkede gauper i åtte fylker i Norge (Figur 2). Fylkene Troms og Finnmark utgjør i denne studien region Nord-Norge, mens de øvrige fylkene utgjør region Sør-Norge. Koordinatsystemet UTM/EUREF89 er delt opp i ulike soner, og Norge er i større eller mindre grad innenfor sonene 31-36. I kartverk som dekker hele landet brukes imidlertid kun én fellestone, UTM-sone 33. Alle posisjoner ble derfor konvertert til WGS1984 UTM-sone 33.



Figur 2: a) Kart over studieområdene, med fylkesvis inndeling. b) Forvaltningsområdet for gaupe i Norge. Oransje og skraverte områder er områder hvor ynglemålene for gaupe søkes oppnådd. I grønne områder er det ikke mål om gaupeynglinger (Kart: Direktoratet for naturforvaltning).

Radiomerking av gauper har foregått i ulike tidsperioder i de forskjellige fylkene, med oppstart i Hedmark i 1995. For de av gaupene som overvåkes per dags dato, er det innhentet posisjoner til og med ultimo oktober 2012. Det ble opprinnelig benyttet VHF-halsbånd med manuell sporing til fots, samt via bil eller småfly. Rundt 2007 gikk man gradvis over til GPS-sendere som programmeres til å registrere posisjonen ved et gitt tidsintervall. Antallet tilgjengelige datapunkter per dyr varierer mellom VHF-merkede individer og de med GPS-halsbånd. Det ble tilstrebet mest mulig jevnt spredte posisjoner datomessig gjennom et gaupeår, med ca. ett punkt per uke for VHF og ett per dag for GPS. For enkelte VHF-merkede individer er dette gjennomsnittstallet noe lavere. Antallet datapunkter for samme individ i ulike år er imidlertid relativt stabil. Tilfeller med $n > 15$ posisjoner og med god datospredning ble benyttet. Fokus i utvalget er posisjoner tatt på kvelds-/nattestid, når gaupene er aktive og ikke på sine dagleier.

For å få et riktigst mulig estimat av faktisk HR og territoriegrensler, ble enkelte tidsperioder hvor sannsynligheten for tilfeldige ekskursjoner og annen uvanlig aktivitet utelatt (se Tabell 1). Jaktperioden (1. februar-31. mars) utgjør «behandlingen» i denne studien. Posisjoner fra denne tidsperioden ble tatt ut for begge kjønn, også for å unngå bevegelser fremprovosert av jakt. For hannene, som vandrer utenfor eget HR i paringstiden, ble posisjoner mellom slutten av jaktperioden og frem til 10. april utelatt. Hunner med unger er svært stedbundne i hi-perioden (Andersen *et al.* 2005), som ville ha påvirket estimeringen av HR med valgte metode (se kapittel 2.2). For reproduserende hunner ble det derfor valgt ut ca. én posisjon hver 3.-4. uke fra registrert yngling og frem til 1. august.

Tabell 1: Oversikt over hvilke tidsperioder som defineres som henholdsvis et gaupeår, et sommer-hjemmeområde, og et vinter-hjemmeområde. *Posisjoner fra jaktperioden (1. februar-31.mars), samt paringstiden (t.o.m. 10. april) er utelatt. **Posisjoner i hi-perioden (registrert kull-1.august) er utelatt. (Gjelder kun reproduserende hunner). *Posisjoner fra jaktperioden (1. februar-31.mars) er utelatt.**

	♂	♀
Gaupeår	10. april – 31. januar	1. april – 31. januar**
Sesong, sommer	1. mai – 31. oktober	1. mai – 31. oktober**
Sesong, vinter	1. november – 30. april*	1. november – 30. april***

For å kunne sammenligne stabilitet, ble det benyttet data fra etablerte dyr som var sporet i minst to sammenhengende gaupeår. Etablerte dyr ble definert som individer ≥ 2 år og som SCANDLYNX visste var etablerte (John Odden, personlig kommunikasjon). Det ble benyttet til sammen 34 radiomerkede gauper (10 hanner, 24 hunner), som ble fulgt i mellom to og syv år hver (gjennomsnittlig tre år). 32 % av gaupene hadde sitt hjemmeområde i Nord-Norge. Alle disse ble overvåket med GPS, mens det store flertallet i Sør-Norge hadde VHF-halsbånd. Totalt 104 gaupeår gav 70 sammenligningsår (kategori «År» i Tabell 2) mellom år X og år X+1. Tilsvarende er det 52 sammenligninger mellom sommer-hjemmeområder og 31 mellom vinter-hjemmeområder.

Tabell 2: Oversikt over antall gauper (kolonnen «Individer»), antall sammenligningsår («År») og antall sammenlignings-sesonger (henholdsvis «Sommer» og «Vinter»). To påfølgende gaupeår utgjør ett sammenligningsår. Dvs. at ett «År» i tabellen tilsvarer to gaupeår. Tilsvarende gjelder for sesongene. Kjønnfordelingen i kolonnen «Individer» angir antallet unike individer, mens det for kolonnene «År», «Sommer» og «Vinter» angir antall observasjoner fra hanner/hunner uavhengig av om ett individ har gitt flere av observasjonene. *Posisjoner til og med ultimo oktober 2012.

Region	Tidsperiode	Sendertype	Individer	År	Sommer	Vinter
Nord	2007 - 2012*	GPS: 11	11	18	16	5
		VHF: 0	♂: 3 ♀: 8	♂: 6 ♀: 12	♂: 4 ♀: 12	♂: 0 ♀: 5
Sør	1995 - 2012*	GPS: 3	23	52	36	26
		VHF: 20	♂: 7 ♀: 16	♂: 19 ♀: 33	♂: 17 ♀: 19	♂: 10 ♀: 16
		GPS: 14	34	70	52	31
		VHF: 20	♂: 10 ♀: 24	♂: 25 ♀: 45	♂: 21 ♀: 31	♂: 10 ♀: 21

2.2 Hjemmeområder og naboer

Estimering av hjemmeområder [95% fixed kernel (FK)] og aktivitetssentre, ble gjort i programmet Ranges8 v 2.10 (Kenward *et al.* 2008). Utjevningsparameteren h ble satt til referanseverdien $h_{Ref} * 1$ (dvs. $h=1$) for alle estimatene. Den over- eller underutjevning av HR-estimat dette valget eventuelt medfører (Worton 1989), er ikke av betydning for å studere stabilitet ettersom alle HR er estimert med samme metode og derfor er sammenlignbare. Alle HR-estimer ble også gjennomgått manuelt, hvor store enkeltkursjoner som ikke gjentok seg hverken det samme året eller i øvrige år, ble identifisert og tatt ut (Burt 1943 i Powell 2000).

For å identifisere naboer, ble det beregnet buffersoner basert på diameteren (D) til et gjennomsnittlig HR for hanner og hunner i de to regionene (Tabell 3). For å få størst mulig utvalgt ble det her brukt data også fra de etablerte gaupene med gode nok HR-estimat, men kun ett tilgjengelig gaupeår. Buffersone 1 dekker $0-1 * D$, Buffersone 2 går fra $1-2 * D$. De estimerte 95% FK ble eksportert til ArcMap 10.1 (ESRI 2012) og buffersoner ble lagt til for hvert enkelt gaupeår. De viktigste dødsårsakene for gaupe i Norge er kvotejakt og illegal jakt, men også trafikkdrepte gauper forekommer (Andersen *et al.* 2003). Antallet døde naboer innenfor hver av sonene ble identifisert på bakgrunn av tilgjengelig informasjon fra Rovbase 3.0². Radiomerkede gauper som er bekreftet eller antatt illegalt skutt, er også medregnet. For liste over registrerte døde naboer, se Vedlegg B. Naboer skutt innenfor Buffersone 1 regnes som nære naboer, mens dyr skutt innenfor Buffersone 2 antas å være fjerne naboer. Som nabo regnes dyr ≥ 2 år av samme kjønn som det merkede individet. Skutte individer hvor alder og/eller kjønn var ukjent, er også medregnet. 14 av individene (6 hanner, 8 hunner) har i løpet av sporingstiden én eller flere kjente døde naboer ($n_{Kontroll}=50$, $n_{Skutt}=20$). De aller fleste av disse er skutt under ordinær jakt, men noen få var påkjørt av bil/tog, skutt på annet grunnlag (skadefelling/nøddverge) eller drept illegalt.

Tabell 3: Størrelsen på et gjennomsnittlig hjemmeområde (standardavvik i parentes) og på buffersonene 1 og 2 (radius, km) for hanner og hunner fordelt på region.

	Gjennomsnittlig HR-størrelse (km ²)		Buffersone 1		Buffersone 2	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Nord	1465.83 (1148.47), n=21	701.41 (434.27), n=108	21	15	43	30
Sør	862.21 (522.20), n=49	470.95 (266.81), n=156	17	12	33	24

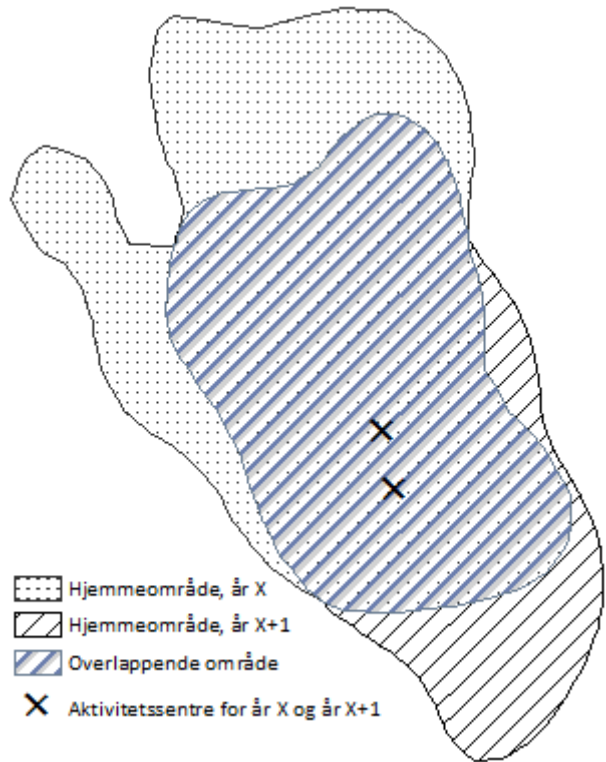
2.3 Beregning av endringer

95% FK ble brukt som mål på HR, mens aktivitetssenteret representerer kjerneområdet (Powell 2000, 2012; Worton 1987). For å måle respons, ble tre ulike enheter valgt (Figur 3):

- **Overlapp** = andel overlapp av estimert HR (beregnet for 95% FK) mellom år X og år $X+1$.
- **Aktivitetssenteravstand** = distansen (i km) mellom aktivitetssentrene i år X og år $X+1$.
- **Hjemmeområdeareal** = andel endring i størrelsen på HR mellom år X og år $X+1$. (ΔHR -areal)

² Rovbase er en offisiell database underlagt Miljødirektoratet. Alle store rovdyr som skytes legalt eller dør i ulykker registreres her, sammen med tilgjengelig informasjon om alder, vekt, dødsårsak etc. URL: <http://www.rovbase.no/Contentpages/InnsynDodeRovdyrSok.aspx?Arbeidsomrade=InnsynDodeRovdyr>

Beregning av andelen HR_{X+1} overlappet med HR_X , ble gjort ved bruk av Ranges8. Endring i hjemmeområdestørrelse ble gjort i Excel, basert på beregnede årlige areal (km^2) gjort i Ranges8. Distansen mellom aktivitetssentrene i år X og år X+1 ble beregnet i Excel basert på UTM-koordinatene estimert av Ranges8. Aktivitetssenterdistansene og endringene i hjemmeområdeareal ble logtransformert $[\ln(a+1)]$ for videre analyse.



Figur 3: Illustrasjon av hvordan overlapp og aktivitetssenteravstand ble beregnet.

2.4 Statistikk og analyse

Statistiske analyser ble utført i R-studio (R-utgave 2.15.3 (RCoreTeam 2013)). Endringer i territoriabilitet ble analysert med en Generalisert Lineær Mixed Modell (GLMM) for alle tre responsvariablene, med R-pakkene lme4 (Bates *et al.* 2013) og lmerTest (Kuznetsova *et al.* 2013). Etersom flere av sammenligningsårene er fra samme individ, ble individ satt som «random» faktor for å korrigere for pseudoreplikasjon. Som notasjon for random faktor brukes «1|idnr». Antall observasjoner deles opp i n_t =totalt antall observasjoner og n_g =antall individer random faktor kontrollerer for. Det er benyttet signifikansnivå $p < 0,05$, men også nær signifikante resultater er markert i modellresultatene.

Tabell 4 viser de benyttede forklaringsvariablene. Kovariasjonen mellom responsvariablene ble testet for ikke-lineær sammenheng ved å legge til den kvadrerte forklaringsvariablen i en GLMM som korrigerer for individ som random faktor. For tilfeller der kovariasjonen var signifikant ikke-lineær, er disse presentert.

På grunn av multikollinearitet mellom sendertype, region og områdekvalitet brukes kun én av disse ad gangen. Gitt at korrelasjonskoeffisienten r er $|1| > r > |0.813|$, vil den brukte forklaringsvariabelen i fullmodellene (Region) med liten endring være representativ for de to andre. I de tilpassede modellene ble alle tre variablene testet opp mot hverandre. Reproduksjon er et underutvalg av variabelen kjønn, ettersom den kun er relevant for hunner, og deles inn i reproduserende ($n_t=45$, $n_g=21$) og ikke-reproduserende ($n_t=24$, $n_g=17$) hunner. Reproduksjon ble derfor testet som enkeltstående variabel for hver av responsvariablene, samt som del av en fullmodell hvor variabelen kjønn ikke var med.

Variabelen «Årtype» er basert på forekomsten av kjente, døde naboer. Et «Kontroll»-år defineres som år hvor ingen kjente naboer er døde. Som et år med død nabo («Skutt») regnes alle år hvor én eller flere naboer har sin siste kjente posisjon innenfor buffersone 1 eller buffersone 2.

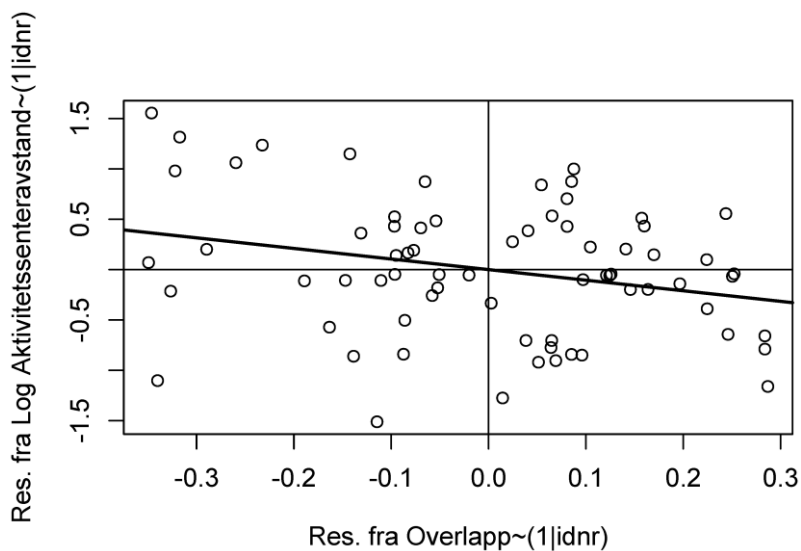
Tabell 4: Oversikt over forklaringsvariablene.

Variabel	Type	Nivå	Forklaring
Årtype	Faktor	Kontroll Skutt	Kontroll = År uten kjente, døde naboer. Skutt = År med død nabo.
Sendertype	Faktor	VHF GPS	Type halsbånd brukt for å innhente dyrets posisjon.
Region	Faktor	Nord Sør	(Se Figur 2)
Områdekvalitet	Faktor	Høy Lav Reindriftsområde	Kvaliteten på området HR befinner seg i, basert på Gervasi <i>et al.</i> (2013). (Se Figur 1)
Kjønn	Faktor	1 2	1=Hann 2=Hunn
Gj.sn.areal	Kontinuerlig	-	Gjennomsnittlig areal av estimert HR for år X og år X+1
Reproduksjon	Faktor	0 1	0=Hunn uten ungekull i år X+1 1= Hunn med ungekull i år X+1
Døde naboer1	Antall	-	Antall døde naboer innenfor buffersone 1
Døde naboer2	Antall	-	Antall døde naboer innenfor buffersone 2

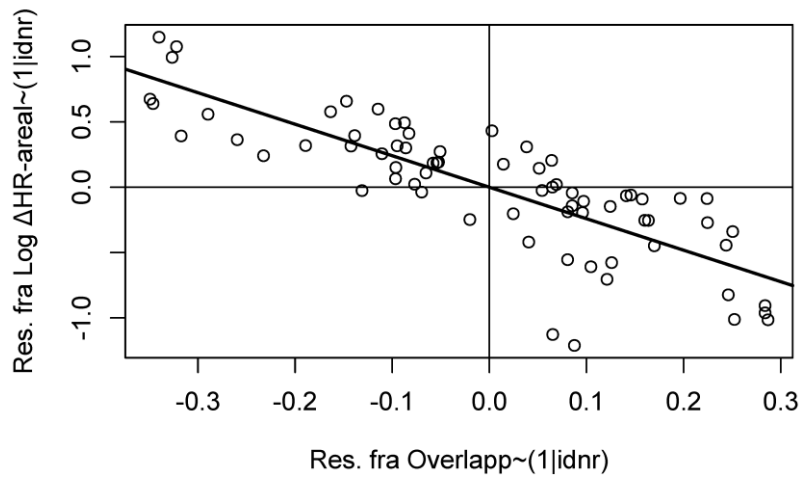
3. Resultater

3.1 Responsvariablene

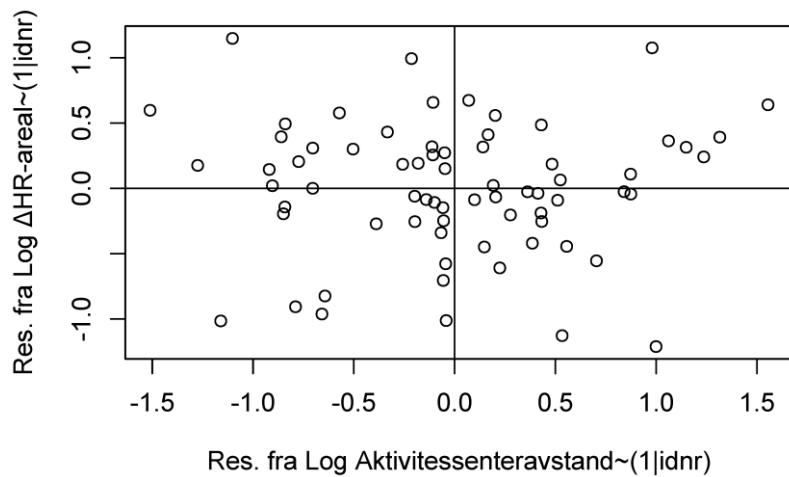
Det er signifikant lineær kovarians mellom enkelte av responsvariablene, selv etter at eventuell pseudoreplikasjon er korrigert for, og de påfølgende resultatene for årlig stabilitet (kapittel 3.2) må sees i lys av dette. Andelen overlapp har en svak, lineær sammenheng med aktivitetssenteravstanden (Figur 4). Dette betyr at aktivitetssenterets stabilitet henger sammen med hjemmeområde-stabiliteten; jo høyere andel overlapp, jo mindre flyttes aktivitetssenteret. Likeledes er det en sterk negativ kovarians mellom endring av hjemmeområdeareal og overlapp (Figur 5). Tendensen er at utvidelse av HR (høy ΔHR -areal) gjenspeiles i lavere andel overlapp med foregående års HR, som følge av at det nye området strekker seg over et større areal enn det gamle. I de fleste tilfeller hvor HR forminskes (lav ΔHR -areal), gjøres dette helt eller delvis innenfor opprinnelig HR, slik at andelen overlapp blir høy. Når det gjelder ΔHR -areal og aktivitetssenteravstanden, er det ingen åpenbar sammenheng mellom disse (Figur 6). Aktivitetssenterets posisjon påvirkes altså ikke av utvidelser eller forminskninger av HR.



Figur 4: Residualer fra log Aktivitetssenteravstand og overlapp, etter at disse er korrigert for individ, (1|idnr), som random faktor, $n_t=70$, $n_g=34$. Lineær regresjon for forholdet mellom residualene gir en signifikant, negativ sammenheng ($y=-1.498 \cdot 10^{-6} - 1.035x$, $r^2=0.0733$, $p=0.0234$).



Figur 5: Residualer fra endring i hjemmeområdeareal (log Δ HR-areal) og overlapp, etter at disse er korrigert for individ, (1|idnr), som random faktor, ($n_t=70$, $n_g=34$). Lineær regresjon gir en signifikant, negativ sammenheng ($y=4.936 \cdot 10^{-7} - 2.410x$, $r^2=0.6642$, $p<0.001$).



Figur 6: Residualer fra endring i hjemmeområdeareal (log Δ HR-areal) og log Aktivitessenteravstand, etter at disse er korrigert for individ, (1|idnr), som random faktor, ($n_t=70$, $n_g=34$). Det ingen lineær sammenheng mellom disse ($r^2=0.00015$, $p=0.990$).

3.2 Årlig stabilitet

Som nevnt i kapittel 2.4 må sendertype, region og områdekvalitet ses i sammenheng med hverandre på grunn av høy korrelasjon. Tabell 5 viser estimater og signifikansnivå for beste tilpassede GLMM for hver av responsvariablene. Det er rimelig å anta at årsaken til at resultatene fra modelltilpassingen er lik for overlapp og log Δ HR-areal, ligger i den sterke kovariasjon mellom disse (kapittel 3.1). Alle forklaringsvariablene ble også testet som enkeltstående variabler i hver sin GLMM. Følgende ble funnet å være signifikant eller nær signifikant som enkeltstående parameter for i) overlapp: region ($p=0,030$), sendertype ($p=0,012$), områdekvalitet ($p=0,031$ for faktoren Reindriftsområde) og reproduksjon ($p=0,054$), ii) Log Δ HR-areal: region ($p=0,052$), sendertype ($p=0,049$), områdekvalitet ($p=0,0655$ for faktoren Reindriftsområde) og reproduksjon ($p=0,064$), og iii) Log Aktivitetssenteravstand: Døde naboer1 ($p=0,023$) og gjennomsnittsareal ($p=0,009$). Resultatene støtter imidlertid modellene presentert i Tabell 5. Fullmodellene hvor alle forklaringsvariablene inngår (Tabell 6-8) viser samme tendens. Det er følgelig ikke grunn til å tro at de tilpassede modellene inneholder falske positive forklarings-variabler.

Den samlede variabelen for døde naboer (årstype) ble også testet både som enkeltstående variabel samt som del av en fullmodell, men var ikke signifikant for noen av responsvariablene. Størrelsen på HR (Gj.sn.areal) har en liten men signifikant effekt på hvor langt aktivitetssenteret flyttes, som muligens kan komme av den logisk-matematiske nødvendigheten at et lite HR gir mindre rom for å flytte på aktivitetssenteret enn et stort. Reproduktiv status hos hunnene var ikke en signifikant faktor for noen av responsvariablene. Det ble også testet for interaksjoner mellom kjønn og de øvrige variablene, samt mellom reproduksjonsstatus hos hunnene og de øvrige variablene, men ingen av interaksjonene var signifikante og presenteres derfor ikke.

Tabell 5: Beste tilpassede modeller for responsvariablene overlapp, endring i hjemmeområdestørrelse, og log aktivitetssenteravstand.

Responsvariabel	Parameter	β	SE	t	p	
Overlapp ($n_t=70, n_g=34$)	Intercept	0,7660	0,0374	20,474	<<0,001	***
	Sendertype	-0,1182	0,0457	-2,589	0,0118	*
Log ΔHjemmeområdeareal ($n_t=70, n_g=34$)	Intercept	-0,3021	0,1161	-2,602	0,0114	*
	Region	0,3147	0,1347	2,356	0,0214	*
Log Aktivitetssenteravstand ($n_t=70, n_g=34$)	Intercept	0,8299	0,3880	3,139	0,0391	*
	Region	0,7002	0,3417	2,049	0,0479	*
	Døde naboer1	0,3060	0,1538	1,990	0,0528	.
	Gj.sn.areal	0,0009	0,0003	3,307	0,0019	**

Signifikanssymboler: 0 '***'; 0,001 '**'; 0,01 '*'; 0,05 '.'

Tabell 6: Fullmodell for responsvariabelen overlapp.

	Overlapp ($n_t=70, n_g=34$)				
	β	SE	t	p	
Intercept	7,871e-01	1,472e-01	5,346	<<0,001	***
Kjønn	2,982e-02	5,830e-02	0,512	0,6180	
Region	-1,400e-01	6,255e-02	-2,238	0,0331	*
Døde naboer1	-9,043e-03	3,763e-02	-0,240	0,8111	
Døde naboer2	7,269e-04	3,875e-02	0,019	0,9851	
Gj.sn.areal	-6,081e-05	5,704e-05	-1,066	0,2957	

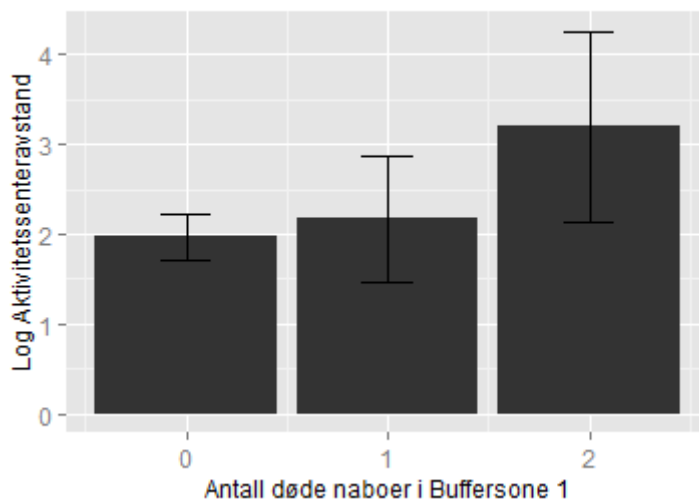
Tabell 7: Fullmodell for responsvariabelen log endring i hjemmeområdeareal (log Δ HR-areal).

Log ΔHR-areal ($n_t=70, n_g=34$)				
	β	SE	t	p
Intercept	-1,676e-01	3,833e-01	-0,437	0,6635
Kjønn	-9,413e-02	1,506e-01	-0,625	0,5434
Region	3,311e-01	1,674e-01	1,978	0,0522
Døde naboer1	-3,861e-03	1,059e-01	-0,036	0,9710
Døde naboer2	-1,365e-02	1,062e-01	-0,128	0,8981
Gj.sn.areal	2,592e-05	1,523e-04	0,170	0,8654

Tabell 8: Fullmodell for responsvariabelen log flytting av aktivitetssenter.

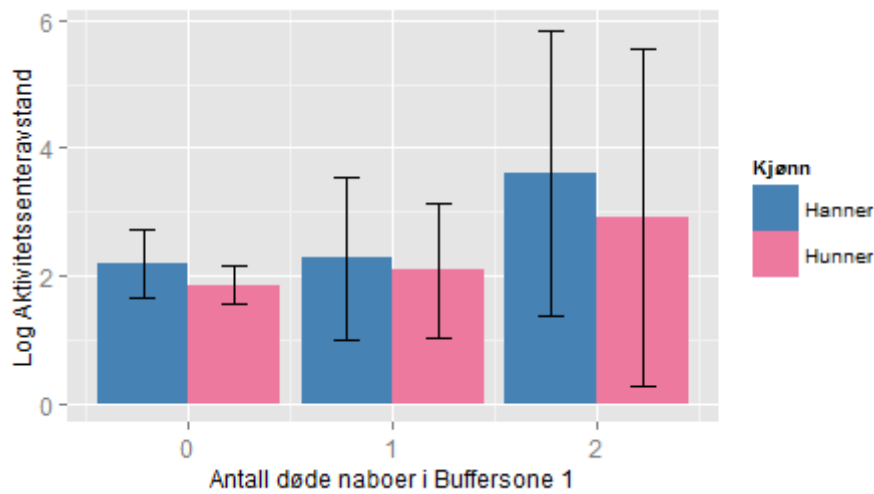
Log Aktivitetssenteravstand ($n_t=70, n_g=34$)				
	β	SE	t	p
Intercept	0,56956	0,92389	0,616	0,5420
Kjønn	0,11670	0,37597	0,310	0,7585
Region	0,74456	0,36733	2,027	0,0504
Døde naboer1	0,29932	0,15965	1,875	0,0675
Døde naboer2	-0,03259	0,18276	-0,178	0,8591
Gj.sn.areal	0,00097	0,00033	2,925	0,0056 **

Døde naboer uansett buffersone hadde ingen effekt på hverken andelen overlapp eller Δ Hjemmeområdeareal. Tilfeller der nære naboer (Døde naboer1) er skutt har imidlertid en effekt på hvor langt aktivitetssenteret flyttes. Merk imidlertid at variabelen er signifikant kun når den står som eneste forklaringsvariabel i en GLMM, og bare er nær signifikant som del av enten tilpasset eller fullmodell. I de tilfeller der to nære naboer er skutt i samme år, flyttes aktivitetssenteret lenger enn de som har én eller ingen døde naboer (Figur 7). For tilfeller der ingen kjente naboer er døde flyttes aktivitetssenteret i gjennomsnitt 6,1 km, mens distansen er 7,8 km og 23,5 km for tilfeller der henholdsvis én og to nære naboer er skutt.



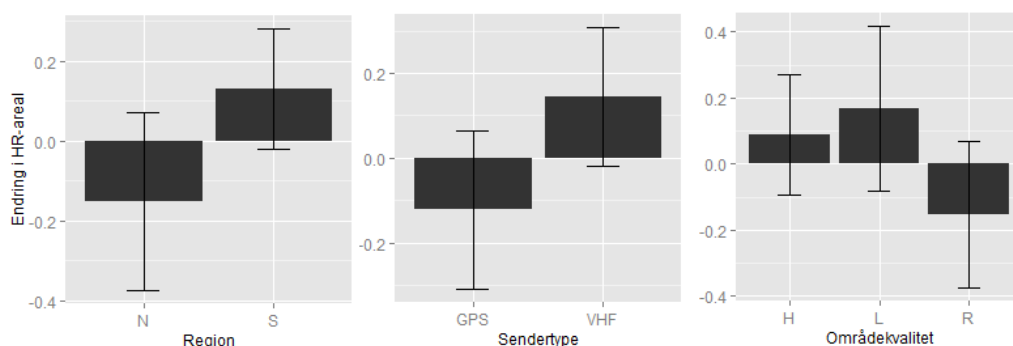
Figur 7: Gjennomsnittlig aktivitetssenteravstand med 95% CI fordelt på antall naboer skutt innenfor Buffersone 1.

Det er imidlertid ingen tydelig forskjell i reaksjonsmønster mellom kjønnene, og den individuelle variasjonen er tilsynelatende like høy blant både hanner og hunner (Figur 8).



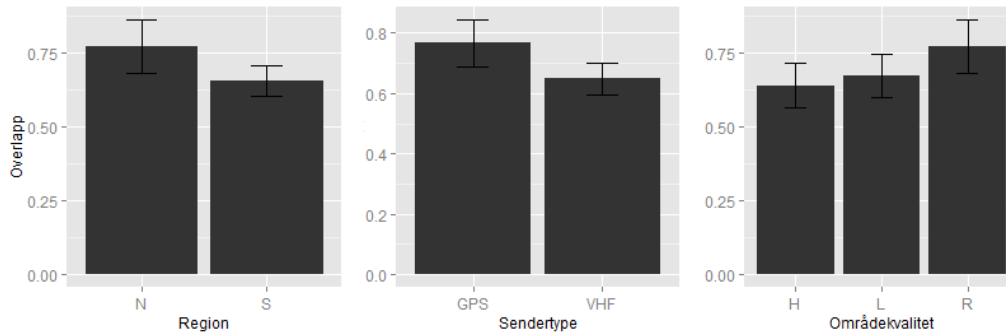
Figur 8: Gjennomsnittlig log aktivitetssenteravstand med 95% CI for henholdsvis hanner og hunner, fordelt på antall naboer skutt innenfor Buffersone 1.

I tillegg til multikollinear sammenheng mellom forklaringsvariablene region, sendertype og områdekvalitet (kapittel 2.4), kovarierer også responsvariablene disse er signifikante for (overlapp og Δ HR-areal; Figur 5). Figurene 9 og 10 viser disse sammenhengene. Reindriftsområdet ligger utelukkende i region Nord-Norge og alle gaupene i nord har GPS-halsbånd. I tillegg er negativ Δ HR-areal assosiert med høy andel overlapp. Gaupene i sør (med andre ord også alle med VHF-halsbånd), viser større tendens til å utvide sine HR enn gaupene i nord. Gauper i lavkvalitetsområder utvider ikke i signifikant større grad enn gauper i høykvalitetsområder.



Figur 9: Gjennomsnittlig endring i hjemmeområdestørrelse med 95% CI i de to regionene Sør-Norge og Nord-Norge (venstre), for de to ulike sendertypene (midten), og for hjemmeområder innenfor de ulike kvalitetskategoriene lav, høy og reindriftsområde (høyre). For å gi visuelt riktig inntrykk er Δ HR-areal her ikke log-transformert.

HR i Nord-Norge overlapper i større grad enn HR i Sør-Norge (Figur 10). Igjen blir dette gjenspeilet i forskjellen mellom de ulike områdekvalitetene; HR i reindriftsområdene har signifikant høyere overlapp enn både høy- og lavkvalitetsområder i Sør-Norge. Graden av overlapp øker også når det brukes GPS-halsbånd fremfor VHF-halsbånd.



Figur 10: Gjennomsnittlig overlapp med 95% CI i regionene Sør-Norge og Nord-Norge (venstre), for de to ulike sendertyperne (midten), og for hjemmeområder innenfor kvalitetskategoriene lav, høy og reindriftsområde (høyre).

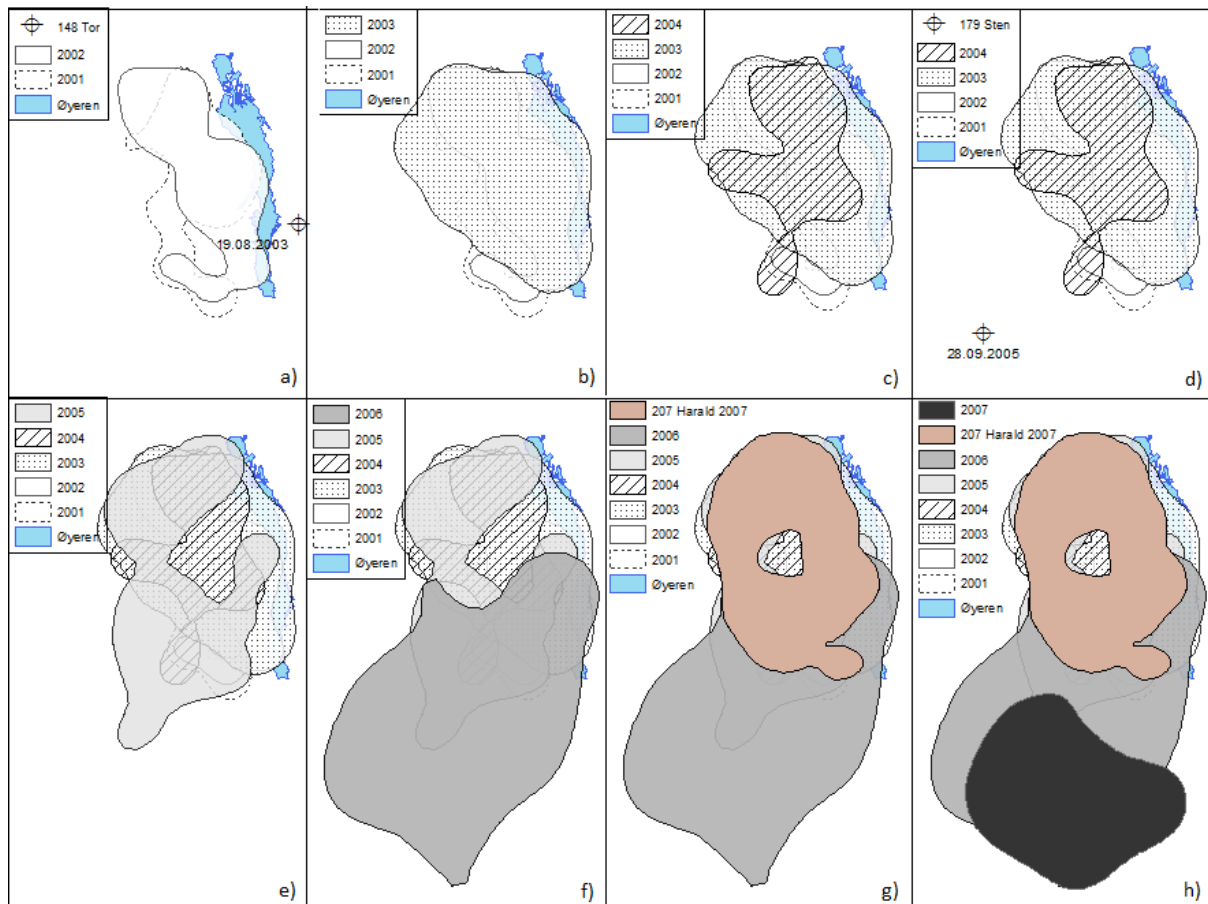
3.3 Sesongstabilitet

Alle forklaringsvariablene (se Tabell 4) ble testet som enkeltstående variabler i hver sin GLMM, samt som del av en fullmodell med påfølgende modelltesting. Ingen av forklaringsvariablene hadde signifikant effekt på andelen overlapp hverken for sommer- eller vinterhjemmeområdene.

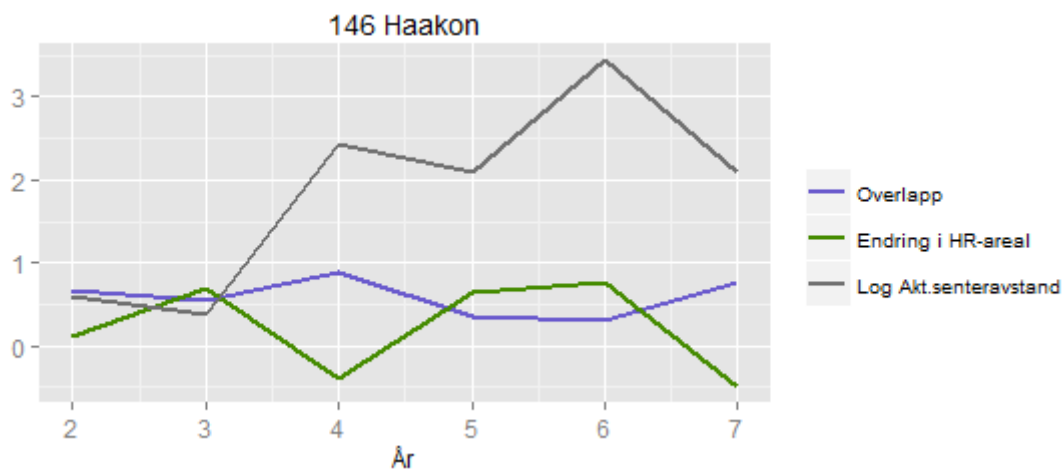
3.4 Enkeltobservasjoner

I prosessen med manuelle detaljstudier av enkeltindividene (kapittel 2.2), ble det registrert flere tilfeller med betydelige endringer i areal- og territoriebruk på individuelt nivå. For de aller fleste kunne disse endringene assosieres med en kjent nabos død; for et fåtall av tilfellene var det ikke registrert døde naboer i det gjeldende tidsrommet. I dette kapitlet presenteres et lite utvalg av disse anekdotiske resultatene.

Hanngaupen Haakons (Scandlynx-id 146) hjemmeområde ligger i Østfold fylke, like vest for innsjøen Øyeren. I løpet av syv gaupeår flyttet Haakon sitt hjemmeområde i en slik grad at andelen $HR_{\text{år}7}$ overlapper med $HR_{\text{år}1}$, er lik null. Avstanden mellom aktivitetssentrene i år 1 og år 7 er 32,4 km. Til sammen fire nære naboer og én i buffersone 2 ble skutt i samme tidsperiode. Av de nære naboene var én kun to år gammel (Rovbase-id M308003), og én hadde ukjent alder (Rovbase-id M304893). De to andre var de radiomerkede gaupene Tor (Scandlynx-id 148, 5,5 år) og Sten (Scandlynx-id 179, minst 3 år). Naboen i buffersone 2 var Torbjørn (Scandlynx-id 163, 5,5 år), som hadde etablert seg på deler av Tors gamle hjemmeområde og deretter utvidet sørover. En del av Torbjørns HR var derfor innenfor Haakons buffersone 1, men ettersom Torbjørn ble skutt helt sør i sitt eget HR, havnet han i buffersone 2. Figur 11 og 12 viser hvordan Haakon utvider sitt HR året etter Tor skytes i øst, trekker seg tilbake når Torbjørn etablerer seg, utvider på ny og deretter flytter umiddelbart etter at Sten skytes i sør, hvorpå han atter trekker seg tilbake til kun å bruke det nye området når en ny hann, Harald (Scandlynx-id 207), etablerer seg i det som var Haakons opprinnelige HR i perioden 2001-2005.

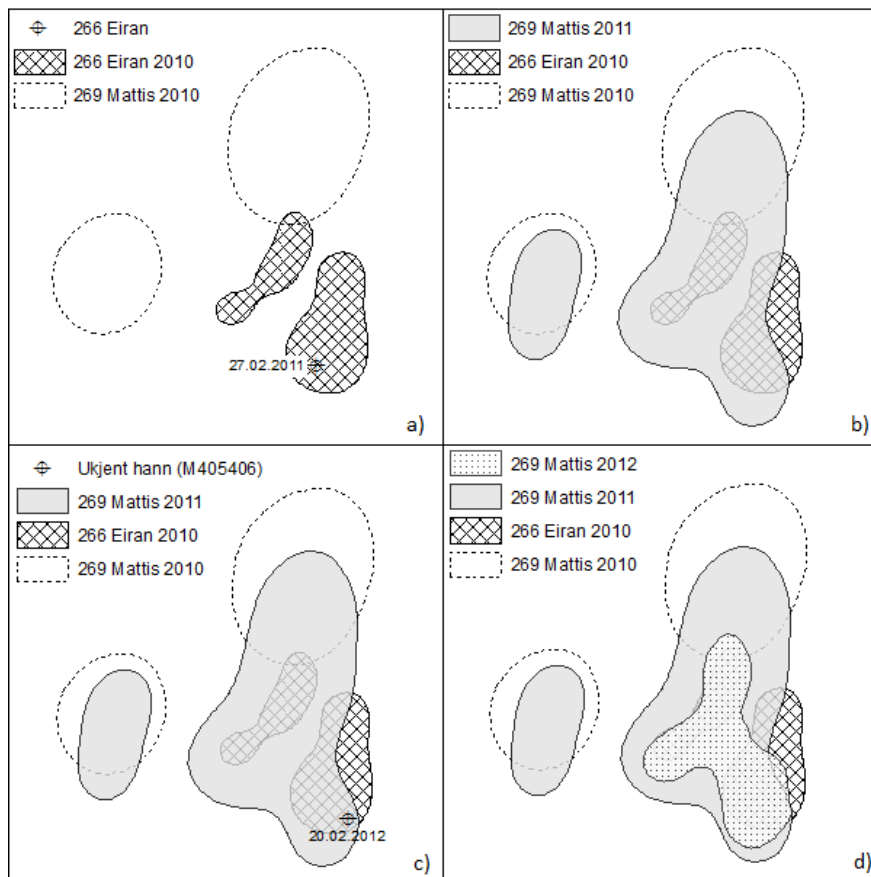


Figur 11: 147 Haakons arealbruk de syv årene han ble overvåket, sett i sammenheng med kjente døde naboer og nyetablerte hanner. a) Haakon er stabil de to første årene, hvor ingen kjente naboer ble skutt. Høsten 2003 skytes 148 Tor illegalt på sitt eget HR på østsiden av Øyeren. b) Haakon begynner å svømme hyppig over Øyeren og tar i bruk deler av østsiden. c) 163 Torbjørn etablerer seg på Tors gamle HR i løpet av 2003, og Haakon slutter å bruke østsiden av Øyeren. d) Nabo i sør, 179 Sten forsvinner (antatt illegal jakt) høsten 2005. e) Allerede i løpet av slutten av 2005 begynner Haakon en utvidelse mot sør, i samme retning som Stens siste kjente posisjon. f) Haakon fortsetter i 2006 utvidelsen og flyttingen av HR sørover. g) En ny hann, 207 Harald, etablerer seg i 2007 i det som var Haakons HR mellom 2001 og 2005. h) Haakon slutter å bruke den nordlige delen av sitt nye HR, hvor Harald har etablert seg, den eneste delen som fremdeles overlapper med opprinnelig HR.

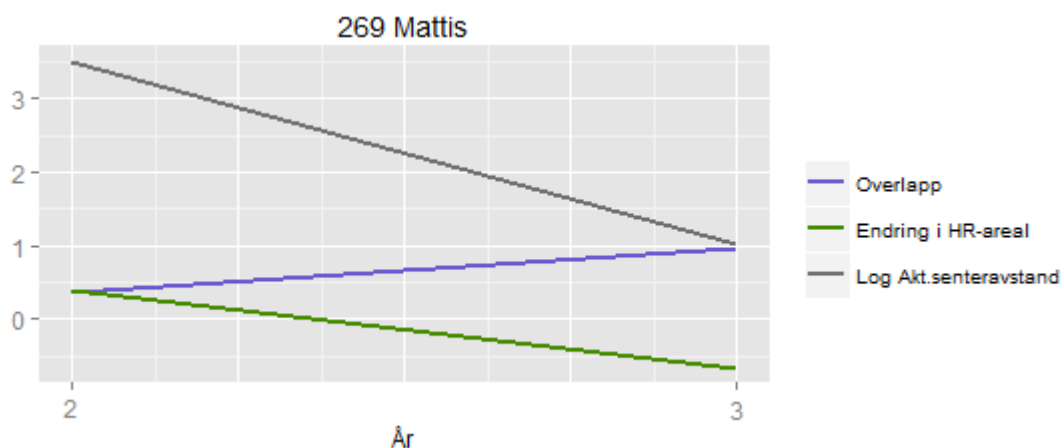


Figur 12: Endringer i overlapp, hjemmeområdeareal og aktivitetscenteravstand over tid for 146 Haakon. «År» er sammenligningsår, slik at år 2 tilsvare overlapp etc. mellom 2001 og 2002, år 3 mellom 2002 og 2003, osv. År 2: Ingen kjente naboer skutt. År 3: 148 Tor skytes. År 4: Torbjørn etablerer seg i Tors gamle HR. År 5 og 6: 179 Sten skytes sent i år 5. År 7: 207 Harald etablerer seg i Haakons opprinnelige HR.

Hanngaupen Mattis (Scandlynx-id 269) holder til i Finnmark. Han har studiegaupenes største HR, med et gjennomsnitt på 2633 km². Nabo i sør, hanngaupen Eiran (Scandlynx-id 266, 4,5 år), ble skutt i jakten 2011. Ettersom Eiran ble skutt helt sør i eget HR, ble han registrert i buffersone 2. Påfølgende gaupeår beholder Mattis store deler av det opprinnelige HR samtidig som han utvider kraftig inn på Eirans gamle område. Neste jakt sesong blir ytterligere en hann skutt, hvorpå Mattis kun forsterker bruken av det nyervervede området, men ikke utvider ytterligere.

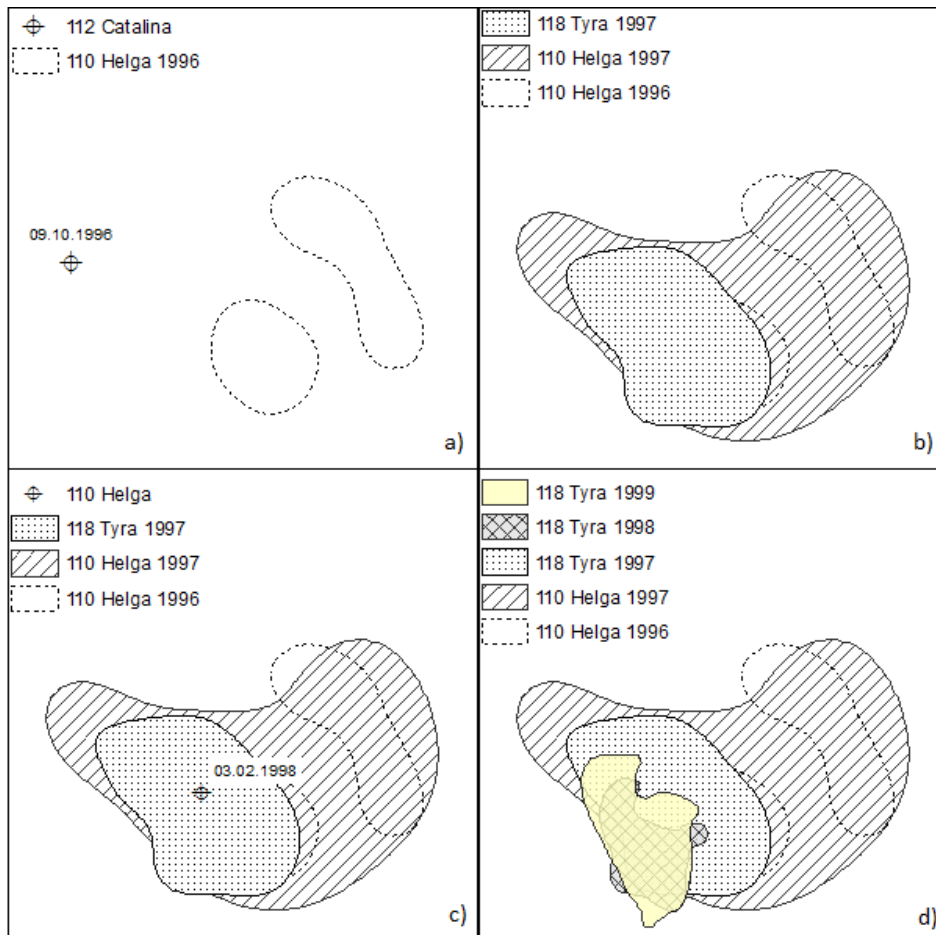


Figur 13: 269 Mattis' arealbruk sett i sammenheng med kjente døde naboer. a) 266 Eiran skytes i sør. b) Mattis utvider kraftig i samme retning og overlapper med Eirans gamle HR i betydelig grad. c) Umerket hann (Rovbase-id M405406) skytes i sør. d) Mattis slutter å bruke sitt gamle HR, men utvider ikke noe ytterligere.

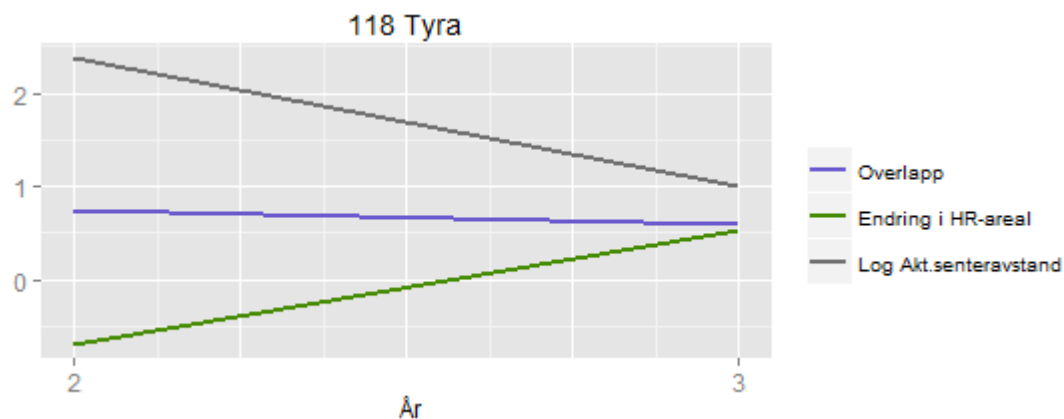


Figur 14: Endringer i overlapp, hjemmeområdeareal og aktivitetssenteravstand over tid for 269 Mattis. År 2: 266 Eiran skytes. År 3: Umerket hann (M405406) skytes.

Hunngaupene Helga (Scandlynx-id 110) og Tyra (Scandlynx-id 118) holdt til i Hedmark fylke, og var antageligvis mor og datter. Den merkede nabohunnen i vest, Catalina (Scandlynx-id 112, minst 2 år), ble skutt illegalt senhøsten 1996. Helga og Tyras HR overlapper en god del fra før, men Helga utvider nå sitt HR mot vest i slik grad at hun og Tyra har så godt som komplett overlappende HR. Til tross for utvidelsen, flytter hun aktivitetssenteret kun 0,14 km. Helga skytes under jakten i 1998, midt inne i Tyras HR. De to neste årene bruker Tyra kun den sørvestlige delen av sitt opprinnelige HR.



Figur 15: 110 Helga og 118 Tyras arealbruk sett i sammenheng med kjente døde naboer. a) 112 Catalina skytes i vest. b) Helga utvider sitt HR i samme retning, og ender opp med å overlape nesten hele Tyras HR. c) Helga skytes midt i Tyras HR. d) Tyra slutter å bruke nordlig og østlig del av sitt opprinnelige HR.



Figur 16: Endringer i overlapp, hjemmeområdeareal og aktivitetssenteravstand over tid for 118 Tyra. År 2: 110 Helga skytes. År 3: Ingen kjente døde naboer.

4. Diskusjon

4.1 Areal- og territoriabilitet hos gauper

Det er flere kjente konsekvenser av at den sosiale strukturen og organiseringen forstyrres, spesielt hos sosiale rovdyr. Hos for eksempel ulv (*Canis lupus*) oppløses ofte flokken dersom ett eller begge alfadyrene dør (Brainerd *et al.* 2008; Solberg *et al.* 2003). Infanticid hos løver (*Panthera leo*) (Grinnell & McComb 1996; Packer & Pusey 1983) og blant annet brunbjørn (*Ursus arctos*) (Swenson *et al.* 2001) av innvandrende hanner, er også et eksempel. Endringer i den sosiale strukturen kan også forårsake endret arealbruk, for eksempel i form av tap av hjemmeområde til en nabo hos coyoter (*Canis latrans*) (Gese 1998) og hos *Canis lupus* (Brainerd *et al.* 2008). Selv om temaet er utforsket i mye mindre grad hos solitære rovdyr, har redusert stabilitet i den romlige fordelingen av etablerte gauper som følge av naboers død blitt observert ved flere tilfeller (eks. Bailey 1974; Lovallo & Anderson 1995; Breitenmoser *et al.* 1993; Mattisson *et al.* 2013). Det er imidlertid et fellestrekk ved disse studiene at de rapporterte resultatene er basert på ikke-reproduserte observasjoner med relativt lite utvalg. Det ble derfor i denne studien gjort en systematisk studie av et relativt sett stort utvalg for å undersøke om de rapporterte HR-forflyttingene var del av en generell adferd hos gaupe som kunne støttes statistisk.

Kovariasjonen mellom responsvariablene avdekker en viss dynamikk i hvordan gauper bruker og endrer sitt hjemmeområde (kapittel 3.1). Andelen overlapp har sterk sammenheng med endring i hjemmeområdeareal og trenden er slik at i de tilfeller hvor HR forminskes, skjer dette helt eller delvis innenfor grensen til foregående års HR. Dette er mer en matematisk nødvendighet enn av adferdsøkologisk interesse. Hvor langt aktivitetssenteret flyttes henger til en viss grad sammen med andelen overlapp, som tilsier at forflytting av HR medfører en endring av kjerneområdet. Også dette er til en viss grad en logisk nødvendighet i de tilfeller hvor andelen overlapp er svært lav; flytting av majoriteten av et HR er nødt til å medføre flytting av kjerneområdet. Endring i hjemmeområdearealet har imidlertid ingen systematisk innvirkning på aktivitetssenteravstanden, i den forstand at utvidelse eller forminskning av HR ikke påvirker bruken av kjerneområdet. Denne manglende sammenhengen indikerer individuelle forskjeller når det kommer til hvor trofaste gauper er mot sitt kjerneområde når HR utvides for eksempel som følge av utforskning: noen beholder sitt kjerneområde mens andre flytter det i takt med utvidelsen. Også i de tilfeller hvor HR forminskes, reageres det ulikt. Igjen, for de tilfeller hvor HR forminskes kraftig kan forflytting av kjerneområdet være en logisk-matematisk nødvendighet dersom det nye HR-arealet ikke omfatter det gamle kjerneområdet. Men noen gauper beholder sitt kjerneområde også etter å ha forminsket sitt HR.

Aktivitetssenterets posisjon brukes i denne studien som et mål på plassering av kjerneområdet. God kjennskap til et områdes ressurser er en fordel, og kjerneområder er generelt mer verdifulle enn periferien av et HR (Powell 2012). Selv om gaupers HR overlapper med andre individer av samme kjønn, er det lav grad av overlapp mellom de estimerte kjerneområdene (eks. Moa *et al.* 1998). Mangelen på kovarians mellom Δ HR-areal og aktivitetssenteravstanden, samt den svake sammenhengen mellom overlapp og aktivitetssenteravstanden, kan tyde på at gaupene er mindre tilbøyelige til å endre/flytte sitt kjerneområde, spesielt til områder utenfor allerede kjente trakter, enn de er til å utvide periferien. Når det gjelder endring av arealbruken innenfor opprinnelig HR, støttes hovedhypotesen. Resultatene viser at kjerneområdet flyttes i mye større grad enn ellers etter at to nære naboer (innenfor buffersone 1) dør (Figur 7). Ingen eller kun én død nabo synes ikke å ha noen innvirkning på plassering av kjerneområdet. Dette indikerer at kun én død nabo ikke er nok til å

gi utslag i endret arealbruk, og er en type terskel som hypotese d) predikerer. Det ble ikke funnet noen forskjell mellom kjønnene, men også dette kan være som følge av for lite data når utvalget først deles opp i kjønn og så i antall døde naboer.

Optimal territoriestedørrelse er som regel ulik for hanner og hunner ettersom de forsvare ulike ressurser (Davies & Houston 1984). For gaupehanner antas det at den begrensende ressurs i de fleste tilfeller er tilgangen på hunner (Herfindal *et al.* 2005a; Odden *et al.* 2000; Powell 2012; Sandell 1989). Man kan derfor forvente at hanner viser større tendens til å utvide eller flytte sitt HR, dersom tilgangen til maker innenfor opprinnelig HR er lav eller ikke tilstedeværende. Det er imidlertid både kostnader og fordeler forbundet med å flytte og/eller utvide HR. For eksempel mister man den energimessige fordelingen ved å kjenne ressurstilgangen i området, men muligheten for å tilegne seg et område av bedre kvalitet er til stede. Det ble i denne studien ikke funnet signifikant sammenheng mellom døde naboer og årlig endring i territoriestedabiliteten. Hverken døde naboer i buffersone 1, i buffersone 2, eller fellesvariabelen Årtype forklarer endring av HR-areal eller graden av overlapp med foregående års HR. Hovedhypotesen om at døde naboer av samme kjønn medfører lavere grad av territoriestedabilitet, støttes altså ikke av disse dataene.

Størrelsen på og plasseringen av sesongbaserte HR gjenspeiler som regel spesifikke behov basert på for eksempel variasjon i tilgang på mat. En endring av sommer- eller vinterhjemmeområdet kan foregå innenfor det årlige HR, og trenger ikke nødvendigvis føre til endring av årlig overlapp (Herfindal *et al.* 2005b). Det ble likevel heller ikke her funnet noen sammenheng mellom døde naboer og graden av overlapp. Den statistiske styrken svekkes dog når et allerede sparsomt utvalg både korrigeres for pseudoreplikasjon på individnivå og deles inn i tilfeller med/uten døde naboer.

På grunn av multikollineariteten mellom region, sendertype og områdekvalitet, kan man ikke trekke definitive konklusjoner om hva den observerte effekten fra disse tre variablene har å si for andelen overlapp og endring i HR-areal. Variablene er også interessante av forskjellige grunner; region og områdekvalitet er interessant biologisk sett, mens sendertype er av metodologisk interesse. Figur 10 og 11 viser at det er tydelige forskjeller mellom dyr sør og nord i Norge, mellom dyr med GPS og de med VHF, og mellom de som har sitt HR i reindriftsområder kontra de som befinner seg i enten høy- eller lavkvalitetsområder.

Graden av overlapp øker når det brukes GPS-halsbånd fremfor VHF-halsbånd, mens Δ HR-areal generelt er positiv for VHF-tilfeller og negativ for GPS. Dette kan skyldes kovariasjonen mellom overlapp og Δ HR-areal, som viser at forminskning av HR (negativ Δ HR-areal) gir høy andel overlapp, og/eller at GPS gir bedre, mer presise HR-estimerer (kapittel 4.2). Hvor mye som kan forklares av hvilken faktor er imidlertid umulig å si. I tillegg kommer områdekvaliteten, hvor region nord utelukkende består av reindriftsområde, mens region sør deles inn i lav- og høykvalitetsområder. Fordi forsknings-prosjektet i Troms og Finnmark ikke startet opp før i 2007, er alle dyrene i region nord merket med GPS.

Hvordan byttedyrene er fordelt i landskapet – tilfeldig, klumpet eller jevnt fordelt – påvirker rovdyrers arealbruk, og det er større uforutsigbarhet forbundet med tilfeldig fordelte ressurser (Davies & Houston 1984). I de nordlige fylkene i Norge (områdekvalitet «nordlig reindriftsområde», Figur 1) utgjør tamrein en vesentlig del av gaupeens diett (Mattisson 2011). Tamrein lever i flokk og beiter i utmark hele året, over store arealer innenfor de ulike sommer- og vinterbeiteområdene. Dette medfører klumpet og tilfeldig fordelt mattilgang med lav grad av forutsigbarhet. Ettersom reinbeite-

områdene er preget av mer ustabile ressursforhold enn de øvrige kvalitetskategoriene, ble det predikert lavere territoriabilitet hos gauper i disse områdene (hypotese c), kapittel 1.3). Figur 10 antyder at denne hypotesen ikke støttes. Samtidig er det slik at utvalget for region nord består av 100% GPS-merkede dyr, samt at disse viser en tendens til å forminske HR (Figur 9). Dette er med på å trekke det gjennomsnittlige overlappet opp, og en kan derfor ikke treffe definitive slutninger om områdekvaliteten fra disse resultatene.

Flytting av aktivitetssenteret virker å være en mer sensitiv indikator for reaksjon på naboers død enn de to øvrige responsvariablene. Det synes imidlertid å være store individuelle variasjoner når det gjelder døde naboers innvirkning på overlapp og endring av HR-areal. Personlighet, altså konsekvente forskjeller i reaksjon på stimuli mellom individer i samme populasjon, utforskes i økende grad (Dingemanse *et al.* 2010). De evolusjonære drivkreftene bak slike individuelle variasjoner i adferdstrekk innad i en populasjon er imidlertid fortsatt uklare (Dingemanse *et al.* 2010; Dingemanse & Réale 2005). Individuelle forskjeller i adferd hos rovdyr er dog ikke et ukjent fenomen (Andersen *et al.* 2005; Moorcroft 1997; Morales *et al.* 2010).

4.2 Datasetsets begrensninger

Resultatene fra de statistiske analysene bør ses i lys av enkelte begrensende faktorer ved de tilgjengelige data.

De radiomerkede gaupene benyttet i denne studien er et spredt utvalg av den totale norske bestanden. Alle døde gauper antas å ha flere enn den merkede gaupen som nabo; ti av de femti døde individene (Vedlegg B) er registrert som nabo hos flere enn én av de merkede gaupene i studien. Fordi kunnskap om arealbruken til de umerkede naboene er utilgjengelig, er det ikke blitt korrigert for pseudoreplikasjon for at hver eneste døde nabo har flere enn én nabo å eventuelt påvirke. Det kan altså være det har skjedd en territorieflytting som respons på en død nabo, men at dette ikke ble fanget opp fordi den aktuelle gaupen som flyttet ikke var merket. Et motsatt scenario er også mulig; forflytting hos en merket gaupe uten kjente døde naboer kan være i respons til forflytting hos en umerket nabo, som igjen kanskje lot seg påvirke av en tredjes død. Et annet usikkerhetsmoment er at av de femti ulike naboer, har syv av dem ukjent alder. Hvor de døde naboene befant seg på dødstidspunktet er muligens ikke tilfeldig fordelt; blant andre Bunnefeld *et al.* (2006) og Sunde *et al.* (1998) har funnet at sannsynligheten for at en gaupe skytes øker med nærheten til veier og bebyggelse. Alle potensielle gaupe-HR omfatter imidlertid flere veier, så dette antas kun å innvirke posisjonene med noen få kilometer. Hvor i eget HR den døde gaupen befant seg da den ble skutt kan også ha innvirkning på hvilken buffersone den blir registrert i (se eksempel i kapittel 3.4).

Illegal jakt er vanskelig å kvantifisere, men beregninger viser at dette er den nest vanligste dødsårsaken hos skandinaviske gauper (Andersen *et al.* 2003; Andrén *et al.* 2006). Selv om alle radiomerkede gauper som er bekreftet eller antatt illegalt skutt er medregnet som døde naboer, må det antas å være et visst mørketall for det faktiske antallet illegalt skutte individer. Dette gjør at jeg ikke har noen sikre Kontroll-år, og at antallet døde naboer innenfor buffersonene er usikre.

Ved bruk av VHF-halsbånd peiles dyrets posisjon manuelt. Dette gir færre og mindre jevnt spredte datapunkter enn GPS, som igjen påvirker kvaliteten på estimatet av hjemmeområdet. Selv om det ble tilstrebet å estimere HR basert på mest mulig jevnt spredte posisjoner datomessig gjennom et

gaupeår, er det mulig at noe ujevn datospredning i enkelte VHF-tilfeller kan ha gitt uheldige utslag da hjemmeområdene ble estimert. I motsetning til GPS-halsbånd, som registrerer posisjoner ved et gitt tidspunkt per tidsintervall, ble VHF-merkede dyr peilet fra bil, til fots og fra luften. Dette gjør at man ikke kan utelukke at de VHF-baserte datapunktene er mer skjevt fordelt mot for eksempel veier, innfartsårer etc., enn GPS-datapunktene er. På den annen side har Moa *et al.* (2001) vist at å fanges og merkes påvirker gaupenes arealbruk i den forstand at det tar lenger tid før området hvor dyret ble fanget blir tatt i bruk igjen, sammenlignet med upåvirkede områder. Behovet for gjenfangst er mindre ved bruk av VHF, på grunn av lenger levetid på halsbåndet. Den tidligere nevnte multi-kollineariteten mellom region, sendertype og områdekvalitet vanskeliggjør tolknings-arbeidet for disse tre variablene.

4.3 Territorieadferd i et forvaltningsperspektiv

«Understanding intraspecific variation is [...] important for predicting the consequences of management of these species and their habitats.» (Kruuk & Macdonald 1985)

Konflikter mellom mennesker og rovdyr har ofte sitt utspring i motstridende interesser hva jaktbart vilt og husdyr angår. Gaupenes predasjon på spesielt sau og tamrein i Norge, men også rådyr, er intet unntak tross omfattende erstatningsordninger for tapte husdyr (Herfindal *et al.* 2005b; Odden *et al.* 2002). Tradisjonelt har slike konflikter blitt søkt løst ved å kontrollere rovdyrs utbredelse og antall gjennom jakt. Hvor effektiv denne forvaltningsmetoden er, er imidlertid i mange tilfeller uklart da kunnskap om artens sosiale systemer og respons på forstyrrelser i de fleste tilfeller er mangelfull. Adferdsøkologi er et mye oversett, men svært viktig aspekt når det kommer til forvaltning og bevaring. Territoriell adferd har betydning både for en populasjons spredningsmønster, for hvordan den fordeler seg i landskapet og for hvordan den responderer på høsting (Dunbar 1985; Morales *et al.* 2010; Rutledge *et al.* 2010). Sosiale forstyrrelser hos territorielle arter som følge av jakt kan gjøre at forvaltningstiltaket ikke virker etter hensikten, samt medføre negative konsekvenser for den aktuelle bestanden. For eksempel kan man risikere at forvaltningsregimet skaper en økologisk felle («attractive sinks»; områder med høy kvalitet og høy risiko for å bli drept) (Baker & Harris 2006; Balme *et al.* 2010; Bunnefeld *et al.* 2006; Delibes *et al.* 2001; Robinson *et al.* 2008; Treves & Naughton-Treves 2005). Variasjoner i responsen på sosiale forstyrrelser, både innad og mellom populasjoner, påvirker hvor stor bestand som kreves for å være bærekraftig. Denne effekten blir imidlertid ikke nødvendigvis fanget opp i populasjonsmodellene som brukes for å beregne bestandsstørrelse og -dynamikk (Moorcroft 1997; Morales *et al.* 2010; Wallach *et al.* 2009). Det er derfor viktig å kartlegge både direkte og indirekte effekter av de forvaltningstiltak man velger å benytte.

Norsk gaupeforvaltning er et eksempel på politisk kompromiss mellom nærings- og bevaringsinteresser. Som løsning er det valgt en soneringsordning, hvor de enkelte artene tildeles yngleområder (Figur 2b). Områdene utenfor defineres som prioriterte beiteområder, og det er villet forvaltningspraksis at antallet gauper utenfor områder med mål om yngling skal være på et minimum (Fylkesmannen i Nord-Trøndelag 2012; Stortinget 2011). Bestanden reguleres i antall og utbredelse gjennom kvotejakt. Jakt på rovdyr for å begrense tap av husdyr er i seg selv kontroversielt. Men også

hvor effektivt det er som forvaltningsverktøy er omdiskutert (se bl.a. Andersen *et al.* 2005; Herfindal *et al.* 2005b; Moa *et al.* 2006 om den tapsreduserende effekten av gaupejakt i Norge, og Treves 2009; Treves & Naughton-Treves 2005 for en generell evaluering).

Resultatene i denne studien gir et visst grunnlag for å vurdere om soneinndeling med jakt som forvaltningsredskap fungerer etter hensikten for gaupe. Selv om ikke alle individer i bestanden viser samme reaksjonsmønster på en nabos død, er sannsynligheten til stede for at de ledige områdene vil bli okkupert av enten en nabo eller en ung etablerer (eks. Andersen *et al.* 2003; Benson *et al.* 2004). Likevel tyder resultatene på at gauper er relativt stabile og at når de forflytter seg som følge av døde naboer, flytter de seg ikke lenger enn til det ledige naboområdet. En soneinndelingsforvaltning av gaupe kan derfor fungere etter hensikten, men i hvilken størrelsesorden man utfører den er et viktig moment. For den nordlige halvdelen av Norge er de definerte yngleområdene smale og langstrakte (Figur 2b) sett i forhold til størrelsen på et gaupe-HR. Selv de relativt sett små romlige responsene på døde naboer som er observert i denne studien, vil skape problemer for oppnåelse av de geografisk differensierte sonene i disse områdene og forvaltningen her bør ses i en større helhet enn med dagens inndeling (Linnell 2005; Morales *et al.* 2010). Også hvilket virkemiddel som brukes for å oppnå å skille gaupe fra husdyr med geografisk differensiert forvaltning, bør revurderes. Ikke-dødelige alternativer, for eksempel biologiske gjerder (se f.eks. Jackson *et al.* 2012; Moorcroft 1997), bør testes grundig ut.

5. Konklusjon

Naboers død påvirker gaupers (*Lynx lynx*) bruk av opprinnelig hjemmeområde gjennom at aktivitetssenteret flyttes, men ble ikke funnet å påvirke territoriabiliteten. Mangel på systematisk reaksjon på død nabo kan komme av begrensninger i datasettet, men også en høy grad av individuell variasjon innad i gaupebestanden tyder på at enkelte gauper flytter på seg mens andre blir værende til tross for ledig nabo område. Dette gjør at det ikke kan trekkes definitive konklusjoner om sammenhengen mellom naboers død og endret territoriabilitet og arealbruk hos gaupe. Selv om flere faktorer vanskeliggjør innsamling av mer egnede data, bør dette studeres nærmere.

Referanser

- Andersen R., Linnell J.D.C., Odden J., Andrén H., Sæther B.E., Moa P., Herfindal I., Kvam T. & Brøseth H. (2003) *Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding. Gaupe - bestandsdynamikk, bestandsutvikling og høstingsstrategier.*, NINA Fagrapport 59.
- Andersen R., Odden J., Linnell J.D.C., Odden M., Herfindal I., Panzacchi M., Høgseth Ø., Gangås L., Brøseth H., Solberg E.J. & Hjeljord O. (2005) *Gaupe og rådyr i Sørøst-Norge. Oversikt over gjennomførte aktiviteter 1995-2004*, NINA Fagrapport 29.
- Anderson E.M. (1988) Effects of Male Removal on Spatial Distribution of Bobcats. *Journal of Mammalogy*, **69**: 637-641.
- Andrén H., Linnell J.D.C., Liberg O., Andersen R., Danell A., Karlsson J., Odden J., Moa P.F., Ahlqvist P., Kvam T., Franzen R. & Segerstrom P. (2006) Survival rates and causes of mortality in Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in multi-use landscapes. *Biological Conservation*, **131**: 23-32.
- Bailey T.N. (1974) Social Organization in a Bobcat Population. *Journal of Wildlife Management*, **38**: 435-446.
- Baker P.J. & Harris S. (2006) Does culling reduce fox (*Vulpes vulpes*) density in commercial forests in Wales, UK? *European Journal of Wildlife Research*, **52**: 99-108.
- Balme G.A., Slotow R. & Hunter L.T.B. (2010) Edge effects and the impact of non-protected areas in carnivore conservation: leopards in the Phinda-Mkhuze Complex, South Africa. *Animal Conservation*, **13**: 315-323.
- Bates D., Maechler M. & Bolker B. (2013) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4 classes. R package version 0.999999-2. URL: <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Benson J.F., Chamberlain M.J. & Leopold B.D. (2004) Land Tenure and Occupation of Vacant Home Ranges by Bobcats (*Lynx rufus*). *Journal of Mammalogy*, **85**: 983-988.
- Benson J.F., Chamberlain M.J. & Leopold B.D. (2006) Regulation of space use in a solitary felid: population density or prey availability? *Animal Behaviour*, **71**: 685-693.
- Brainerd S.M., Andrén H., Bangs E.E., Bradley E.H., Fontaine J.A., Hall W., Iliopoulos Y., Jimenez M.D., Jozwiak E.A., Liberg O., Mack C.M., Meier T.J., Niemeyer C.C., Pedersen H.C., Sand H., Schultz R.N., Smith D.W., Wabakken P. & Wydeven A.P. (2008) The Effects of Breeder Loss on Wolves. *Journal of Wildlife Management*, **72**: 89-98.
- Breitenmoser-Wursten C., Zimmermann F., Stahl P., Vandel J.M., Molinari-Jobin A., Molinari P., Capt S. & Breitenmoser U. (2007) Spatial and social stability of a Eurasian lynx *Lynx lynx* population: an assessment of 10 years of observation in the Jura Mountains. *Wildlife Biol.*, **13**: 365-380.
- Breitenmoser U., Kavczenky P., Dotterer M., Breitenmoserwursten C., Capt S., Bernhart F. & Liberek M. (1993) Spatial Organization and Recruitment of Lynx (*Lynx lynx*) in a Re-Introduced Population in the Swiss Jura Mountains. *Journal of Zoology*, **231**: 449-464.
- Brown J.L. (1964) The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull.*, **76**: 160-169.

- Brøseth H. & Tøvmø M. (2013) *Antall familiegrupper, bestandsestimat og bestandsutvikling for gaupe i Norge i 2013*, NINA Rapport 960.
- Bunnefeld N., Linnell J.D.C., Odden J., van Duijn M.A.J. & Andersen R. (2006) Risk taking by Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in a human-dominated landscape: effects of sex and reproductive status. *Journal of Zoology*, **270**: 31-39.
- Burt W.H. (1943) Territoriality and home range concepts as applied to mammals., **24**: 346-352.
- Davies N.B. & Houston A.I. (1984) Territory Economics. I: *Behavioural Ecology - An Evolutionary Approach* (red. Krebs J.R. & Davies N.B.). Blackwell Scientific Publications: Oxford, UK.
- Delibes M., Gaona P. & Ferreras P. (2001) Effects of an attractive sink leading into maladaptive habitat selection. *The American naturalist*, **158**: 277-85.
- Derdikman D. & Moser E.I. (2010) A manifold of spatial maps in the brain. *Trends Cogn. Sci.*, **14**: 561-569.
- Dingemanse N.J. & Réale D. (2005) Natural selection and animal personality. *Behaviour*, **142**: 1159-1184.
- Dingemanse N.J., Kazem A.J., Reale D. & Wright J. (2010) Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in ecology & evolution*, **25**: 81-9.
- Dunbar R.I.M. (1985) Population consequences of social structure. I: *Behavioural Ecology - Ecological Consequences of Adaptive Behaviour* (red. Sibly R.M. & Smith R.H.). Blackwell Scientific Publications: Oxford, UK.
- ESRI (2012) *ArcGIS Desktop: Release 10.1*. Environmental Systems Research Institute, Redlands, CA.
- Ferreras P., Beltran J.F., Aldama J.J. & Delibes M. (1997) Spatial organization and land tenure system of the endangered Iberian lynx (*Lynx pardinus*). *Journal of Zoology*, **243**: 163-189.
- Gervasi V., Odden J., Linnell J.D.C., Persson J., Andrén H. & Brøseth H. (2013) *Re-evaluation of distance criteria for classification of lynx family groups in Scandinavia*, NINA Rapport 965.
- Gese E.M. (1998) Response of neighboring coyotes (*Canis latrans*) to social disruption in an adjacent pack. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **76**: 1960-1963.
- Grinnell J. & McComb K. (1996) Maternal grouping as a defense against infanticide by males: Evidence from field playback experiments on African lions. *Behav. Ecol.*, **7**: 55-59.
- Herfindal I., Linnell J.D.C., Odden J., Nilsen E.B. & Andersen R. (2005a) Prey density, environmental productivity and home-range size in the Eurasian lynx (*Lynx lynx*). *Journal of Zoology*, **265**: 63-71.
- Herfindal I., Linnell J.D.C., Moa P.F., Odden J., Austmo L.B. & Andersen R. (2005b) Does recreational hunting of lynx reduce depredation losses of domestic sheep? *Journal of Wildlife Management*, **69**: 1034-1042.

- Jackson C.R., McNutt J.W. & Apps P.J. (2012) Managing the ranging behaviour of African wild dogs (*Lycaon pictus*) using translocated scent marks. *Wildlife Research*, **39**: 31-34.
- Kaufmann J.H. (1983) On the Definitions and Functions of Dominance and Territoriality. *Biological Reviews*, **58**: 1-20.
- Kenward R.E., Walls S.S., South A.B. & Casey N. (2008) *Ranges8 : For the analysis of tracking and location data. Online manual.* . Anatrack Ltd., Wareham , UK
- Krebs J.R. & Davies N.B. (1993) *An introduction to Behavioural Ecology*, 3. utg. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Kruuk H. & Macdonald D. (1985) Group territories of carnivores: empires and enclaves. I: *Behavioural Ecology - Ecological Consequences of Adaptive Behaviour* (red. Sibly R.M. & Smith R.H.). Blackwell Scientific Publications: Oxford, UK.
- Kuznetsova A., Brockhoff P.B. & Christensen R.H.B. (2013) lmerTest: Tests for random and fixed effects for linear mixed effect models (lmer objects of lme4 package). R package version 1.2-1. URL: <http://CRAN.R-project.org/package=lmerTest>.
- Linnell J.D.C. (2005) *På hvilke nivå skal vi forvalte naturen? Integrering av det lokale og globale*. NINA, Rapport 63.
- Litvaitis J.A., Major J.T. & Sherburne J.A. (1987) Influence of Season and Human-Induced Mortality on Spatial Organization of Bobcats (*Felis rufus*) in Maine. *Journal of Mammalogy*, **68**: 100-106.
- Lovallo M.J. & Anderson E.M. (1995) Range Shift By a Female Bobcat (*Lynx rufus*) After Removal of Neighboring Female. *American Midland Naturalist*, **134**: 409-412.
- Mattisson J. (2011) *Interactions between Eurasian Lynx and Wolverines in the Reindeer Husbandry Area*, Ph.D. thesis, Dep. of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences.
- Mattisson J., Segerström P., Persson J., Aronsson M., Rauset G.R., Samelius G. & Andrén H. (2013) Lethal male–male interactions in Eurasian lynx. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, **78**: 304-308.
- Miljøverndepartementet (2009) *Om lov om forvaltning av naturens mangfold (naturmangfoldloven)*. Ot.prp. nr. 52 (2008–2009).
- Moa P., Negård A., Overskaug K. & Kvam T. (2001) Possible effects of the capture event on subsequent space use of Eurasian lynx. *Wildlife Society Bulletin*, **29**: 86-90.
- Moa P.F., Negård A., Kvam T. & Overskaug K. (1998) *Arealbruk og vandringsmønster hos gaupe i Nord-Trøndelag*, NINA Temahefte 8.
- Moa P.F., Herfindal I., Linnell J.D.C., Overskaug K., Kvam T. & Andersen R. (2006) Does the spatiotemporal distribution of livestock influence forage patch selection in Eurasian lynx *Lynx lynx*? *Wildlife Biol.*, **12**: 63-70.
- Moorcroft P. (1997) *Territoriality and Carnivore home ranges*, Ph.D. thesis, Dep. of Ecology and Evolutionary Biology, Princeton University.

- Morales J.M., Moorcroft P.R., Matthiopoulos J., Frair J.L., Kie J.G., Powell R.A., Merrill E.H. & Haydon D.T. (2010) Building the bridge between animal movement and population dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**: 2289-2301.
- Nilsen E.B., Herfindal I. & Linnell J.D.C. (2005) Can intra-specific variation in carnivore home-range size be explained using remote-sensing estimates of environmental productivity? *Ecoscience*, **12**: 68-75.
- Odden J., Linnell J.D.C., Moa P.F., Herfindal I., Kvam T. & Andersen R. (2002) Lynx depredation on domestic sheep in Norway. *Journal of Wildlife Management*, **66**: 98-105.
- Odden J., Solvang H., Maartmann E., Wabakken P., Andersen R., Haagenrud H., Linnell J.D.C., Lundqvist O. & Solberg H.O. (2000) *Registrering av gaupe og ulv i Hedmark 1999. Rapport fra registrering 9. januar 1999*. Fylkesmannen i Hedmark, Rapport nr. 1/2000.
- Packer C. & Pusey A.E. (1983) Adaptations of Female Lions to Infanticide by Incoming Males *American Naturalist*, **121**: 716-728.
- Powell R.A. (2000) Animal Home Ranges and Territories and Home Range Estimators. I: *Research Techniques in Animal Ecology : controversies and consequences* (red. Boitani L. & Fuller T.K.). Columbia University Press: Chichester, New York, s. 65-110.
- Powell R.A. (2012) Movements, home ranges, activity, and dispersal. I: *Carnivore Ecology and Conservation - A Handbook of Techniques* (red. Boitani L. & Powell R.A.). Oxford University Press: Oxford, UK, s. 188-217.
- RCoreTeam (2013) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>
- Robinson H.S., Wielgus R.B., Cooley H.S. & Cooley S.W. (2008) Sink populations in carnivore management: Cougar demography and immigration in a hunted population. *Ecological Applications*, **18**: 1028-1037.
- Rovviltforskriften (2005) *Forskrift om forvaltning av rovvilt (FOR 2005-03-18 nr 242)*. URL: <http://www.lovdatab.no/cgi-wift/ldles?doc=/sf/sf/sf-20050318-0242.html>
- Rutledge L.Y., Patterson B.R., Mills K.J., Loveless K.M., Murray D.L. & White B.N. (2010) Protection from harvesting restores the natural social structure of eastern wolf packs. *Biological Conservation*, **143**: 332-339.
- Sandell M. (1989) The mating tactics and spacing behaviour of solitary carnivores. I: *Carnivore behavior, ecology and evolution* (red. Gittleman J.L.). Cornell University Press: New York.
- Schmidt K., Jedrzejewski W. & Okarma H. (1997) Spatial organization and social relations in the Eurasian lynx population in Bialowieza Primeval Forest, Poland. *Acta Theriol.*, **42**: 289-312.
- Solberg E.J., Sand H., Linnell J.D.C., Brainerd S., Andersen R., Odden J., Brøseth H., Swenson J.E., Strand O. & Wabakken P. (2003) *Utredninger i forbindelse med ny rovvilmelding. Store rovdyrs innvirkning på hjorteviltet i Norge: Økologiske prosesser og konsekvenser for jaktuttak og jaktutøvelse*, NINA Fagrapport 63.
- Stortinget (2011) *Representantforslag 163 S (2010-2011) "Rovviltforliket"*.

- Sunde P., Overskaug K. & Kvam T. (1998) Culling of lynxes *Lynx lynx* related to livestock predation in a heterogeneous landscape. *Wildlife Biol.*, **4**: 169-175.
- Swenson J.E., Sandegren F., Brunberg S. & Segerstrom P. (2001) Factors associated with loss of brown bear cubs in Sweden. *Ursus*, **12**: 69-80.
- Treves A. (2009) Hunting for large carnivore conservation. *J. Appl. Ecol.*, **46**: 1350-1356.
- Treves A. & Naughton-Treves L. (2005) Evaluating lethal control in the management of human-wildlife conflict. I: *People and wildlife: Conflict or coexistence?* (red. Woodroffe R., Thirgood S. & Rabinowitz A.). Cambridge University Press: Cambridge, UK.
- Wallach A.D., Ritchie E.G., Read J. & O'Neill A.J. (2009) More than Mere Numbers: The Impact of Lethal Control on the Social Stability of a Top-Order Predator. *PLoS ONE*, **4**: e6861.
- Worton B.J. (1987) A Review of Models of Home Range for Animal Movement *Ecological Modelling*, **38**: 277-298.
- Worton B.J. (1989) Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. *Ecology*, **70**: 164-168.

Vedlegg A - Oversikt over de radiomerkede gaupene

Scandlynx-idnr	Navn	Kjønn	Sendertype	Områdekvalitet	# gaupeår
101	Peer	1	VHF	L	4
106	Aslak	1	VHF	L	2
107	Ingrid	2	VHF	L	4
108	Bøygen	1	VHF	L	4
110	Helga	2	VHF	L	2
111	Nora	2	VHF	L	4
118	Tyra	2	VHF	H	3
119	Gyda	2	VHF	L	5
121	Hedda	2	VHF	L	6
122	Odin	1	VHF	L	2
134	Ulla	2	VHF	L	2
138	Martine	2	VHF	L	2
139	Oda	2	VHF	L	2
145	Aurora	2	VHF	H	3
146	Haakon	1	VHF	H	7
147	Mette-Marit	2	VHF	H	2
148	Tor	1	GPS	H	3
156	Vilma	2	VHF	H	5
163	Torbjørn	1	VHF	H	4
199	Alta-Lisbeth	2	GPS	R	3
200	Tomine	2	GPS	R	2
203	Hanne	2	GPS	R	4
217	Johanne	2	VHF	H	2
218	Martha	2	GPS	H	3
222	Olaf	1	GPS	R	2
223	Storfjord-Lars	1	GPS	R	4
225	Sappi	2	GPS	R	2
237	Heidi	2	GPS	H	2
244	Stine	2	GPS	R	2
248	Ella	2	GPS	R	3
267	Porsa	2	GPS	R	2
268	Inga	2	GPS	R	2
269	Mattis	1	GPS	R	3
6146	Svea	2	VHF	H	2

Vedlegg B – Oversikt over kjente døde naboer

	Buffersone	Rovbase-id	Scandlynx-id	Dato	N_33	E_33	Alder
101Peer	2	M204558		22.03.1996	6856644	280684	7
	1	M205019		01.02.1997	6843441	301766	NA
	2	M204880		07.02.1997	6807096	250249	3
	2	M204131		01.02.1998	6851227	297966	2
106Aslak	1	M205010		02.02.1996	6796000	357000	5
	2	M205015		15.03.1996	6842500	341700	NA
107Ingrid	2	M204136	110Helga	03.02.1998	6762426	279332	5
	1	M204162		22.10.1998	6792010	302847	14
	1	M204118		03.02.1999	6831069	289974	7
108Bøygen	1	M204573	106Aslak	23.08.1996	6776900	343700	5
	1	M204635		03.10.1996	6724433	333303	NA
	2	M205023		23.02.1997	6755426	288837	4
	1	M204125	132Grim	02.02.1999	6759803	316661	3
	2	M204120		03.02.1999	6770500	359500	4
110Helga	2	NA	112Catalina	09.10.1996	6771411	261369	2
111Nora	2	M204167		03.02.1997	6795200	357400	3
	2	M204133		01.02.1998	6786900	363200	5
	2	M204118		03.02.1999	6831069	289974	7
	1	M204162		22.10.2998	6792010	302847	14
118Tyra	1	M204136	110Helga	03.02.1998	6762426	279332	5
119Gyda	2	M204136	110Helga	03.02.1998	6762426	279332	5
	1	M202801	138Martine	02.02.2001	6757783	316777	4
	2	M204781	139Oda	01.02.2002	6782100	356600	9
	1	M204162		22.10.2998	6792010	302847	14
121Hedda	1	M204118		03.02.1999	6831069	289974	7
	1	M204074		10.03.2000	6818689	289132	2
	1	M204162		22.10.2998	6792010	302847	14
122Odin	2	M205019		01.02.1997	6843441	301766	NA
	2	M205023		23.02.1997	6755426	288837	4
	2	M204111		01.02.1999	6844867	328717	3
	2	M204125	132Grim	02.02.1999	6759803	316661	3
145Aurora	1	M204809		02.02.2002	6640730	308498	6
	1	M205209	99Trøgstad	17.02.2002	6622307	289049	3
	2	M309502	142Glenda	02.02.2003	6623748	317510	3
	2	M301687		03.02.2003	6659202	321827	7
146Haakon	1	M302889	148Tor	19.08.2003	6627778	292960	9
	1	M304893		08.08.2004	6643127	266628	NA
	1	NA	179Sten	28.09.2005	6612165	261661	3
	1	M308003		11.02.2006	6621033	298676	2
	2	NA	163Torbjørn	05.02.2007	6593559	309664	6
147MetteMarit	1	M204813		02.02.2002	6658383	239178	4
148Tor	2	M204777		01.02.2002	6674523	317900	2
	2	M204870		12.02.2002	6617896	319984	3
	2	NA	158Magne	03.03.2003	6641717	331241	3

156Vilma	2	NA	145Aurora	03.04.2004	6657954	296907	6
	2	NA	175Anita	24.06.2004	6640260	312573	3
	2	M305752		14.02.2005	6659658	284807	4
	1	M307883	166Sofie	27.01.2006	6624110	289112	3
163Torbjørn	2	M303468		01.02.2004	6664300	338000	2
	2	M304893		08.08.2004	6643127	266628	NA
	2	M305672		01.02.2005	6665800	337500	2
	2	NA	179Sten	28.09.2005	6612165	261661	3
	1	M308003		11.02.2006	6621033	298676	2
203Hanne	2	M404351	224Vesla	03.03.2009	7719816	727320	3
217Johanne	2	M402445		01.02.2008	6672150	318587	3
218Martha	2	M402534		02.02.2008	6741835	157529	8
	2	M404096	197Dagni	01.02.2009	6693508	167818	8
223StorfjordLars	2	M405029	245Willy	25.03.2011	7726930	748422	7
225Sappi	2	M404351	224Vesla	03.03.2009	7719816	727320	3
248Ella	2	M404697		18.04.2010	7788539	885103	5
	1	M405127	247Lillian	01.05.2011	7841032	894527	4
268Inga	2	M405127	247Lillian	01.05.2011	7841032	894527	4
269Mattis	2	M404978	266Eiran	27.02.2011	7789096	881108	5
	1	M405406		20.02.2012	7785337	889342	NA